

Van strategie tot liefde

Paul Galand



wonderbare
wereld
hier

Uitgeverij Artis-Historia

inhoud

Inhoud

Voorwoord

4

Voor elk van de soorten die ons omringen maakt de mogelijkheid om zich voort te planten deel uit van hun eigenlijke bestaansreden : slagen in dit opzet is het absolute bewijs voor het aanpassingsvermogen van een bepaalde levensvorm. Maar waarom bestaat er zoiets als geslacht? En wat brengt het bestaan van twee geslachten een soort eigenlijk bij?

Hoofdstuk 1 Wat u moet weten over geslachten

6

Over de regeneratie van organen tot de geslachtelijke voortplanting, over de niet-geslachtelijke voortplanting en Dolly, het gekloneerde schaap. – Over het verschil tussen een olifant en een bosaardbei. – Geslacht, wat is dat precies? – Bevat een spermatozoïde een soort minimensje, een ‘homonculus’? – Hoe is heel het verhaal van de geslachten eigenlijk begonnen? – De *Volvox*, algen die zich als dieren gedragen. – Hoe worden de speelkaarten van het leven geschud en verdeeld? Of de kunst om genetische bagage te combineren – De Rode Koningin uit *Through the Looking Glass* en de wapenwedloop van de soorten.

Hoofdstuk 2 Het verschil in kwestie

30

Hermafrodiete dieren – Twijfelaars zoals Anemoonvissen, Poetslipvissen en andere dieren die van geslacht veranderen met de leeftijd of volgens de omstandigheden – Schildpadden en Alligators, waarbij de bepaling van het geslacht een kwestie van temperatuur is – X en Y of W en Z: vergelijking met twee onbekenden van het genetisch geslacht – Aanslag op de mannelijkheid?

Hoofdstuk 3 Sex-appeal

54

Hoe weten dieren dat het liefdesseizoen begonnen is? – Wat drijft de rode Krabben van Christmas Island ertoe om bij duizenden plotseling hun kerngebied te verlaten? – Van het Rotshaantje tot de Kikker, over Glimwormen en Sidderalen: decoding van de seksuele signalen. – Het grote spel van vormen, kleuren, geluiden, licht, lustopwekkende parfums en zelfs elektriciteit – Fatal attractions! – Hoe we kunnen zien dat het gedrag dat gepaard gaat met geslachtelijke voortplanting toelaat om de ‘juiste’ partner te kiezen. – ‘Zien is Geloven’ of de kunst om het uiterlijk te beoordelen – De smaak van de symmetrie bij dieren. – De curieuze liefdesgeschiedenis van een Korhoen en een pluchen Hen.

Baltsen en rituelen

Hoofdstuk 4

Wanneer is er sprake van geritualiseerde handelingen die we 'baltsen' noemen? – Van Fregatvogels en Albatrossen, over Walvissen tot de fantastische Paradijsvogels, het wonderbaarlijke spektakel van balletten en acrobatieën, soms te gek, soms heel mooi, waarin het leven al zijn bruisende kracht tentoonspreidt – Wanneer dit ritueel gepaard gaat met een klein cadeau. – De 'tragische huwelijksnacht' van de Zwarte Weduwe en de Bidsprinkhaan. – De natuur maakt haar rekening op... en vindt zichzelf terug.

113



Trucjes en listen

Hoofdstuk 5

Toevlucht tot kunstwerken: de logica van de baltsen en de betekenis van de signalen die erin gebruikt worden – Prieelvogels... of vrijgezelvogels? Binnenhuisarchitecten, de mannetjes van een vijftiental soorten van dezelfde familie richten bouwwerken op ter wille van de balts, versieren die en gebruiken ze als seksuele signalen – Welke voordelen bieden competitieve baltsen op 'gemeenschappelijke' sportterreinen of 'leks'? – Observatie van Kemphanen, Paradijsvogels en Korhoenen levert een deel van het antwoord. – De Langstaartmanakins leveren de rest van het antwoord. – Over Wenkkrabben die het grootste zigeunerorkest ter wereld lijken te willen vormen en Glimwormen die een echt 'lichtspel' opvoeren.

137



Geslacht, strategieën en geheime oorlogen

Hoofdstuk 6

Van monogamie tot polygamie: over Zwanen en Edelherten, Rode Brulapen en Indische Tuimelaars: de keuze van een strategie. – De geheimen van de harem – Competitie onder wijfjes en beperkte voortplantingsrechten – Hyena's, Lemuren en Jacana's... of wanneer het wijfje domineert. – Hoe de wijfjes van Zeeolifanten en Makaken zich interessant maken – Twijfelachtig ouderschap, conflicten tussen geslachten en belangenberekening van de... voortplanting. – Het 'virtuele' mannetje, of de meervoudige functies van de paring.

165



'De Rode Koningin, vervolg en einde'

Epiloog

De weerwraak van de parasiet die de theorie van Rode Koningin lijkt te kennen – Terug naar onze beginvraag: welk voordeel heeft de geslachtelijke voortplanting op de ongeslachtelijke voortplanting? – Over het leven, 'schepper van vormen' en de onweerlegbaarheid van de olifant.

196

Index

198



W O O R D Voorwoord

Noot:

Teneinde het voor de lezer makkelijker te maken om de diersoorten terug te vinden die we binnen dit boek citeerden, hebben we ervoor gekozen om de woorden die verwijzen naar de systematiek (klasse, orde, familie, genre, soort) met een hoofdletter te schrijven en de overeenstemmende wetenschappelijke namen in cursief. We schrijven bijvoorbeeld: 'Een zwaluw maakt de lente nog niet', maar 'Zodra de lente in aantocht is, begint de Boerenzwaluw, *Hirundo rustica*, aan de bouw van zijn nest.'

Voor elk van de diersoorten die ons omringen, en ook voor onszelf, is zich kunnen voortplanten het allerbelangrijkste: de voortplanting maakt immers deel uit van de eigenlijke bestaansreden.

Slagen in dit opzet is het absolute bewijs van de succesvolle aanpassing van een levensvorm en waarbij elke soort in wezen een oorspronkelijke oplossing is van dit probleem.

Vandaar het wonderbaarlijke spektakel, rijk aan kleuren, geluiden en licht, waar dit boek u toe uitnodigt.

We zullen het hebben over baltsen, balletten, complexe rituelen, verleiding en liefde, maar ook over rivaliteit en onderlinge kampen, die soms zelfs dodelijk kunnen zijn. We zullen zoveel mogelijk trachten de achterliggende logica te doorgronden. We zullen spreken over allianties, lokmiddelen, verbondenheid, soms zelfs over trouw en heel vaak over schoonheid. Het zal met andere woorden moeilijk zijn om een antropomorfische invalshoek te vermijden. Het onderwerp waar we ons mee zullen bezighouden houdt, in dat opzicht, vele gevaren in omdat het zich leent tot allerlei projecties van menselijke emoties.

Het probleem stelt zich reeds bij de titel. Verwijzend naar de omgangstaal, die het heeft over het 'liefdesseizoen', hebben we gekozen voor 'Liefdesstrategieën'. Het is zonder twijfel een dubbelzinnige titel, maar hij verwijst goed

naar de 'amoureuze balsen', dat geheel van min of meer geritualiseerde handelingen die, bij zoveel diersoorten, een voorbode zijn van de paring. Het woord 'liefde' is overigens niet geheel misplaatst, want een van de definities die we in het woordenboek terugvinden is 'de fysieke of gevoelsmatige drang die het ene geslacht naar het andere drijft'. En het is wel degelijk dat waar het hier over zal gaan.

Ondertussen mogen we niet vergeten dat als we het woord 'strategie' gebruiken voor dieren, dat niet betekent dat we ervan uitgaan dat dieren die met opzet plannen. Het betekent eenvoudigweg een geheel van handelingen en gedragingen die de natuurlijke selectie heeft behouden omdat die voor een welbepaalde soort en in de omstandigheden waarin die soort totnogtoe heeft geleefd, gunstig bleken te zijn in termen van voortplantingssucces. Het is dus maar a posteriori dat dieren een vooropgezet plan lijken te volgen.

Anderzijds lijkt het van hieraf bijna evident dat de interpretatie of de beoordeling van het gedrag van dieren in termen van moraal of menselijke gevoelens ons opnieuw tot dat foute antropomorfisme zal voeren. We moeten ons echter ook niet tot het andere uiterste laten verleiden en het menselijk gedrag trachten te verklaren vanuit dat van de rat, het fruitvliegje of gelijk welk ander dier. Anders gezegd, vanuit het standpunt van de psychologie, mogen we ook niet terugvallen op wat Arthur Koestler het 'ratomorfisme' noemde.

De gedragingen die eigen zijn aan elke soort, zijn in werkelijkheid het gevolg van een ontmoeting tussen de specifieke genetische bagage – het genotype – en de niet minder specifieke omstandigheden en beperkingen van de omgeving. Deze maken dan ook evenveel deel

uit van de kenmerken van een soort – het fenotype – als de staart, de kleur of de vorm. En net zoals die fysieke kenmerken kan de omgeving ook niet zomaar overgeheveld worden van de ene diersoort op de andere.

Met de biologen zullen we de betekenis trachten te begrijpen van bepaalde kenmerken die geassocieerd worden met de voortplanting. We doen dat vooral als we ons de vraag stellen 'waarom' er sowieso iets als 'geslacht' bestaat, of verdergaand, wanneer gezocht wordt naar de eigenlijke betekenis van de 'verschillende' geslachten. Het zijn vragen die enkel kunnen worden beantwoord als we weten wat het onderzochte kenmerk een dier of een soort nu eigenlijk bijbrengt in termen van voortplantingssucces.

Ondertussen zullen we de schier eindeloze variatie aan gedragsregels en -vormen kunnen bewonderen waarmee het 'grote spel' van de natuurlijke selectie voor elk van de soorten die ons omringen een oplossing heeft geboden voor het belangrijkste vraagstuk van het leven: zich voortplanten en blijven voortbestaan.

We zeggen het nogmaals: de wereld van de dieren is werkelijk... wonderbaarlijk.



Wat u moet weten over geslacht

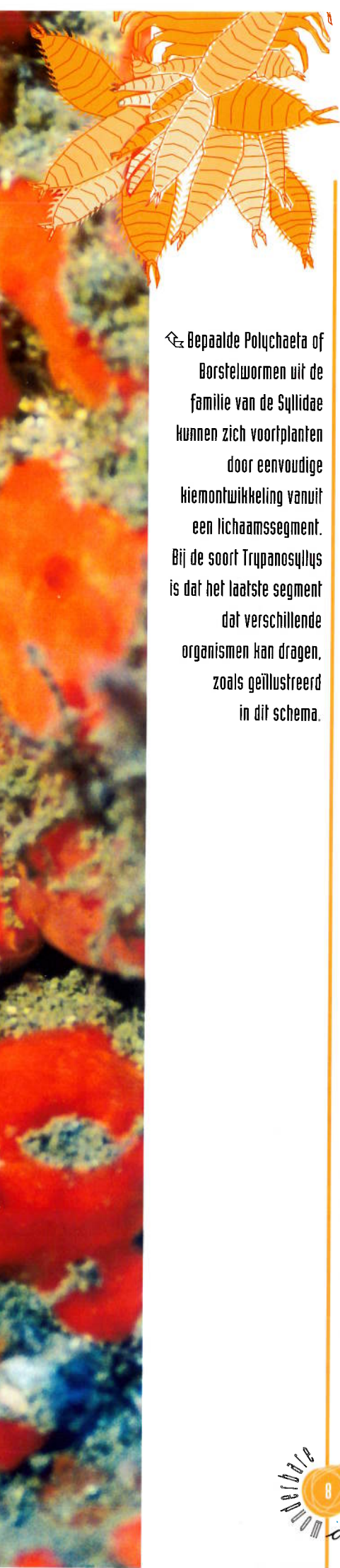
Zonder twijfel heeft men altijd geweten dat de paring nodig is voor de voortplanting, zowel bij dieren als bij de mens. Ondertussen trachtte men te begrijpen welke rol ze precies speelt, zelfs nadat zowel de spermatozoïde als de eicel ontdekt waren.

Na de uitvinding van de eerste microscopen werd ervan uitgegaan dat de menselijke spermatozoïde een soort verkleinde mens bevatte – de homonculus – die, nadat hij zijn ideale omgeving binnenin de eicel had gevonden, enkel nog hoefde uit te groeien tot een baby. Sommigen dachten zelfs dat ze dat miniatuurmensje konden waarnemen en gingen er zelfs tekeningen van maken.

William Harvey, een bekende Engelse fysioloog uit de 17^{de} eeuw, durfde zelfs te stellen dat de eicel voor de bevruchting niet eens bestond, maar dat ze geboren werd uit de interactie tussen de spermatozoïde en het bloed dat ze tegenkwam in de baarmoeder van de vrouw.

Als we even de mechanismen van de erfelijkheid en het bestaan van de genen opzichschuiven, dan moeten we er ook bij vertellen dat onze voorouders over weinig tastbare elementen beschikten om een geldige verklaring te geven voor de overbrenging van kenmerken en tussenvormen van bepaalde vaderlijke en moederlijke karakteristieken die ze konden vaststellen bij het kroost. Ze zagen wel het effect van die mengeling, die vergelijkbaar was met die van water en wijn, en lieten dan ook een aantal uitdrukkingen achter die we nog steeds in de hedendaagse omgangstaal terugvinden, zoals 'van eigen bloed' of 'gemengd bloed'.

Onder die omstandigheden maakten zij dan ook weinig kans om de logica en het belang van een voortplantingssysteem te begrijpen dat zo complex is dat het alles lijkt tegen te spreken wat we vandaag weten over de evolutiewetten.



☞ Bepaalde Polychaeta of Borstelwormen uit de familie van de Syllidae kunnen zich voortplanten door eenvoudige kiemontwikkeling vanuit een lichaamssegment. Bij de soort *Trupanosyllis* is dat het laatste segment dat verschillende organismen kan dragen, zoals geïllustreerd in dit schema.

Vegeterende dieren

We kunnen daadwerkelijk spreken van 'voortplanten' als de afstamming het resultaat is van een 'ongeslachtelijke' voortplanting. Dit houdt in dat een deel van een organisme, meer bepaald een enkele cel, opnieuw kan uitgroeien tot datzelfde organisme waar het uit voortkomt. Het is dankzij die eigenschap dat, vertrekkend van een dergelijke cel van een wortel of een tomaat, een volledige plant kan ontstaan die genetisch identiek is aan de moederplant en er dan ook een kloon van is.

Het uitbotten is een andere manier van niet-geslachtelijke voortplanting en zelfs al roept het woord bijna automatisch een beeld op van de lente en van planten, dan nog belet dat niet dat sommige diersoorten er hun toevlucht toe nemen om zich voort te planten.

We hebben in het eerste deel van deze reeks het geval besproken van de Zoetwaterpoliepen die zich vertakken en dan uitbotten.

En hoewel Sponzen in staat zijn om zich geslachtelijk voort te planten, er zijn ook verschillende Zoet- en Zoutwatersponsoorten die zich niet-geslachtelijk voortplanten om uitgestrekte kolonies te vormen waarvan de individuen allemaal klonen zijn van de moederspons. Ze doen dat door ofwel uit te botten, ten koste van een deel van hun lichaam (zoals bij de soorten *Tethya* en *Mycale*), ofwel, zoals bij de meeste sponzensoorten, vanuit kleine hoopjes cellen – het kiembeginsel – die zich ontwikkelen om uit te groeien tot nieuwe sponzen na de dood van de moederspons.

Maar, zult u zeggen, sponzen zijn per slot van rekening maar rudimentaire diersoorten, die niet eens een bloedsomloop of hersenen hebben. Ze kunnen zich evenmin voortbewegen,

net zoals planten, waar ze ten onrechte vaak worden bijgerekend.

We kunnen evenwel niet hetzelfde zeggen van de wormen. Zo is er bijvoorbeeld de Borstelworm, *Myrianidas pinnigera*, die zichzelf overdwars in tweeën deelt, waarna aan elk deel vervolgens het ontbrekende deel aangroeit om opnieuw een complete worm te vormen.

Nog complexer, en al iets dichter bij de Gewervelde Dieren, gaat het eraan toe bij de 'Zakpijpen', zeeorganismen uit de orde van de Manteldieren, die eveneens in staat zijn tot niet-geslachtelijke voortplanting.

Deze dieren zien er doorgaans uit als kleine wijnzakjes en de meesten zitten vast aan de bodem, zodat men ze op het eerste gezicht voor sponzen zou kunnen nemen. Ze bezitten nochtans het begin van een wervelkolom en in het larvale stadium lijken ze op primitieve visjes.

Net zoals de sponzen hebben de *Ascidiaaceae* (of Zakpijpen) de keuze tussen een geslachtelijke (sommige soorten 'bebroeden' zelfs hun eieren of larven binnenin hun lichaam) en een niet-geslachtelijke voortplanting.

We moeten dus vaststellen dat zelfs sommige volwassen geslachtelijke en complexere diersoorten gespecialiseerde cellen bezitten die ontstaan geven aan verscheidene celtypes waaruit een compleet organisme kan groeien. Anders gezegd, deze cellen behouden tot op zekere hoogte de eigenschappen die de bevruchte eicel oorspronkelijk bezat en waaruit ze zelf zijn ontstaan.

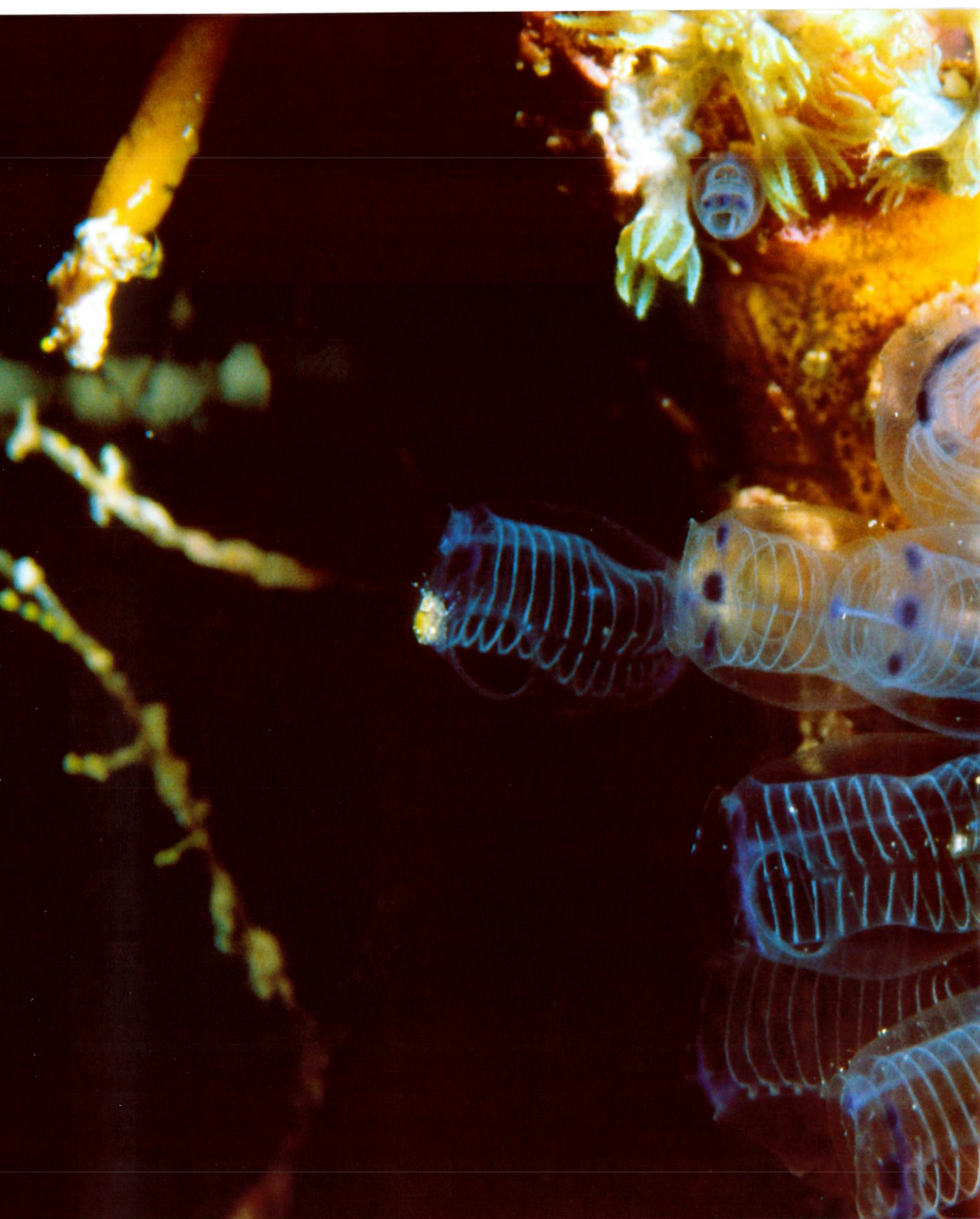
Genereren en regenereren

We moeten ook opmerken dat deze methode van voortplanting overeenkomsten vertoont met het regeneratievermogen van weefsels en organen, dat eveneens afneemt naarmate men



🔍 Bij sommige Borstelwormen is er sprake van geslachtelijke voortplanting aan de oppervlakte door een zwemvorm, het epitocum, dat soms enkel bestaat uit een segment met geslachtsklieren. Dat geldt voor verschillende soorten die verwant zijn met de Nereis. Andere daarentegen planten zich gewoon voort door deling, anders gezegd door fragmentatie, om meerdere individuen te produceren.

🔍 Deze groep Sponzen van het geslacht Clathrina vertegenwoordigt wellicht een kloon, bestaande uit individuen die ontstonden door kiemontwikkeling vanuit een zelfde moederspons. Zoals de meeste Sponzen kunnen ze zich evenwel ook geslachtelijk voortplanten.





Het eenvoudige uitzicht van de Zakpijpen of Ascidiaceae (hier van het geslacht *Clavelina*) verbergt het feit dat ze verwant zijn met de Gewervelde Dieren, vermits hun larve al een aanzet tot wervelkolom bezit. Daarom is het des te opmerkelijker dat ze geslachtelijke en vegetatieve voortplanting combineren.

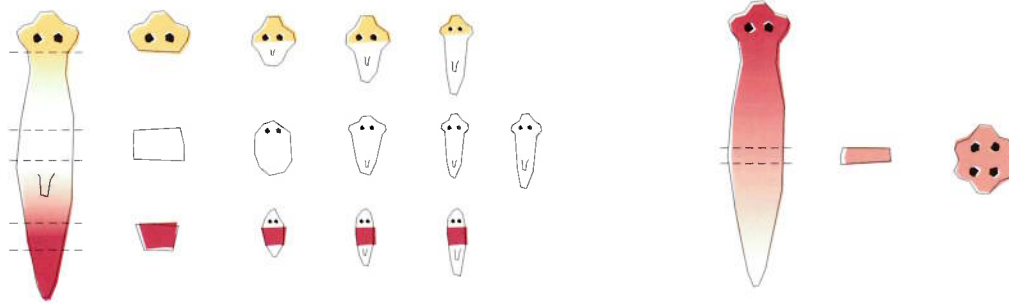


☞ Sommige Zeesterren kunnen zich voortplanten op ongeslachtelijke wijze, hetzij door zich in tweeën te delen in het midden van het centrale plaatje, hetzij door zich te ontdoen van bepaalde armen die vervolgens een volledig dier regenereren - dit gebeurt bijvoorbeeld bij deze Zeester van de Fidji-eilanden, of *Linckia multiflora*.

de evolutionaire ladder bestijgt en progressief daalt wat de vernieuwing van cellen en de genezing van wonden betreft. Wanneer bij wijze van experiment de samenstellende delen van bepaalde sponzen met een zacht skelet van elkaar gescheiden worden, dan kunnen uit enkele van die cellen opnieuw perfect gevormde sponzen ontstaan. Zeesterren, die iets complexer van structuur zijn, zijn niet meer in staat tot dergelijke handelingen, maar ze kunnen wel een arm regenereren die ze bijvoorbeeld verloren hebben tijdens een ontmoeting met een belager. De *Holothuroidea* van Zeekomkommers, leden van dezelfde diergroep - deze van de Stekelhuidigen - kunnen zelfs hun ingewanden vervangen nadat ze deze heb-

ben uitgestoten om af te geraken van een klein visje dat erin parasiteert.

Wanneer regenwormen overdwars in tweeën gesneden worden, dan zullen zich twee volledige wormen gaan vormen, waarbij elk deel daartoe tot vijf segmenten van het ontbrekende deel zal ontwikkelen. Op dezelfde manier zal een deel van een overdwars in tweeën gesneden platworm een kop vormen en aan het andere deel zal de achterzijde opnieuw aangroeien. En wanneer ze overlangs in tweeën gesneden wordt, door de kop en de staart, zal elk deel het ontbrekende deel opnieuw regenereren, dus ofwel de rechter- of de linkerkant, die het verloren heeft tijdens de handeling.



Onder de insecten zijn er verschillende soorten die het verlies van een poot kunnen compenseren door in de plaats een min of meer rudimentaire poot te vormen, die in voldoende mate de functie van het verloren exemplaar opvangt.

Bij de Gewervelde Dieren is die eigenschap over het algemeen beperkt tot de constante vernieuwing van cellen, zoals dat het geval is voor de huid en de darmslijmvliezen.

Bepaalde van hun organen kunnen ondertussen echter zo niet regenereren, dan toch opnieuw tot een normaal functioneringsniveau gebracht worden wanneer ze ernstig werden beschadigd. Het bekendste voorbeeld daarvan vormen wel de Hagedissen die, wanneer ze in gevaar zijn, een stuk van hun staart kunnen afstoten en van de verrassing van de belager gebruikmaken om te ontkomen. Het verloren aanhangsel wordt vervolgens vervangen door een stompje, dat minder elegant is dan het origineel, maar vanuit praktisch oogpunt perfect functioneert. Deze voorbeelden tonen dat de reproductiemogelijkheden vanuit lichaamscellen almaar kleiner worden naarmate men de evolutionaire ladder opklimt. Maar waarom is dat zo?

Is er een verschil tussen een olifant en een bosaardbei?

De vraag die gesteld wordt in de titel en die afkomstig is van een welbekend en grappig

raadseltje (waarbij de oplossing gevonden moet worden in de grijze kleur van de olifant waardoor verwarring onmogelijk is en hij daardoor ook niet bestrooid kan worden met suiker en vervolgens opgegeten) houdt ook een ernstiger antwoord in, die onze aandacht verdient.

Een essentieel verschil tussen de twee organismen ligt in de complete onmogelijkheid van de olifant om zich niet-geslachtelijk voort te planten, of dat nu door middel van uitlopers is (wat men makkelijk kan bevatten) of, zoals het geval is bij de Sponzen, vanuit enkele cellen. Het merendeel van de diersoorten, van Insecten tot Gewervelde Dieren, bevindt zich in dat geval. De cruciale vraag die we ons moeten stellen is het waarom daarvan. Het gaat zeker niet om omvang of gewicht, want ook enorme plantensoorten zijn in staat om zich niet-geslachtelijk voort te planten, terwijl minuscule Vogels of Zoogdieren dat niet kunnen. Nochtans ontwikkelt tijdens de gedaanteverwisseling van sommige Insecten, de volwassen vorm zich vanuit een aantal speciale cellen die gegroepeerd zijn in de 'imagoschij-



↳ Dit schema toont de manier waarop, volgens de positie in de as van het lichaam, een fragment van een Platworm - een worm uit de familie van de Platyhelminthes - opnieuw het voorste en achterste deel van zijn lichaam vormt, of twee voorste delen, dit wanneer het fragment te klein is.

(aangepast naar B. Colin)

Zoals heel wat hagedissen en gekko's, kan de Europese tijkjak, *Hemidactylus turcicus*, zich ontdoen van zijn staart - anders gezegd overgaan tot zelfverminking - en aldus ontsnappen aan een predator. Er zal opnieuw een staart aangroei die niet geheel identiek is aan het verloren orgaan, maar wel perfect zijn functies vervult. ↗

evenmin geëlimineerd: ze verkeren eerder in een soort slaaptoestand. En zoals in het verhaal van Doornroosje, kunnen ook die wel eens gewekt worden...

De klonen doen hun intrede . . .

We moeten hier even de betekenis van het woord 'kloon' verduidelijken.

Wat we zeker weten is dat een Olifant – net als alle andere Gewervelde Dieren – zich niet op een natuurlijke, niet-geslachtelijke manier kan voortplanten, zodat een of meerdere klonen – met andere woorden, individuen die genetisch identiek zijn aan hemzelf – zouden ontstaan. Er bestaan nochtans natuurlijke klonen van verscheidene soorten Zoogdieren, de mens inclus: we hebben het dan over eeneiige tweelingen.

Genetisch identieke eeneiige tweelingen zijn daarmee dus klonen, niet van een van hun ouders, maar van de zygote.

Dit relatief zeldzame fenomeen wordt doorgaans gezien als het resultaat van een fout in de ontwikkeling van een bevruchte eicel. Onder de Zoogdieren zijn er evenwel wel enkele soorten die dit procédé van meervoudige kopieën van vroegtijdige embryo's hanteren om zich voort te planten.

Dat is bijvoorbeeld het geval bij de Gordeldieren, kleine zoogdieren uit Noord- en Zuid-Amerika. Het wijfje van de *Dasypus novemcinctus*, het negengordelige gordeldier, zet na elke dracht een eeneiige vierling op de wereld. Ze wordt echter verslagen door haar verwant de *Dasypus hybrida*, die 6 tot 9 kleintjes baart. In beide gevallen zijn alle jongen gegroeid uit een enkele bevruchte eicel die zich spontaan heeft opgedeeld bij het prille begin van zijn ontwikkeling.

Het belang daarvan is dat, tot een bepaald stadium, alle eigenschappen die de bevruchte eicel oorspronkelijk bezat ook behouden blijven in de cellen van de elkaar opvolgende delingen. Dat betekent ook dat de cellen, door zich te specialiseren, zich onder elkaar organiseren om niet alle eigenschappen tegelijk te laten werken en dat elk celtype zich dus belast met een deel van het programma. Het resultaat van die werkverdeling is dat, naarmate de ontwikkeling vordert, de eigenschap van die cellen om een compleet embryo te kopiëren vermindert en uiteindelijk volledig verdwijnt.

Een bepaalde theorie zegt dat de cellen door zich te specialiseren – en zich te ontwikkelen tot bijvoorbeeld huid-, darm-, lever- of hersencellen – de genetische informatie die ze niet meer nodig hebben, als een soort nutteloze last overboord hebben gegooid.

Dat zou eenvoudigweg verklaard hebben waarom niet-geslachtelijke voortplanting vanuit een cel van een volwassen individu onmogelijk geworden is. Maar we hebben ook het bewijs – we kunnen eerder spreken van bewijzen – dat dat niet waar is, of in elk geval dat het niet opgaat voor alle somatische cellen.

Die bewijzen, die heel wat gespreksstof hebben opgeleverd, zijn de artificiële klonen die bekomen worden vanuit cellen van volwassen individuen, waar het woord 'kloon' dan ook op slaat.

Maar hun bestaan levert ook het bewijs voor de eigenschappen van een eicel, die een somatische cel niet bezit: de mogelijkheid om de ongebruikte en ingeslapen genen in de kern wakker te maken.



