

## **Nederlandse samenvatting**

*Deze samenvatting is een verkorte en bewerkte versie van de algemene inleiding en samenvatting in het Engels, in hoofdstuk 1, van dit proefschrift. Dit hoofdstuk bevat geen verwijzingen naar wetenschappelijke literatuur, zie hiervoor de Engelse versie.*

Haplochromine cichliden zijn muilbroedende vissen in de Oost Afrikaanse meren en rivieren, en vormen de talrijke en diverse bewoners van het Malawimeer, Tanganyikameer en Victoriameer. In de grote meren van Oost Afrika komen in totaal waarschijnlijk meer dan 1100 soorten cichliden voor. Het is een ecologisch zeer diverse groep van soorten, en vertoont daarbij ook een grote verscheidenheid aan heldere kleurpatronen, welke ze populair maakt bij aquarium liefhebbers. Elke soort komt telkens slechts in één van de meren voor, nergens anders, en de soorten binnen één meer zijn ook meer aan elkaar verwant dan aan de vissen uit andere meren. Dit betekent dat alle vissen uit één meer één gezamenlijke vooroudersoort hebben. De combinatie van de grote hoeveelheid soorten die ze gevormd hebben en de grote diversiteit die ze vertonen maakt cichliden een goed model systeem voor de studie naar soortsvorming.

### **Wat is soortvorming?**

Soortvorming is kortweg het ontstaan van nieuwe soorten door de opsplitsing van een vooroudersoort. De nieuw ontstane soorten zijn zo van elkaar veranderd dat ze niet meer met elkaar paren. We spreken dan van reproductieve isolatie. Een van de grote vragen op het gebied van soortvorming is hoe deze reproductieve isolatie kan ontstaan. Tijdens soortvorming veranderen populaties van 1 soort van elkaar (ze divergeren), en paringen vinden plaats binnen elke populatie. Dit kan gebeuren doordat populaties geografisch van elkaar gescheiden worden, door bijvoorbeeld een berg, woestijn of een oceaan. Toevalsprocessen of gerichte selectie kunnen er toe leiden dat de populaties van elkaar kunnen gaan verschillen. Het is eenvoudig in te zien dat er dan reproductieve isolatie ontstaat, omdat het onmogelijk is voor individuen om een partner uit de andere populatie tegen te komen, laat staan mee te paren. Echter, wanneer de gedivergeerde populaties niet door een geografische barrière gescheiden zijn, zoals in het geval van de cichliden die in hetzelfde meer voorkomen, of als na een periode van geografische scheiding hun verspreidingsgebied weer uitbreidt zodat er overlap ontstaat, zal reproductieve isolatie niet meer vanzelfsprekend zijn. Het komt er dan op aan om selectief te zijn en actief een partner van de eigen soort te kiezen. Met andere woorden, er ontstaat een evolutionaire selectiedruk op de correcte herkenning van de eigen soort. De voorspelling is dat dit herkenningsmechanisme meer specifiek wordt, doordat er negatieve consequenties zijn aan het paren met individuen van de andere soort en het krijgen van hybride nakomelingen. Dieren met een voorkeur voor het paren met partners die lijken op henzelf zullen zich dan succesvoller voortplanten,

omdat ze geen hybride nakomelingen krijgen. De voorwaarden voor soortvorming zijn dus dat zowel de fenotypes<sup>1</sup> als de partner voorkeuren uit de populaties van elkaar veranderen. Bovendien zullen deze veranderingen ook als het ware in elk individu gekoppeld moeten zijn, omdat voorkeur en fenotype anders mismatchen en er alsnog hybride nakomelingen komen. Koppelen van twee kenmerken in het genoom is moeilijk, doordat recombinatie tijdens de meiose<sup>2</sup> meestal combinaties van genen breekt. De combinaties van genen zijn dus meestal niet overerfbaar. De koppeling van genen wordt moeilijker naarmate er meer genen bij betrokken zijn. De enige manier waarop morfologische eigenschappen en een genetisch bepaalde seksuele voorkeur hiervoor gekoppeld kunnen worden is doordat individuen paren met partners die dezelfde kenmerken hebben als zijzelf. Bij soorten die reproductief geïsoleerd zijn, worden dus slechts individuen van hun eigen soort herkend als potentiële seksuele partners.