In de loop van zijn ontwikkeling ondergaat de Honinginnenpage, *Papilio machaon gorganus*, net als alle andere vlinders, een reeks gedaanteverwisselingen en gaat hij van het stadium van larve - de rups - naar dat van pop, zonder enige gelijkenis met het perfecte insect of imago. Dat houdt in dat de cellen die de nodige genetische informatie bevatten, die verschillende stadia doormaken terwijl ze de eigenschappen van de embryonale cellen behouden.



↪ De worp van het Negengordelige Gordeldier, *Dasypus novemcinctus* (rechts, volwassen dier), bestaat stelselmatig uit eeneiige vierlingen, ontsproten aan een en hetzelfde embryo dat zich in het begin van zijn ontwikkeling spontaan verdeeld heeft. Bij andere Zoogdieren heeft men bij een meervoudige dracht meestal te maken met twee-eiige meerlingen, zelfs al is de gelijkenis tussen de kleintjes even groot als bij deze Labrador Retrievers. ↪



Hello Dolly !

Vroegere experimenten – in de jaren 1950 – hadden reeds aangetoond dat, als de kern uit de eicel van een kikker wordt vervangen door de kern van een darmcel van een zeedonderpad, men kans maakte dat deze ertoe gebracht kan worden om zich te ontwikkelen tot een volledige kikker.

De recente klonering van een Schaaap en de geboorte van de fameuze Dolly die daarvan het resultaat was, geven een antwoord op de vraag hoe het zit met de genetische bagage van de cellen van een volwassen Zoogdier. Dit feit speelde zich af in 1997 en sindsdien

heeft Dolly bewezen dat zij volkomen normaal is omdat zij een lammetje wierp, Bonnie genaamd, dat op de klassieke manier was ontstaan.

Sindsdien werden er klonen gemaakt op een gelijkaardige manier vanuit de cellen van Muisen, Geiten, Koeien en, recentelijk nog, Varkens. Niemand denkt er echter aan om het draagei te vervangen door gelijk welke andere cel om te zien of ook die zich tot een embryo zou ontwikkelen.

Wat heeft de natuur echter verhinderd om een dergelijke voortplantingsmethode 'uit te vinden', waarbij bepaalde somatische cellen van een volwassen individu spontaan (en daardoor ook makkelijker dan in de handen van de onderzoekers) tot zo'n soort operatie zouden zijn gekomen? Alles hangt af van een belangrijk detail, namelijk de buitengewone eigenschappen van de eicel.

Al deze bevindingen gaan in werkelijkheid terug op twee eigenschappen van het cytoplasma van de eicel, die haar ook zo specifiek maken.





De eerste eigenschap bestaat in een herprogrammering van de getransplanteerde kern zodat hij opnieuw in staat is om alle genen hun functie te laten vervullen. De tweede eigenschap bestaat uit de mogelijkheid om aan dat programma te beantwoorden, meer bepaald om zich op te delen en de embryonale ontwikkeling te realiseren, zoals dat gebeurt bij een normale bevruchting.

Men kan zich afvragen waarom een dergelijke methode om een volwassen dier te klonen – ‘autoklonen’ in zekere zin – door de evolutie lijkt te zijn verworpen. Het eerste idee wat ons te binnen schiet draait rond de complexiteit van de organisatie, waardoor een niet-geslachtelijke voortplanting onmogelijk wordt.

Maar is het niet precies omgekeerd? Is het niet eerder de niet-geslachtelijke voortplanting die de mogelijkheid om complexiteit te creëren aan banden legt?

Anders gezegd, is een geslachtelijke voortplanting niet als enige in staat om complexe organismen te creëren zoals Insecten, Vissen, Reptielen, Vogels... en Olifanten?

En heeft zijzelf niet elke terugkeer tegengehouden door de extreme scheiding van taken als overlevings- en voortplantingsfuncties waardoor ze wordt gekenmerkt?

We zullen zien dat dat inderdaad het antwoord op onze vragen is, maar eerst moeten we onderzoeken waarom de geslachtelijke voortplanting zo bijzonder is.

Deze negen koeien en kalveren, producten van de biotechnologie, vormen een kloon, verkregen aan het INRA in Jouy-en-Josas (Frankrijk). De drie oudste dieren stammen van embryonaal klonen, de zes andere van klonering uit somatische cellen waarvan de kern werd overgebracht in een eicel die voordien ontdaan werd van zijn eigen kern.



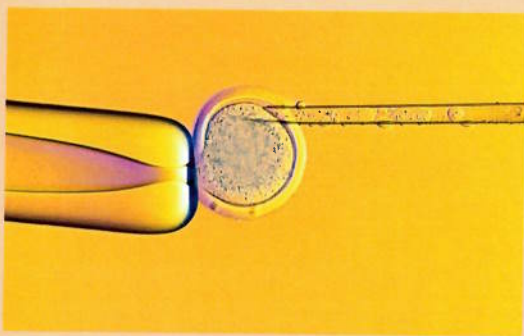
Geslacht, wat is dat precies?

Op het eerste gezicht lijkt deze vraag misschien wat naïef. Nochtans beginnen de meeste werken over biologie met de voortplanting als onderwerp op de een of andere manier precies met die vraag.

Eenvoudig recept voor het kloneren:

1. celkernen isoleren uit borstklieren (deze werden op voorhand uit een volwassen ooi gehaald en in vitro gekweekt);
2. een rijpe eicel bij een andere ooi weghalen (een ooi met een andere kleur dan de eerste, zodat men zeker kan zijn van eventuele conclusies);
3. de kern uit deze cel weghalen;
4. de kern van de cel uit de borstklieren in de eicel inbrengen en de op die manier 'bevruchte' eicel - dat moet men tenminste hopen - gedurende enkele celdelingen in cultuur houden;
5. de eicel in de baarmoeder van de draagooi implanten;
6. ... wachten!

In één geval - dat komt neer op ongeveer 0,3 % van alle pogingen - hebben al die handelingen geleid tot een geboorte, en wel van Dolly, wat beslist een heuse prestatie is als men de traumatiserende handelingen met de betrokken kernen en cellen mee in rekening brengt.



Het begin van het antwoord wijst meestal op het bestaan van twee herkenbare geslachten – of seksen – bij dieren, het ene mannelijk, het andere vrouwelijk.

Daarmee schieten we echter nog niet veel op, want men moet zich eerst de vraag stellen wat zowel het mannetje als het vrouwtje precies definieert.

Ik zeg wel degelijk datgene wat hen definieert en niet wat hen van elkaar onderscheidt. Immers, als het alleen daarom zou gaan, dan zou het onderscheiden van die uiterlijke en zichtbare kenmerken – de secundaire geslachtelijke kenmerken – niet altijd een eenvoudige zaak zijn.

Onder bepaalde vogelsoorten – waaronder enkele soorten Zwanen, Reigers, Jan-van-Genten, Pelikanen, Vlaamse Gaaien en nog vele andere – is er geen merkbaar verschil tussen beide geslachten. Dat is ook het geval bij een aantal soorten Amfibieën en Vissen.

En zelfs als er een morfologisch verschil bestaat dat beide seksen onderscheidt, dan is het vaak heel subtiel.

Ik weet niet zeker of u er enige baat bij heeft te weten dat het mannetje van onze Huisvlieg, de *Musca domestica*, in zijn samengestelde ogen een dorsale zone bezit waar de facetogen groter zijn dan elders. Die zone, die in het Engels 'love spot' (liefdesplek) wordt genoemd, is specifiek bedoeld om de bewegingen van het wijfje te volgen wanneer het mannetje een poging onderneemt om een partner te zoeken. Bovendien vervagen de seksuele verschillen, zelfs als ze al duidelijk zijn, dikwijls buiten het voortplantingsseizoen.

Dat geldt niet voor de omvang... hoewel we er dikwijls foutief van uitgaan dat het mannetje groter en sterker is dan het wijfje. De geldigheid van een dergelijke opvatting is echter

↳ Dolly, het beroemde, door klonering verkregen schaap - gerealiseerd in het Roslin Institute in Edinburgh - staat hier te kijk samen met haar dochter Bonnie, het eerste lammetje waaraan zij via normale, 'biologische weg' het leven schonk. Sindsdien kreeg zij nog drie lammetjes, waarmee meteen werd aangevoond dat zij helemaal normaal is, althans op dat vlak.

↳ Extractie met de micropipet (onder de microscoop) van de kern van een schapeicel met het oog op zijn vervanging door de kern van de cel van de borstklier van een volwassen schaap.





niet algemeen (en gaat evenmin op als we het hebben over het meest opvallende uiterlijk).

Bij Haviken, Arenden en Sperwers is het wijfje groter en zwaarder dan het mannetje. Om die reden wordt een mannetjesvalk- of sperwer dan ook een 'tersel' genoemd: hij is ongeveer een derde kleiner dan zijn partner.

De organen die een rol spelen bij het vrijmaken van de gameten, en bij de leg of de paring – met andere woorden de primaire seksuele kenmerken – zijn in principe betrouwbaarder criteria.

Ze zijn echter niet altijd goed zichtbaar en de voortplantings- en bevruchtingsmethodes zijn soms erg verschillend, afhankelijk van de klasse van dieren. En ook al kunnen we ze identificeren, dan betekent dat dikwijls dat we de twee geslachten van een soort al moeten kunnen onderscheiden, want de geslachtsorganen lijken niet noodzakelijk op die van de Zoogdieren, waar we meer mee vertrouwd zijn.

We moeten dan ook nog het orgaan in kwestie weten te vinden vooraleer we het geslacht kunnen onderscheiden, want bij vele soorten

bevinden de geslachtsorganen zich op behoorlijk onverwachte plekken.

Bij de *Pantopoda* (letterlijk 'Veelpotigen') of *Pycnogonida* – zoals *Colossendeis colossea* of *Macropodia longirostris*, die soms 'Zeespinnen' worden genoemd, ook al hebben deze Schaaldieren niets te maken met de Krabben die dezelfde naam dragen – bevinden de geslachtsopeningen zich ter hoogte van het tweede segment van hun lange poten.

Bij Wijngaardslakken moet men de geslachtsopeningen achteraan de kop gaan zoeken. Anderzijds kunnen zelfs de zichtbare primaire seksuele kenmerken bedrieglijk zijn.

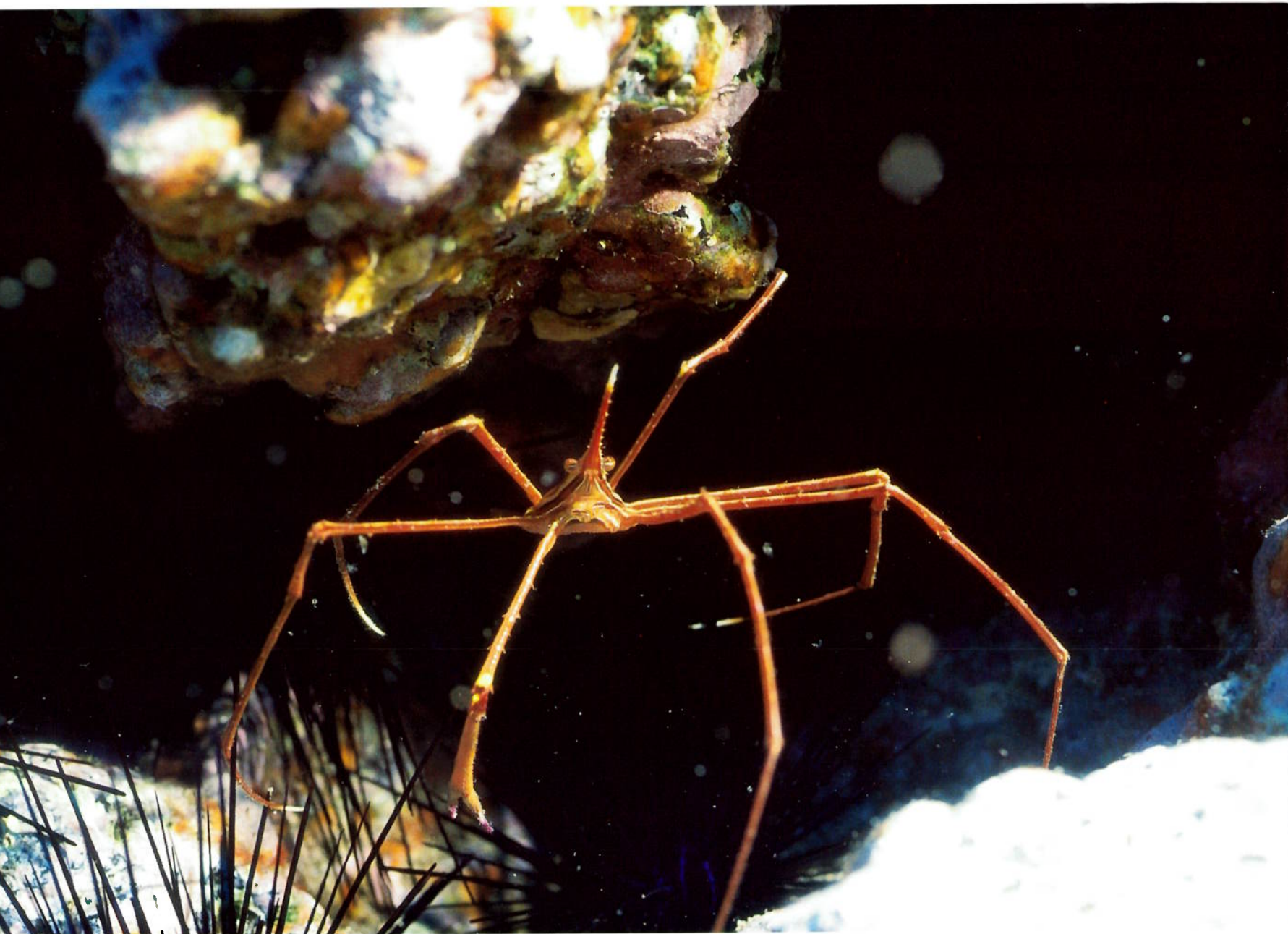
Bij de Gevlekte Hyena bijvoorbeeld vertoont het wijfje uiterlijke seksuele organen die op een dergelijke mate op de mannelijke voortplantingsorganen lijken dat men ooit aannam dat deze dieren hermafrodiet waren, ook al weten we vandaag wel beter.

☞ [p.20] Zoals bij vele vogelsoorten, onderscheidt op het eerste gezicht niets het mannetje van het wijfje bij de Jan-van-Gent, *Sula bassana*.

☞ Bij de Sperwer, *Accipiter nisus*, en bij andere roofvogels, is het mannetje een derde kleiner dan het wijfje, maar als men twee individuen van verschillende grootte ziet, kan het, zoals hier, gaan om een volwassen vogel en een jong.

Afgaan op het gedrag kan in bepaalde gevallen bedrieglijk zijn, zoals blijkt uit de paring van de Wijngaardslak, *Helix pomatia*, want in werkelijkheid zijn alle betrokken individuen hermafrodieten. ☞

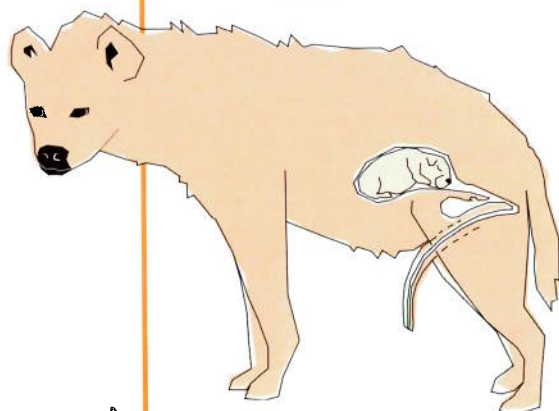




Waarvoor moeten we dus opletten? Alleen de microscoop kan absolute zekerheid brengen!

Geslacht onder de microscoop

Maakt u zich geen zorgen, we gaan geen olifant, noch een vlieg, onder het glas van de microscoop stoppen.



Voor een bioloog moet een definitie van het begrip geslacht op celniveau gezocht worden, bij de voortplantingscellen – de gameten – zelf dus en in het feit dat het om twee soorten cellen gaat, waarbij elke cel voorzien is van de helft van de genetische bagage van de soort. Een daarvan is niet in staat om zich voort te bewegen, maar kan zich wel opdelen: dat is per definitie de vrouwelijke gameet of eicel. De andere, die doorgaans veel kleiner is, kan zich wel voortbewegen, maar is niet in staat om zich op te delen: het gaat om de mannelijke gameet of spermatozoïde. Het wordt vanaf hier dus makkelijk wat de bepaling van het 'geslacht' van een organisme betreft: het vrouwtje is dan eenvoudigweg het

dier dat eicellen in zich draagt, het mannetje dat dier dat spermatozoïden in zich heeft.

Bij dieren die zich geslachtelijk voortplanten draait het dus allemaal rond bevruchting, dat betekent dat de twee cellen bij elkaar moeten kunnen komen opdat de ontwikkeling van een embryo van start zou kunnen gaan. Dat houdt een versmelting van de kernen van de twee gameten in en een samenvoeging van hun genetische informatie.

De primaire en secundaire seksuele kenmerken (en daar hoort ook het gedrag bij) zijn vanaf hier, en in verschillende gradaties, de middelen waarmee dit programma wordt uitgevoerd.

We hebben het in het eerste boek van deze reeks gehad over de impact die gespecialiseerde voortplantingscellen kunnen hebben op de broedzorg van beide ouderdieren.

We zullen zien dat deze cellen eveneens deel uitmaken van de 'belangenberekening', die voor elk van de ouderdieren de meest rendabele voortplantingsstrategie zal bepalen.

De oorsprong van geslachten

De fusie van twee cellen betekent vooralsnog niet dat het per definitie om twee cellen van een verschillend geslacht gaat. Bij bacteriën bijvoorbeeld, maar ook bij eencellige dieren of *Protozoa* – zoals Pantoffeldiertjes – zien we eenzelfde proces zonder dat de betrokken cellen ook maar enig verschil vertonen.

Pantoffeldiertjes – die nauwelijks waarneembaar zijn – zijn afgezoomd met verschillende rijen trilharen waarmee ze kunnen zwemmen in de stilstaande wateren waar we ze over het algemeen terugvinden (vandaar ook de naam *Infusoriën* of Trilhaardiertjes die gegeven wordt aan de diergroep waartoe ze behoren).

Zoals alle *Protozoa* vermenigvuldigen ze zich door deling, waaruit dan twee dochtercellen ontstaan, die zich op hun beurt gaan delen. Dat gebeurt generatie op generatie, waardoor hun toename daadwerkelijk exponentieel wordt.

In bepaalde omstandigheden grijpen ze echter terug naar een andere voortplantingsmethode, de zogenaamde conjugatie.

In dit geval reageren de Pantoffeldiertjes op chemische signalen die hen ertoe aanzetten dichter bij elkaar te komen, zich aan elkaar vast te hechten en hun membranen gedeeltelijk te laten fuseren. Vervolgens vindt een uitwisseling van genetisch materiaal plaats.

Een Pantoffeldiertje bezit normaal gezien twee types van kernen, een grote – de macronucleus – en een kleiner type, waarvan er twee exemplaren bestaan en dat logischerwijze micronucleus gedoopt werd.

Op het ogenblik van de fusie elimineert elk van de partners er twee om nog een micronucleus te behouden waar, na achtereenvolgende delingen, verschillende exemplaren uit ontstaan – de eerste deling heeft tot gevolg dat de genetische bagage gehalveerd wordt.

Van die exemplaren worden er slechts twee bewaard, de rest wordt uitgeschakeld en vernietigd.

Elk van de Pantoffeldiertjes brengt dan een van zijn kernen in het cytoplasma van zijn partner, en zodra dat is gebeurd, gaat die fuseren met de andere aanwezige kern.

Wat de kruising aangaat, beschikken de twee cellen nu over een unieke micronucleus, die echter opnieuw voorzien is van een complete genetische bagage.

Zodra dat is gebeurd, gaan de Pantoffeldiertjes weer uit elkaar en produceren ze elk op hun beurt vier dochtercellen met het normale aantal kernen dat in pand werd gegeven – meer

↳ Bij de 'Zeespinnen' uit de familie van de *Pycnogonidae* (hier de *Macropodia colosseus*) bevinden de geslachtsorganen zich heel discreet op een segment van hun poten, wat het onderscheid tussen de seksen er niet op vergemakkelijkt.

↳ Schematische voorstelling van het vermannelijkte uitzicht van de geslachtsorganen van de vrouwelijke *Hyena*.

(naar Christine Drea, in Sarah Blaffer Hrdy, 1999)

Zoals alle Protozoa kunnen Pantoffeldiertjes, *Paramecium caudatum*, zich voortplanten door splitsing, dit is door eenvoudige deling, en aldus ontstaan geven aan twee cellen die identiek zijn aan de moedercel. ↗

bepaald twee kleine en een grote – en dat geboren werd uit de deling van de unieke kern die door de moeder werd aangebracht na de conjugatie.

Voorzien van een geheel verse genetische bagage en van een geheel nieuw model, beginnen de dochtercellen zich te delen, delen en delen, gewoonweg zoals elke Protozoa dat zou doen. Sommigen zien de kleine, zich verplaatsende kern als het equivalent van de mannelijke gameet. De kern die op zijn plaats blijft en waarmee de eerste versmelt, kan dan weer vergeleken worden met de vrouwelijke gameet. Maar we kunnen hier nog niet echt van geslacht spreken, aangezien de twee Pantoffeldiertjes er identiek uitzien en een gelijkaardige rol spelen in het conjugatieproces.

Hoe dan ook, het is logisch om te zeggen dat de Pantoffeldiertjes een complexe voortplantingsmethode hebben ontwikkeld waarbij een deel van hun genetische bagage samengesmolten wordt, omdat zijzelf en hun soort er enig voordeel uit zouden kunnen halen. Het idee dat ons hierbij voor de geest komt is dat dit

betrekking heeft op de vorming van een nieuwe combinatie van genen.

Anderzijds lijkt deze manier van voortplanten op een eerste poging om de voortplantingsfuncties en de eenvoudige overlevingsfuncties van elkaar te scheiden, door zich te specialiseren.

De grote kern van de Pantoffeldiertjes staat immers maar in voor de overlevingsfuncties van de cel en speelt dus een rol die gelijkaardig is aan deze van de somatische cellen of lichaamscellen die bij meercellige diersoorten eveneens slechts een overlevingsfunctie hebben binnen het organisme.

De kleine kern kan dan gezien worden als het 'kiembeginsel', dat een gelijkaardige functie vervult als de kiemcellen die bij dieren de gameten produceren.

Op die manier wordt een evolutieve weg ingeslagen die er meer en meer toe neigt om de belangrijke functies voor de overleving van het individu – zijn huidige toestand – en de functies die betrekking hebben op de overbrenging van zijn genetisch patrimonium – zijn toekomst en deze van zijn soort – scherp van elkaar te onderscheiden.

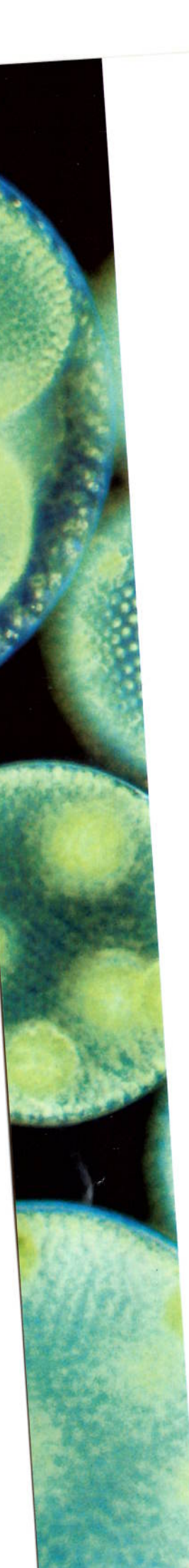
Specialisten in voortplanting

Een stap verder in de richting van een geslachtelijke voortplanting bestond waarschijnlijk in de verschijning van eencellige organismen die zich min of meer zoals onze Pantoffeldiertjes gedroegen, maar waarbij het werk verdeeld werd.

Een van de partners zou op die manier – net zoals de spermatozoïde – enkel de functie van kerndonor op zich hebben genomen, de andere die van ontvanger, die – zoals de eicel – ook nog eens het nodige cytoplasma leverde voor



☞ **Pantoffeldiertjes**
Kunnen zich daarnaast ook
voortplanten door conjugatie,
een complex proces waarbij
kernen uitgewisseld worden
tussen twee cellen die
samen smelten en die aldus
een nieuwe vermenging van
genetisch materiaal
verwezenlijken.



de overleving van het product van die versmelting en voor de uitdrukking van al zijn nieuwe mogelijkheden.

Op een hoger organisatieniveau heeft de groepering van verschillende cellen in kolonies eerst en vooral geleid tot een werkverdeling, waarbij sommige cellen in de kolonie instonden voor 'huishoudelijke' taken – voeden, beschermen, verplaatsen van de kolonie – en andere uitsluitend voor de voortplanting.

Het volgende stadium bestond uit een groepering van de cellen die tot dezelfde 'beroepscategorie' behoorden, en heeft uiteindelijk weefsels en gespecialiseerde organen doen ontstaan, waarvan er een instond voor de aanmaak van gameten.

Op die manier zouden de echte veelcellige organismen zijn ontstaan, die de voorouders zijn van de veel complexere organismen die vandaag onze planeet bevolken.

Nog later zouden dan uiteindelijk twee verschillende vormen verschenen zijn, waarvan een mannelijke functies bezat, de andere vrouwelijke functies.

We kunnen argumenten aanvoeren in het voordeel van een schema dat gelijkaardig is aan datgene dat ik net geschetst heb, door het feit dat bepaalde organismen die cruciale stappen onder onze ogen lijken uit te voeren.

Het gaat hierbij bijvoorbeeld om de groene algen van de familie Volvocales. In deze familie vinden we eencellige wezens, zoals de *Chlamydomonas*, maar evenzo kolonievormende organismen zoals de *Volvox*.

Er bestaat een twintigtal *Volvox*-soorten, waaronder vier Europese.

Ze leven allemaal in kolonies met een diameter van maximaal 1 millimeter die, afhankelijk van de soort, uit 500 tot 60000 cellen bestaan, en vergelijkbaar zijn met één cel van een

Chlamydomonas. En net zoals deze zijn ze eveneens voorzien van twee zweepvormige aanhangsels (de zweepdraden of flagella) waarmee de kolonie in staat is zich voort te bewegen in het water.

De cellen zijn op een dergelijke manier gerangschikt dat hun zweepdraden naar buiten gericht zijn, en ze stemmen hun bewegingen op elkaar af zoals zwemsters van synchrone waterballetten. Daardoor kan het geheel zich op een gecoördineerde manier voortbewegen, zoals ook een meercellig dier dat zou doen.

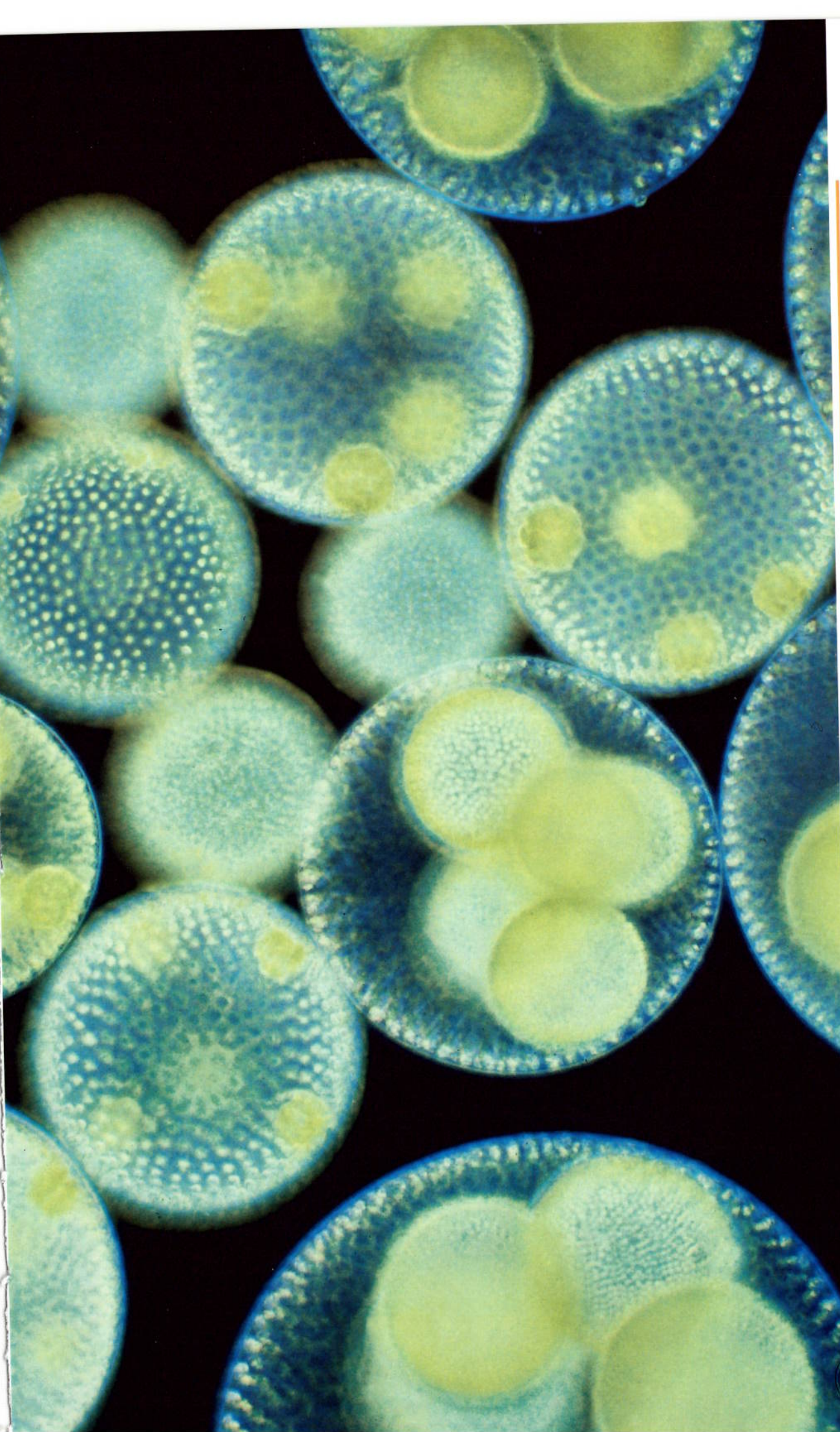
De vergelijking gaat nog verder, want door zich aan elkaar te hechten, hebben de meeste cellen verzaakt aan hun eigen voortzetting en de voortplanting gedelegeerd aan slechts enkele cellen – 1% in het geval van *Volvox carteri*. Deze kolonies kunnen zich eveneens op twee manieren, geslachtelijk en ongeslachtelijk, voortplanten.

In het eerste geval ontstaan uit de deling van bepaalde cellen kleine kolonies die, binnenin de moederkolonie, voor de microscoop goed zichtbare massa's vormen, en wachten om losgelaten te worden en zo een autonoom bestaan te leiden.

De geslachtelijke voortplanting kan worden gerealiseerd door op elkaar gelijkende gameten ofwel, zoals dat het geval is bij *Volvox*, door goed van elkaar onderscheiden eicellen en spermatozoïden, en kan wel of niet betekenen dat er ook verschillende geslachten zijn.