### **De modelsoorten**

In dit proefschrift beschrijf ik mijn onderzoek naar de invloed van vroege ervaring op het paargedrag en het territoriale gedrag van cichliden uit het Victoriameer. De centrale vraag hierbij is of deze ervaring op jonge leeftijd bijdraagt aan de ontwikkeling van soortherkenning. De modelsoorten die ik voor dit proefschrift gebruikt heb zijn twee paren van nauw verwante soorten. Het eerste paar bestaat uit de soorten *Pundamilia pundamilia* en *Pundamilia nyererei*; het tweede paar uit de soorten *Mbipia mbipi* en *Mbipia lutea*. Een kleurenfoto van elke soort staat op de omslag van de kaft. De soorten in elk paar overlappen in hun leefgebied, en bij beide paren vertonen de twee soorten grote gelijkenis in broedgedrag. Hoewel de cichliden in de Oost Afrikaanse meren een grote diversiteit in ecologie vertonen, vertonen de twee soortenparen een grote overlap in voedsel en habitat keuze. Zij verschillen wel in de kleuren van het broedkleed van het mannetje: *P.pundamilia* is blauw en *P.nyererei* is rood; *M.mbipi* is zwart en *M.lutea* is geel. Ze verschillen ook een beetje in hoe diep ze in het water voorkomen. Ze kunnen elkaar echter nog makkelijk tegenkomen, en ze zijn vaak op dezelfde plekken gezien tijdens duik observaties en gevangen in dezelfde netten. Ze zouden dus met elkaar kunnen paren, maar dit doen ze niet, en zijn ze dus reproductief geïsoleerd. De populaties die ik gebruikt heb voor dit proefschrift zijn afkomstig van het eiland Makobe, een rotseiland dat vijf kilometer uit de kust van de Tanzaniaanse kant van het Victoriameer ligt. *P. pundamilia* en *P. nyererei* zijn de modelsoorten voor veel van de studies naar partnerkeuze en soortvorming bij cichliden in het Victoriameer. Eerdere studies hebben aangetoond dat de vrouwtjes van deze twee soorten de mannetjes van hun eigen soort verkiezen boven die van de andere soort wanneer ze de keuze krijgen, en dat deze voorkeur deels bepaald wordt door de kleurverschillen in het broedkleed van de mannetjes. Binnen een soort paren vrouwtjes van *P. nyererei* het liefst met mannetjes die het felst gekleurd zijn, en die mannetjes blijken ook in betere conditie te zijn. Deze resultaten ondersteunen de hypothese dat de partnerkeuze van het vrouwtje de evolutie van de kleuren van het broedkleed van het mannetje heeft

bepaald, maar laat de vraag open hoe vrouwtjes hun voorkeur ontwikkelen, en of de partner keuze ook reproductieve isolatie tot stand kan brengen.

### **Gedrag en evolutie**

Gedrag kan bestudeerd kan worden om vragen op verschillende niveaus te beantwoorden. Men kan onderzoeken hoe gedrag zich in een dier ontwikkelt en hoe het fysiologisch georganiseerd is. Gedrag kan ook, net als alle andere eigenschappen van een dier, een evolutionaire aanpassing zijn, en evolueren, en dus leiden tot verschillen tussen soorten. Gedrag is in dat opzicht dus niet anders dan andere bijvoorbeeld morfologische kenmerken van een dier. Gedrag is echter wel speciaal omdat het direct ingrijpt op hoe individuen met elkaar omgaan, en het is deze interactie die ervoor zorgt dat ze hun territoria kunnen verdedigen, paren, en hun jongen kunnen opvoeden. Gedrag is dus de sleutel tot succesvolle voortplanting, en kan daarmee sterke invloed hebben op evolutionaire processen.

Soortherkenning is een belangrijke voorwaarde voor soortsvorming, en als we begrijpen hoe cichliden hun eigen soort herkennen, kunnen we ook meer begrijpen over hun evolutionaire geschiedenis. Deze vraag kunnen we eigenlijk splitsen in twee vragen, ten eerste: welke kenmerken gebruiken cichliden om hun eigen soort te herkennen (kleur, vorm van het lichaam, de geur). Deze vraag is voor diverse soorten cichliden al onderzocht, en daaruit blijkt dat zowel kleur, geur, als lichaamsgrootte belangrijk zijn. De tweede vraag die gesteld kan worden, is hoe soortherkenning zich ontwikkelt in een individu: leert het van zijn omgeving, van zijn ervaring met andere individuen of is het merendeels door de genen bepaald? Dit proefschrift behandelt mijn studie naar de ontwikkeling van soortherkenning bij cichliden uit het Victoriameer, en ik plaats deze in de context van hun soortsvorming.

### **Wat is inprenting?**

Soortherkenning kan zich ontwikkelen door inprenten. Konrad Lorenz, een van de grondleggers van gedragsbiologie, heeft het fenomeen inprenten beroemd gemaakt door als eerste duidelijk te laten zien dat ganzenkuikens leren over de kenmerken van het voorwerp dat ze zien zodra ze uit het ei zijn gekomen. In de meeste gevallen zal dat hun moeder of één van hun nestgenoten zijn. De jongen ontwikkelen dus de herkenning van hun ouders, en daarbij hun eigen soort, door te leren op een heel jonge leeftijd, en ze gebruiken deze kennis later in allerlei sociale contexten. Wanneer deze ingeprente kennis de omgang met ouders of nestgenoten beïnvloedt spreken we van inprenting van de volgreactie (in het Engels 'filial imprinting'). Inprenting kan op een latere leeftijd ook de partnerkeuze beïnvloeden; in dat geval spreken we van seksuele inprenting. In sommige gevallen beïnvloedt inprenting, bij territoriale mannetjes, ook de herkenning van rivalen, in welk geval we van rivaal inprenting spreken. Hoewel inprenting van de volgreactie en seksuele inprenting vergelijkbare vormen van leren kunnen zijn, gebeurt het leren vaak niet op het zelfde moment, en zijn ze daarom waarschijnlijk twee aparte processen. Beide vormen van inprenting zijn

wijdverbreid in vogels. Meer recent is seksuele inprenting ook gevonden bij zoogdieren, en ook in mensen. De wijde verspreiding van inprenten geeft aan dat het een standaard mechanisme van ontwikkeling van soortherkenning kan zijn in veel verschillende groepen van dieren, echter bij vissen is het tot nu toe nog niet onomstotelijk vastgesteld. Dat is ook geen wonder want de meeste soorten vertonen geen broedzorg waardoor jongen weinig kennis van soortgenoten op kunnen doen.