Zoals bij de Pantoffeldiertjes kan dit proces op gang worden gebracht door bepaalde milieuomstandigheden, bijvoorbeeld door een thermische shock bij de *Volvox carteri*, waardoor de geslachten van elkaar worden gescheiden.

De eerste mannelijke kolonie die – we weten niet hoe – in dat milieu verschijnt, geeft de aanzet voor de gesynchroniseerde productie



Groene algen van de familie van de Volvocales komen voor onder de vorm van kolonies die functioneren als een enkel organisme waarbinnen al sprake is van specialisatie tussen somatische cellen en voortplantingscellen. Door eenvoudige deling kunnen laatstgenoemde dochterkolonies vormen - zoals men er hier ziet binnen een kolonie van de soort *Volvox aureus*. Daarnaast kunnen ze zich ook voortplanten op geslachtelijke wijze, vanuit gameten, met of zonder scheiding tussen de seksen. Aldus zijn ze een voorafspiegeling van de scheiding tussen somatische en kiemcellen die kenmerkend is voor planten en hoger ontwikkelde diersoorten.





Zoals bij de meeste
Katachtigen en bij andere
Zoogdieren, ontketent bij
de Sumatraanse tijger
(*Panthera tigris sumatrae*)
de paring de ovulatie. Soms
volstaat al de aanwezigheid
van een mannetje. Dat doet
denken aan de Volvox
waarbij eicellen worden
geproduceerd wanneer
binnen de populatie een
mannelijke kolonie opduikt.

van gameten bij de andere, door een kleine proteïne uit te stoten in een onooglijke hoeveelheid, die echter toch groot genoeg is om een invloed te hebben op ongeveer een half miljoen kolonies.

Moeten we hier niet een vergelijking maken met de hormonen, feromonen en andere chemische signalen die de geslachtelijke voortplanting bij dieren in gang zetten?

De aanwezigheid van mannelijke kolonies is bovendien nodig om de productie van eicellen bij de vrouwelijke kolonies te stimuleren, wat doet denken aan het feit dat bij bepaalde Zoogdieren de paring ervoor zorgt dat er een eicel vrijkomt.

Bij *Volvox* omgeeft de cel die ontstaan is uit de samensmelting van gameten – of de zygote – zich met een dikke wand; vervolgens blijft ze zitten binnenin de kolonie. Pas wanneer deze afsterft, wordt ze bevrijd.

Het belang dat biologen aan deze algen hechten (enkele biologen beschouwen ze overigens als dieren, ondanks het feit dat ze chlorofyl produceren) is gestoeld op hun hoop om via deze organismen te achterhalen hoe de scheiding van de lichaams- en voortplantingsfuncties zich heeft voltrokken en hoe de overgang van een niet-geslachtelijke naar een geslachtelijke voortplanting is ontstaan.

Een andere vraag die hen bezighoudt peilt naar het 'waarom' van een dergelijk voortplantingsmechanisme en naar het voordeel dat het bestaan van twee geslachten zou kunnen hebben.

Waarom bestaan er geslachten?

Het doel van de voortplanting geheel aan de voortplantingscellen toevertrouwen, betekent niet noodzakelijk een scheiding van geslachten.

Integendeel zelfs, zoals anderen het ons hebben voorgedaan kunnen we ervan uitgaan dat voor een bepaalde soort de kost van een geslachtelijke voortplanting die van een niet-geslachtelijke voortplanting schromelijk overstijgt, precies omdat er noodzakelijkerwijs mannetjes geproduceerd moeten worden.

Het mannetje moet immers eerst bij het wijfje langs om zijn bijdrage te kunnen leveren aan de voortplanting van de soort, terwijl het wijfje, zoals dat bij sommige soorten het geval is, alleen zou kunnen instaan voor de ontwikkeling van haar eieren door het mechanisme van de parthenogenese.

Waarom moeten we de biologische kost toeschrijven die verband houdt met het soms erg gecompliceerde gedrag dat het gevolg is van de scheiding van de geslachten opdat de gameten zich zouden kunnen verenigen?

Dat is dan ook de reden waarom biologen tot de volgende vraag zijn gekomen: 'Waarom bestaat er zoiets als geslacht?'

Want ondanks alles heeft het leven zich gedurende miljoenen jaren afgespeeld zonder de notie 'geslacht' en zoveel soorten doen dat nog steeds op die manier. Waarom is de geslachtelijke voortplanting dan ontstaan en hoe is ze erin geslaagd om zich staande te houden en zelfs de dominante voortplantingsmethode te worden onder een meerderheid van klassen van dieren?

Waar moeten we de dividenden van een dergelijke investering gaan zoeken?

Een deel van het antwoord kan misschien gegeven worden door het Pantoffeldiertje en de *Volvox*, waar het bestaan van een geslacht facultatief is en afhankelijk lijkt te zijn van ongunstige milieuomstandigheden. Dat suggereert inderdaad dat de geslachtelijke voortplanting een efficiënter antwoord kan bieden

dan de niet-geslachtelijke voortplanting op veranderingen in externe omstandigheden, op fysieke of chemische stress, of op ecologische crisissituaties.

Met andere woorden, organismen *passen zich* niet aan, ze zijn al aangepast of niet en dat zou dan ook de reden zijn waarom ze door de mazen van het net van de natuurlijke selectie kunnen glijpen of niet.

Vandaar dan ook de idee dat de geslachtelijke voortplanting in staat is om sneller een voldoende aantal nieuwe verschijningsvormen in de systematiek van de evolutie te laten optekenen, zodat ten minste een of andere vorm slaagt in deze zichzelf voortdurend herhalende opgave.

De Rode Koningin en het geslacht

Een theorie wil dat het selectieve voordeel van een geslachtelijke voortplanting berust op de grote snelheid van de diversificatie waaraan de vermenging van genen de voorkeur geeft binnen een soort.

Men heeft dit concept wel de 'theorie van de Rode Koningin' genoemd, naar de Rode Koningin in *Through the Looking Glass*, die verklaarde dat je in haar hectische wereld onophoudelijk snel moest lopen, alleen al om maar ter plaatse te blijven.

Het idee dat eraan ten grondslag ligt wil dat de diversiteit aan vormen die zijn voortgekomen uit geslachtelijke voortplanting het parasieten of belagers moeilijker maakt om zich aan te passen aan hun gastheren of prooien.

Parasieten en gastheren, net zoals belagers en prooien, zijn immers verwickeld in een soort loopwedstrijd, die vergeleken kan worden met een 'wapenwedloop' tussen naties, in die mate dat elke evolutieve vooruitgang van de verdediging van de ene soort gevolgd wordt door een vooruitgang van de middelen van de andere soort om die te omzeilen.

De theorie van de Rode Koningin houdt daarmee in dat een soort die zich onder dezelfde omstandigheden niet-geslachtelijk voortplant minder veranderlijk is en daardoor makkelijker infesteerbaar is voor parasieten in verge-



'Zie je, hier moet je zo hard mogelijk lopen om op dezelfde plaats te blijven'. Aldus drukt de Rode Koningin zich uit in 'Through the Looking Glass' van Lewis Carroll. Verwijzend naar dat personage (hier getekend door John Tenniel) gaf men de naam 'theorie van de Rode Koningin' aan het concept dat stelt dat de geslachtelijke voortplanting de soorten een selectief voordeel geeft in de onophoudelijke wedren tegen de veranderingen in het milieu en tegen predatoren en parasieten.



zoo zoom zoom+

lijking met een soort die zich geslachtelijk voortplant.

En dat is ook wat zich daadwerkelijk lijkt af te spelen, zoals aange- toond wordt door de observaties van een Zoetwaterslak die aan de andere kant van de wereld leeft, zoals zijn naam, *Potamopyrgus antipodarum*, suggereert.

Deze soort, die in de bergmeren van Nieuw-Zeeland leeft, wordt frequent geparasiteerd door een zuigworm die zijn genitale klieren verslindt. Uiteraard wordt de geïnfecteerde slak daardoor steriel. Amerikaanse onderzoekers

hebben aangetoond dat de niet-geslachtelijke vorm van *Potamopyrgus* overheerst in wateren met een lage densiteit aan deze parasieten, terwijl anderzijds de zich geslachtelijk voortplantende vorm vooral voorkomt in wateren die rijk zijn aan die zuigwormen.

Diezelfde ploeg heeft ook twee soorten Guppies vergeleken die beide leven in de plassen langs de oever van de Rio Fuerte in Mexico en aangetoond dat de geslachtelijke vorm, *Poeciliopsis monacha*, veel minder door de larven van de zuigworm *Ulvex sp* aangetast is dan de hybride vorm, *Poecilia2monacha-lucida*, waarvan het ei zich zonder bevruchting ontwikkelt en de afstammelingen dus genetisch identiek zijn aan het ouderdier.

Het geslacht, een instrument van de evolutie

Deze twee gevallen tonen goed aan dat de geslachtelijke vorm een selectief voordeel heeft op de niet-geslachtelijke vorm, waarvan de afstammelingen genetisch allemaal identiek zijn en dat gedurende langere tijd, zodat de parasieten zich ook makkelijker kunnen aanpassen. Anderzijds lijkt het mij dat de theorie van de Rode Koningin ons een manier geeft om de evolutie te interpreteren, waarbij een eerste-rangsrol gegeven wordt aan de ontwikkeling van de voortplantingsorganen.

De geslachtelijke voortplanting lijkt wel een onvergelijkbaar middel voor het leven om zowel een antwoord te bieden op de veranderingen in de eigenschappen van een milieu, als op de bestaande diversiteit van de oorspronkelijke milieus.

Het is dan ook logisch te denken dat de geslachtelijke voortplanting, precies door verantwoordelijk te zijn voor het enorme aantal, ook vormen heeft opgeleverd die compatibel waren met nieuwe milieus, die verschillend zijn van die relatief stabiele milieus waar het leven zich gedurende miljoenen jaren heeft ontwikkeld en heeft standgehouden via ongeslachtelijke voortplanting.

De verschijning van de voorouderlijke vormen van de grote hedendaagse takken in de evolutiestamboom van het leven heeft, zo weten we vandaag, zich op een explosieve manier voorgedaan aan het begin van het Cambrium, zo'n 600 miljoen jaar geleden.

Een verleidelijke hypothese zou erin bestaan dat die 'explosie' het resultaat geweest is van de 'uitvinding' van de geslachtelijke voortplanting – en ze is inderdaad minstens even

oud – zodat in zekere zin de lont aan het kruit werd gestoken.

Haarten op tafel

Om te begrijpen waar het precies om draait, moeten we een aantal details naderbij gaan bestuderen en de hoofdrolspelers voorstellen in dit ballet der genetica. Ik heb reeds de chromosomen vernoemd, kleine lichaampjes in de vorm van staafjes die zich in de celkern bevinden en de dragers zijn van de genen die de kenmerken van het individu bepalen.

Op enkele uitzonderingen na is de kern van somatische cellen van weefsels en organen bij alle veelcellige dieren diploïde. Dat betekent dat de kern een aantal van $2n$ chromosomen bezit, waarmee het belangrijke feit aangegeven wordt dat de zogenaamde chromosomen in n verschillende paren verdeeld zijn, waarvan het totale aantal karakteristiek is voor een bepaalde soort. Vandaar dan ook het adjectief diploïde – van het Grieks, *diplos*, 'dubbel' – om te verwijzen naar het feit dat er tweemaal n chromosomen zijn.

De waarde n stemt dus overeen met het aantal chromosomen in de 'halve genetische bagage', waar we reeds hierboven naar verwezen, of met andere woorden het haploïde aantal – van het Grieks *haplos*, 'enkel' – zoals aanwezig in de gameet.

De waarde $2n$ verschilt grondig van soort tot soort. Die waarde stemt overeen met 2 bij de Parascaris, een rondworm uit de groep van de Zuigwormen, en met 4 bij zijn neef de Paardenspoelworm, *Ascaris megalocephala bivalens*, bij de Salamander is dat 24 en bij de Mens 46, zodat elke soort dus, respectievelijk 1, 2, 12 en 23 paar chromosomen bezit.

Er bestaat geen eenvoudig verband tussen het evolutieniveau en het aantal chromosomen van een soort. Zo bezit de Heremietkreeft, *Eupagurus bernardus*, 254 chromosomen, terwijl dat er bij de Mens slechts 46 zijn. In werkelijkheid lijkt de evolutie veeleer de genen die deelnemen aan dezelfde functies te verenigen; door die samenvoeging vermindert het aantal chromosomen.

Om beter te begrijpen wat zich precies afspeelt, moeten we ons een stel kaarten voorstellen met 'harten' en 'schoppen' die worden verdeeld onder twee spelers.

Een manier om verder te gaan zou erin bestaan om aan de ene de harten te geven, en aan de andere de schoppen, maar dat zou slechts twee spelmogelijkheden inhouden — de ene ontvangt de schoppen, de andere de harten, zoals men kaartspeelt met een enkele aas of met dertien kaarten van dezelfde kleur.

Een andere manier om de verdeling te organiseren zou er echter kunnen in bestaan de kaarten te schudden vooraleer ze verdeeld worden, en er vervolgens voor te zorgen dat elke speler een aas ontvangt, een koning, enz., maar zonder onderscheid van de kleur van de kaart. Dat creëert een groter aantal (spel)mogelijkheden: met enkel de aas en de koning, geeft dat al 4 in plaats van 2 mogelijke combinaties (meer bepaald, bovenop de twee gelijke mogelijkheden van het bovenstaande spel, is er ook een spel met een schoppenaas-hartenkoning en een spel hartenaas-schoppenkoning). Als we de koningin erbij halen, geeft dat reeds 8 combinatiemogelijkheden, en 16 als de boer in het spel gebracht wordt... enzoverder, waardoor het aantal combinatiemogelijkheden gelijk wordt aan 2^n — met andere woorden 2 vermenigvuldigd met n maal zichzelf — n is dan het aantal kaarten... of, in het voorbeeld dat ons bezighoudt, het haploïde aantal chromosomen.

In ons voorbeeld worden de chromosomen echter op de tweede manier verdeeld. Zodanig zelfs dat alle combinatiemogelijkheden ook daadwerkelijk worden uitgevoerd in de gameten, door het feit dat de operatie 'deling van de paren en willekeurige verspreiding' van de chromosomen zich herhaalt in een zeer groot aantal kiemcellen.

Voor *Parascaris* gaat het slechts om twee kaarten... met andere woorden om een uniek paar chromosomen (waarbij $n = 1$), zodat slechts twee types van gameten kunnen worden geproduceerd

door elk van de ouderdieren. In het normale geval, waarbij deze twee chromosomen genetisch verschillend zijn, kunnen er dus slechts 4 diploïde combinaties ontstaan uit hun kruising.

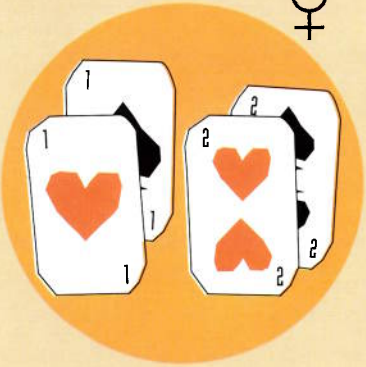
Bij een soort waarvan $n = 2$, zullen er 4 types van gameten zijn, en zullen twee dieren bij de bevruchting dus 16 verschillende combinaties kunnen voortbrengen.

Voor $n = 3$ bestaan er 8 types van gameten en dus 64 combinatiemogelijkheden in de bevruchte eicel voor een gegeven paar, en voor $n = 4$, 16 types van gameten en 256 mogelijke combinaties, en zo verder...

Ik laat u zelf maar uitrekenen wat voor resultaat dat geeft in het geval van *Eupagurus*, met zijn uitzonderlijke spel van 2×127 chromosomen! Laat mij gewoon zeggen dat voor het aantal types van gameten u 2127 moet intikken op uw rekenmachine en 2127×2127 voor het aantal mogelijke combinaties!

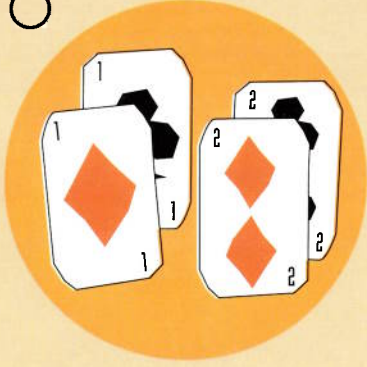
Voor *Homo sapiens* met zijn 2×23 chromosomen, geeft dat voor een gegeven individu meer dan 8 miljoen types van gameten, die tijdens de bevruchting theoretisch gezien ongeveer 70000 miljard combinatiemogelijkheden kunnen vormen.

♀



eicellen

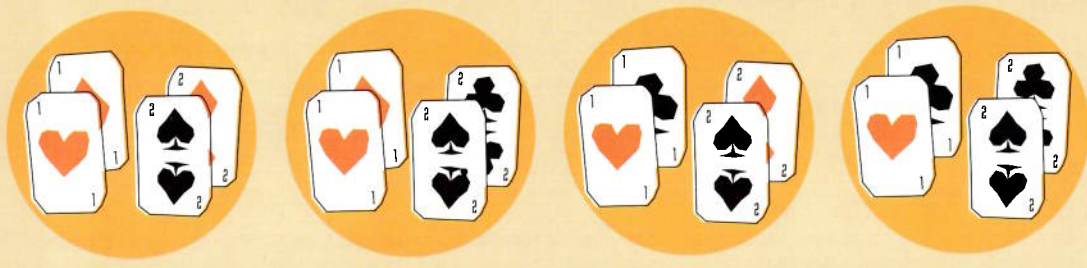
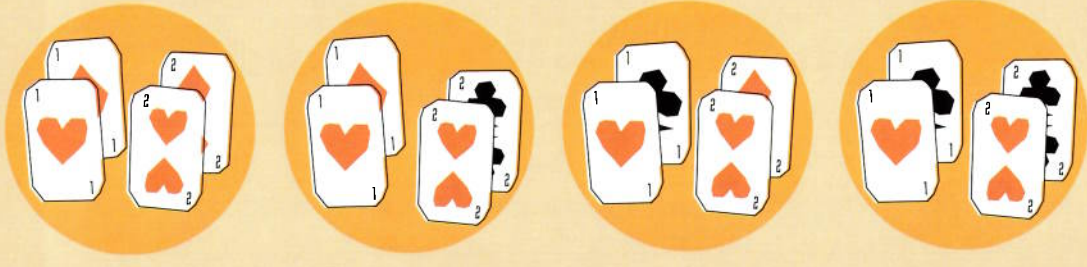
♂

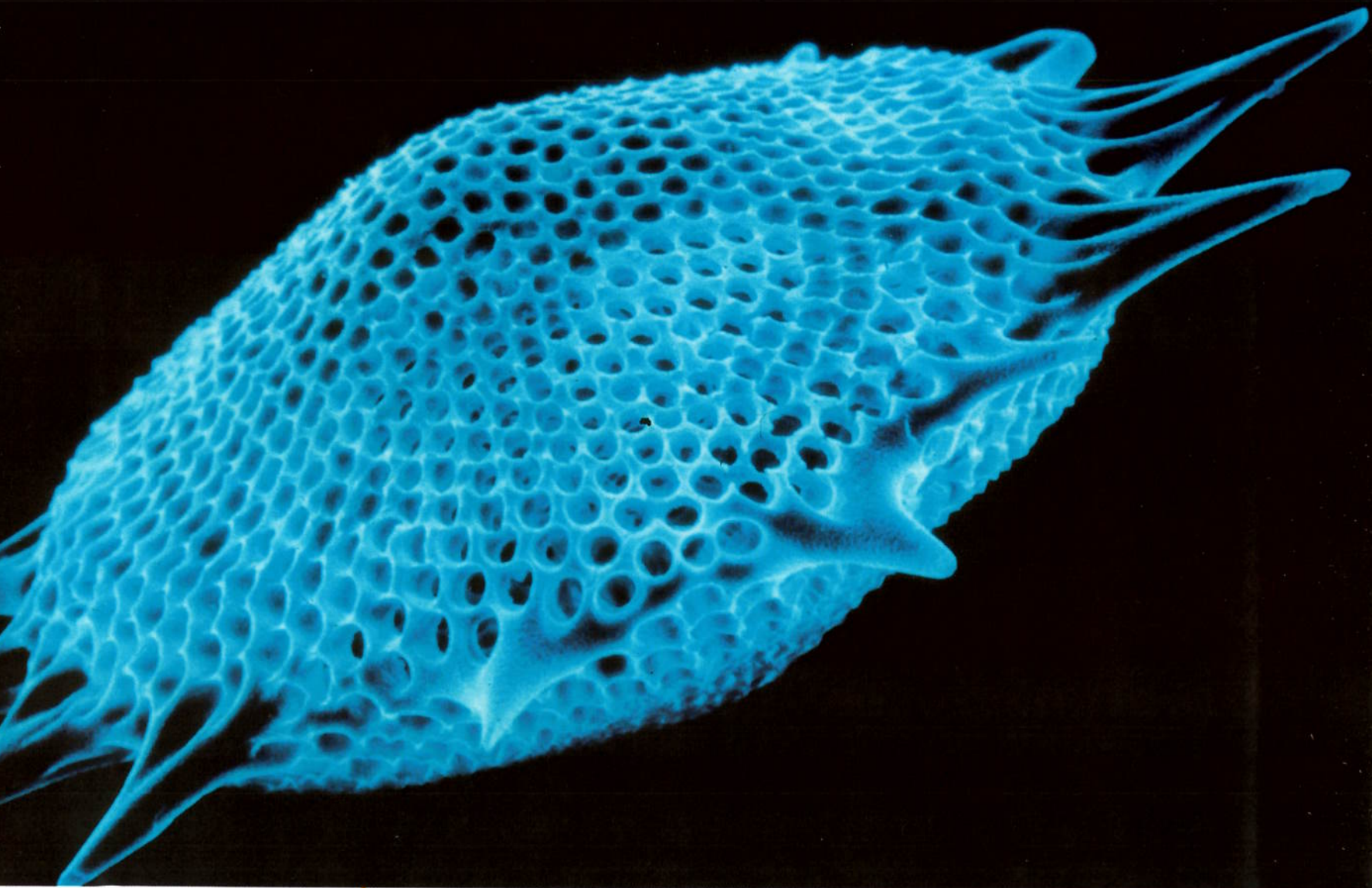


spermatozoiden



afstammelingen





☞ Dit fraaie kunstwerk is in werkelijkheid het skelet - bekeken met een elektronische microscoop - van een eencellig marien wezen uit de onderklasse van de Straaldiertjes. Het geslacht *Aulacantha*, dat tot die groep behoort, bezit het record van het diploïde aantal met een bagage van 1660 chromosomen.

We moeten daarbij opmerken dat het aantal chromosomen geen verband houdt met een zekere evolutieve superioriteit: bij de Chimpanseë komt $2n$ overeen met 48 en bij de Heremietkreeft van de soort *Eupagurus* zelfs met 254!

Laat ons echter terugkeren naar de somatische cellen en hun $2n$ chromosomen.

Wanneer zij zich voorbereiden op de deling – wat een groot aantal onder hen voortdurend doen om sleet van de weefsels tegen te gaan – dan is het eerste wat deze cellen doen de ont-dubbeling van elk chromosomenpaar, zodat elke dochtercel die voortkomt uit de deling de diploïde tros die karakteristiek is voor de soort zou kunnen ontvangen.

De eerste delingen van de moedercellen van de gameten – de kiemcellen, die we terugvinden in de geslachtsklieren, m.a.w. de eierstokken en de teelballen – voltrekken zich op eenzelfde manier. Een van de laatste delingen die voorafgaan aan de eigenlijk voltooiing voltrekt zich evenwel zonder voorafgaande deling van de chromosomenparen. Om die reden bevatten de eicellen en spermatozoiden die daarvan het resultaat zijn dan ook n chromosomen, zodat ze haploïde zijn, wat ook nodig is in hun geval.

Het spel kan beginnen!

Het belang van dit alles komt voort uit het feit dat, op het ogenblik van de bevruchting, als

de chromosomenparen zich opnieuw gaan vormen, de bevruchte eicel het aantal $2n$ chromosomen recupereert – met andere woorden de voor de soort kenmerkende diploidie – maar dan in een originele mengeling.

Hierbij moet men weten dat, hoe gelijkaardig ze ook mogen zijn, de chromosomen die elk van de n koppels vormen, doorgaans niet helemaal identiek zijn. De genen die ze dragen zijn zeker en vast twee aan twee homoloog – we noemen ze allelen – en ze zijn verantwoordelijk voor een of meerdere kenmerken van de soort. Toch verschillen ze vaak enigszins van elkaar door het resultaat van deze actie, waarbij een van hen of allebei gemuteerde vormen worden van het oorspronkelijke gen – dat we de wilde allel noemen.

Tijdens de vorming van de gameten gebeurt de distributie van de verschillende chromosomenparen echter volgens alle mogelijke combinaties.

Maar dat is niet alles: aan de diversiteit die is ontstaan uit de mengeling van chromosomen moet nog een andere worden toegevoegd, die verband houdt met het feit dat in de stamcellen van de gameten tijdens de deling de paternale en maternale chromosomenparen worden gescheiden, maar niet zonder een souvenir mee te brengen van hun gemeenschappelijke leven. Integendeel zelfs: wanneer ze in contact komen met elkaar vindt een uitwisseling van genetisch materiaal plaats, zodat bepaalde chromosomen zelf een mengeling worden van paternale en maternale genen – een beetje zoals in ons kaartspel een trucje ervoor zou zorgen dat er gemengde kaarten zouden verschijnen, deels harten, deel schoppen.

Vandaar dan ook het feit – behalve dan voor eeneiige tweelingen – dat er op aarde geen twee genetisch identieke mensen zijn.

Dat betekent zonder meer dat de geslachtelijke voortplanting oneindig veel efficiënter is dan de niet-geslachtelijke voortplanting om diversiteit tot stand te brengen, zelfs al is het meer dan waarschijnlijk dat heel wat combinatiemogelijkheden niet levensvatbaar zijn. En dat is nog meer waar als het gaat om een kruising tussen niet onmiddellijk verwante individuen. De omgekeerde situatie – ‘inbreeding’ of consanguïene kruising – gaat vaak gepaard met anomalieën in de ontwikkeling.

De getrouwe autoreproductie van geïsoleerde individuen, die de niet-geslachtelijke voortplanting kenmerkt – waarvan de parthenogenese dus een speciaal geval is, een soort van terugkeer naar een niet-geslachtelijke voortplanting maar dan vertrekkend van een eicel – kan slechts rekenen op het feit dat er toevallig mutaties ontstaan om enige fantasie in het programma te brengen.

De geslachtelijke voortplanting daarentegen mengt onophoudelijk de veranderingen die ontstaan en bestaan binnen een bepaalde populatie. Terwijl ze de kaarten schudt en verdeelt, verandert ze ook constant het grote spel van de evolutie.

Onder de op die manier ontstane afstammelingen kan de natuurlijke selectie dan gaan schiften en bij gelegenheid de een of andere combinatie vinden die een zogenaamde ‘winende hand’ blijkt te hebben. Vandaar dan ook het succes en het voortbestaan van een dergelijke complexe procedure, ondanks de biologische kosten die ermee gepaard gaan.

De vermenging van erfmasa is een bron van verscheidenheid die de soorten ten goede komt, meer bepaald door een tegenwicht te vormen voor bepaalde mutaties, en zelfs door hun negatieve impact op te heffen.

De vermindering van bepaalde dierlijke populaties doet het percentage consanguïene kruisingen stijgen, waardoor dat voordeel ten dele verloren gaat. Zoals men bijvoorbeeld heeft kunnen waarnemen bij Jachtluipaarden, *cinonyx jubatus*, in Oost-Afrika, kan dat aanleiding geven tot het voorkomen van soms ernstige genetische afwijkingen. ↗





Het 'verschil' in kwestie

Een geslachtelijk dier moet men zich eigenlijk voorstellen als een levende constructie waarvan de essentiële functie erin bestaat de voortplantingsklieren en -cellen van de gameten te bevatten en een ontmoeting te organiseren tussen een aantal van die laatste en hun complementen. Zonder de zaken al te letterlijk te nemen zouden we kunnen zeggen dat een dier voor de genetische bagage slechts een middel is om een zo gelijkaardig mogelijke bagage te produceren.

Het belangrijkste voordeel van de geslachtelijke voortplanting bestaat in de mengeling van genetische bagages die constant door elkaar geschud worden en daardoor vernieuwd worden, hetgeen betekent dat er een uitwisseling bestaat tussen de gameten van beide partners.

Als de paring van twee individuen noodzakelijk geworden is, leidt de specialisatie van de twee types van geslachtelijke cellen bijna ongetwijfeld tot een belangenconflict tussen beide en vandaar ook tussen hun dragers, wat ons dan weer terugbrengt tot het concept van de 'egoïstische genen'. Volgens dit concept zou elke genetische bagage geselecteerd zijn op zijn efficiëntie om een organisme te produceren waarvan het uiteindelijke doel erin bestaat een gelijkaardige bagage voort te brengen, een doel dat hij zal nastreven zoals een geleide raket op zijn doel afstevent.

Op het eerste gezicht zou de beste manier om elk conflict uit de weg te gaan erin bestaan dat de twee partners exact dezelfde belangen hebben en dat beide spelers over dezelfde kaarten beschikken en dan ook een inschatting moeten maken die overeenstemt met die van hun tegenpartij. Maar binnen die logica lijkt de scheiding van de geslachten niet de meest evidente oplossing. Ongetwijfeld is de evolutie daarom niet op die manier begonnen.

Het vrouwelijke geslacht lijkt afwezig te zijn bij de Toumblouc of Cyprinodon. *Rivulus marmoratus*, een vis die voorkomt langs de Atlantische kust van beide Amerika's en de Caraïben. Bij die soort bestaan enkel mannetjes en hermafrodieten, in verhoudingen die afhangen van de temperatuur. Het is het enige Gewervelde Dier dat we thans kennen dat aan zelfbevruchting doet. ♀



Mercuriovenusiete dieren?

Zelfs bij de Gewervelde Dieren bestaan er dieren die, gescheiden of gemengd, functionerende klieren van beide types ontwikkelen en dan ook tot beide geslachten kunnen behoren: het zijn zogenaamde 'hermafrodiëte' dieren.

Deze geleerde naam is eenvoudigweg ontstaan door de samenvoeging van twee namen: deze van de Griekse god Hermes en deze van de godin Aphrodite, waarvoor de Romeinen, zoals dat hun gewoonte was, equivalenten vonden in hun eigen mythologie, de ene Mercurius, de andere Venus, godin van de liefde.

De dieren waar het om gaat hadden dus even goed 'mercuriovenusiet' genoemd kunnen worden... maar gelukkig voor onze oren heeft het Grieks het er tijdens de doop beter van afgebracht.

Zoals de planeten Mercurius en Venus respectievelijk worden weergegeven door de tekens ♂ en ♀, zo worden ook dezelfde tekens gebruikt om het mannelijke en het vrouwelijke

geslacht aan te duiden, terwijl hermafroditisme weergegeven wordt door een combinatie van beide symbolen.

Bij bepaalde soorten zijn alle volwassen individuen op een natuurlijke wijze zowel vrouwelijk als mannelijk.