### **Het broedgedrag van cichliden uit het Victoriameer**

De broedgewoonten van haplochromine cichliden maken het mogelijk dat hun jongen inprenten, omdat in alle soorten haplochromine cichliden vrouwtjes broedzorg vertonen. Mannetjes vertonen geen broedzorg, maar verdedigen hun territoria en baltsen naar langskomende vrouwtjes. Wanneer een vrouwtje op een baltsend mannetje af gaat, leidt het mannetje haar naar het midden van zijn territorium, waar het vervolgens tot paren kan komen. Tijdens het paren zwemmen het mannetje en vrouwtje al baltsend in rondjes achter elkaar aan. Als het vrouwtje besluit haar eitjes te laten bevruchten door het mannetje legt ze een eitje steeds even op de bodem waarna het mannetje het snel bevrucht. Het vrouwtje neemt het bevruchte eitje dan in haar mond, en daarna legt ze het volgende eitje. Vrouwtjes leggen vaak niet al hun eitjes bij een mannetje: tot vier mannetjes kunnen één broedsel bevruchten. Nadat het vrouwtje de eitjes in haar bek heeft genomen, verlaat ze het territorium van het mannetje en houdt de eitjes in haar bek tot ze zijn uitgekomen. Dit duurt zo'n vier weken. Als de vissenlarven hun dooierzak kwijt zijn, verlaten ze de mond van hun moeder en beginnen ze zelf hun voedsel te zoeken. De moeder blijft echter nog in de buurt en zal haar kroost ter bescherming terug in haar bek nemen bij dreigend gevaar. Deze uitgebreide broedzorg door het vrouwtje geeft de jongen in theorie de kans om op haar ingeprent te raken.

### **Rivaal herkenning en de co-existentie van soorten**

Het stabiele voortbestaan van nauw verwante soorten in één gebied, zoals in het geval van de cichliden, vereist niet alleen dat ze reproductief geïsoleerd zijn. Er moet ook iets zijn wat ervoor zorgt ervoor dat de ene soort de andere er niet uit concurreert. Zelfs als de soorten reproductief geïsoleerd zijn, en net zo goed aangepast aan hun leefomgeving, dan nog voorspelt de theorie dat door toevallige fluctuaties in de populaties een van de twee soorten uitsterft. Meestal specialiseren soorten zich elk op een bepaalde voedsel bron. De minimale ecologische specialisatie van sommige soorten cichliden, zoals de soortenparen die ik als model soorten gebruik, is dan ook een merkwaardige situatie. Deze schijnbaar paradoxale situatie kan in theorie opgelost worden door te veronderstellen dat de relatief zeldzamere soort een voordeel heeft boven de relatief veel voorkomende soort, zodat de beide soorten elkaar in evenwicht houden. In het geval van de cichliden is geopperd dat territoriale gevechten voornamelijk tussen mannetjes van dezelfde soort voorkomen, en dat de hoeveelheid agressie die een zeldzaam mannetje ontvangt lager zou kunnen zijn. Dit voordeel zorgt er dan misschien voor dat het meer kan

investeren in baltsgedrag, of ze zijn aantrekkelijker voor vrouwtjes, doordat ze in een betere conditie zijn. Ze zouden vaker kunnen paren, en de zeldzame soort zou minder zeldzaam worden. Echter, deze verhoogde kansen op paringen zouden dan wel met vrouwtjes van hun eigen soort moeten zijn, omdat anders de reproductieve isolatie niet in stand gehouden wordt. Een voorspelling van deze hypothese is dat mannetjes hoofdzakelijk het soorteigen fenotype als rivaal herkennen. Een van de mechanismen waardoor een soortgenoot als rivaal herkend wordt is 'rivaal inprenting', waarbij de jongen inprenten op het fenotype van de moeder.

Cichliden vertonen inderdaad voornamelijk agressie naar de eigen soort: als ze uitgedaagd worden om agressie te vertonen naar twee indringers, een van de eigen soort en een van een andere soort, zullen ze het merendeel van hun aanvallen naar de indringer van hun eigen soort richten. Hun territoria grenzen vaak aan dat van een mannetje van een andere soort, een patroon dat verwacht wordt als de 'zeldzame mannetjes hypothese' klopt. We weten echter niet of mannetjes ook daadwerkelijk kunnen profiteren van een verminderd aantal gevechten en of dit hun kans op het krijgen van nakomelingen verhoogt. Daarom is de 'zeldzame mannetjes hypothese' ook voorlopig nog niet meer dan een hypothese. Dit belet ons echter niet om te bestuderen hoe mannetjes hun rivaal herkenning ontwikkelen, omdat ons dit zal helpen te begrijpen of dit scenario in principe op zou kunnen treden in diverse stadia van soortvorming.