Er kan dus zelfbevruchting bestaan, waarbij elk individu op hetzelfde ogenblik de twee types van gameten produceert en zijn eigen eicellen bevrucht.

Een zoutwatervis met de mooie Creoolse naam Toumblouc, de Cyprinodon, *Rivulus marmoratus*, is de enige Vis – en overigens ook het enige Gewervelde Dier – dat deze vorm van echt hermafroditisme vertegenwoordigt, met zelfbevruchting.

Hoewel ze in dit opzicht minder efficiënt is dan de geslachtelijke voortplanting, laat deze voortplantingsmethode ondanks alles toch een grotere diversiteit aan vormen toe dan de niet-geslachtelijke of de parthenogenetische voortplanting. Dat houdt verband met het feit dat eicellen – en dat geldt zonder twijfel nog meer voor spermatozoïden – voortkomen uit verschillende





delingen van de kiemcellen. Dat betekent dat de genetische bagage keer op keer gekopieerd wordt, waardoor ook een groter risico op mutaties ontstaat, wanneer er fouten gemaakt worden tijdens het kopiëren van de genen.

Over het algemeen kunnen we stellen dat hermafrodiete dieren mannelijke gameten uitwisselen wanneer ze elkaar bevruchten. Dit proces noemen we 'kruisbevruchting'.

Net zoals bij een scheiding van de geslachten kan bij hermafroditisme de noodzaak bestaan om paringsorganen te bezitten, die het mogelijk maken om de spermatozoïden in het lichaam van de partner in te brengen.

Dat is bijvoorbeeld het geval bij Zeepokken en Eendenmossels, dieren die zich vasthechten aan

andere dieren of aan het onder water gelegen deel van de romp van een schip en waarvan enkel het uitzicht van de larve het mogelijk maakt om ze te herkennen als Schaaldieren – iets wat overigens typisch is voor deze groep. Tot deze categorie van hermafrodiete dieren behoren ook vele Weekdieren, zoals de Wijngaardslak, *Helix pomatia*, en de Grote Aardslak, *Limax maximus*, bij wie een enkele voortplantingsklier de twee types van gameten produceert. De moeilijkheid voor dergelijke 'simultane hermafrodieten' ligt precies in het feit dat ze hun partner op de hoogte moeten brengen van hun eerlijke bedoelingen bij het overbrengen van hun spermatozoïden en van hun eigen ontvankelijkheid.

Zoals de meest hermafrodiete dieren doen de *Balanus*, *Balanus crenatus*, en de Eendenmossel, *Lepas anatifera*, aan kruisbevruchting. Die vastgehechte schaaldieren kunnen, dankzij een verlenging van hun mannelijk aanhangsel, spermatozoïden deponeren binnenin de rompvormige schaal van het dier naast hen, dat dan dezelfde dienst zal bewijzen aan de schenker.



De Grote Aardslak, *Limax maximus*, bezit een voortplantingsklier die de twee types van gameten produceert, ook al doet ze aan kruisbevruchting. De penissen van de twee partners rollen zich dan op in een dubbele spiraal.

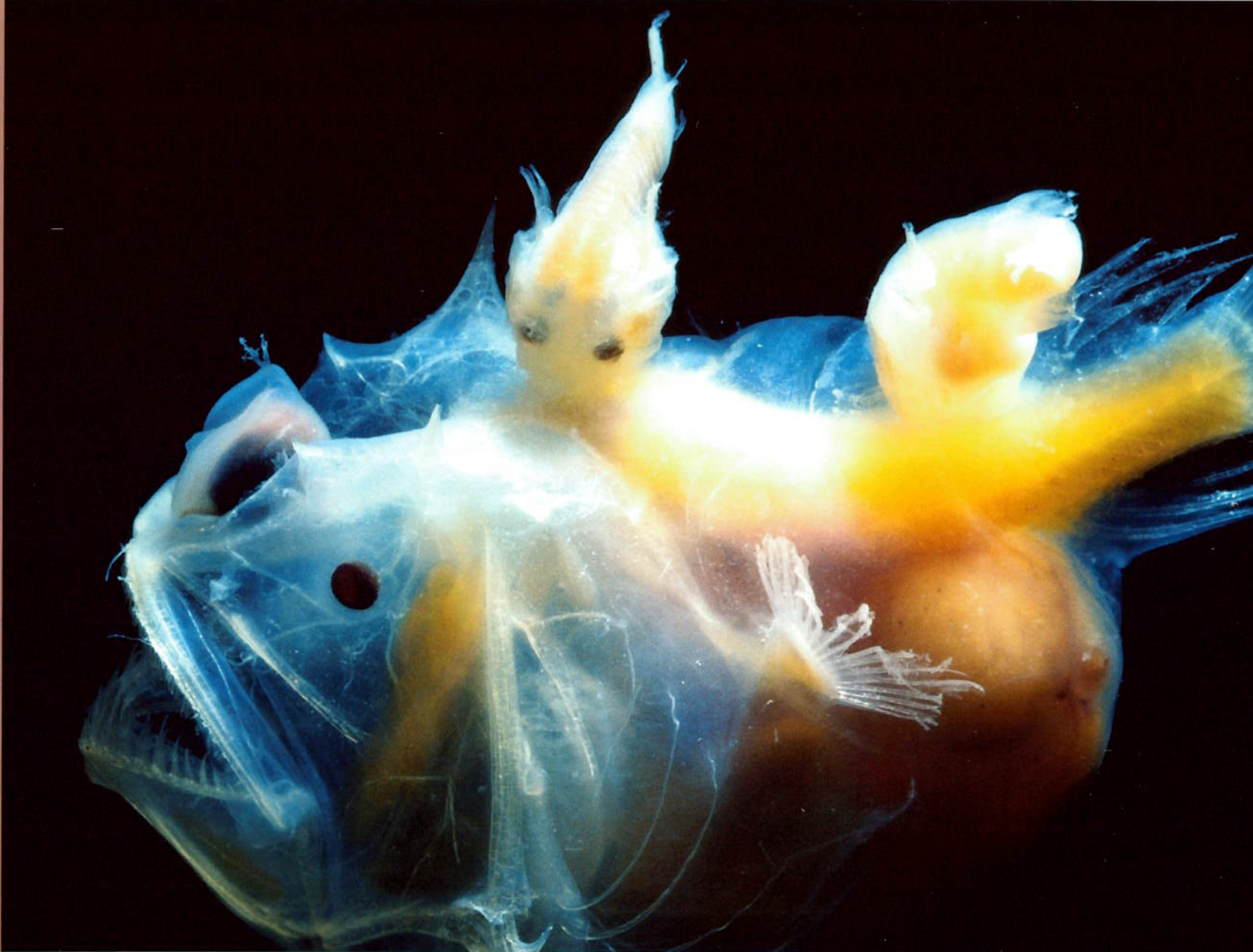
Bij de Wijngaardslakken van de soort *Helix*, begint de paring met een balts tijdens welke een van de partners het lichaam van de andere doorboort met de hulp van een kalkangel. Volgens sommige auteurs dient dit als een kenmerk van hun identiteit, aangezien, naar gelang de soort, de angel verschillende baarddraden draagt. Anderen geloven dan weer dat de angel dient om de ontvankelijkheid en eigenlijke leg te stimuleren. Tijdens de balts gaan de twee partners kop aan staart staan om elkaar te kunnen bevruchten, aangezien de geslachtsopening zich aan de zijkant van de kop bevindt, net achter een van beide oogtentakels, de 'hoorn' van de wijngaardslak. Dat is allemaal redelijk ingewikkeld en men begrijpt dat de natuurlijke selectie een oplossing heeft verkozen die een grotere specialisatie van de rollen voorstaat.

'Specialisatie' lijkt inderdaad het sleutelwoord dat de evolutieve as volgt sinds de eencellige organismen de diploidie hebben 'uitgevonden' en sinds de uitvinding van de 'conjugatie' en een gespecialiseerde kern tijdens de uitwisseling van genetisch materiaal onder eencelligen. De specialisatie van de rollen van ontvangende of aanvaardende partij in een dergelijke uitwisseling zou moeten leiden tot het ontstaan van geslachtelijke cellen, die aanvankelijk identiek zijn qua uitzicht, maar die later morfologisch duidelijk van elkaar onderscheiden moeten kunnen worden. Bij veelcellige dieren bestaat een eerste stap in de ontwikkeling van gespecialiseerde klieren voor de productie van de gameten, later een klier voor de twee soorten gameten, en nog later, volgens dezelfde evolutieve logica, een voor elke soort gameet. De overgang naar twee soorten individuen, die elk drager zijn van een enkel type klier, lijkt daar een logisch vervolg op.

Men gaat ervan uit dat er oorspronkelijk enkel zelfbevruchting bestond en dat het hermafroditisme met kruisbevruchting een meer geëvolueerd stadium vertegenwoordigt.

Twijfelaars

De volgende etappes kunnen van dan af makkelijk getraceerd worden. Er zat niets anders op dan dezelfde evolutieve weg te volgen om van het hermafroditisme met kruisbevruchting te komen tot een scheiding van de geslachten. Eerst was dat een tijdelijke scheiding – waarbij de twee geslachten na elkaar tot uitdrukking kwamen bij hetzelfde individu – en later, zoals dat het geval is bij de meerderheid van de dieren, een totale scheiding, waarbij de twee geslachten gedragen worden door duidelijk onderscheiden vormen van de soort in kwestie. Een spoor van die evolutie kenmerkt zich door het feit dat bij het ontstaan van het embryo elk individu over het algemeen het ontwerp van beide types van voortplantingsorganen draagt, waarbij al dan niet genetische factoren uiteindelijk zullen beslissen welk zich zal ontwikkelen en welk zal verdwijnen. Vanuit die optiek kan datgene wat we 'succesief hermafroditisme' noemen, evengoed gezien worden als een speciale soort van voortplanting met scheiding van geslachten, waarbij elk individu maar een van beide vormen tegelijk kan zijn, volgens een orde die varieert van de ene soort tot de andere. Een klassiek voorbeeld vinden we in een mariene Buikpotige, het Muiltje, *Crepidula fornicata*, dat op de rotsen langs de vloedlijn leeft. De individuen, die eerst mannelijk zijn, gaan bovenop elkaar liggen en vormen zo een vormloze massa, waarvan de basis vooral gevormd wordt door oudere dieren, mannetjes die het



vrouwelijke geslacht gekregen hebben. De top wordt uitsluitend gevormd door mannetjes. Tussen die twee zijn er exemplaren waarvan bij nader onderzoek kan worden vastgesteld dat ze zich tot vrouwtjes aan het omvormen zijn.

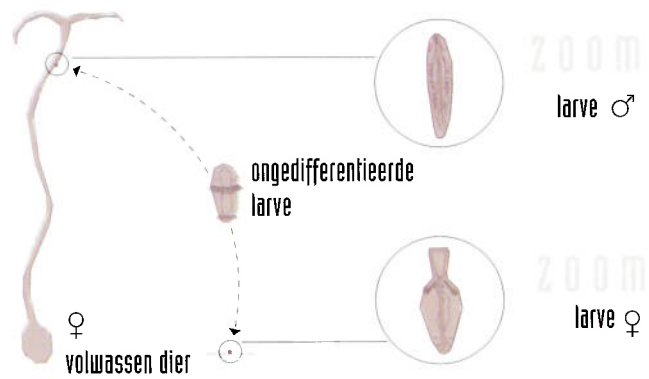
Bij het Muiltje lijkt het wel alsof de vrouwtjes die de basis van de stapel vormen, bij de jongere individuen de transformatie tot vrouwtje belemmeren, die zich anders spontaan zou voltrekken.

Als de genen een rol spelen – en dat is meer dan waarschijnlijk – dan doen ze dat toch niet met een allesovertreffende kracht.

Bij de Pindaworm, *Bonellia viridi*, een mariene wormsoort uit de Middellandse Zee komt uit het bevruchte eitje een kleine zwemmende larve die

kan kiezen uit twee carrières. Ze kan zich ontwikkelen tot een mannetje van slechts enkele millimeter of anderzijds uitgroeien tot een ‘reusachtig’ vrouwtje van 80 centimeter lang. Alles hangt af van de plaats waar de larve zich aan vasthecht: als het om een onbeweeglijk substraat op de zeebodem gaat, dan zal de larve een vrouwtje worden, maar als ze zich vestigt op de snuit van een wijfje dan zal ze uitgroeien tot een mannetje. Het vrouwelijke programma moet hier dus gezien worden als een standaardprocedure, namelijk de richting die de larve uitgaat als er geen tegengestelde instructies volgen, zoals de mannelijk makende hormonen die geproduceerd worden door de snuit van de wijfjesworm.

☞ Een extreme vorm van specialisatie van de geslachtelijke functies komt voor bij deze diepzeevis, *Edriolychnus schmidti*, die verwant is met de Zeeduivels. Het mannetje leeft als een externe parasiet op het wijfje; dat parasitisme is noodzakelijk voor de vruchtbaarheid van de twee partners.



Onbepaald geslacht

Bij de Gewervelde Dieren zijn de zaken aanvankelijk niet erg verschillend. We hebben gezegd dat bij het begin van zijn bestaan het embryo de ontwerpen van beide types van voortplantingsorganen vertoont en dat het slechts tijdens de ontwikkeling is dat zijn geslacht zich in de een of de andere richting gaat vormen. Verschillende factoren spelen een rol bij die oriëntering, en ze zijn hoofdzakelijk van hormonale aard.

Dat is ook wat de 'free-martins' ons laten zien, waarbij we zeker moeten verwijzen naar het geval van de Pindawormen.

Het gaat om kalveren en geiten die genetisch vrouwelijk zijn maar bepaalde mannelijke kenmerken ontwikkelen en steriel blijven onder invloed van een oneigenlijke tweelinghelft van het mannelijk geslacht waarmee ze de baarmoeder delen. Dat is wat men het 'positie-effect' van de foetus noemt.

Dit fenomeen staat echter niet op zichzelf, zelfs als de 'parasiterende' mannelijke hormonen niet altijd een dergelijk catastrofaal effect hebben.

Zo gebeurt het dat vrouwelijke Muizen die zich als embryo in de baarmoeder ontwikkeld hebben tussen twee mannelijke foetussen in, uiterlijk mannelijke kenmerken vertonen en een veel agressiever gedrag vertonen dan wat men normaal zou verwachten bij hun geslacht. Anderzijds planten zij zich minder gemakkelijk voort en zijn zij minder aangetrokken tot mannetjesmuizen dan de vrouwtjes die, in het embryonale stadium, in de baarmoeder geen enkel mannetje in hun onmiddellijke buurt hadden. Gelijkaardige observaties werden gedaan bij Ratten en ook bij Renmuizen, en steeds kon dat in verband gebracht worden met de aanwezig-

heid van een abnormaal hoog gehalte aan mannelijke hormonen in de weefsels van deze embryo's die normaal gezien genetisch vrouwelijk waren.

We moeten daarbij ook nog opmerken dat bij vrouwelijke Hyena's de verwerving van uiterlijke kenmerken – grootte, gewicht, uitzicht van de externe voortplantingsorganen – die hen meer op mannetjes doen lijken, terwijl ze intern wel degelijk voortplantingsorganen bezitten die conform hun genetisch geslacht zijn, toe te schrijven zijn aan een geheel ander mechanisme.

In dit geval is dat het resultaat van het feit dat drachtige wijfjes verhoogde concentraties steroidverbindingen produceren die zich in de placenta omvormen tot mannelijke hormonen, maar hun genetisch geslacht wordt daarbij allerminst veranderd.

Mannelijk of vrouwelijk . . . een kwestie van gradatie

Bij Reptielen zijn de embryo's genetisch in staat om zich zowel in mannelijke als in vrouwelijke zin te ontwikkelen, maar hier zijn het de omgevingsfactoren die het geslacht bepalen. Bij sommige soorten is het de incubatietemperatuur van het ei gedurende een kritieke fase in de ontwikkeling die zal beslissen of het embryo mannelijk of vrouwelijk zal worden.

Dit fenomeen werd een dertigtal jaar geleden door de Fransman Claude Pieau ontdekt bij een Zoetwaterschildpad, en door Madeline Charlier van de universiteit van Dakar bij de Regenbooghagedis.

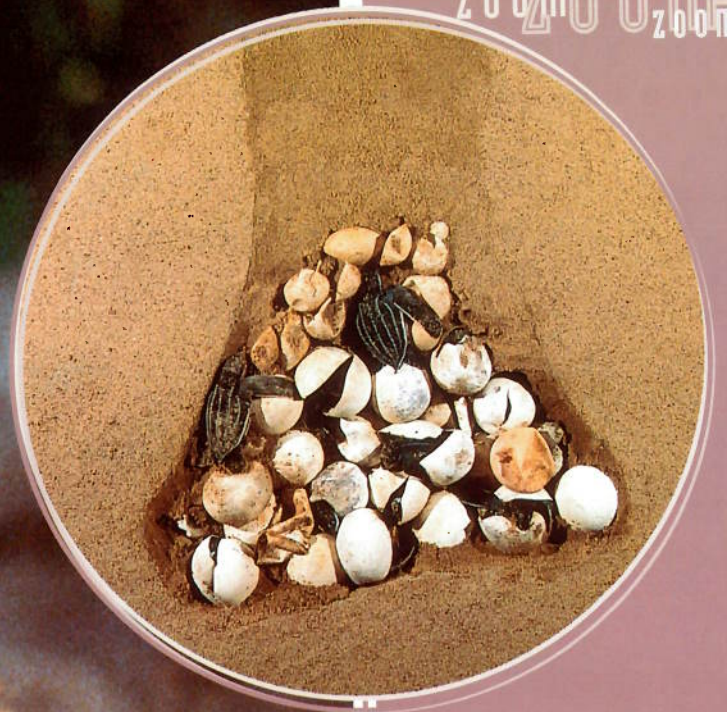
Vandaag weten we dat dit fenomeen zich ook bij andere Schildpad- en Hagedissoorten voordoet, en altijd bij Alligators, Krokodillen en Krokodilachtigen in het algemeen.



☞ De basis van deze hoop zeeslakken van de soort *Crepidula fornicata* of Muiltje bestaat uit vrij grote individuen, allemaal van het vrouwelijke geslacht. De kleinere mannetjes zitten bovenaan. Hun transformatie tot vrouwtje hangt af van voorwaarden als de temperatuur en de jodiumconcentratie, maar wordt afgeremd door mannelijk makende hormonen die de vrouwtjes afscheiden.

☞ Het mannetje van de Pindaworm, *Bonellia viridis*, is amper 3 mm groot en leeft als een parasiet, eerst in de ingewanden, en vervolgens in de baarmoeder van het wijfje, dat tot 80 cm groot kan zijn. Naargelang de zwemmende larve zich vasthecht op de snuit van een vrouwtje of op een onbeweeglijk substraat op de zeebodem, evolueert ze respectievelijk tot mannetje of tot vrouwtje.





Zoals bij heel wat Reptielen wordt het geslacht van de Lederschildpad (*Dermochelys coriacea*) bepaald door de temperatuur rond het ei. Van die vreemde eigenschap wordt geprofitteerd in kweekprogramma's voor bedreigde soorten, om op bestelling de nodige vrouwelijke individuen te produceren voor herbevolking van een beschermingszone.



🐸 *Eublepharis macularius*, doorgaans Pantergekko genoemd, is nauw verwant met de gekko's, maar hij bezit geen hechtschijfjes op zijn poten. Bij deze Aziatische sauriër brengen de eitjes die bebroed worden bij hoge en lage temperaturen vrouwtjes voort, terwijl tussentemperaturen de ontwikkeling van mannetjes bevorderen.

Bij de Lederschildpad, *Dermochelys coriacea*, zullen uit de eieren mannetjes tevoorschijn komen als de temperatuur niet hoger oploopt dan 29,75°C en wijfjes als de temperatuur onder 28,75°C blijft. In natuurlijke omstandigheden, in Guyana, op de plaats waar het wijfje haar eieren begraaft, schommelt de temperatuur tussen 29 en 30°C. Resultaat: er worden 10% mannetjes geboren, 20% wijfjes en 70% jonge schildpadjes waarvan de voortplantingsklieren van een onbepaald geslacht zijn, die zonder twijfel geneigd zijn zich te ontwikkelen in een richting die verband houdt met andere milieuomstandigheden.

Bij de Soepschildpad, *Chelonia mydas*, daarentegen worden alleen mannetjes gevormd onder

28°C, terwijl dat boven 29,5°C vrouwtjes zijn, die misschien ietwat kouwelijker zijn bij deze soort.

Eenmaal gevormd, verandert het geslacht niet meer, ongetwijfeld omdat de voortplantingsklieren, als ze eenmaal gevormd zijn, hun programma blijven volgen in een welbepaalde richting.

Maar we kunnen, als we op tijd handelen, de loop van de dingen veranderen die gefixeerd lijken te zijn door de temperatuur.

Als we bijvoorbeeld de eieren van de Luipaardgekko, *Eublepharis macularius*, aan een temperatuur onderwerpen die hoger ligt dan 32,5°C, dan zullen er allemaal mannelijke embryo's ontstaan. Als we de embryo's vervolgens oes-

trogenen inspuiten zullen ze zich echter weer naar het vrouwelijk geslacht toe ontwikkelen.

Draaien met de wind mee

Op basis van wat we net hebben vastgesteld, wordt het begrip 'geslacht' dan ook alsmear complexer, en vandaar dan ook subtieler.

Om te komen tot een geslachtsrijp individu dat ook beschikt over een adequaat voortplantingsgedrag moet nog een hele weg worden afgelegd. Dat is immers het grote verschil tussen geslacht en eigenlijke seksualiteit.

De Amerikaan David Crews, een wereldberoemd expert op dit vlak, vat het als volgt samen: "Geslacht is een concept dat we kunnen indelen in genetische, kliervormige (hij spreekt hier over de gonaden, de geslachtsklieren van de gameten en de geslachtshormonen), morfologische, fysiologische en gedragsmatige componenten."

De seksualiteit van een dier drukt dan ook de manier uit waarop al die elementen zijn geïntegreerd en zich op een harmonieuze manier hebben ontwikkeld. Afhankelijk van de context en de fysiologische staat, maar ook van de voorbije geschiedenis van het individu, zal de seksualiteit dan ook min of meer vastliggen, min of meer veranderbaar en min of meer doeltreffend zijn.

Men kan trouwens een grotere verscheidenheid aan vormen vaststellen tussen individuen van eenzelfde geslacht dan tussen gemiddelde individuen van een verschillend geslacht.

Het lijkt erop alsof sommige soorten een spel spelen met alle mogelijkheden die hen gegeven zijn. Dat weten we allang voor hermafrodiete vissen; zoals we zullen zien is het 'vrouwelijk geslacht' niet het enige dat 'met de wind meedraait'.

We weten allang dat bij verschillende soorten van diverse klassen van dieren – vooral dan bij die van de Vissen – individuen systematisch van geslacht veranderen met de leeftijd. Op die manier beginnen de Vissen van de familie Serranidae of Zaagbaarzen – zoals de Camouflagezaagbaars, *Epinephelus polyphekadion*, en de Vale Zaagbaars, *Epinephelus fulvus*, die in Guadeloupe 'Grijze Zeelt' genoemd wordt – of van de familie van de Lipvissen, zoals de Poetslipvis, *Labroides dimidiatus*, hun seksuele leven als vrouwtjes en zetten ze het verder als mannetjes. We moeten daarbij opmerken dat het individu dan ook kan genieten van de voordelen die verband houden met de strategieën van beide geslachten.

Bij de echte hermafrodieten zijn beide geslachten op hetzelfde moment functioneel en zoals bij de Butter Hamlet, *Hypoplectrus unicolor*, een vis uit de familie van de Serranidae, kan een klier zowel spermatozoiden als eicellen produceren. Elk individu paart echter met een ander en speelt afwisselend de rol van mannetje en vrouwtje. Dat geeft dan ook een

De Camouflagezaagbaars, *Epinephelus polyphekadion*, die voorkomt in de koraalriffen van de Indisch-Stille Oceaan en de Rode Zee, is een proterogynische hermafrodiet, wat gewoon betekent dat hij eerst wijfje is en vervolgens mannetje wordt. ♀♂





Bij de Lipvissen vindt men soorten zoals de Gele Lipvis, ♂ waarbij beide geslachten vertegenwoordigd zijn, en andere waarbij opeenvolgende tweeslachtigheid bestaat. ♀ Dit Blauwkopje, is een mannetje, want duidelijk herkenbaar aan zijn blauwe kop. Nochtans begon hij zijn bestaan als vrouwtje in de harem onder leiding van een thans gestorven mannetje, dat 'zij' opgevolgd heeft.

indicatie van het feit dat op het niveau van de hersenen het seksuele gedrag zelf niet geheel gedicteerd wordt door het genetisch geslacht. Het omgekeerde bestaat eveneens, namelijk een individu dat van geslacht kan veranderen onder invloed van sociale factoren.

De Blauwkopjes, *Thalassoma bifasciatum* – in Barbados Doctor fishes genoemd – bewoners van de koraalriffen, worden als vrouwtjes geboren. Nadat ze onder de heerschappij van een mannetje geleefd hebben – dat herkenbaar is aan zijn blauwe kop – kan een van de wijfjes evenwel in drie tot vier weken in een mannetje veranderen als de heerser over die kleine kolonie verdwijnt.

Hetzelfde scenario vinden we bij de Poetslipvis waarvan het mannetje rond zich een harem van verscheidene vrouwtjes vormt; als hij sterft, wordt zijn opvolging weldra verzekerd door een vrouwtje dat, in minder dan een dag, van geslacht verandert.

Misschien bevestigen we daarmee te veel vooroordelen, maar vrouwtjes zijn dus niet de enige die 'meedraaien met de wind'.

Bij de Anemoonvissen, zoals de Maladieven Anemoonvis, *Amphiprion nigripes*, bestaat er niet zoiets als een harem en de koppeltjes leven verspreid, elk in hun favoriete Zeeanemoon. De jonge dieren – meer bepaald diegene die nog niet tot volle seksuele ontwikkeling gekomen zijn – draaien rond elk koppeltje en wachten hun beurt af. Als het gebeurt dat het vrouwtje sterft, dan zal het mannetje weldra in een vrouwtje veranderen en zullen zijn testikels, die tot dan toe perfect hadden gefunctioneerd, zich omvormen tot eierstokken. Bijna gelijktijdig gaat een van de jonge dieren zich ontwikkelen tot een mannetje. Na deze vreemde stoelendans wordt dus snel een geheel nieuw koppel gevormd.

Bij de *Xiphophorus montezumae*, een soort Zwaarddrager – zoals de wetenschappelijke naam voor de soort het in het Grieks aanduidt – die leeft in Mexico – zoals de wetenschappelijke naam van het geslacht het aangeeft – gaat het er wat ingewikkelder aan toe.

Bij aquariumliefhebbers is deze vis bekend onder de naam Montezuma-zwaarddrager. In de natuur worden mannetjesgemeenschappen gevormd waarbij de grootte van een mannetje in relatie staat tot zijn status binnen de hiërarchie, zodat het grootste mannetje ook logisch gezien aan de top staat.

Anderzijds zijn de vrouwtjes net iets groter dan de mannetjes en kunnen ze ook van geslacht veranderen. Ze laten de kans die de natuur hen geeft dan ook niet liggen, echter niet vooraleer eerst uit hun eigen eieren voor afstamming te hebben gezorgd. Door mannetje te worden profiteert het vrouwtje van haar omvang, zodat ze zichzelf tot dominant 'mannetje' kan verheffen en dan ook voorrang krijgt op andere mannetjes om te paren met vrouwelijke Zwaarddragers.



↳ Bij deze Maladieven Anemoonvis, *Amphiprion nigripes*, verandert het mannetje dat zijn vrouwtje verliest van geslacht, terwijl een nog ongedifferentieerd jong dat daar toevallig rondzwemt een mannetje wordt en een koppeltje vormt met hem, inmiddels haar geworden!

vergelijking met twee onbekenden van het geslacht

Wat voorafging brengt ons ertoe om een bijzonder aspect te definiëren van de geslachtsbepaling, dat samen met het begin van de evolutie verscheen binnen verscheidene groepen dieren, zowel Ongewervelde als Gewervelde. Het gaat om chromosomen die gespecialiseerd zijn in de vorming en functionering van de voortplantingsorganen en waardoor de twee geslachten zich van elkaar onderscheiden.

Het gaat om de geslachtschromosomen, die we heterochromosomen noemen om ze te onderscheiden van de andere, die autosomen genoemd worden en andere courante fysiologische levensfuncties beheren zoals voeding, ademhaling, motorische en zenuwactiviteit.

Hun bestaan lijkt een stap verder te zijn in de specialisatie waarin de evolutie van seksuele functies zich lijkt te ontwikkelen. De typevoorbeelden zijn die van de grote chromosomen — 'X'

gedoopt — waarvan het vrouwtje er twee heeft en het mannetje een, dat gekoppeld is aan een kleiner chromosoom in plaats van aan de tweede grote X. Dit kleine chromosoom werd 'Y' gedoopt, ook al ziet het er net zo min als de andere uit als de ermee overeenstemmende letter, maar eerder als een verschrompelde X, wat het overigens ook is.

Het chromosoom komt voor bij erg verschillende diersoorten zoals het Fruitvliegje, de Gorilla, de Chimpansee en de Mens; bij deze soorten is de vrouwelijke chromosoomformule dus XX en de mannelijke XY.

Bij Vogels en bij sommige soorten Insecten, zoals Vlinders bijvoorbeeld, bezit het vrouwelijk geslacht een bijzonder chromosoom. Dit vrouwelijke chromosoom wordt aangeduid met de letter W en het bijbehorende chromosoom wordt hier Z genoemd. De chromosoomformule wordt dan vervolgens ZW voor het vrouwtje en ZZ voor het mannetje.

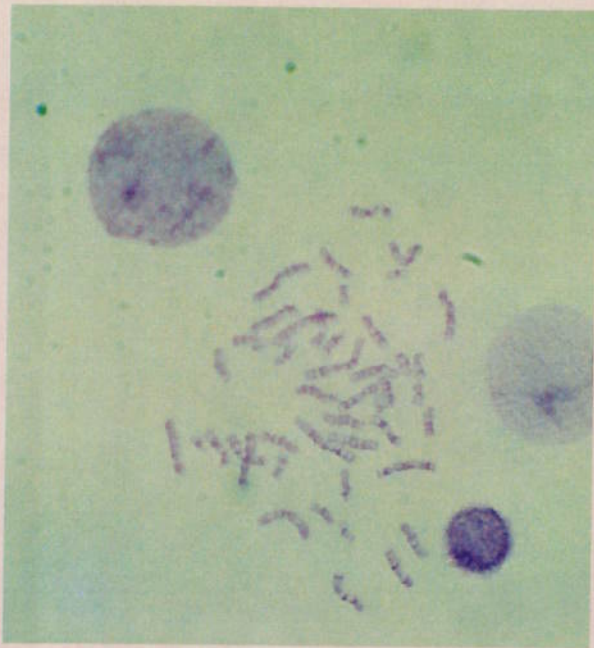


Makkelijk herkenbare geslachtschromosomen, die bij Amfibieën en Vissen nagenoeg afwezig zijn, worden bij Reptielen slecht bij enkele soorten vastgesteld, waarbij de formule in deze gevallen van het type XY of ZW kan zijn.