### **De hoofdstukken in dit proefschrift**

In dit proefschrift stel ik de volgende vragen: Ontwikkelt soortherkenning bij cichliden uit het Victoriameer onder invloed van vroege ervaringen? En, als ze dat doen, kan dit het ontstaan van reproductieve isolatie onder sympatrische omstandigheden bevorderen? Dit onderzoek ik zowel in de context van partnerkeuze als rivaal herkenning. De vragen worden beantwoord in vier hoofdstukken, waarin ik de effecten van inprenten in de context van sympatrische soortsvorming bekijk met wiskundige modellen, en met experimenten met individuen van de soortenparen die ik hierboven heb beschreven.

Het eerste hoofdstuk is een algemene inleiding tot het onderwerp, waarop deze Nederlandse samenvatting gebaseerd is.

In hoofdstuk twee vergelijk ik hoe goed de verschillende manieren waarop dieren een voorkeur voor partners van de eigen soort kunnen ontwikkelen zijn in het in stand houden van reproductieve isolatie. De verschillende mechanismen van ontwikkeling van soortherkenning zijn: een door genen bepaalde voorkeur; een voorkeur voor een partner met hetzelfde fenotype als het individu zelf heeft; seksueel inprenten op de moeder; seksueel inprenten op de vader; en tenslotte een vorm van inprenten op een willekeurig individu uit de populatie. Ik laat zien dat de manier waarop vrouwtjes hun partnervoorkeur ontwikkelen van grote invloed erop kan zijn of nieuwe soorten

kunnen vormen zonder een geografische barrière. Soortvorming gaat weliswaar relatief makkelijk als vrouwtjes automatisch een voorkeur hebben voor hun eigen fenotype, maar dit mechanisme komt wellicht bij erg weinig soorten voor. Deze uitkomst is goed te vergelijken met het model waarin vrouwtjes op hun moeder inprenten. Verrassend genoeg is soortvorming een stuk moeilijker als vrouwtjes niet op hun moeder maar op hun vader inprenten. Dit komt waarschijnlijk doordat het aantal nakomelingen dat een mannetje kan krijgen afhankelijk is van de vrouwtjes die voor hem kiezen, waardoor het fenotype dat net iets meer nakomelingen krijgt in de volgende generatie nog weer populairder is. Dit werkt soortvorming danig tegen, aangezien zo het ene fenotype het andere er makkelijk uit concurreert. Wanneer vrouwtjes niet op een van de ouders inprenten, maar op een individu dat ze tegenkomen als ze willen paren (dus eigenlijk een willekeurig individu uit de populatie), dan wordt soortvorming onmogelijk. Tenslotte, wanneer vrouwtjes afhankelijk zijn van hun 'voorkeurs genen', dan kunnen de twee vormen van het mannelijke broedkleed beiden makkelijk in de populatie blijven, maar de koppeling tussen het veranderde kenmerk en de voorkeur ervoor ontstaat dan niet makkelijk, en de interpretatie van deze situatie als soortvorming zou dubieus zijn. De conclusie van dit model is dat het voor soortvorming wel degelijk uitmaakt hoe de partnervoorkeur zich ontwikkelt, en dat inprenten op de moeder de tot standkoming van reproductieve isolatie relatief makkelijk maakt.

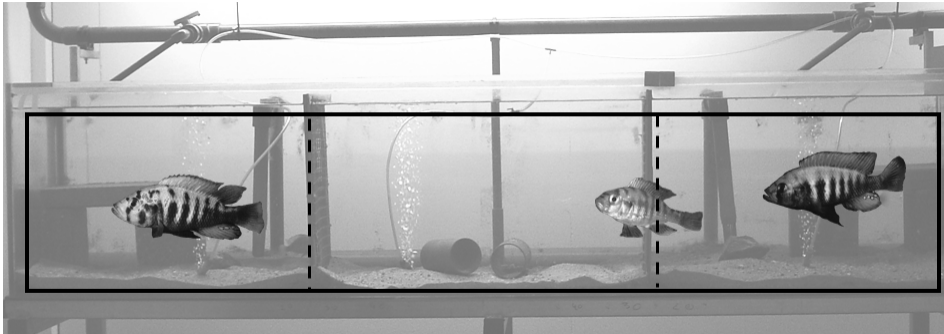
Het derde en vierde hoofdstuk zijn onderdeel van hetzelfde experiment, in hoofdstuk drie beschrijf ik experimenten met vrouwtjes, in hoofdstuk vier met mannetjes. Ik heb een adoptie experiment opgezet om te testen voor de effecten van seksueel inprenten in de soorten *Pundamilia pundamilia* en *Pundamilia nyererei*. Hiervoor heb ik de eitjes verwisseld tussen de broedende vrouwtjes, zowel tussen vrouwtjes van dezelfde soort, als tussen vrouwtjes van twee verschillende soorten. De broedende vrouwtjes accepteerden zo'n 50% van de tijd het vreemde broedsel, en dan was de adoptie dus gelukt. De adoptiemoeders konden daarna hun kroost opvoeden zoals dat normaal ook gebeurt.

In hoofdstuk drie test ik de partnervoorkeur van de inmiddels volwassen geworden

**Figuur 1** Een vrouwtje ontvangt haar adoptie eitjes.

Op deze foto heb ik in mijn linkerhand een vrouwtje (haar bek is net te zien). In mijn rechterhand heb ik een plastic pipet, waarin ik de eitjes van een ander vrouwtje heb opgezogen. Ik knijp de pipet leeg, waardoor de eitjes in de bek van het vrouwtje terecht komen.





**Figuur 2.** Het testen van de partnervoorkeur van een vrouwtje. Het vrouwtje heeft de keuze tussen twee mannetjes, een van elke soort. De mannetjes kunnen niet door de mazen van het gaas (aangegeven met de stippellijn), maar het vrouwtje is kleiner en kan vrij bewegen door het aquarium.

geadopteerde dochters. De vrouwtjes konden vrij bewegen in de territoria van twee mannetjes, een van elke soort, terwijl ik hun baltsgedrag observeerde. De vrouwtjes die opgegroeid waren bij een moeder van de andere soort hadden ook een voorkeur voor de mannetjes van die andere soort, en hun voorkeur was significant anders dan die van de vrouwtjes die bij een adoptie moeder van hun eigen soort waren opgegroeid. Dit laat zien dat de partnervoorkeur van de vrouwtjes zich ontwikkelt door op een vroege leeftijd over hun moeders fenotype te leren. Seksueel inprenten in cichliden kan dus bijdragen aan de reproductieve isolatie tussen verschillende fenotypes zonder dat de genetische achtergrond voor partnerkeuze hoeft te veranderen. Gecombineerd met de resultaten uit hoofdstuk twee, doe ik de suggestie dat het voorkomen van dit inprentmechanisme erg belangrijk is geweest in de evolutie van de opmerkelijke soortenrijkdom van de Oost Afrikaanse cichliden.