In alle andere gevallen betekent dat niet dat de over het genoom verspreide genen niet de geslachtelijke differentiatie zouden bepalen, al wijst een groepering op bepaalde chromosomen toch op een hogere graad van organisatie.

We moeten echter benadrukken dat de chromosoomformule geen almachtige toverformule is en dat geslachtsbepaling langs deze weg ook onderhevig is aan andere invloeden, zelfs als, zoals bij Zoogdieren, de chromosoombagage een dominante rol speelt.

Het is precies door invloed te hebben op andere genen, die verspreid zijn over andere chromosomen, dat een bepaald gen, dat aanwezig is op het Y-chromosoom en dat SRY gedoopt werd, bij



het mannetje van de *Homo sapiens* de vorming van de testikels of anders gezegd de mannelijke geslachtsklieren zal bepalen. Men gaat ervan uit dat dit gen zo'n 300 miljoen jaar geleden verschenen is op een van de X-chromosomen bij een van de Reptielachtige voorouders van de Zoogdieren.

Dit kleine verschil was mettertijd — en wat voor tijd! — voldoende om de ene X meer en meer te isoleren van de andere X en te veranderen. Zo zou dan het Y-chromosoom ontstaan zijn, dat gespecialiseerd is in de programmering van het embryo tot een mannetje, met andere woorden tot een individu dat voorzien is van mannelijke geslachtsklieren — de testikels.

Eenmaal gevormd, zullen de testikels op hun beurt mannelijke hormonen gaan produceren die, als alles goed gaat, de ontwikkeling van de mannelijke geslachtsorganen zullen inleiden. Ze zullen tegelijk ook nog een ander hormoon produceren dat anderzijds de vorming van vrouwelijke geslachtsorganen zal tegengaan, een optie die, zoals we gezien hebben, het embryo werd aangeboden bij het begin van zijn ontstaan.

'Ranslag op de mannelijkheid'

Men stelt echter ook vast dat allerlei invloeden — interne of externe — het seksuele lot dat uitgestippeld lijkt te zijn, toch nog kunnen veranderen.

En dat kan ook waargenomen worden, zoals blijkt uit de voorbeelden van het 'positie-effect' van de foetus, die we hierboven vernoemd hebben.

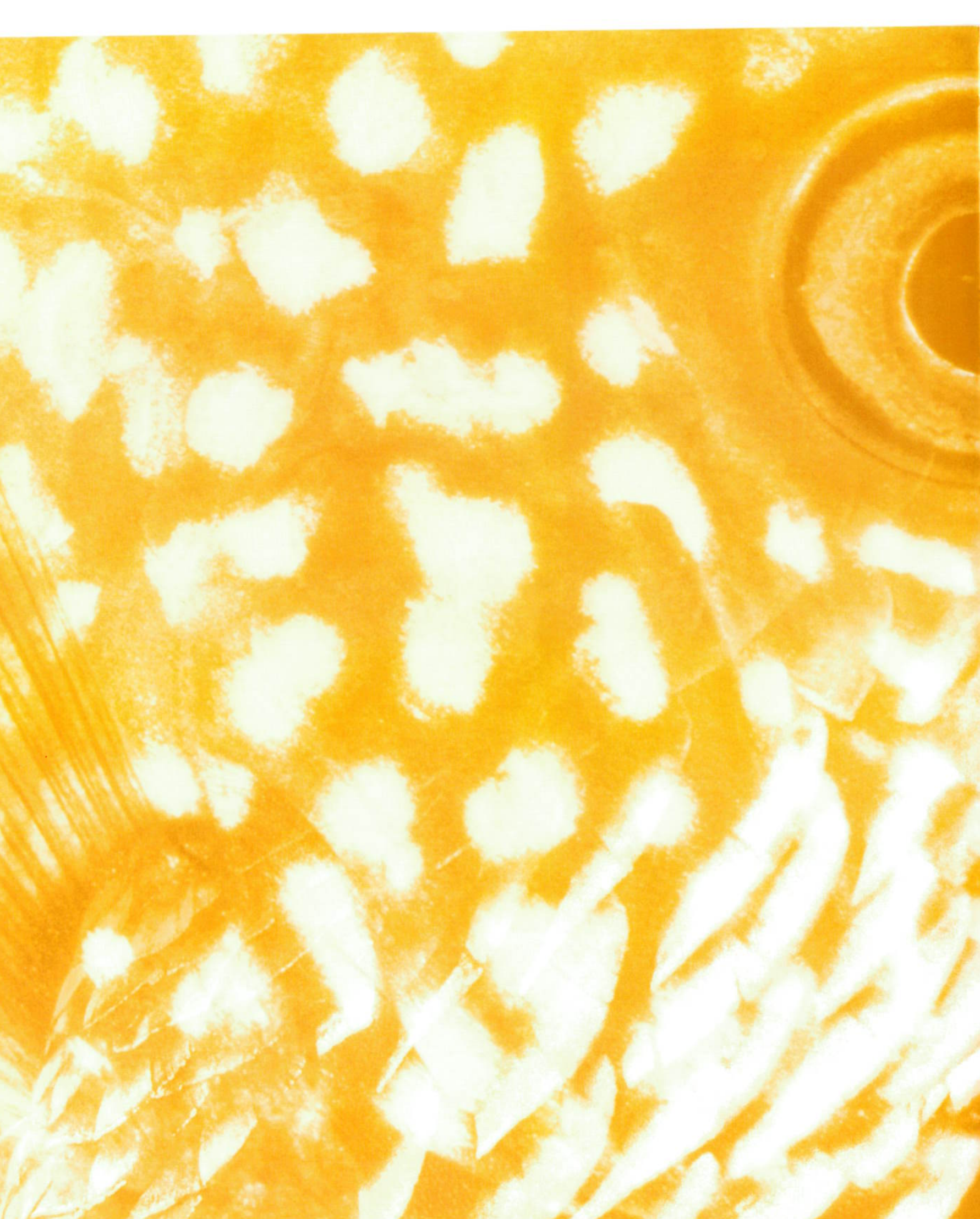
Dat verklaart tevens de bizarre anomalieën in de differentiatie van geslachtsorganen van diverse soorten wilde dieren die we al enkele jaren kunnen vaststellen. Overigens verwijst ook de titel van deze paragraaf daarnaar, zoals Teo Colborn dat deed in zijn beroemde werk.

Deze anomalieën konden in verband worden gebracht met de aanwezigheid in het milieu van belangrijke hoeveelheden chemische substanties die door menselijke activiteiten werden geïntroduceerd. Onder die stoffen vinden we diverse substanties die samengebracht zijn onder de noemer 'endocriene verstoorders', aangezien ze het broze evenwicht tussen de geslachtshormonen verstoren.

Ze bezitten in werkelijkheid eigenschappen die gelijkaardig zijn aan deze van de oestrogenen, een van de vrouwelijke hormonen die worden afgescheiden door de eierstokken.

Dat volstaat zonder twijfel om bijvoorbeeld de vervrouwelijking van mannetjes te verklaren bij Alligators, *Alligator mississippiensis*, die leven in het Apopka-meer in Florida of bij de Vissen uit de Canadese Grote Meren. Die verandering is het gevolg van de vervuiling van de wateren door diverse pesticiden.

De chromosomen van een zich delende menselijke cel [een lymfocyt] bekeken onder een microscopisch plaatje werden gekleurd om de karakteristieke stroken zichtbaar te maken en vervolgens gefotografeerd. Met behulp van een computer wordt het aldus verkregen beeld zo behandeld dat de 23 chromosomenparen opnieuw gevormd worden volgens hun vorm, hun lengte en het uitzicht van de gekleurde stroken. Op die manier verkrijgt men een 'chromosomenkaart' of karyotype van de donor. Daardoor kan men nagaan of men, zoals hier, te maken heeft met een normaal persoon, althans wat het aantal en de volledigheid van zijn chromosomen betreft, en, naargelang men twee XX chromosomen of een X- en Y- chromosoom observeert, of die persoon van het vrouwelijke dan wel van het mannelijke geslacht is.



3^o hoofdstuk

Sex-appeal

De scheiding tussen de activiteiten die verband houden met het levensonderhoud en de groei van het dier enerzijds, en de cellen die de overleving van de soort garanderen anderzijds, wordt meestal gekenmerkt door een zeker tijdsverschil tussen de geboorte en het moment waarop een dier in staat is zich voort te planten. Men zegt dan dat het 'geslachtsrijp' is.

Als het over de voortplanting gaat, dan moeten die twee niveaus – het fysiologische en het psychologische – ook goed in elkaar passen. De bekwaamheid van een dier om spontaan het geheel van gedragingen te vertonen die tot het gewenste doel zullen leiden – de twee types van gameten van de soort met elkaar in contact brengen – maakt immers deel uit van de volledige definitie van seksuele rijpheid.

Voor een goed verloop van het voortplantingsprogramma is het nodig dat de betrokken individuen hun gedrag afstemmen en dat ze zich aan de milieuomstandigheden aanpassen. Die twee factoren zijn bepalend voor de overleving van de nakomelingen.

Dan zou het een goede zaak zijn voor de theorie van de Rode Koningin om te kunnen aantonen dat de criteria waarop die keuzes gebaseerd zijn ook daadwerkelijk de keuze van de 'goede' partner toelaten. Anders gezegd, of een soort zou toelaten om zelf een bepaald kenmerk te verkiezen, zoals een kweker dat doet bij de kunstmatige selectie van een kenmerk dat hij heeft gekozen.

Het duwtje dat hiermee aan het lot gegeven wordt zou een klein voordeel geven in de race die de soorten, volgens die theorie, lopen tegen de parasieten en predatoren waarvan ze respectievelijk de gastheren en prooien zijn.

We zullen inderdaad zien dat in het spel van de Rode Koningin, er afgeschuinde – of in de letterlijke zin, gemarkeerde – kaarten gebruikt worden.

Ziedaar, de lente!

Het is evident dat de aanzet voor het voortplantingsgedrag gegeven wordt door de geslachtshormonen, maar dat verklaart nog niet hoe zijzelf worden ingezet op bepaalde momenten en niet op andere.

In gebieden met een gematigd klimaat wordt de nadering en eigenlijke komst van de lente, met de verandering van het aantal uren zonneschijn dat ermee gepaard gaat, niet alleen gemarkeerd door een verhoging van de temperatuur, maar ook door een grotere helderheid van de lucht. Het is daarom ook logisch te stellen dat dieren die op dat moment aan voortplanting beginnen te denken, die informatie onttrekken aan een of ander fenomeen.

We stellen vast dat licht inderdaad een stimulerende invloed heeft op de seksuele activiteit van diverse soorten Vogels en Zoogdieren. Een experiment bij gewone wilde eenden heeft overigens aangetoond dat als het topje van hun schedel kunstmatig verlicht wordt, hun seksuele ontwikkeling versneld wordt, want hun voortplantingsklieren gaan zich ontwikkelen en ook hun gedrag tegenover vrouwtjeseenden gaat veranderen.

Vandaar dan ook de conclusie dat de ogen niet de enige instrumenten zijn waarmee vogels veranderingen in lichtintensiteit kunnen waarnemen. Hun huid en hun poreuze skelet laten inderdaad voldoende licht door om een klier – de hypofyse – te stimuleren zodat ze gonadotrope hormonen gaat produceren die op hun beurt de voortplantingsklieren stimuleren. Deze produceren vervolgens gameten, maar ook seksuele hormonen die in dit stadium van algemene voorbereiding het voortplantingsgedrag, dat eigen is aan de soort, zullen introduceren.

“Dat is dan ook de reden waarom mannelijke vogels niet stom zijn”, zou Molière gezegd hebben.

Maar opdat de ontmoeting tussen twee dieren van een verschillend geslacht zou uitmonden in de productie van nageslacht dat zich op zijn beurt kan voortplanten, moet zijn ontwikkeling zich voor en na de geboorte in de best mogelijke omstandigheden voltrekken.

In de loop van de evolutie hebben de interne ritmes – de biologische klok – die bij een bepaalde soort beslissen over het moment dat het voortplantingsproces gestart zal worden, zich enigszins aangepast aan het ritme van de seizoenen.

In ten minste een aantal gevallen heeft men kunnen vaststellen dat die aanpassing ingeschreven staat in de genen.

Bepaalde verschillen in de voortplantingscycli laten dat tenminste vermoeden. Wij denken hier met name aan twee populaties Zwartkopjes, *Sylvia atricapilla*, waarvan de ene in Europa leeft en de andere op de Kaapverdische eilanden, in de Afrikaanse tropische wateren.

Bij de mannetjes van de eerste – zoals trouwens ook bij die van de soorten die in Noord-Afrika en Azië leven – ontwikkelen de voortplantingsklieren zich, ter voorbereiding op de eigenlijke voortplanting, maar een keer per jaar, medio juni, terwijl de tropische soorten twee jaarlijkse cycli kennen, de ene in april, de andere in oktober.

Twee onderzoekers van het Max Planck Instituut in Radolfzelle, in Duitsland, hebben argumenten aangebracht die pleiten voor een genetische component in de controle van die cycli. Ze hebben aangetoond dat de cycli onveranderd blijven wanneer de vogels verplaatst worden naar een regio die verschilt van hun oorspronkelijke milieu of wanneer ze kunstmatig

Duitse onderzoekers hebben aangetoond dat het seizoengebonden ritme van de voortplantingscycli van de Zwartkopjes, *Sylvia atricapilla*, varieert volgens de plaats in de wereld waar ze leven. Gedeeltelijk staat het tevens onder controle van de genen. ➤





onderworpen worden aan veranderingen in de lichtintensiteit – of fotoperiode – die eigen zijn aan de regio die hen vreemd is.

Nog duidelijker wordt het wanneer we weten dat de hybride vormen tussen Zwartkopjes van de Kaapverdise eilanden en de Zwartkopjes die in Duitsland leven, drie jaarlijkse cycli vertonen: een kleine cyclus glipt tussen de twee andere, grotere cycli in, die eigen zijn aan de Afrikaanse vogels. Een dergelijk 'geheugen' sluit evenwel het gebruik van een andere, meer verfijnde regeling niet uit. Deze kan de start van het proces corrigeren als de aanpassing niet meer klopt naarmate een seizoen vroeger of later begint. Bij hagedissen bijvoorbeeld, en dit is uniek, doet de temperatuur, door de sti-

mulatie van de hypofyse, de productie van het gonadotrope hormoon van start gaan. Er werd bijvoorbeeld aangetoond dat dit bij de Roodkeelanolis, *Anolis carolinensis*, een hagedis uit Noord-Amerika (waar hij verkocht wordt onder de foutieve naam 'kameleon') de werking van de voortplantingsklieren aanvuurt. Vervolgens stimuleert zijn gedrag, veranderd door de mannelijke hormonen, op zijn beurt de inwerking-treding van de geslachtsklieren bij de vrouwtjes. Bij de vrouwtjes gaan de eierstokken zich dan ontwikkelen, vrouwelijke hormonen produceren en op hun beurt de hormoonproductie van de mannetjes stimuleren.

Een hele reeks van milieuomstandigheden en fysiologische factoren werken dus samen om

☞ Het mannetje van de Roodkeelanolis, *Anolis carolinensis*, bezit onder zijn keel een gekleurde huidplooi waarmee hij zwaait door de kop te schudden. Dit gebeurt volgens een ritme dat eigen is aan elk individu. Dit signaal wordt zowel gebruikt om het territorium af te bakenen als om een wijfje te roepen.





Welk magisch signaal drijft circa 120 miljoen Rode Krabben, *Gecarcoidea natalis*, op het Christmas Eiland ten zuiden van Java? In het regenseizoen, oktober-november, verlaten zij, mannetjes voorop, het binnenland en het regenwoud waar zij als volwassen dieren leven. Ze trekken dan door bossen, over spoorwegen, langs wegen en tuinen om zich aan de kust te gaan voortplanten. Na een zwerftocht die 6 weken duurt keren de overlevenden terug naar huis. Na in het stadium van larve 25 dagen in zee te hebben doorgebracht, zal de nieuwe generatie jonge Rode Krabben in omgekeerde richting trekken.

het gedrag in die richting te sturen die conform is aan de 'belangen' van de genen, van het individu en per slot van rekening ook van de soort.

Kiezen voor het uiterlijk

Bij het merendeel van de diersoorten wordt de verwerving van een zekere seksuele rijpheid gekenmerkt door een verandering van het uiterlijk, waardoor andere leden van de soort in een oogopslag kunnen zien tot welk geslacht het dier behoort dat hun aandacht lokt.

Dergelijke kenmerken worden 'secundaire' seksuele kenmerken genoemd.

Zelfs al is het verschil tussen de geslachten – het *seksuele dimorfisme* – duidelijk vanaf de volwassenheid en onderscheidt het die dieren dan ook van jongere dieren, dan nog volgen er vaak aanpassingen op het ogenblik van de voortplanting. Deze aanpassingen bestaan bijvoorbeeld uit lokroepen – dat ze geuit worden, kan worden geïnterpreteerd als een rudimentaire vorm van baltsgedrag. Het feit dat een dergelijk verkregen tooi onderdrukt kan

worden door gedragsfactoren, toont aan dat hij niet onoverkomelijk vastgelegd is, noch door de genen, noch door de hormonen.

Men heeft op die manier bij verscheidene soorten vissen van de familie van de Cichliden kunnen waarnemen dat het mannetje bijna onmiddellijk zijn voortplantingskleuren kan verliezen na een eenvoudige gebeurtenis zoals een territoriumgevecht met een sterker mannetje!

Deze metamorfose heeft tot resultaat dat dat mannetje er als een vrouwtje gaat uitzien in de ogen van zijn rivaal, die dan op zijn beurt spontaan, maar zonder enig nut, gaat kuitschieten, waardoor de nederlaag van de eerste in een overwinning wordt omgezet.

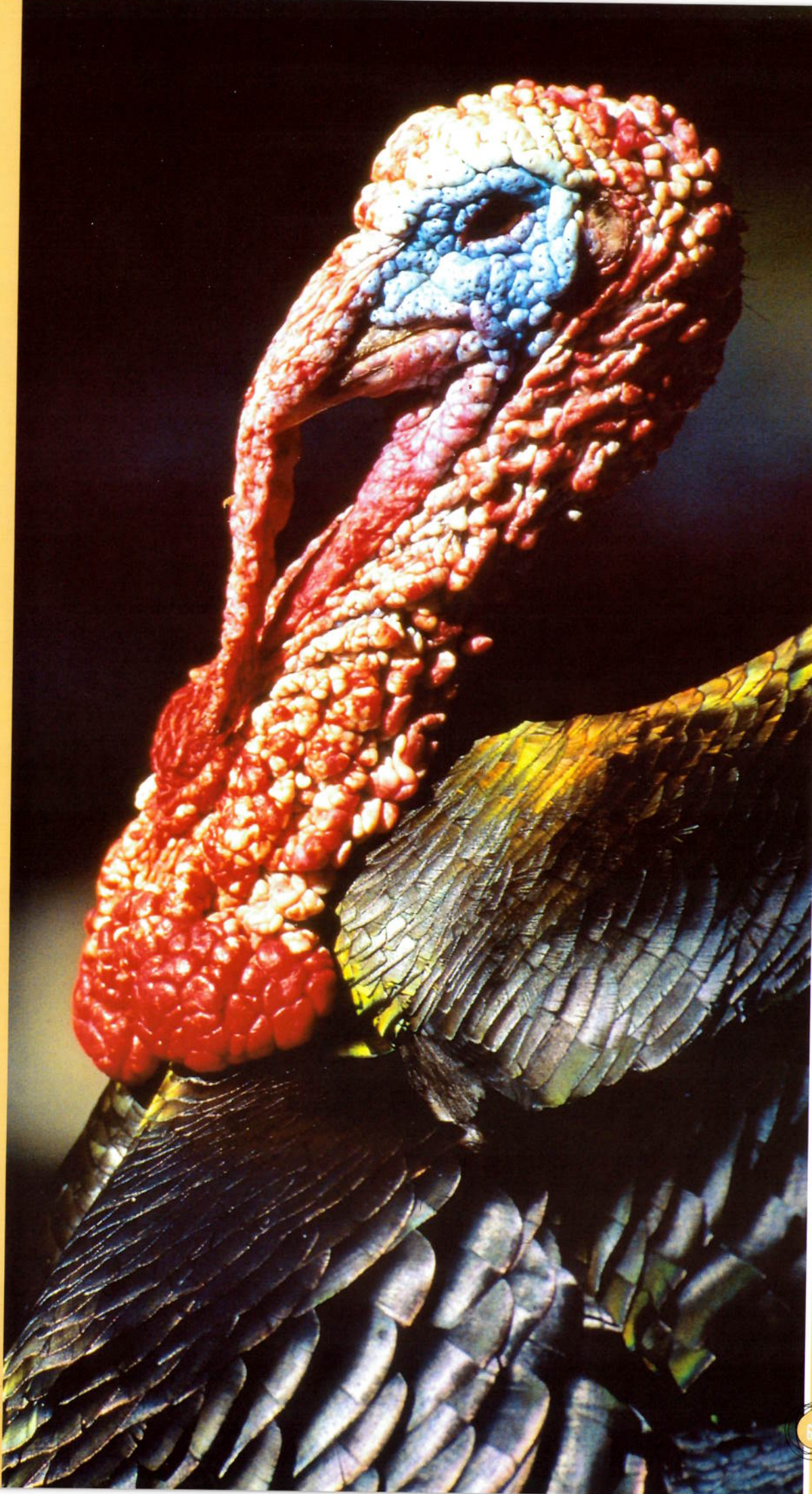
Het mannetje is doorgaans niet tevreden met enkel zijn kleuren 'hoog in het vaandel' te dragen, maar doet er meestal alles aan om ze extra in de verf te zetten als de omstandigheden daarom vragen. Dat is dan ook wat we meestal zien, als de vrouwtjes aangetrokken moeten worden en andere mannetjes op afstand gehouden moeten worden.

Bij diverse soorten hagedissen, zowel deze van de familie van de Leguanen en Agamen als van de familie van de *Lacertidae*, maken mannetjes die niet zomaar tevreden zijn met hun gekleurde ornamenten er dan ook opvallend gebruik van alsof ze zich heel goed bewust zijn van hun tooi en zijn betekenis. Dat uit zich onder andere in hun keuze van de plaatsen waar de omgeving en het aanwezige licht hun kleuren het best tot hun recht doen komen.

Maar zich op een dergelijke opvallende manier gedragen houdt natuurlijk ook enig risico in. Sommige dieren bouwen dan ook een zekere veiligheid in hun baltsgedrag in, bijvoorbeeld door het aanwezige licht zodanig te gebruiken dat ze, afhankelijk van de omstandigheden, goed of niet goed zichtbaar zijn.

Hoe levendig de paarkleuren zijn, hangt op natuurlijke wijze af van de fysiologische toestand van het individu. Bij de Cichliden heeft men zelfs aangetoond dat die kleuren afzwakken bij een mannelijk individu dat als winnaar komt uit een confrontatie met een ander mannetje. ➤





De ontwikkeling van uitwassen en kleuren die karakteristiek zijn voor het mannetje van heel wat vogels hangt af van hormonale factoren. Het voorbeeld van de Wilde Halkoen, *Meleagris gallopavo*, (bij dit dier kleuren de uitwassen rood tijdens de balts), toont aan dat hij daardoor niet noodzakelijk een mooiere uitstraling krijgt... althans voor een mens. In elk geval kan men daardoor makkelijk de geslachten onderscheiden.





De Moormaki die leeft in de bossen van Madagascar en de Homoren, geeft blijk van een zeer groot seksueel dimorfisme, want het vel van het wijfje is helder bruinrood en dat van het mannetje gitzwart.





Deze foto's van een mannelijke Orang-Oetang, *Pongo pygmaeus*, en van een wijfje met haar jong, illustreren duidelijk dat men het mannetje meteen herkent: niet alleen aan zijn grotere gestalte, maar vooral aan de aanwezigheid van vette halfronde uitwassen die zijn gezicht omringen als een masker. Als hij verdwijnt, wordt hij meteen vervangen door een lager geplaatst mannetje dat heel snel die uiterlijke kenmerken van dominantie verwerft.

Het volstaat niet om uit te pakken met de kleuren die verwijzen naar het mannelijke geslacht, men moet ze dan ook nog eens in de verf zetten door min of meer geritualiseerde gebaren - of baltsen - zoals de Agamen die krachtig met hun kop schudden. ↗

De Fransman Marc Théry en de Amerikaan John Endler hebben in dit verband verrassende waarnemingen gedaan die aantonen dat sommige vogels uit het tropische regenwoud van Frans Guyana op hetzelfde moment perfect in staat zijn om beide programma's vereisten te verenigen.

Ze hebben bijvoorbeeld kunnen vaststellen dat het Oranje Rotshaantje, *Rupicola rupicola*, de plaats en het moment voor zijn baltsgedrag zorgvuldig uitkiest. De plaats: een loszittende en bijna geheel ontblote tak, die hij met veel zorg en naar zijn eigen behoeften van de resterende bladeren ontdoet. Het tijdstip: zodanig gekozen dat de lichtvlekken die ontstaan wanneer het zonlicht door de bladeren schijnt, de gele pluimen op zijn flanken maximaal in de verf zetten, terwijl het oranjekleurige (grootste) deel van zijn lichaam in de schaduw blijft. Zoals bevestigd wordt door de gegevens van meetinstrumenten, is het gevolg dan ook dat het lichtcontrast tussen de verschillende delen van zijn lichaam toeneemt en dat hij veel beter afsteekt tegen de achtergrond.

Maar als de balts zijn doel nadert, dan heeft de eigenlijke paring wel plaats in de schaduw, daar waar de contrasten het zwakst zijn en de twee partners het slechtst zichtbaar; daar ook waar het mannetje het veiligst is als hij niet aan het baltsen is.

Onze twee vorsers hebben een gelijkaardige strategie kunnen observeren bij twee mana-



kinsoorten uit de streek, de Witkeelmanakin en de Witvoorhoofdmanakin. Deze laatste, die zich tooit met zwart, turquoise en oranje, geeft er de voorkeur aan om zijn baltsgedrag in de schaduw tentoon te spreiden omdat daardoor het turquoise van zijn krop beter uitkomt.

Dat moet dan ook gezien worden als een antwoord van de natuur op wat we het 'probleem van de mannetjespauw' zouden kunnen noemen, met andere woorden de risico's die verband houden met een te opzichtige seksuele tooi.

De wereld van de liefdesadvertenties is anderszids wel rijker dan menselijke ogen kunnen waarnemen, gezien het beperkte veld van lichtgolflengtes waarvoor ze gevoelig zijn. Misschien zijn de gebruikelijke predatoren eveneens blind voor die signalen, waardoor de tooi een middel zou zijn waarmee ze enkel gezien worden door diegene door wie ze gezien willen worden, zonder dat ze opspoorbaar zijn door de vijand.

Het wijfje van de Australische agame, *Ctenophorus ornatus*, bijvoorbeeld, bezit op haar keel een zone waarvan de kleuren beter contrasteren dan bij het mannetje, tenminste in het gebied met UV-stralen met een golflengte van 300 à 400 nm, die onzichtbaar zijn voor de mens, maar die opspoorbaar zijn door middel van aangepaste apparatuur - een spectroradiometer - en zonder twijfel ook door een andere hagedis, zoals werd vastgesteld bij de Leguanen.

Door met de kop op en neer te slaan zoals een mannetje dat zou doen om de kleuren op zijn borststreek in de verf te zetten, pronkt ook het wijfje met die zone op haar borststreek. Haar kansen om te kunnen paren verhogen naarmate die zone onder UV-verlichting een hoger kleurencontrast geeft.



☞ Zich door levendige kleuren laten opmerken door de wijfjes houdt zekere risico's in. Zo heeft het mannelijke Oranje Rotshaantje, *Rupicola rupicola*, een techniek ontwikkeld waarbij hij gebruikmaakt van het aanwezige licht om de kleurencontrasten in zijn pluimen maximaal tot hun recht te laten komen - wat in zekere zin het te bereiken doel is - of integendeel samen te smelten met de omgeving.

De secundaire seksuele kenmerken van het mannetje van erg verschillende dieren zoals de Jackson Hamelion, *Chamaeleo jacksoni*, ↗ het Vliegend Hert, ↘ *Lucanus cervus* en de Grote Hoedoe, ↗ *Tragelaphus strepsiceros*, of de Canadese Eland, *Alces alces*, (p. 70-71) worden gevormd door aanhangsels en uitwassen die, naast formele gelijkenissen, een gelijkaardige biologische betekenis hebben. Men kan dat beschouwen als een betrouwbaar teken van hun voortplantingswaarde, want de ontwikkeling van die - interne of externe - extensies van het skelet wordt doorgaans gecontroleerd door de mannelijke hormonen. Om te kunnen groeien, moet het dier kunnen beschikken over een voeding die bijzonder rijk is aan minerale elementen, en dus aan habitats van goede kwaliteit.



'Met stijl!

Heel vaak is het de omvang van de lichaamsornamenten die het mannetje van het vrouwtje onderscheidt en die ook zijn voortplantingssucces bepaalt.

Dit succes kan verklaard worden door de voordelen die dergelijke ornamenten hem bieden in de confrontaties met andere mannetjes, maar het is ook een gevolg van de voorkeur die wijfjes geven aan een maximale ontwikkeling van dergelijke fysieke attributen.

Zich voortplanten betekent echter allereerst het bereiken van seksuele maturiteit. Door hen de beste kansen te geven in confrontaties met concurrerende mannetjes kunnen die kenmerken dan ook indirect bijdragen tot hun voortplantingssucces. Een klassiek voorbeeld is dat van de *Cervidae* (Hertachtigen), waarvan het mannetje een gewei draagt dat, elk jaar opnieuw, tijdens het liefdesseizoen, vervangen wordt en alsmaar meer vertakt en complexer wordt, wat hem reeds bij een eerste oogopslag onderscheidt van de hinden.

Bij andere Zoogdieren zijn het de hoorns die het verschil uitmaken, omdat die bij de wijfjes ontbreken of kleiner zijn. De trotse Impala-bok illustreert het eerste van onze twee gevallen, dat echter niet minder imposant is dan dat van de Grote Koedoe, *Tragelaphus Strepsiceros*, een voorbeeld van de tweede mogelijkheid.

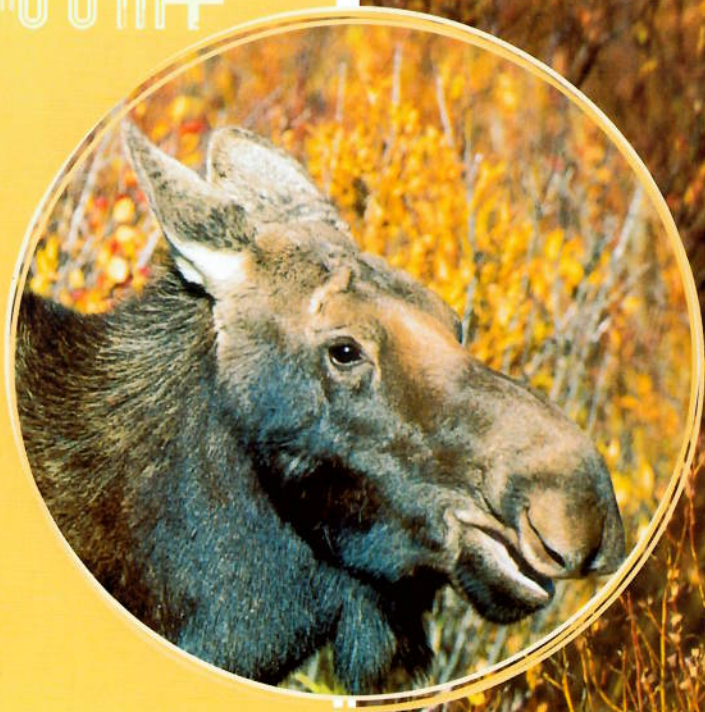


Merkwaardig genoeg vinden we een dergelijke soort ornamenten ook terug bij Reptielen – wat gegeven hun relatieve verwantschap met de Zoogdieren niet zo sterk moet verwonderen – en evenzeer bij Insecten.