Het vierde hoofdstuk beschrijft de effecten van het adoptie experiment op het gedrag van de mannetjes. Ik test of vroege ervaring zowel de partnerkeuze voorkeur van mannetjes beïnvloedt, als de mannelijke rivaal herkenning. Deze beide testen werden gedaan in twee-keuze testen, waarbij de mannetjes steeds konden kiezen uit individuen van beide testen werden gedaan in twee-keuze testen, waarbij de mannetjes steeds konden kiezen uit individuen van beide soorten. Onafhankelijk van welke soort adoptiemoeder de mannetjes opgegroeid waren, richtten ze allemaal hun agressie naar indringers van hun eigen soort. Ook de partnervoorkeur bleek onafhankelijk te zijn van de soort adoptie moeder. Ik concludeer hieruit dat mannetjes van deze soorten hun soortherkenning ontwikkelen zonder de invloed van vroege leer ervaringen. Dit staat in schril contrast met de conclusie uit hoofdstuk drie, waarin ik heb laten zien dat de vrouwtjes juist wel seksuele inprenting vertonen. Echter, ik heb wel een indicatie gevonden dat territoriale ervaring de voorkeur voor het aanvallen van de eigensoort versterkt.

Het vijfde hoofdstuk gaat over een adoptie experiment met het tweede soorten paar, *Mbipia mbipi* en *Mbipia lutea*. Dit experiment test niet alleen voor een effect van het fenotype van de moeder op de ontwikkeling van soortsherkenning, zoals in het *Pundamilia* soortenpaar, maar test ook of er een effect is van de ervaring met de broedsel genoten. In dit experiment heb ik daartoe ook gemengde broedsels gemaakt, door ofwel maar een paar eitjes te verwisselen, of de meeste, maar niet alle eitjes. Ik heb getest op de effecten van ervaring met de fenotypes van de adoptiemoeder en de nestgenoten, op zowel de partnervoorkeur van de vrouwtjes, als de 'agressievoorkeur' van de mannetjes. Net als in hoofdstuk drie, laat ik hier zien dat de voorkeur van de vrouwtjes sterk beïnvloed wordt door leren over het fenotype van hun adoptieve moeder. Daarbij laat dit experiment ook zien dat de partnervoorkeur van de vrouwtjes niet beïnvloed wordt door ervaringen met nestgenoten, terwijl ze daar in dit experiment wel in ruime mate mee in aanraking zijn gekomen. De rivaalherkenning van de mannetjes daarentegen, wordt wel beïnvloed door de ervaring met nestgenoten, maar niet door het leren over hun moeders fenotype.

## Conclusie

Ik concludeer na deze experimenten dat de partnervoorkeur van vrouwtjes cichliden beïnvloed wordt door de ervaring op vroege leeftijd met hun moeders uiterlijk. Hiervoor heb ik bewijs geleverd met experimenten met twee verschillende soortenparen. De overeenkomst van dit effect tussen de twee experimenten geeft aan dat dit gedrag bij meer soorten haplochromine cichliden voor zou kunnen komen. Hiermee verbreden we dus de reikwijdte van onze bevindingen en het begrip van de soortenrijkdom in het Victoriameer. Bovendien geeft het aan dat gedrag van de twee *Pundamilia* soorten, waar ook diverse andere experimenten mee gedaan worden in het kader van soortsvorming bij cichliden, inderdaad representatief zou kunnen zijn voor de soortengroep van cichliden uit het Victoriameer.

In tegenstelling tot de vrouwtjes, blijkt de soortherkenning van de mannetjes, niet door inprenten op de moeder beïnvloed te worden, maar de rivaalherkenning wordt wel beïnvloed door de ervaring met hun nestgenoten. In het wild zouden de mannetjes niet alleen van hun nestgenoten kunnen leren, maar ook van andere mannetjes die ze tegenkomen. Deze andere mannetjes kunnen van een andere soort zijn, en dit zou het onwaarschijnlijk maken dat individuen vooral hun eigen soort als rivaal gaan herkennen. De voorspelling van de 'zeldzame mannetjes hypothese' lijkt dus niet uit te komen, en het is daarmee onwaarschijnlijk geworden dat de relatief zeldzame soort een voordeel heeft door verminderde agressie. De co-existentie van de minimaal gespecialiseerde soorten blijft dus nieuwe vragen oproepen.



## Dankwoord / Acknowledgments

Er zijn veel mensen die hebben bijgedragen aan de succesvolle afronding van mijn promotie. In de meest directe vorm zijn dat uiteraard mijn collega's geweest. In het bijzonder wil ik hier Martine, Inke, Peter en Kees noemen voor zowel de uitgebreide wetenschappelijke discussies en praktische ondersteuning en tips bij labwerk en veldwerk; Martine voor dat laatste in het bijzonder. Ook Mhoja en Mohammed en Mika bedank ik voor hun professionele hulp in Tanzania. Ook de bijeenkomsten met Ton Groothuis en Ole Seehausen, in Groningen, Leiden en Zwitserland heb ik altijd erg gewaardeerd. Ole, thanks for your hospitality at the Eawag, and the use of your photo's of the fish. Special thanks to Maria. I am very grateful for the chance to work with you and all your support in making the project happen, both before and after my visit. I have learned a tremendous amount from you; not only about evolutionary theory, but also about how it's done in a more general sense. I'm looking forward to working with you again soon!

Frans Witte heeft mij met zijn enthousiasme en ideeën altijd weten te inspireren. Frans, het was een genoegen om zo direct met je samen te kunnen werken in zowel onderzoek als onderwijs.

Enja heeft mij bij de start van dit project enorm op weg geholpen, en wist als één van de weinigen dat een cross-fostering experiment met muilbroeders gewoon ging lukken.

Antti, Bob, Anne, Juul, Juke, Madeleine en Jasper hebben hun onderzoekstage bij mij gelopen. Ik heb veel van en door jullie geleerd als begeleider, en ik heb veel gehad aan de data die jullie verzameld hebben. Ik hoop dat het genoegen wederzijds was! Jan en Leon hebben gezorgd dat de aquariumzaal een vruchtbaar werkterrein was, en Ilse heeft de waterkwaliteit gemeten.

Samen met Suzanne heb ik met veel plezier de cursus voor de onderzoekschool FE georganiseerd. Martin en Anne wil ik bedanken voor het lezen van en advies voor verbetering van mijn Nederlandse samenvatting.

Merci à Marie: thanks for a great time in the lab, in France, in the UK, and everywhere else, for laughing at my French, and playing games.

I would like to thank all the people that are or were part of the Behavioural Biology group for providing a stimulating and enjoyable atmosphere, the many occasions for drinks and dinners, and lots of fun on conference trips:

Katharina, Hans, Nicole, Paula, Albertine, Rob, Niels, Gabriel, Marie, Erwin, Nienke, Tudor, Hennie, Peter, Ardie, Uli, Verena, Carel, Caroline, Wouter, Aukje, Mariam, Eli, Gerdi, Enja, Jelle, Sita.

Dan is er gelukkig nog een hele wereld buiten het lab. Met Tamara, Willem en Tim heb ik genoten van de sportieve uitdagingen en het aangenaam verpozen op en aan het roeiwater. Met Truus, Sjaak, Adriaan, Joost en Nienke heb ik de 'fight for human rights' met veel plezier gevoerd.

Patricia: J'ai apprécié ton esprit creative.

Thanks to Tony and Wendy for being there when I needed it, and introducing me to Cerise and Jonathan. C&J: great friendships are rare, but you guys fail the odds by coming in double. I have enjoyed all our cross-cultural, cross-

country, and cross-continental adventures, and the discoveries of treasures for all sensory modalities. Klaartje en Martin, bedankt voor jullie goede gezelschap bij culturele uitstapjes, op reis, en Klaartje, jouw kritische noot bij mijn carrierekeuze heeft bijgedragen aan mijn positieve keuze voor de wetenschap. Bent: Jeg er stolt af du ville følge efter mig till den anden side af jorden. Tenslotte, maar zeker niet ten minste, wil ik mijn familie, Leendert, Margreet, Michiel en Anne bedanken voor jullie geduld met mijn langzame vorderingen, mijn soms ingewikkelde uitleg, jullie nieuwsgierigheid en support.