Onder de Reptielen zijn het vooral de Kameleons en de Hagedissen die een paar mooie voorbeelden leveren van mannetjes die grotere hoorns en kammen hebben dan hun wijfjes.

Bij de Insecten doet de aanwezigheid van dergelijke accessoires zonder meer denken aan de Zoogdieren, wat ook tot uiting komt in de naamgeving, zoals bij het Vliegend Hert, *Lucanus cervus*, of de Neushoornkever, *Enema pan*. De diverse analoge manieren om het geslacht aan te geven door uitsteeksels en overgroeiingen van weefsels suggereren dat als geweien, hoorns, kragen, kwabben en kammen gelijkaardige functies hebben, dat dat dan is omdat het 'eerlijke' en betrouwbare signalen zijn inzake de voortplantingskwaliteiten van de drager ervan. Het gaat in werkelijkheid ofwel om verlengingen van het uitwendige skelet – bij de Ongekwervelden – ofwel om overdreven uitgroeiin-

zoom+



De Canadese Eland,
Alces alces.
↻ Het vrouwtje,
het mannetje. ↻



De roep van de mannelijke Fruitvlieg, *Drosophila*, wordt geproduceerd door een trilling van de vleugel volgens een frequentie en een ritme die eigen zijn aan elke soort en die gecontroleerd worden door hetzelfde gen - period genoemd - dat slaap- en waakritme van het insect bepaalt. ➤

gen van weefsels die het lichaam bedekken en eventueel ondersteund worden door uitsteeksels van het inwendige skelet – zoals dat het geval is bij het Edelhert, de Wapiti en andere Hertachtigen. En in elk van deze gevallen zijn ze bedekt met of geheel gevormd uit een bijzondere proteïne, die in verband wordt gebracht met diverse minerale zouten.

Bij de Gewervelde Dieren gaat het hierbij om keratine, een basiselement van de schubben van Vissen en Reptielen, van pluimen bij Vogels en van nagels, hoeven en huid bij Zoogdieren. Deze stof stapelt zich eveneens op in de cellen die de opperhuid vormen.

Bij de Ongewervelden gaat het om chitine dat deel uitmaakt van de samenstelling van hun pantser en eierschalen.

Vandaar dan ook het idee dat die uitgroeiingen een soort manier zijn om een overschot aan mineralen – zoals calcium, maar vooral zwavel – en stikstofverbindingen uit te stoten die werden opgestapeld door de spijsvertering. Deze attributen, die soms niet eens excentriek zijn in onze ogen, zijn eigenlijk een soort

recuperatie van een elimineerfunctie, onder de vorm van een seksueel signaal.

In dit geval lijkt het logisch om in dit overaanbod of in die overdrijving van dergelijke structuren bij het mannetje ‘een uiterlijk kenmerk van zijn rijkdom’ te zien.

Het vrouwtje dat zich door die attributen laat verleiden, baseert zich, zonder het zelf te weten, op een eerlijk en betrouwbaar criterium, dat niet geïmiteerd kan worden door eenvoudige bluf, want het is noodzakelijkerwijs verbonden met het feit dat de drager ervan het territorium, de ervaring, de gezondheid en de kracht bezit nodig om het succes van zijn afstammelingen te verzekeren.

Een kwestie van vibraties

Twee factoren kunnen de efficiëntie van visuele signalen beperken: de heersende zichtbaarheid – die te maken heeft met de helderheid of met mogelijke obstakels – en de afstand. Daaraan moet nog het risico gekoppeld worden dat, om gezien te worden door de beoogde partner, men ook noodzakelijkerwijs zichtbaarder is voor mogelijke belagers.

Daarom is een geluidssignaal dan ook een bijna perfect vervangingsmiddel. Een dergelijk signaal kan de ontvangster eveneens op de hoogte brengen van de voortplantingskwaliteiten van degene die het uitzendt. Het kan haar op de hoogte brengen van zijn kracht, maar ook van de duur van de uitgezonden geluidssignalen, waarvan ondertussen ook zijn rivalen hebben kennis genomen.

Een geluidssignaal leert ook veel over de kwaliteit van het verdedigde en afgebakende jachtterrein of voedergebied van het dier dat het uitzendt, meer bepaald omdat zijn kracht er van afhangt.





☞ Het feit dat de mannelijke Krekel de hele zomer langt zingt, is allesbehalve het teken van een lichtzinnig karakter, hem toegeschreven door de fabeldichter: ofwel is het een middel om de populaties te verzamelen, of een bruilofsang – zoals bij de hier voorgestelde Bergkrekel, *Cicadetta montana*. De kracht van het gesjirp, voortgebracht door twee harde plaatjes, de cimbale, op de buikzijden, licht het vrouwtje meer bepaald in over de kracht van het roepende mannetje.





Bij kikkers wordt de lokroep van het mannetje voortgebracht door de trilling van twee kwaakblazen, zoals men hier ziet bij de Groene Kikker, *Rana esculenta*, of van een blaas die groter is dan zijn kop - zoals bij de Zuid-Europese Boomkikker, *Hyla meridionalis*. De kracht en het bereik van de voortgebrachte geluiden zijn soms zo groot dat men zich moeilijk kan inbeelden dat ze afkomstig zijn van één klein dier.

Het mannetje van het Kraaghoen, *Bonasa umbellus*, produceert, terwijl het met zijn vleugels slaat, een soort tromgeroffel - sommigen hebben het over het ratelen van een mitrailleur - dat te horen is op honderden meters afstand. ↗



↗ De lokroep van het mannetje van de Breedstaartkolibri, *Selasphorus platycercus*, is het resultaat van een verandering van de eerste slagpen. Tijdens de acrobatische vlucht waarbij de balts bestaat en waarbij het mannetje met zijn vleugels slaat aan een tempo van 200 slagen per seconde, passeert de lucht tussen de eerste en de tweede slagpen waardoor een luide fluittoon wordt voortgebracht.

In hoofdzaak betekent het echter dat degene die het uitzendt vertelt aan degene die wil – en kan – dat hij beschikbaar is voor de paring.

Vandaar dan ook de slapeloze nachten die te wijten zijn aan Kikkers, Padden en diverse soorten Muggen of de moeizame dutjes door het smartelijke gesjirp van krekels. Vandaar het gezang van vogels of de roep van bronstige zoogdieren die het ritme van de seizoenen markeren.

De gebruikte voorzieningen om dergelijke belangrijke geluiden te produceren variëren zowat eindeloos.

Het mannetje van de Fruitvlieg of *Drosophila*, *Drosophila sp.* laat een van zijn vleugels vibreren om op enkele millimeter van het wijfje zijn trillende liefdeslied te produceren. Dit lied verschilt naargelang het soort Fruitvliegje door het interval tussen twee geluidsgolven en door het ritme – de oscillatieperiode – volgens hetwelk dit interval varieert in de loop van de tijd.

Als we weten dat de intervallen in kwestie van een orde van enkele duizenden per milliseconde zijn, en de periodes in de orde van fracties van

een minuut, dan is het opmerkelijk dat een wijfjesfruitvlieg in staat is om te herkennen welk van de twee mannetjes van haar eigen soort is, enkel en alleen aan het verschil in zang op elk van die niveaus.

Het meest merkwaardige is nog dat die zang gecontroleerd wordt door een gen dat period genoemd wordt, dat ook nog andere functies bezit zoals het slaap- en waakritme van onze kleine vlieg. Een enkele mutatie van dit gen kan zorgen voor een langzamere zang, die om die reden dan ook al zijn aantrekkelijkheid verliest voor een wijfje.

De mannelijke Mug laat zich tegenover het wijfje opmerken door met zijn vleugels te vibreren en elke soort bezit daarbij zijn eigen melodie. Het mannetje van de Breedstaartkolibri laat de pluimen van zijn vleugels trillen door lucht door zijn voorste vleugelpennen te laten passeren, terwijl hij tijdens zijn gonzende vlucht allerlei luchtacrobatieën uitvoert. Dat is zijn baltsgedrag.

Bij de Watersnip, *Gallinago gallinago*, passeert de lucht door de stuurpennen die, terwijl het



✎ Vrij ongewoon is het feit, dat bij de Bruine Boomkikker, *Polypedates leucomystax*, een soort uit Maleisië, het wijfje het mannetje roept door met haar poten op een rietstengel te tokkelen.

Elke kikkersoort produceert een eigen soort gekwaak.

Niet alleen wordt dat, te midden van het tumult van lokroepen, perfect geïdentificeerd door het wijfje, maar bovendien is het ook vaak goed herkenbaar aan de naam die men geeft aan de dieren, zoals 'ouaouaron' in Canada, de gewone benaming voor de Brulkikker.

↪ *Rana catesbeiana*, of de Coqui, voor de *Eleutherodactylus coqui* op de Caraïben. ↪



mannetje een duikvlucht uitvoert, een typisch gemekker produceert waarmee hij zijn baltsgedrag aangeeft. Bij het Kraaghoen, *Bonasa umbellus*, produceert het mannetje een soort tromgeroffel door met zijn vleugels te slaan; dat geluid wordt gehoord tot op enkele honderden meters. Spechten zorgen op hun beurt voor het nodige vuurwerk door het getrommel van hun bek op de stam van een boom, dat doorheen het hele woud galmt. Elke soort doet dat op zijn eigen ritme en met zijn eigen specifieke stijl.

Andere dieren bespelen een deel van hun lichaam alsof het een instrument was, door het te laten vibreren met hun vleugels of poten, die ze als een strijkstok gebruiken.

Als de Bergkrekel, *Cicadetta montana*, heel de zomer zingt, dan is dat om zijn bruiloftszang te laten horen. Het merendeel van die luidruchtige aankondigers hebben geleerd om het risico dat ze lopen door te willen te worden opgemerkt te compenseren door een grotere waakzaamheid.

De Veldkrekel, *Gryllus integer*, zendt een zang uit die het wijfje beter bevalt naarmate hij langer is, maar als een belager hem heeft opgemerkt zwijgt hij langer tussen twee 'uitzendingen' dan een collega met een korte zang. Bovendien zal hij ook langer wachten om uit zijn schuilplaats te komen als hij zich op onbekend terrein bevindt.



Muziek . . .

Dankzij stripverhalen, die het komische karakter ervan ten volle hebben geëxploiteerd, en dankzij natuurdocumentaires op televisie, kent eenieder van ons wel de keelzak die Kikkers en Padden opblazen om hun gekwaak te versterken en aldus de barokke concerten te geven waarvan zij alleen het geheim lijken te kennen. Ze komen vooral voor bij die soorten waarvan de mannetjes en de wijfjes niet samen migreren naar de paaiplaatsen, aangezien bij andere soorten – zoals de Gewone Pad, *Bufo bufo* bijvoorbeeld – het mannetje zijn gekwaak maar laat horen om een ander mannetje dat op het liefdespad is te laten weten dat hij zich vergist van geslacht.

Zoals andere seksuele loksignalen fungeren die geluidssignalen eveneens als afbakening van het territorium van het mannetje, dat, zodra hij het gekwaak van een rivaal waarneemt, antwoordt door zo luid mogelijk te kwaken met het doel de geluiden van zijn concurrent te overstijgen.

Ook al is dat meestal wel het geval, toch is het niet altijd het mannetje – of enkel het mannetje – dat door middel van een geluidssignaal zijn gemoedstoestand in alle richtingen verkondigt.

Bij de Bruine Boomkikker, *Polypedates leucomystax*, een soort uit Maleisië, roept het wijfje de mannetjes door met haar tenen op een rietstengel te slaan, waarbij dit trilsignaal soms gepaard gaat met enig gekwaak.

Elke soort bezit zijn eigen zang en elke kikker antwoordt alleen op het gekwaak van zijn eigen soort. Geloof het of niet, maar daar gaat het hem om bij de kikker.



Een experiment heeft aangetoond dat van de 34 soorten gekwaak van verschillende kikkersoorten die men aan een Brulkikker, *Rana catesbeiana*, liet horen, hij enkel reageerde op dat van zijn eigen soort, meer bepaald een 'ouaouaron', wat hem in Canada zijn populaire naam opleverde.

Als meerdere soorten samenleven, zoals dat vaak het geval is in tropische regio's, dan is er in de loop van de evolutie een soort verdeling van de frequenties en 'zendtijd' ontstaan, net zoals wij dat doen met radiofrequenties. Dankzij dit feit komt elke soort ertoe de zijnen te herkennen, terwijl wij in het beste geval een koor horen, en in het slechtste geval een enorme kakofonie.

... en woorden

Het woord gekwaak werd niet zomaar lukraak gekozen, maar is afgeleid van 'kwaak', een onomatopée waarmee we in onze streken min of meer het echte geluid weergeven dat de ons bekende Amfibieën produceren.

Het lijkt erop dat het voor de meeste soorten belangrijk is dat het gekwaak uit twee lettergrepen bestaat, of ten minste toch uit twee volle klanken.

Dat is wat blijkt uit observaties van de Coqui, *Eleutherodactylus coqui*. Bij deze boomkikker uit de Caraïben bestaan de twee lettergrepen uit – hoe verrassend – co-qui. De Amerikaan Peter

De Hikkeretende Vleermuis, *Trachops cirrhosus*, speurt zijn prooien op dankzij hun lokroep. Zo hebben de kikkers van de Panamese wouden twee zangen ontwikkeld: de meest discrete versie wordt gebruikt wanneer ze een vijand bespeuren.





Alle Bultruggen,
Megaptera novae angliae,
in een bepaalde regio
produceren dezelfde zang,
die lichtjes verschilt van
streek tot streek en
langzaam evolueert van jaar
tot jaar. Wanneer men een
zingende walvis vergelijkt
met geluidsopnamen, kan
men zelfs zeggen uit welk
deel van de wereld hij
afkomstig is.



🔗 Bij de Alpenheggenmus, *Prunella collaris*, produceert het mannetje zijn zang tijdens een vrij korte bruidsvlucht. Volgens sommige auteurs zou het wijfje op haar beurt met gezang aangeven wanneer ze vruchtbaar is. Dat geldt ook voor het wijfje van een bepaalde soort Lemur van Madagascar, de Muismaki, 🐒 *Microcebus murinus*, die aldus haar kansen op bevruchting vergroot.

Narins heeft aangetoond dat de 'co' duidt op een bescherming van het territorium en dat het enkel door het mannetje uitgezonden wordt als men hem de volledige roep van een ander mannetje laat horen. Anderzijds vormt de 'qui' dat deel van de boodschap dat naar het vrouwtje gericht is. Deze bezit overigens een auditieve zone die bijzonder gevoelig is voor de overeenstemmende frequentie en beantwoordt dit op een effectieve manier door zich te begeven naar de bron van het signaal... of dat nu gaat om een Coqui of om een bandopnemer.

Zoals altijd houdt dit opvallende gedrag enkele risico's in, waar ook kikkers rekening mee houden. De kikkers van de Panamese wouden bijvoorbeeld, hebben een zang ontwikkeld met twee thema's, de ene zacht en discreet, de andere veel luider, en ze gebruiken die eerste lokroep enkel wanneer Kikkeretende Vleermuizen, *Trachops cirrhosus* – die hen opsporen aan de hand van hun stem – in de buurt rondvliegen.

Nachtegaal van de liefde

Een zaak die, meer dan alle andere, de lente en het liefdesseizoen aankondigt, is wel de zang van vogels, die onuitputtelijke bron van inspiratie voor dichters en musici.

Met deze zang, die bepaald wordt door de hormonale status van de zanger, brengen vogels een betrouwbare en eerlijke boodschap over, die door haar intensiteit en haar duur, in zekere zin ook hun voortplantingskwaliteiten weer spiegelt.

Bij een aantal soorten, zoals het Roodborstje en de Kardinaalsvogel, zingen zowel het wijfje als het mannetje. Bij de Alpenheggenmus, *Prunella collaris*, lokt het wijfje de mannetjes door middel van gezang, en dat enkel in de periode dat het vruchtbaar is.

Maar over het algemeen is het wel het mannetje dat zich laat opmerken door zijn gezang en daarmee soms zijn territorium afbakt of aangeeft dat hij klaar is om te paren.

Vooraf in het ultieme stadium wordt die zang sterk beïnvloed door het aanwezige testosteron (het mannelijke hormoon dat door de testikels geproduceerd wordt). De zang kan dus worden beschouwd als een secundair seksueel kenmerk. Als dit hormoon in vrouwelijke dieren wordt ingespoten brengt dat hen er trouwens toe om een mannelijke zang te produceren. Dat betekent dat deze hormonen dezelfde veranderinge invloed hebben op de syrinx – de pijp waarmee vogels geluid maken en die van de pharynx komt – en op de vermenigvuldiging van cellen in bepaalde hersengebieden.

Meredith West, een biologe van de Universiteit van Noord-Californië, heeft bovendien aangegeven dat het gedrag van het vrouwtje een rol speelt in de ontwikkeling van de zang van sommige vogels.

Bij de Zwarte Koevogel, *Molothrus ater ater*, begint het mannetje, wanneer er een vrouwtje aanwezig is, enigszins toevallig diverse tonen te produceren. Vervolgens tracht hij echter die tonen aan te houden en te herhalen die het wijfje bevallen, wat hij kan zien aan het feit dat het wijfje met haar vleugels begint te klapperen, waarmee ze op haar beurt dan weer de paringspositie nabootst, wat ook een belofte inhoudt.

Sommige vogelsoorten plagiëren of incorporeren in hun zang bepaalde frasen die ze aan andere vogels ontleend hebben, bijvoorbeeld de Spreeuw of de Bosrietzanger, en tientallen andere soorten. Een hele familie vogels uit Noord-Amerika en de Antillen heeft precies omwille van dat specifieke talent de naam 'Mimidea' gekregen, waartoe onder meer de





Spotlijster behoort, een naam die meer dan voldoende zegt.

Lofzang op de vruchtbaarheid

Het gebeurt dat het mannetje de vruchtbaarheidstoestand van het vrouwtje waarneemt en vervolgens zijn zang aanpast. Dit wordt bijvoorbeeld geïllustreerd door de Koolmees, *Parus major*. Bij deze soort ontvangt het mannetje met zijn gezang de eerste zonnestrallen van het ochtendgloren; de duur van zijn concert neemt toe naarmate het moment nadert dat het vrouwtje haar eerste ei gaat leggen.

Vervolgens, als de leg bijna afgelopen is, zal zijn gezang almaar minder lang duren, en zodra het laatste ei gelegd is, houdt het mannetje nagenoeg op om de dag te groeten met zijn ochtendgezang. Anderzijds wordt er elke dag gepaard na de leg, en het wijfje is daarbij vruchtbaar tot 2 uur na haar voorlaatste ei te hebben gelegd. Dat lijkt dus te betekenen dat de zang van de Koolmees niet zozeer gericht is op het vrouwtje, maar veeleer bedoeld is om andere mannetjes op afstand te houden zolang het wijfje vruchtbaar is.

Bij andere soorten laat het vrouwtje een lied of een bijzonder geluid horen, dat verband houdt met haar vruchtbaarheid.

Bij een bepaalde soort Lemur bijvoorbeeld, de Muisaki, *Microcebus murinus*, produceert het vrouwtje de karakteristieke trillingen van haar liefdeslied enkel op de dag dat ze vruchtbaar is. Men heeft echter nog niet kunnen vaststellen of deze lokroep wel of niet het gedrag van het mannetje beïnvloedt, wat hoe dan ook zeker lijkt te zijn bij de Barbarijse Makaak of Berberaap, *Macaca sylvana*. De mannetjes en vrouwtjes van deze soort leven in kleine groepjes waar voortdurend en met gelijk wie van het

andere geslacht gepaard wordt, gedurende een periode die ongeveer loopt van november tot februari.

De wijfjes zijn echter maar op sommige momenten vruchtbaar, meer bepaald een à vijf keer binnen deze periode. Ondertussen laten ze toe dat er gepaard wordt, maar ze laten dat vergezeld gaan van aangepaste kreten – 'vocalisaties' – waardoor andere mannetjes binnen de groep aangetrokken worden.

Twee onderzoekers hebben onlangs vastgesteld dat die kreten variëren naargelang het moment van de cyclus van het vrouwtje. Door gebruik te maken van opnames die werden gerealiseerd op verschillende tijdstippen, hebben ze kunnen constateren dat de mannetjes bij voorkeur reageerden op die kreten die het vrouwtje vlak voor de ovulatie liet horen, of anders gezegd tijdens een optimaal moment van haar vruchtbaarheidscyclus.

Deze strategie biedt de wijfjes volgens hen op drie manieren een voordeel. Ten eerste verhogen de wijfjes daarmee hun kans op een eigenlijke bevruchting. Bovendien zullen de mannetjes binnen de groep door op haar lokroep te reageren minder zeker zijn van hun vaderschap, wat hen ertoe aanzet – zoals zo vaak in gelijkaardige omstandigheden – om minder agressief te zijn tegenover toekomstige jonge aapjes.

Het derde voordeel ten slotte bestaat in de waarschijnlijkheid dat de vader van de toekomstige kleintjes ook het dominante mannetje zal zijn.

Afdeling parfums: de feromonen

Van alle vormen is chemische communicatie waarschijnlijk de oudste communicatie tussen dieren. Op het vlak van de voortplanting kan

Net zoals bij zovele andere vogels varieert de zang bij de Rode Kardinaal, *Cardinal cardinalis*, volgens streek – men spreekt in dit geval van een dialect – en men ziet dat de mannetjes overgaan tot een werkelijk muzikaal duel, dat des te energiever is wanneer de gehoorde zang dicht bij het lokale dialect staat.

De zang van het mannetje van de Koolmees, *Parus major*, lijkt voornamelijk de functie te hebben andere mannetjes weg te houden van het begeerde vrouwtje. Die mannetjes proberen immers ook met haar te paren wanneer haar vruchtbaarheid het hoogst is. ↻





De wijfjes van de Huismuis, *Mus musculus domesticus*, herkennen aan de geur de mannetjes die genetisch nauw met hen verwant zijn en vermijden aldus van met hen te paren.

het zelfs een eerste indicatie zijn van de scheiding der geslachten. Ofwel werd dit systeem behouden doorheen de evolutie – wat een mogelijkheid is – ofwel werd het geherintroduceerd, want bij de Gewervelde Dieren duikt het opnieuw op. Op die manier bijvoorbeeld produceert het wijfje van de Goudhamster, *Mesocricetus auratus* op het moment van de cyclus dat ze vruchtbaar wordt, een substantie die ‘aphrodisine’ genoemd wordt en paringsgedrag bij het mannetje stimuleert.

Bij het Huisschaap bevordert de geur van de wol van de ram – of een extract daarvan – de productie van het luteïniserend hormoon bij de ooi – het ‘LH’, dat de menstruatiecyclus controleert – wat dan ook tot een eisprong

leidt. Hetzelfde resultaat wordt bereikt als men de ooi in contact brengt met een extract van een klier die rammen net voor hun ogen hebben, de anteorbitale klier.

Het moet echter gezegd worden dat zelfs zonder geuren schapen van een verschillende sekse zullen reageren op de aanwezigheid van een partner. Geur betekent vanzelfsprekend niet alles en er zijn veiligheidssystemen ingebouwd, zoals men ook kan verwachten voor dergelijke complexe levensfuncties.

Olfactorische herkenning kan overigens beter helpen om een soort en een geslacht te onderscheiden: ze kan zelfs zover gaan dat een mogelijke verwantschap ermee bevestigd kan worden.

Volgens sommige auteurs is het het eerste middel van de natuur geweest om datgene te voorkomen wat we consanguïteit ('inbreeding') noemen, met andere woorden de bevruchting van een individu door een ander individu dat er genetisch te sterk mee verwant is. Hierdoor zou immers een van de belangrijkste voordelen van de geslachtelijk voortplanting verloren gaan, meer bepaald de uitzonderlijke efficiëntie waarmee diversiteit gecreëerd wordt.

We wisten reeds dat Huismuizen, *Mus musculus domesticus*, zich baseren op de geur om een partner te kiezen waarmee ze paren.

Een team van Amerikaanse onderzoekers deed in 1974 de verrassende ontdekking dat, op basis van dit criterium, Muizen consanguïene individuen met de groots mogelijke zekerheid uitsluiten – zoals ook wetenschappers dat doen – alsof ze een analyse hadden uitgevoerd naar de compatibiliteit van hun weefsels, met andere woorden naar het systeem van antistoffen dat tussenbeide komt in de afstoting van getransplanteerde weefsels.

De waarnemingen tonen dus dat Muizen – en dat werd sindsdien ook voor Ratten bevestigd – omwille van hun geur seksuele partners afwijzen, terwijl getransplanteerd weefsel van die partners niet zou worden afgestoten!

Geheel terecht besloten onze researchers daaruit dat, gezien de evolutionaire verwantschap tussen alle soorten van de klasse van Zoogdieren, het verwonderlijk zou zijn dat de geur niet zou kunnen bijdragen tot een zelfde manier van selectie bij andere soorten van deze klasse.

De olfactorische herkenning van verwantschap vervult bij de Muis waarschijnlijk dezelfde rol als het complexe sociale gedrag waarmee andere soorten – Rhesusapen, *Macaca mulatta*, Chimpansees, *Pan troglodytes*, en Gorilla's,

Gorilla gorilla, bijvoorbeeld – jongen van de groep waarin ze geboren zijn, uitsluiten.

Vandaag bestaat er nog steeds een controverse over het feit of de Mens al dan niet, net zoals de Muis en de Hamster, een functioneel vomeronasaal orgaan bezit waarmee hij, zoals zij, feromonen die tot zijn soort behoren, kan opsporen en analyseren.

Het lijkt er althans op dat dergelijke chemische signalen ook bij de Mens bestaan en een rol spelen in het gedrag van de menselijke soort. Men heeft hoe dan ook aangetoond dat de olfactorische gevoeligheid van een vrouw voor 3-a-androstenol (een muskusachtige substantie in het zweet die enkel door mannen geproduceerd wordt) verhoogt op het ogenblik van de eisprong.

Een veelbelovend onderzoeksterrein ligt hier dus nog open.

Is het niet verrassend om vast te stellen dat we, in dit verband, soms zeggen: 'Ik kan die persoon niet ruiken' of 'Ik ben allergisch voor die persoon', als we bedoelen dat we hem helemaal niet mogen?

Sociale dieren, meer bepaald Chimpansees, *Pan troglodytes*, vermijden gewoonlijk van te paren met individuen - jongen, broers of zussen - waarmee ze familiebanden hebben. Men weet echter niet welke criteria de te vermijden partners bepalen. Misschien spelen geursignalen hierbij een rol, net als bij Muizen. ↗



Vanaf de neus gezien

De rol van olfactorische boodschappen beperkt zich niet tot het herkennen van de eigen soort of tot het vaststellen van de graad van verwantschap.

Naast andere functies kunnen ze het wijfje op de hoogte brengen van de beschikbaarheid van het mannetje en deze laatste informeren over de ontvankelijkheid, lees vruchtbaarheid, van zijn partner.

Het is ook gedeeltelijk daardoor dat ze soms geassocieerd worden met de territoriumafbakening van sommige soorten. Dat wordt gerealiseerd met behulp van boodschapdragende stoffen die aanwezig zijn in de urine of in de afscheidingen van bijzondere klieren – muskusklieren bij de Aziatische Civetkatten van het genre *Viverra*, traanklieren bij Antilopen of de klieren in de navelhuidzak van het Muskushert, *Moschus moschiferus*, bijvoorbeeld.

Die naamkaartjes die de identiteit van de passant of van de eigenaar van de plaats weergeven, worden voortdurend onderzocht door de bezoekers en kondigen aan of het tijdstip

gunstig is voor een toenadering tussen de geslachten.

Het gaat om een bericht met een dubbele boodschap, want dergelijke stoffen zullen mannetjes van de plaats verjagen die zich niet sterk genoeg voelen om te rivaliseren met degene die de boodschap heeft achtergelaten, terwijl ze wel de vrouwtjes zullen aantrekken.

Eens er contact werd gemaakt, rest het mannetje enkel nog het geslacht te controleren en na te gaan of het vrouwtje ontvankelijk is, wat hij zal doen door aan haar te ruiken. Enkel en alleen door de geur realiseert hij daardoor nagenoeg hetzelfde als wat een laboratorium-analyse doet met de hormonale status van de potentiële partner.

Onlangs werd het eerste – en misschien ook unieke – geval ontdekt van de productie van een 'lok'-feromoon door een lid van de Kikkerachtigen, de diergroep waartoe zowel Padden als Kikkers behoren.

Het gaat om het mannetje van de Boomkikker, *Litoria splendida*.

Tijdens het voortplantingsseizoen produceert hij een stof die 'splendipherine' gedoopt werd en die verspreid in het water, zelfs in de allerkleinste hoeveelheden, een sterke aantrekkingskracht uitoefent op de wijfjes.

Gelijkaardig gedrag bestaat bij de bepaalde Tse-tsevliegen, *Glossina morsitans* en *Glossina pallipides*, maar in deze gevallen produceert het vrouwtje een feromoon.

Dit is evenwel niet erg vluchtig en dient enkel maar om een mannetje bij haar te houden en de paringsdrang te stimuleren als hij zich in zijn zoektocht naar een partner dicht bij het vrouwtje bevindt dat het signaal uitzendt.

Bepaalde feromonen hebben echter net het tegenovergestelde effect: het zijn echte anti-afrodisiaca die bij de kandidaat-partner elke

Door de lucht op te snuiven op zoek naar de feromonen die geproduceerd werden door een wijfje, controleert deze mannelijke Impala, *Aepyceros melampus*, of ze werkelijk ontvankelijk is. ➔





opwelling om te paren remmen en enkel geproduceerd worden door het wijfje als ze net bevrucht werd, zoals dat het geval is bij de Fruitvliegjes. Ofwel – dat is onder meer het geval bij diezelfde Fruitvliegjes – gaat het om een stof die uitgezonden wordt door het mannetje en zowel de functie heeft om vrouwtjes aan te trekken als om andere mannetjes te weren.

Olfactorische lokroepen 'over een lange afstand' en 'met aandrang'

Geursporen kunnen ook helpen om het probleem van de afstand te overbruggen. Het is overigens meestal door hun aantrekkingskracht over een lange afstand dat men feromonen gaat definiëren.

Het bekendste voorbeeld in die zin is het feromoon dat verspreid wordt door het wijfje van de *Bombyx mori* – in het rupsstadium beter bekend onder de naam Zijdworm – en dat kan worden waargenomen door het mannetje op ongeveer tien kilometer van de plaats waar het wordt uitgezonden.

De doeltreffendheid van dit geursignaal hangt af van twee factoren: de zuiverheid van het feromoon – 'bombykol', dat aangemaakt wordt door een speciale klier die naar believen wordt samengetrokken door het wijfje – en het feit dat de geurzin van het mannetje heel erg gevoelig is voor die stof.

Zijn 'neus' bestaat uit enorme pluimvormige antennes, die voorzien zijn van duizenden geur-

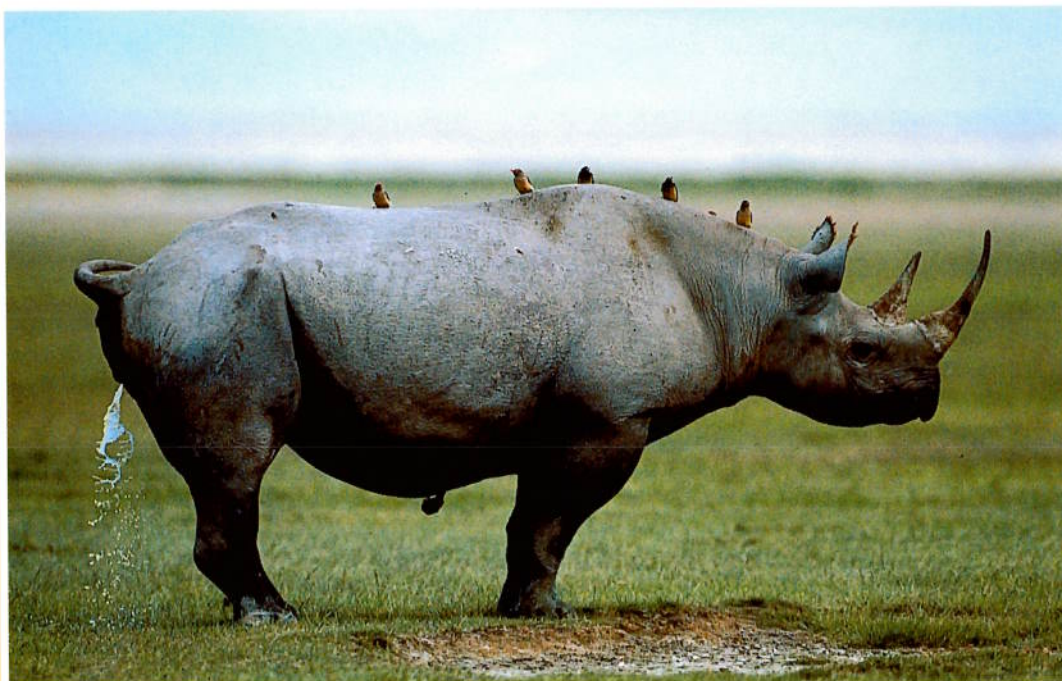
☞ Het mannetje van de Boomkikker, *Litoria splendida*, produceert een geurboodschap – een feromoon – dat, in heel kleine hoeveelheden verspreid in het water, een sterke aantrekkingskracht uitoefent op de wijfjes. Tot nu toe is dat een uniek geval.





De lange, gevederde tastspriet die het mannetje van de Zijdevlinder of Moerbeivlinder, *Bombyx mori*, onderscheiden, zijn bezet met duizenden bijzonder gevoelige geurcellen. Daarin zitten receptoren die gespecialiseerd zijn in het herkennen van het feromoon dat afgescheiden wordt door het wijfje van de soort.

Zoals zovele dieren bakent de Zwarte of Puntlipneushoorn, *Diceros bicornis*, zijn territorium af door te urineren of zijn gevoeg te doen op opvallende plaatsen, die altijd dezelfde zijn. Aldus laat hij een visitekaartje achter om eraan te herinneren dat het territorium bezet is; wijffjes brengt hij daardoor op de hoogte van het feit dat hij zin heeft om zich voort te planten. ↗



cellen, die erg gevoelig zijn voor die specifieke feromoonmolecule. Men heeft berekend dat de klier tussen 1 en 2 miljoenste van een gram van deze substantie bevat, wat volstaat om ongeveer een miljard mannetjes aan te trekken!

De detectie van het feromoon stelt het mannetje in staat om de bron van het liefdessignaal op te sporen en te vervolgen zonder al te veel zijn energiereserves te verspillen, wat noodzakelijk is aangezien hij helemaal niet meer in staat is om zich te voeden en reeds op zijn reserves leeft.

De responstijd op de uitzending van het signaal – wat aangegeven wordt door een verandering in het vlucht patroon – loopt in de orde van amper enkele tienden van een seconde, terwijl het record op naam staat van de Oriëntaalse Fruitmot, *Grapholita molesta*, met een responstijd van 15 honderdsten van een seconde.

Eens een molecule als het feromoon verschenen was, heeft de evolutie eerder allerlei varianten op hetzelfde thema uitgevonden in plaats van opnieuw oorspronkelijke methodes te ontwikkelen.

De chemische structuur van het feromoon dat de Bombyx leidt, lijkt niet alleen erg op de 500 000 soorten feromonen die geproduceerd worden in de wereld van de Insecten, maar evenzo op het feromoon dat geproduceerd wordt door de anaalklieren van Civetkatten of door de navelhuidzak klieren van het Muskushert.

Elk van de Fruitvliegessoorten bezit een eigen soort feromoon, terwijl een chemisch gelijkwaardig feromoon deel uitmaakt van de bagage van de *Coleoptera* (Kevers), de Kakkerlakken, de Hommels, maar ook die van talloze Vlinders, vooral dan van de familie van de *Tortricidae* (Bladrollers), *Noctuidae* (Uilvlinders) en de *Pyralidae* (Snuitvlinders).

Dat onderlijnt duidelijk het belang van een grote specificiteit, zowel in de structuur van elk chemisch signaal als in de gevoeligheid van de betrokken olfactorische ontvangers.

Maar feromonen zijn niet alles. Ze maken zeker deel uit van het spel, maar er zijn nog andere elementen.

Zeker is zeker!

Feromonen zijn niet alles. Er zijn nog andere elementen.

De bloemen van verschillende soorten orchideeën van de soort *Ophrys* leveren ons daarvan een bewijs.

De bloemen van de *Ophrys apifera* lijken op een Hommel, die van de *Ophrys muscifera* op een Vlieg, maar toch stellen ze zich niet tevreden met hun gelijkenis, want ze drijven hun mimetisme zo ver dat ze zelfs hetzelfde parfum gaan verspreiden als dat van het geïmiteerde vrouwtje. Het mannetje, dat op die manier helemaal in de ban geraakt, tracht met de bloem te paren en verzekert aldus de bestuiving, het uiteindelijke doel van de trucage.

Dat bewijst tegelijk de ouderdom — nodig opdat de evolutie van de bloem er zijn voordeel zou kunnen uithalen — als de efficiëntie van dit soort boodschappen. Het toont echter evenzo aan dat die efficiëntie niet absoluut is (anders zou de bloem er helemaal geen belang bij gehad hebben om twee aantrekkingsmethodes te ontwikkelen, de ene visueel, de andere olfactorisch).

Het is daarom waarschijnlijk dat dit insect in zijn normale handel en wandel niet enkel op dat ene geursignaal vertrouwt, maar ook andere criteria hanteert om zich te vergewissen van de identiteit van de lokker.



Fatal attraction

‘In het park van het consulaat, glimmen de wormen van liefdesblauw’ schreef Albert Cohen in ‘Solal’. Op een poëtische wijze resumeert hij de diepere zin van de lichtflitsen die door sommige insecten worden uitgezonden (overigens is dat groen en geen blauw, maar de dichtelijke vrijheid moet ook aan bod komen en ‘blauw’ klinkt ongetwijfeld juister).

De grote specialisten onder deze minibliksem-afschieters zijn de *Coleoptera*, van de familie van de *Lampyridae*, een familie waartoe ook de glimwormen behoren.

Elke soort bezit een eigen lichtgevende code die gekenmerkt wordt door de duur van de ‘flash’ — die kan variëren van enkele milliseconden tot vijf seconden — de frequentie en het interval tussen twee flitsen in, maar ook door de manier waarop de lichtintensiteit evolueert tijdens één lichtflits.

Meestal vangt het mannetje, al vliegend, de communicatie aan, maar het vrouwtje antwoordt hier na zekere tijd op door eveneens een aantal lichtflitsen uit te zenden, die ook geheel karakteristiek zijn voor de soort.

Dat alles laat toe dat verscheidene soorten glimwormen kunnen samenleven zonder dat er ernstige onderlinge storingen optreden.

Het vrouwtje van *Photinus ignitus* bijvoorbeeld wacht, afhankelijk van de omgevingstemperatuur, 3 tot 9 seconden, om goede ontvangst te berichten van de boodschap; tegelijk laat ze het jagende mannetje weten waar ze zich bevindt. Vanuit het standpunt van het mannetje is dit systeem niet zo efficiënt als men wel zou denken: het komt slechts zelden tot een eigenlijke paring. Dit houdt verband met het feit dat er doorgaans veel meer mannetjes dan vrouwtjes

De geurentaal lijkt universeeler dan men op het eerste gezicht zou kunnen aannemen. Dit te oordelen naar het gebruik in de parfumindustrie van stoffen zoals muskus of civet, respectievelijk geproduceerd door het Siberische Muskusdier, *Moschus moschus sibericus* [boven], en de Afrikaanse Civetkat, *Viverra civetta* [onder], soorten waarbij ze werkzaam zijn als feromonen.

De Gewone Glimworm, *Lampyris noctiluca*, is een van de 1900 soorten Coleoptera, van de familie van de Lampyridae. Bij deze soort bezit het wijfje geen vleugels en heeft ze het uitzicht van een larve. Door een lichtsignaal lokt ze het mannetje dat kleiner is maar wel vleugels heeft. Het lichtsignaal - twee strepen en twee punten - wordt voortgebracht door het uiteinde van haar onderlijf; het gevleugelde mannetje herkent het en komt bij haar om te paren. ➤



zijn. Een andere oorzaak ligt in het feit dat wijfjes van andere glimwormsoorten het spel verbodden door het antwoord van het beoogde wijfje te imiteren.

Dit brengt ons terug bij het 'probleem van de pauwenstaart', met andere woorden bij de nadelen die verband houden met het feit dat een te opzichtige tooi ook door belagers wordt waargenomen.

Verscheidene glimwormsoorten, en dan vooral de vrouwtjes, zijn immers carnivoor.

Dat is bijvoorbeeld het geval bij de ongeveer 60 soorten van het geslacht *Photuris* die, niet tevreden met een aanval in volle vlucht op de mannetjes die zich verraden hebben door hun lichtflitsen, hen aantrekken door het signaal van hun vrouwtjes na te bootsen en hen vervolgens, met wisselend succes, vangen en verblinden. Om die reden gebruiken de Amerikanen de Franse uitdrukking 'femmes fatales' om deze soort Glimwormen aan te duiden.

Bovenop een goed maal biedt die list de vleesetende wijfjes de mogelijkheid om in hun lichaam een stof op te stapelen – lucibufagine – die geproduceerd wordt door hun slachtoffers van het geslacht *Photinus*. Die stof heeft de eigenschap om *Phidippus*, een soort springspinnen die glimwormen in belangrijke mate belagen, op afstand te houden.

Volgens James Floyd die, over een periode van 20 jaar, het merkwaardige gedrag van deze insecten bestudeerd heeft, kan het wijfje van

de *Photuris versicolor*, een glimworm uit Florida, op die manier de lichtsignalen van de wijfjes van wel 5 andere soorten glimwormen imiteren. Ze bootst niet alleen getrouw de frequentie en intensiteit van de lichtflitsen na, maar ook het tijdsverschil tussen ontvangst en antwoord die eigen is aan elke soort. Had ik niet gezegd dat de wereld van de dieren werkelijk wonderbaarlijk is?

Dit hele lichtspel doet denken dat er elektriciteit in de lucht hangt, hoewel de flitsen het resultaat zijn van een eenvoudige chemische reactie. Het gaat om wat men 'koud licht' noemt, geproduceerd door de interactie van een enzym – luciferase – met een stof die luciferine genoemd wordt en een minimum aan warmte afgeeft. De glimwormen glimmen dus, maar ze branden zeker niet van verlangen.

Elektriciteit in de lucht

Een ander systeem om liefdesboodschappen over te brengen maakt wel degelijk gebruik van elektriciteit. Het gaat om ontladingen die geproduceerd worden door bepaalde Vissoorten, die vaak in troebele wateren leven waar visuele communicatie nauwelijks zin heeft.

Bij een soort Olifantsvis uit Gabon, *Brienomyrus brachyistius* 'tweefasig lang' (verwijzend naar de aard van zijn elektrische pulsen), produceert het mannetje, eens hij seksueel volwassen is, elektrische pulsen die door hun vorm en hun duur verschillen van die uitgestoten door onvolwassen individuen en vrouwtjes.

Er werd aangetoond dat de toediening van een mannelijk hormoon, zoals testosteron, aan onvolwassen individuen en vrouwtjes, bij hen de productie induceert van een lang elektrisch signaal dat typisch is voor zich voortplantende mannetjes.





Een gelijkaardig verschil tussen elektrische signalen van de twee geslachten vinden we bij de *Gymnotidae* of Sidderalen uit de wateren van Centraal- en Zuid-Amerika, zoals *Brachyopomus pinnicaudatus*.

Het lijkt dan ook logisch te denken dat het bestaan van een verschil tussen de signalen van de twee geslachten – met andere woorden een dergelijk seksueel dimorfisme – verband houdt met het gebruik van die signalen in de betrekkingen tussen mannetjes en vrouwtjes. Met andere woorden dat het eerder gaat om een elektrisch lied dan om een elektrisch veld. Een indirect argument in het voordeel van deze hypothese bestaat in het feit dat het elektrisch

signaal tweefasig is, waardoor het moeilijker te detecteren is door carnivore vissen die vooral gevoelig zijn voor eenfasige signalen. Maar dit blijft slechts een hypothese.

Big is beautiful

Niemand zou op het idee komen om een zangvogel te kopen met een dof pluimenkleed of een hond zonder natuurlijk glanzende pels. Het verband tussen de gezondheidstoestand of de levenskracht en het uiterlijk lijkt evident. Maar wat logisch is, is daarom niet noodzakelijk waar en, zelfs in dit geval, bewijst het vooralsnog niet dat dieren hun partner kiezen op basis van dergelijke criteria.

⚡ Bepaalde auteurs hebben de hypothese naar voren geschoven dat de elektrische signalen die voortgebracht worden door diverse vissoorten uit de familie van de *Gymnotidae* (hier de Sidderaal uit het Orinoco-bekken), een rol zouden spelen in de communicatie tussen de geslachten.

Zoals bij alle vlinders hangt de schoonheid van deze prachtige Malachietvlinder, *Siproeta stelenes*, een Amerikaanse Nymphalidae, af van de volledigheid van het motief en dus van de wijze waarop zijn vleugels bedekt zijn met schubben. Proefnemingen hebben aangetoond dat het verlies van schubben als het dier ouder wordt, aanleiding geeft tot een verminderde aantrekkingskracht van de mannetjes op de vrouwtjes. ↪

Wanneer het verschil tussen de geslachten – datgene wat we seksueel dimorfisme noemen – slaat op de omvang, dan lijkt het voortplantingsvoordeel bijna logisch.

Als het vrouwtje daadwerkelijk het kwantitatieve aspect als criterium hanteert, dan zal ze automatisch dat mannetje kiezen dat er het sterkst en het gezondst uitziet, hetgeen de kwaliteit van zijn genen moet weerspiegelen, vooral dan wat de resistentie tegen ziekten en parasieten betreft.

Het verband tussen de omvang van een bepaald lichaamsdeel en het voortplantingssucces is vaak heel reëel, zelfs al is het soms indirect.

Bij de Roodflankkousenbandslang, *Thamnophis sirtalis parietalis*, kan men het succes van het mannetje tijdens de gevechten om de vrouwtjes afmeten aan de lengte van zijn staart – die groter is dan die van de vrouwtjes.

Dat kan makkelijk verklaard worden door het feit dat het bezit van een grotere staart een dubbel voordeel biedt, enerzijds bij schermutselingen onder mannetjes – die gebeuren met behulp van staartslagen – en anderzijds omdat een grotere staart ook een groter geslachtsorgaan kan bevatten, wat de paring vergemakkelijkt.

Op dezelfde manier is kiezen voor de omvang van het mannetje voordelig voor de nachtvlindersoort *Utetheisa ornatrix*. Immers, hoe groter het mannetje, hoe groter ook de spermatofoor zal zijn die hij aflevert, aangezien die doorgaans zo'n 10 procent van het lichaamsgewicht van het insect uitmaakt. Want door de spermatofoor na de bevruchting in te nemen recupereert het wijfje niet alleen voedsel dat nuttig is voor de productie van de eieren, maar ook een alkaloïde stof die het mannetje opgestapeld heeft toen hij zich nog in het rupsstadium bevond en zich voedde met de *Crotalaria*, een plant uit de familie van de *Fabaceae*.

Dat biedt alleen meer voordelen voor de eieren en de larven, die het op hun beurt in hun lichaam opslaan, waardoor ze beschermd worden tegen lieveheersbeestjes en mieren die hen anders zouden opeten.

Het lijkt er evenwel op dat het vrouwtje van de *Utetheisa* de mannetjes niet visueel op hun grootte beoordeelt, maar op de hoeveelheid feromonen die ze verspreiden en die dan ook in verhouding staat tot hun omvang.

De kunst om het uiterlijk te beoordelen

Een beslissende factor bij de bepaling of een dier geschikt is om zich voort te planten is de leeftijd, die achtereenvolgens meespeelt als een positief element en later, met de fysieke aftakeling, als een negatief element.

De leeftijd kan dan ook vaak worden afgeleid uit de signalen die gebruikt worden in de seksuele communicatie.

Een groep onderzoekers van de Universiteit van Arizona heeft aangetoond dat bij de Luzernevlinder, *Colias eurytheme*, het mannetje naarmate hij ouder wordt meer en meer schubben verliest op zijn vleugels en geleidelijk aan zijn aantrekkingskracht kwijtspeelt ten overstaan van vrouwtjes.

Het visuele signaal dat gebruikt wordt door de vrouwtjes om hun keuze duidelijk te maken bestaat in werkelijkheid uit een zone bovenaan de vleugel die een motief vormt en ultraviolet licht weerspiegelt – en dus verborgen blijft voor ons, maar perfect zichtbaar is voor vlinders. Als hij ouder wordt, maakt het verlies van de schubben dat motief minder duidelijk en men constateert inderdaad dat de vrouwtjes van de Luzernevlinder een duidelijke voorkeur vertonen voor mannetjes met intacte vleugels.

Bij de Spreeuw, *Sturnus vulgaris*, klasseert het vrouwtje de mannetjes op basis van de kleu-





☞ Bij dit mannetje van de Schitterende Waterjuffer - *Calopteryx splendens xanthostoma* - is het zwart op zijn vleugels het teken van een goede weerstand tegen parasieten, waardoor dat kenmerk een signaal is waarop het vrouwtje kan betrouwen om een partner te kiezen.

ren – in het ultraviolette gamma – op de keel van het mannetje, evenals van de groen-metaalachtige schijn op zijn pluimen. Ook hier verliezen de karakteristieke kleuren veel glans naarmate de mannetjes ouder worden.

Het vrouwtje van de Aardbeikikker, *Dendrobates pumilio*, uit de Bocas del Toro-archipel in Panama, stelt zich niet tevreden met de lokroepen van het mannetje om haar keuze te maken. Eens ze in de buurt van kanshebbers geplaatst worden, zullen ze de voorkeur geven aan een mannetje van dezelfde kleurvariëteit als henzelf, wat ze afleiden uit het feit dat de meerderheid van de kikkers op hun eiland dezelfde kleur bezit: groen voor Pope Island, oranje voor Nancy Key.

Dat plaatst ook een ander aspect van het systeem van seksuele signalen in perspectief, namelijk het feit dat dieren die de voorkeur geven aan een bepaald kenmerk dat het vaakst voorkomt binnen hun soort, dan ook een partner kiezen die, in de omstandigheden waarin zijzelf leven, geassocieerd wordt met succes. Anderzijds, opdat de geschiktheid van een signaal boven het andere door de evolutie goed zou worden bevonden, moet dit dan ook erfelijk zijn en ingeschreven zijn in de genen van het vrouwtje.

Een experiment in die zin heeft aangetoond dat, als men varianten kruist van een Lieveheersbeestje van het geslacht *Adalia*, waarvan de wijfjes de voorkeur geven aan dieper ge-

kleurde mannetjes (melanotisch), bijvoorbeeld van de soort *Adalia quadrimaculata*, met individuen met een lichtere kleur, zoals *A. typica*, men dan daadwerkelijk individuen kan selecteren die steeds duidelijker die voorkeur gaan vertonen.

Het melanisme lijkt dus daadwerkelijk geassocieerd te worden met een fysieke kwaliteit. Het verband tussen het signaal en de echte en diepere betekenis van de boodschap is bij de Gebandeerde Beekjuffer, *Calopteryx splendens xanthostoma*, redelijk direct.

Bepaalde mannetjes bezitten, van bij hun geboorte, een aantal zwarte vlekken op hun vleugels. Deze vlekken zijn het gevolg van een opstapeling van melanine geproduceerd door een opeenvolging van reacties die worden gecontroleerd door een enzym, phenoloxydase. Het gebeurt dat ditzelfde enzym tussenbeide komt in de verdedigingsreacties van het insect tegen een darmparasiet, een protozoa die wordt gedood en tegelijk zwart kleurt onder invloed van dat enzym. Een mannetje kiezen op basis van zijn vlekken betekent voor *Calopteryx* dan ook selecteren op basis van een zekere resistentie tegen parasieten.

Als het om een kleursignaal gaat, dan kan de informatie verstrekt worden door de intensiteit van de kleur, door de golflengte of door een motief dat wordt ingevuld door een gekleurde substantie.

Het wijfje van de Driedoornige Stekelbaars, *Gasterosteus aculeatus*, baseert zich op de intensiteit, aangezien ze een duidelijk, voorkeur vertoont voor mannetjes waarvan het keelrood erg levendig is. Rood oefent een dusdanige aantrekkingskracht uit dat Tinbergen in zijn aquarium zelfs kon vaststellen dat een wijfje in de richting van een voorbijrijdende postauto zwom!

Twee factoren maken dat dit signaal betrouwbaar is, tenminste in natuurlijke omstandigheden.

Ten eerste is er het feit dat de kleur van het mannetje ook een ontradingssignaal is naar andere mannetjes toe om de territoriale voorrang te kunnen vastleggen, zodat zowel de omvang als de intensiteit van de rode vlek in verband kan worden gebracht met zijn status. Men heeft overigens kunnen vaststellen dat het verschil in omvang tussen de vlekken van twee mannetjes nog groter wordt als er een gevecht in de maak is, waarbij de omvang van de vlek toeneemt bij het mannetje dat al de grootste vlek had, terwijl ze verkleint bij zijn uitdager. Anderzijds speelt het caroteen, dat aan de basis ligt van de verkleuring, ook een rol in het immuunsysteem, en dus in de resistentie tegen parasieten.

Men heeft kunnen constateren dat stekelbaarsmannetjes, na te zijn geïnfecteerd door een parasiet, de levendigheid van de rode kleur op hun keel verloren en daarmee ook plotseling hun vroegere aantrekkelijkheid ten overstaan van wijfjes. Wat overblijft, is een verminderde levendigheid, een doffer uitzicht en bovendien ook nog eens sterk afgenomen succes in de liefde.

Oorlogskleuren

Het parasitisme is evenwel niet het enige element dat bijdraagt tot een 'wapenwedloop'. Belagers zijn dat evenzeer.

Het is dan ook nuttig dat de baltskleuren de geschiktheid van de drager weerspiegelen om aan dit levensbelangrijke probleem het hoofd te bieden.

Dat lijkt bijvoorbeeld het geval te zijn bij de Guppy, *Poecilia reticulata*, waarvan het vrouwtje een waarde-



☞ Het feit dat het mannetje van de Driedoornige Stekelbaars, *Gasterosteus aculeatus*, een keel in helrode kleur heeft, wijst tegelijk op zijn kwaliteiten als territoriumverdediger, als op zijn weerstand tegen parasieten. Hoe helderder en hoe breder het teken, hoe aantrekkelijker het mannetje.

Het wijfje van de Spreeuw, *Sturnus vulgaris*, kasseert haar potentiële partners op grond van de kleuren van hun pluimen. Ons ontgaan ze evenwel, want ze situeren zich in het ultraviolette gamma. ☞



Het wijfje van de Guppy, *Poecilia reticulata*, kiest een mannetje op grond van de intensiteit van zijn gekleurde tekens. Overigens maakt het mannetje ook een keuze, maar hij kan zich enkel baseren op de grootte van de wijfjes, want deze zijn vruchtbaarder. Daarnaast gebeurt zijn selectie ook ten nadele van de wijfjes die hij kent (wat het risico beperkt om twee keer met hetzelfde vrouwtje te paren). ↘

schaal van de mannetjes opstelt op basis van de intensiteit van de oranje vlekken op de kandidaten die zij onderzoekt.

De mannetjes met de helderste kleuren zijn eveneens diegene die ten overstaan van een belager het meest verbeterd gedrag zullen vertonen, alsof ze hem willen uitdagen, een soort gedrag dat in de dierenwereld vaak loont.

Men heeft waargenomen dat een Guppywijfje een mannetje zal kiezen op basis van dat eenvoudige criterium, zelfs als ze die kleuren niet kan zien, omdat ze bijvoorbeeld gemaskeerd worden door een bijzonder soort belichting.

Door een felgekleurd mannetje te kiezen, slaat ze eigenlijk uit gewoonte een stap in de observatie over, aangezien haar soort de associatie gemaakt heeft 'intense kleur = moed'.

Als aan die formule 'intense kleur = levendigheid en resistentie tegen bacteriën' wordt toegevoegd, dan verzekert het signaal op drie manieren een goede keuze. En dat lijkt logisch, aangezien de drie kenmerken hoogstwaarschijnlijk verband houden met elkaar, want alle drie zijn ze afhankelijk van een goede fysiologische staat.

Als het spel van de selectie al niet ondoordringbaar is, dan kan het soms toch complexe wendingen nemen.

Het is onder bepaalde omstandigheden niet uitgesloten dat een mannetje heel levendig en felgekleurd is omdat hij over een territorium beschikt dat door weinig belagers gefrequen-



teerd wordt, die hem anders allang hadden opgegeten. Dat maakt hem er geen mindere kandidaat op, want enerzijds heeft hij moeten vechten om een dergelijk terrein in handen te houden, anderzijds is een veilig territorium op zich al een goede zaak.

De juiste signalen

Laat ons dit luik afsluiten met een waarschuwing: oordelen betekent dat men de codes kent en de verschijningsvormen kunnen bedrieglijk zijn.

Bij de Roodsnavelwever of *Quelea*, *Quelea quelea*, bijvoorbeeld dient de extreme diversiteit aan gele en zwarte siervlekken op het pluimenkleed van het mannetje, dat van hem een uniek individu maakt, niet als selectie criterium voor het vrouwtje.

Nochtans zorgen die vlekken, net zoals bij andere Afrikaanse Weervogels, voor een duidelijk onderscheid tussen de geslachten en geven ze ook aan wanneer het voortplantingsseizoen aan de gang is, net zoals de seksuele signalen. In dit geval spelen ze echter eerder de rol van identiteitskaart, die snel herkend wordt door de territoriale buren waardoor de buur sneller aanvaard wordt als hij terug thuiskomt op het nest dat hij aan het bouwen is. En omdat het nabuurschap dus goed geregeld is, hoeven Weervogels minder tijd te verliezen met nutteloze conflicten.

De rode bek lijkt een minder evident signaal, ook al leidt de intensiteit ervan het *Quelea*-vrouwtje in haar keuze, want ze kent de code. We moeten echter opmerken dat vele soorten gekozen hebben voor een 'unisex'-uiterlijk. Een dergelijke ambiguïteit vinden we bij vissen als *Lepomis macrochirus*, maar vooral ook onder vogels, zoals bij de Rotsduif, *Columba livia*, het Kraaghoen, *Bonasa umbellus*, de Koe-



reiger, *Bubulcus ibis*, de Purperkoet, *Porphyrio porphyrio*, of de Adeliëpinguïn, *Pygoscelis adeliae*, om er maar een paar op te noemen.

Vandaag wordt gedacht dat de kostenbesparing op inspanningen ten grondslag ligt aan die strategie. Anders zou die tenietgedaan worden door onderlinge rivaliteit. Het vermindert inderdaad sterk de competitie onder de mannetjes, die niet meer vertrouwen op het gedrag om in laatste instantie te beslissen of een aankomend individu een mannetje of een vrouwtje is. De mannetjes van de Spitsstaartamadine, *Poephila acuticauda*, zullen met elkaar paren net zoals een mannetje dat met een vrouwtje zou doen, vooraleer ze deze vraag hebben opgelost.

Het is ongetwijfeld om een dergelijk probleem te vermijden dat ze heel snel hun burens leren herkennen en dat ze zich anderzijds haasten om hun identiteit kenbaar te maken wanneer een vink nadert die ze niet herkennen.

Wederzijdse toestemming

Om al te grote veralgemeningen te vermijden moeten we nog opmerken dat, ook al beslist het wijfje over de uiteindelijke selectie, het mannetje niet zonder mening is over de samenstelling van het koppel.

Het mannetje van de Guppy beslist dan ook zelf voor welk wijfje hij gaat baltsen; hij zal bij voorkeur zijn troeven tentoonspreiden voor een wijfje dat groter is dan al de andere.

De afwezigheid van een kenmerkend extern teken voor het geslacht, iets wat vaak voorkomt in de vogelwereld - hier geïllustreerd door de Adeliëpinguïn, *Pygoscelis adeliae* - gaat gewoonlijk samen met vrij weinig agressie tussen de mannetjes.

Het feit dat bij de
Hui Falk, *Aethia cristatella*,
het mannetje en het wijfje
beide een kuif bezitten, volgt
de logica van de selectie van
seksuele signalen vermits bij
deze monogame soort,
beide partners zich baseren
op dat criterium om hun
voorkeur te laten blijken. ↪



Bovendien leert hij gauw die wijfjes te herkennen waarmee hij al gepaard heeft, wat hem, eenmaal hij ook andere wijfjes gevonden heeft, in staat stelt om steeds nieuwe genetische combinaties uit te proberen en aldus zijn kansen op enig voortplantingssucces te vergroten.

Het mannetje van de *Rhamphomyia longicauda*, in de volksmond 'dansvlieg' genoemd, geeft duidelijk de voorkeur aan een wijfje van wie de buikpartij gezwollen is, wat normaal gezien wijst op het feit dat ze klaar is om eieren te leggen zodat inspanningen die hij levert tijdens de achtervolging en de bevruchting niet zonder nut zullen blijven.

Ik zeg 'normaal gezien' want de vrouwtjes zijn sluw en baltsen in 'leks'. Ze wedijveren met elkaar om wie de buik het meest kan opblazen en de beste ontvangen van het verleide mannetje dan ook een huwelijkscadeau, dat een sterk voedingscomplement bevat om hun eieren, die nog helemaal niet compleet zijn, tot ontwikkeling te kunnen laten komen!

Bij de Kuifalk, *Aethia cristatella*, een verwant van de Alk, gebeurt de keuze wederzijds. De twee geslachten dragen een zwarte kuif, die naar voren is gebogen, en beide beantwoorden de avances van een potentiële partner positiever naarmate de kuif langer is.

Zangconcours

Voor wie enigszins in bel canto geïnteresseerd is, lijkt het nogal redelijk te denken dat de kwaliteiten van de zang verband moeten houden met de fysieke kwaliteiten van de zanger.

Logischerwijs kunnen we dus verwachten dat bepaalde aspecten van de zang als criteria zullen fungeren, op basis waarvan het vrouwtje uiteindelijk haar partnerkeuze zal maken.

Binnen een zelfde soort kunnen we, zoals we overigens zouden verwachten, vaststellen dat

het volume van een zang in direct verband staat met de omvang van de zanger.

Bij de Tungarakikker, *Physalaemus pustulosus*, verhoogt de aantrekkingskracht van het zachte gekwaak van het mannetje op het vrouwtje naarmate zijn lokroep luider wordt, die nog toeneemt naarmate hij groter wordt, waardoor de 'schoonheid' dus een evaluatie kan maken zonder de zanger zelfs maar te zien.

De boodschap is dan ook dubbel: geadresseerd aan de mannetjes betekent ze 'hou afstand', terwijl ze voor vrouwtjes aangeeft 'hier ben ik, kom!'; de doeltreffendheid van die twee betekenissen hangt rechtstreeks af van de kracht ervan.

Onder kracht kunnen we zowel de intensiteit als de duur verstaan, en zelfs het aantal geluiden per muzikale triller.

Het is vooral dat laatste element dat een rol speelt bij de Huiskrekkel, *Achetus domesticus*. Hoe groter het insect immers is, hoe meer afzonderlijke geluiden iedere triller zal bevatten.

Dat dat de aantrekking van vrouwtjes bepaalt – of integendeel de combativiteit van andere mannetjes – werd aangetoond met behulp van opnametoestellen, die de onderzoekers in staat stelden om alle andere factoren uit te schakelen. Het lijkt er anderzijds op dat de zang werkelijk de voortplantingskwaliteiten van vogels weerspiegelt en vooral dan hun weerstand tegen parasieten.

Een parasitaire infectie beïnvloedt immers de leertijd en de kwaliteit van de zang op een negatieve manier.

Dat wordt geïllustreerd door de mannetjes van de Boerenzwaluw, *Hirundo rustica*, die, wanneer ze besmet zijn met parasieten, minder zingen dan de andere mannetjes en de vrouwtjes dan ook minder bevallen. Hierbij moeten we ook opmerken dat dat ook het geval is voor

De krachtige zang van de Krekkel, die net als bij andere dieren een afspiegeling is van de energie en de kracht van een mannetje, vormt dus voor het vrouwtje een betrouwbaar criterium om haar partner te kiezen. ३





Het wijfje van de Bonte Vliegenvanger, *Ficedula hypoleuca*, baseert haar partnerkeuze op de rijkdom en de verscheidenheid van zijn repertoire. Heeft dat wellicht iets te maken met het waargenomen verband tussen de rijkdom van de zang en de ontwikkeling van de hersenen bij de vogel? ➡

mannelijkes bij wie de staartpluimen niet zo lang zijn en die vaker last hebben van parasieten dan mannetjes met een langere staart.

Op dezelfde manier hebben Rietzangers, *Acrocephalus schoenobaenus*, een minder uitgebreid repertoire als ze geparasiteerd worden door de dragers van malaria.

Het wordt subtieler als er een verschil is tussen twee liefdesliederen inzake de lengte van het repertoire, met andere woorden het aantal melodieën of de verschillende klanken die de zanger gebruikt in zijn verleidingsprogramma. Dat is bijvoorbeeld het geval bij de Zanggorr, *Melospiza melodia*, en bij de Bonte Vliegenvanger, *Ficedula hypoleuca*, waarvan het vrouwtje aan de bouw van het nest begint samen met

een mannetje dat ze volgens dat enigszins culturele criterium gekozen heeft. Sommigen denken dat dat ook een signaal is waarop het wijfje haar keuze van de beste partner kan baseren. Immers, hoe complexer een zang, hoe groter ook het zangcentrum – of vocaal centrum – in de hersenen van het mannetje zal zijn.

We weten dat tijdens het liefdesseizoen en onder invloed van mannelijke hormonen, bepaalde zenuwcellen bij mannelijke zangvogels zich in sommige hersengebieden delen. We kunnen overigens hetzelfde fenomeen vaststellen als we het vrouwtje inspuiten met dergelijke hormonen.



Als we anderzijds verschillende vogelsoorten met elkaar vergelijken, dan moeten we een duidelijk verband vaststellen tussen de mate waarop de hersengebieden ontwikkeld zijn en de complexiteit van hun respectieve zang.

En dat geldt evenzo als we individuen van eenzelfde soort vergelijken.

Het hersengebied dat overeenstemt met het 'zangcentrum' is 30 tot 40% groter bij de mannetjes van een populatie Moeraswinterkonninkjes, *Cistothorus palustris*, die 150 verschillende melodieën hebben aangeleerd, in vergelijking met een andere populatie waarvan het gemiddelde repertoire slecht een vijftigtal liederen bevat.

Men begrijpt ondertussen dat de productie van de noodzakelijke cellen en de toevoer van voedingsstoffen en zuurstof veel energie kost op het vlak van stofwisseling en bloedsomloop, waardoor het mannetje dus noodzakelijkerwijs in perfecte fysieke conditie moet zijn om dat te kunnen realiseren.

Het verband tussen de zang en mogelijk voortplantingssucces dat erdoor aangekondigd wordt, wordt geïllustreerd door de Grote Karekiet, *Acrocephalus arundinaceus*.

Bij deze soort verkiezen de wijfjes de mannetjes met het langste repertoire en ze hebben

ook het grootste aantal levensvatbare jongen, ongeacht hun leeftijd.

Dat weerspiegelt eerder de genetische kwaliteiten dan de vaderlijke eigenschappen van de zanger, want het genetisch voordeel blijft bestaan zelfs als de vogel die het wijfje heeft verleid met zijn repertoire niet degene is die haar uiteindelijk zal bijstaan in de broedzorg voor de jongen.

Een groep Franse biologen heeft trouwens met behulp van opnamen – of sonogrammen – de complexiteit van de zang van 38 vogelsoorten vergeleken met de omvang van hun milt, een orgaan dat een essentiële rol speelt in het immuunsysteem van het organisme.

De resultaten tonen een duidelijk verband tussen de twee kenmerken.

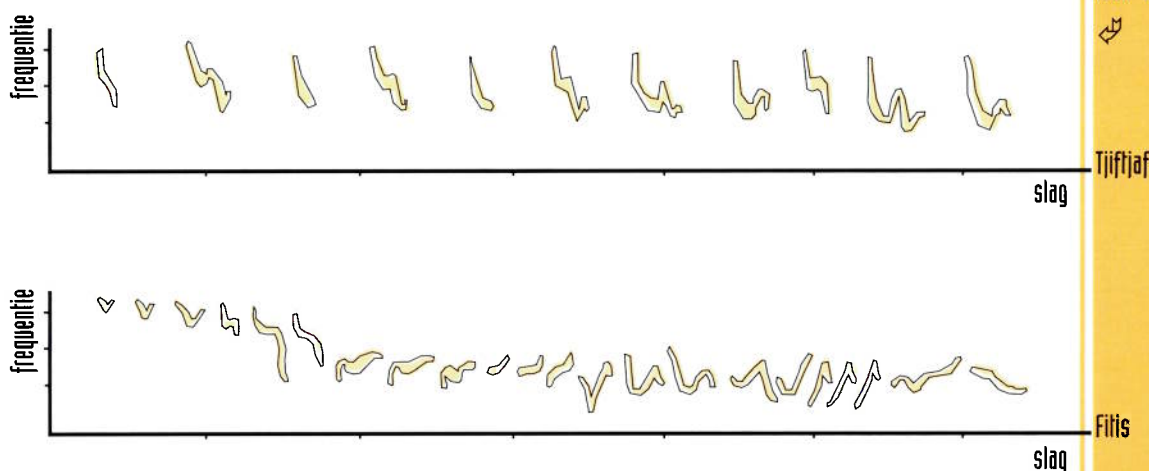
Een 'mooie zang' betekent dus een 'goede weerstand tegen infecties' en kan dan ook helpen bij de keuze van een partner binnen de soort.

Maar opdat de zang in aanmerking zou komen voor enige selectie, moeten de vorm ervan en de voorkeuren van het wijfje allebei gecontroleerd worden door genetische factoren.

Men heeft kunnen aantonen dat dat het geval is bij de Zadelsprinkhaan, *Ephippigera ephippigera*, die leeft in het zuiden van Frankrijk. Door twee ondersoorten te kruisen waarvan de

↳ Het uitgebreide repertoire van de Rietzanger, *Acrocephalus schoenobaenus*, lijkt een goede aanwijzing voor zijn weerstandsvermogen tegen infecties door parasieten.

In verband met de Fitis, *Phylloscopus trochilus*, zegt de Vogelgids van Peterson dat hij zonder hulp van de zang makkelijk verward wordt met de Tijftjaf, *Phylloscopus collybita*. De schematische voorstelling van de opname – het klankspectrogram – van de zang van beide soorten toont dat verschil duidelijk aan.



De symmetrische tekening op de vleugels bij mannelijke Schorpioenvliegen, hier de *Panorpa meridionalis* uit Zuid-Europa, lijkt een rol te spelen bij de partnerkeuze door de vrouwtjes. ↪

mannelijkes een verschillende zang hebben en de vrouwtjes verschillende muzikale voorkeuren, heeft men hybride vormen bekomen die ofwel inzake de zangproductie, ofwel inzake muzikale voorkeuren, duidelijk tussenvormen van de beide ouderlijke vormen zijn.

De smaak van de symmetrie

Een van de meest verrassende aspecten in de communicatie tussen beide geslachten en in de manier waarop die bijdraagt tot de vorming van koppels is de belangrijke rol die gespeeld wordt door de symmetrie van bepaalde fysieke kenmerken die op zich niets te maken hebben met geslacht of seksualiteit.

Behalve in evidente gevallen waar een fysiek gebrek op zich een handicap vormt, zonder daarom verband te houden met een overdraagbaar genetisch defect – zoals de afwezigheid van een hoorn of een slagrand – is de link tussen de symmetrie van bepaalde fysieke kenmerken en voortplantingssucces niet evident.

We moeten daarbij opmerken dat wanneer bepaalde jagers de perfect symmetrische prooi zoeken, ze daarbij, in zekere zin toch, een esthetisch oordeel vellen, wat dan weer de vraag oproept over de diepere band die we allemaal leggen tussen schoonheid en symmetrie.

Het lijkt anderzijds ook dat een dergelijk verband voorafgaat aan bepaalde voorkeuren die we doorheen de dierenwereld vinden en dat een zin voor esthetica vooral een rol speelt in de seksuele communicatie.

Een mogelijke verklaring stelt dat deze voorkeur gebaseerd is op echt betrouwbare criteria. De ontwikkeling verloopt, afhankelijk van de diersoort, meestal volgens de wetten van de symmetrie: symmetrie vanuit een punt bij de ene, dorso-ventraal of links-rechts bij de ander-

re. Dat kan volgens sommigen verklaard worden door het feit dat vanuit het standpunt van de ingenieur symmetrie de meest optimale oplossing is voor de constructieproblemen van levende organismen.

Vooraf voor paarvormige organen lijkt elke afwijking op wat de regel is erop te wijzen dat er iets fout is gelopen tijdens de pre- en postnatale ontwikkeling. Onder de factoren die anomalieën tot gevolg kunnen hebben tijdens de ontwikkeling vinden we, onder andere, mutaties, bestraling en toxische stoffen, maar ook parasieten en diverse ziekten.

De afwijkingen van een zekere symmetrie kunnen waarnemen, kan dan ook bijdragen tot een vorm van geslachtelijke selectie; een dergelijke eigenschap kan op zich het voorwerp zijn van een natuurlijke selectie.

We moeten dan nog de geldigheid van een dergelijke redenering bewijzen door aan te tonen dat zo'n vorm van informatie de seksuele communicatie bevordert en dat dit voor de aanhangers van deze methode zorgt voor een echt voortplantingsvoordeel om een partner te kiezen.

Het eerste punt lijkt te worden aangetoond door het gedrag van het wijfje van de Japanse Schorpioenvlieg, *Panorpa japonica*. Als ze wordt aangetrokken door de feromonen die de mannetjes verspreiden, dan wordt zij, eens ze de mannetjes nadert, het felst aangetrokken door het mannetje dat de meest symmetrische voorvleugels bezit.

Zoals men kan vermoeden, heeft een zekere asymmetrie van de vleugels een invloed op de kwaliteit van het vliegen. Zoals ongetwijfeld ook geldt voor zwaluwen waarvan de staart geometrisch niet perfect is, blijkt het inderdaad zo te zijn dat vliegen met ongelijke vleugels vaker in de bek of klauwen van hun



De vergrote schaar van de mannelijke Wenkkrab, *Ocypode sp.*, breekt met de regel van de symmetrie. Dit lichaamsdeel doet tegelijk dienst als lokmiddel voor vrouwtjes en als [afschrikings] wapen in de territoriale strijd met andere mannetjes. ➔

respectieve belagers vallen. Een dergelijk kenmerk erven is dus zeker en vast geen voordeel. Een ander voorbeeld van partnerkeuze die gebaseerd is op een uitgesproken voorliefde voor symmetrie is dat van de Mexicaanse Zwaarddrager, *Xiphophorus cortezi*, waarbij het vrouwtje een soort 'streepjescode' gebruikt om de mannetjes te selecteren die zij verkiest!

Het mannetje bezit op zijn flank zes tot acht zwarte verticale strepen. Tijdens de balts beschrijft het mannetje voor het vrouwtje een dans in de vorm van een acht waardoor zij zijn strepen kan bewonderen, maar ook de twee kanten met elkaar kan vergelijken.

We zien echter dat het aantal strepen links en rechts niet altijd gelijk is en dat de voorkeur van het vrouwtje niet slaat op het aantal strepen, maar eerder op de mannetjes waarvan de strepen het meest symmetrisch zijn.

Men kan zelfs de voorkeur van vrouwtjes kunstmatig beïnvloeden door een van de strepen op de flanken van het mannetje te bedekken om zo het esthetische... onevenwicht te doen toenemen.

Het vrouwtje van de Zebravink, *Taeniopygia guttata* – een kleine vogel die goed bestudeerd is en vaak in gevangenschap gehouden wordt

– drijft haar voorkeur voor symmetrie zelfs zo ver dat zij artificiële kenmerken, zoals oranje en groene banden die door een onderzoe-

ker op de poten van het mannetje werden gekleefd, gaat prefereren!

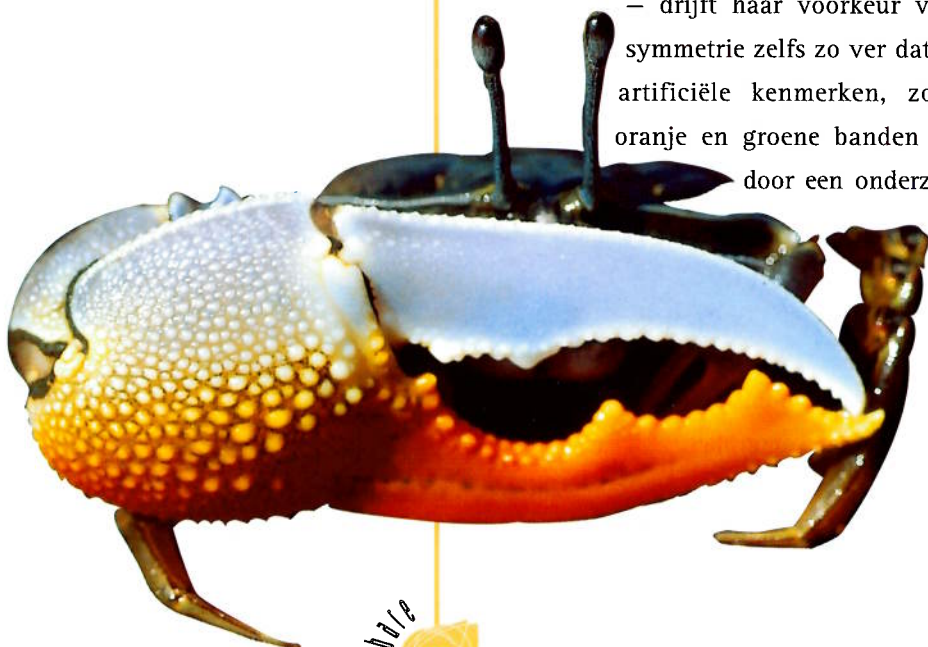
Dergelijke experimenten hebben aangetoond dat vrouwtjes twee tot drie keer meer aangetrokken zijn tot mannetjes die hetzelfde gekleurde bandenpatroon op hun poten vertonen dan deze die – geheel kunstmatig – een asymmetrisch patroon meekregen.

De efficiëntie van een pauwenstaart als seksueel signaal heeft zonder twijfel te maken met de symmetrie van de motieven en dan vooral met die van de ogen. In dit geval speelt het aantal ogen zeker een rol. Een pauw die men bedekt had met een twintigtal vlekken in de vorm van ogen zag immers het aantal succesvolle ontmoetingen met twee dalen in vergelijking met het seizoen dat voorafging aan het experiment. Symmetrie kan overigens nog op een andere manier geëvalueerd worden dan met het gezichtsvermogen.

Bij de Veldkrekel, *Gryllus campestris*, bijvoorbeeld is de symmetrie van de zang afhankelijk van die van de sjiroporganen. De vrouwtjes kiezen bij voorkeur het mannetje dat de meest evenwichtige zang laat horen. Ze neemt een verschil waar, daar waar u zonder twijfel enkel twee eentonige en enerverende sjiropgeluiden zult horen.

We moeten echter ook opmerken dat wanneer een bepaald kenmerk sterk afwijkt van het schema van de symmetrie – zoals de overdreven grote schaar bij Wenkkrabben – dat niet altijd een inbreuk op de regel betekent, maar dat het evengoed kan slaan op een bijzonder verfijnd aspect van de toepassing ervan.

Net zoals in de muziek een pauze op ons inwerkt en verwijst naar wat nog gaat komen, zo kan een systematisch gebrek in de symmetrie, waardoor bijna een karikatuur ontstaan is, wijzen op een perfecte controle van de regels.





Het wordt daardoor ook een betrouwbare waarde: de asymmetrie wordt hier dan ook veel uitgesproken – en zal dus geslaagd zijn – als de ontwikkeling perfect gecontroleerd is.

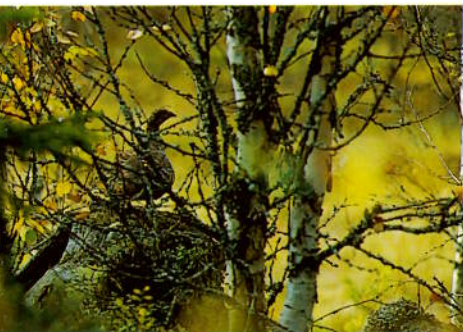
Sociale status en pluchen Hennen

In bepaalde gevallen zal het vrouwtje zich baseren op het gedrag van haar vrouwelijke collega's om haar eigen succes te bewerkstelligen. In zekere zin volgt het ene succes dan het andere in zijn voetsporen. Het voorbeeld van het Korhoen, *Tetrao tetrix*, toont duidelijk hoe een mannetje een kwaliteitslabel kan winnen, door het eenvoudige feit dat hij een of meerdere keren heeft gepaard. We wisten al dat het

vrouwtje van deze mooie vogel uit onze streken bij voorkeur paart met mannetjes die, terwijl ze op dezelfde lek baltsen, er reeds succes gehad hebben. Het systematische van dergelijk gedrag werd echter nog niet verklaard, al ziet het ernaar uit dat dit binnenkort wel zal gebeuren.

Een recent experiment – dat behoorlijk origineel was, we moeten het toegeven – heeft aangetoond dat de hennen van het Korhoen een voorkeur hadden voor 'succesvolle' mannetjes, zelfs als die niet eens aanwezig waren... En niet zonder reden, want men heeft hun paring enkel nagebootst met lokvogels, meer bepaald vrouwelijke Korhennen in pluche die werden gemanipuleerd als ledenpoppen!

☞ Het belang van symmetrie als seksueel signaal wordt overduidelijk wanneer, zoals het geval is bij de horens van de Oryx of Gemsbok, *Oryx gazella beisa*, die verband houdt met organen die een rechtstreekse invloed hebben op de verdedigings- of aanvalsmogelijkheden.



Wanneer het mannetje  van het Horhoen, Tetrao (of *Lyrurus*) tetrax, zijn balts uitvoert, hangt de aantrekkingskracht die hij uitoefent op het wijfje niet alleen af van de energie die hij gebruikt om de schoonheid van zijn troeven aan te tonen, maar wellicht ook van zijn verleden als verleider.  De wijfjes vertonen namelijk een duidelijke voorkeur voor een mannetje dat ze hebben zien paren met een van hun collega's en rivales!



Het is mogelijk dat, door ze eenvoudigweg te imiteren, de vrouwtjes in zekere zin vertrouwen op het oordeel van hun collega's, dat blijkbaar meer waarde heeft dan hun eigen oordeel, aangezien ze sneller tot de daad zijn overgegaan. Ze besparen zich daarmee de risico's van een keuze die gebaseerd is op de gebruikelijke signalen. Een ander 'sociaal' criterium kan eveneens een rol spelen, door het feit dat een territorium bezitten over het algemeen voor een mannetje het eindpunt betekent van een lange geschiedenis. Deze geschiedenis, die het resultaat is van zijn inspanningen en gevechten om zijn grond te veroveren en te verdedigen, plaatst hem daarmee onder de lokale elite.

Maar dat verklaart nog niet de ervaring van de pluchen Hennen... behalve dan misschien het feit dat een paring die zich voltrekt een definitief signaal betekent van de kwaliteit van het territorium in de ogen van de waarneemsters.

Verbonden door de evolutie

Men kan het zich maar moeilijk voorstellen dat bij zoveel diersoorten de kenmerken van de mannetjes als bij toeval precies de voorkeur wegdragen van de vrouwtjes. We moeten inzien dat het hier om een co-evolutie gaat net zoals de voorkeuren van de vrouwtjes een selectiedruk uitoefenen op de mannetjes om hun kenmerken te ondersteunen waardoor de tendens

bestaat dat deze kenmerken overdreven worden, en waardoor op hun beurt de wijfjes gevoeliger zullen worden om alsmaar kieskeurig te worden ten aanzien van die kenmerken.

Deze redenering betekent dat de mannetjes, die uitverkoren worden omwille van de rode kleur van hun verenkleed, zich vaker zullen voortplanten dan andere mannetjes en dat hun nakomelingen ook de genen voor een 'rood verenkleed' zullen dragen – en doorgeven – aan hun zonen en de genen voor 'ik hou van een rood verenkleed' aan hun dochters.

Dat veronderstelt dat, van bij aanvang, de voorkeur van de vrouwtjes hen ook zelf een voortplantingsvoordeel gegeven moet hebben en dat het kenmerk in kwestie dus reeds vooraf de kwaliteiten van het mannetje in dit opzicht weerspiegelde: het aantal eieren dat hij bijvoorbeeld kan bevruchten of de kwaliteit van zijn genen of nog, zijn doeltreffendheid als vader om zijn kroost te voeden en te verdedigen.

Het probleem wordt complexer als de voorkeur van het vrouwtje voor een gegeven kenmerk in bepaalde gevallen vroeger lijkt te zijn verschenen dan het eigenlijke kenmerk bij het mannetje. Dat is wat bepaalde experimenten lijken aan te geven, zoals dat waarbij men aan *Platy's* van de soort *Priapella* een plastic aanhangsel kleefde – wat ze normaal gezien niet hebben – en zodoende de kenmerken van hun neef, de Zwaarddrager, *Xiphophorus helleri*, imiteerden. Dat was in werkelijkheid voldoende om ze onmiddellijk aantrekkelijker te maken in de ogen van de vrouwtjes die een dergelijk ornament voor het eerst zagen, dat dus helemaal geen verband hield met de genetische deugden van hun partners! Vanuit deze optiek – letterlijk en figuurlijk – zijn het de mannetjes die gebruik hebben gemaakt van een kenmerk dat al bestond bij de vrouwtjes –



een bepaalde voorliefde voor nieuwigheden? Ze hebben dan ook die vrouwtjes geselecteerd die het meest aangaven dat ze een voorkeur hadden voor ook maar het kleinste begin van een zwaardvormige staart. Andere experimenten in die zin werden gedaan met mannelijke Kikkers waarvan men aan de zang – met opnames uiteraard – noten had toegevoegd uit de lokroep van verwante soorten, waardoor ze ineens veel aantrekkelijker werden in de ogen – of beter de oren – van de vrouwtjes!

Het lijkt erop dat we moeten toegeven dat, eens hij van start is gegaan, de stimulans-respons-tandem kan toenemen, waarbij het ene element het andere beïnvloedt om zich steeds sterker te manifesteren, zodat beide onderdelen van het systeem – het signaal en de ontvanger – onder druk van het succes zelf 'co-evolueren'.

Het gaat dus in zekere zin om een andere loopwedstrijd van de Rode Koningin, dit keer tussen de aankondiger en de cliënt – hier dus meestal cliënte – waarbij de aankondiger onder druk staat om zijn signaal te versterken, en de toekomstige cliënte steeds veeleisender wordt,

maar ook meer en meer een expert in het detecteren van zelfs de geringste nuances.

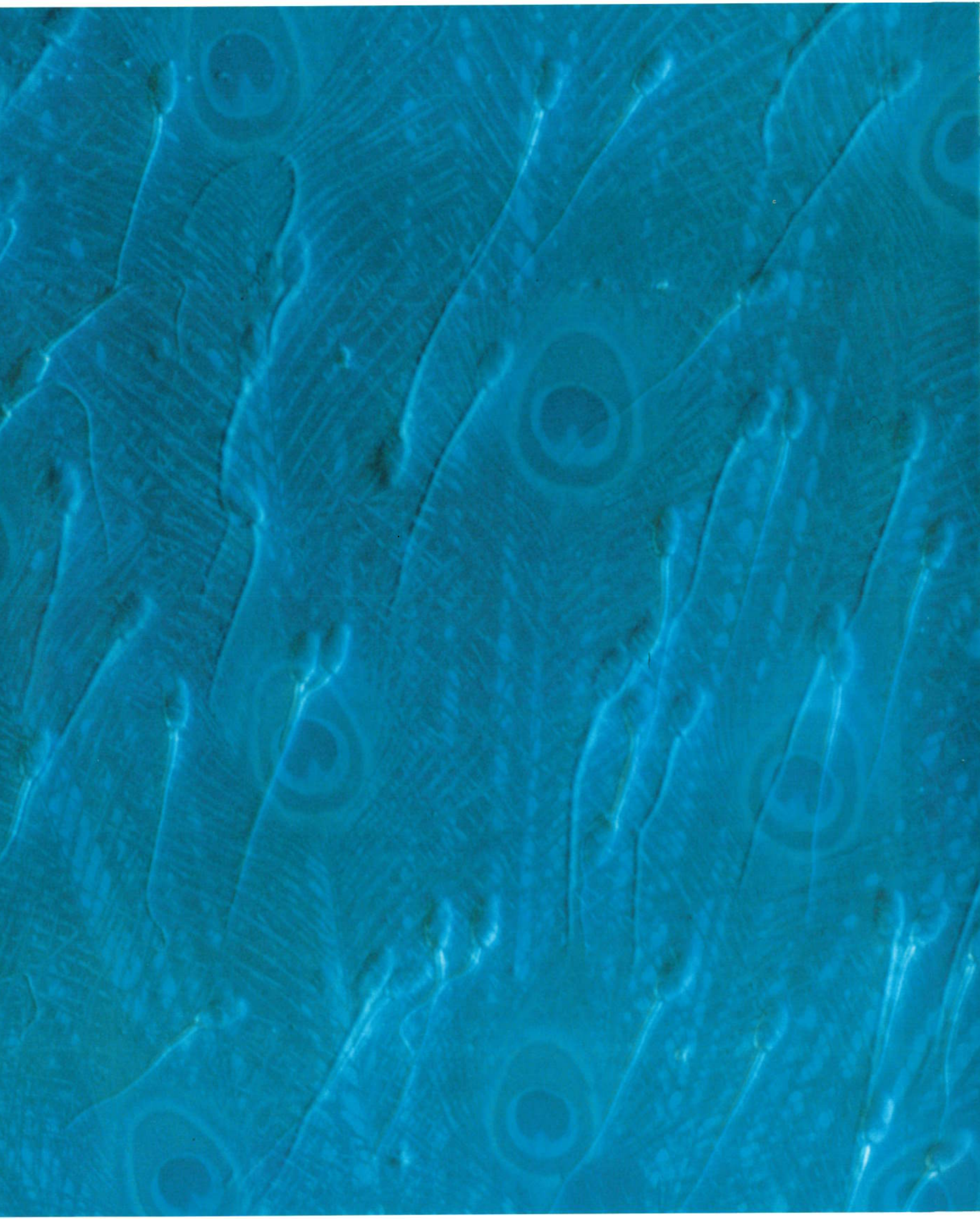
Aan een dergelijk proces moet noodgedwongen ooit een limiet geplaatst worden.

Die limiet ligt misschien op het punt waarop het spel zo ver gedreven wordt dat het mannetje er kwetsbaar zou door worden (want liegen over genetische kwaliteiten door valse signalen te gebruiken loont op lange termijn niet; de natuurlijke selectie ontmaskert leugens al even efficiënt). Voor het wijfje zou de grens overschreden worden wanneer een overdreven voorliefde voor overdreven signalen haar ertoe zou brengen kenmerken te verkiezen die minder voordelig zijn voor de mannelijke nakomelingen aan wie ze die doorgeeft.

In beide gevallen zou zich dat ontegensprekelijk keren tegen het belang van beide partijen in kwestie, want de te betalen boete, in termen van aantallen overlevende jongen, zou behoorlijk zwaar zijn om deze soort van reclameperfectionisten te elimineren. Vandaar dan ook mijn stelling dat, in tegenstelling tot wat we wel eens denken, de Pauw (nog) geen probleem heeft.

↳ Een vraag die biologen zich stellen in verband met sommige mannelijke versiersels [zoals de verlengde anale vin bij de Zwaarddrager, *Xiphophorus helleri*] is de rol die gespeeld wordt door de vrouwelijke voorkeur bij de selectie en de overdrijving van dergelijke kenmerken. Uit proefnemingen kan men overigens afleiden dat de voorliefde van de vrouwtjes voor nieuwigheden zou zijn voorafgegaan aan hun verschijning, althans in bepaalde gevallen!





Baltsen en rituelen

Alles wijst erop dat de specialisatie die bestaat op het niveau van de voortplantingscellen zich ook doorzet op het niveau van de organismen. Een van beide protagonisten – meestal het mannetje – is, net als de spermatozoïde, voorbestemd om de eerste toenaderingspogingen te ondernemen. Het vrouwtje van haar kant lijkt een relatief passieve houding aan te nemen, zoals ook de eicel dat zou doen.

Sommigen gaan zelfs zover te beweren dat zij het is die door haar keuze de selectiecriteria vastlegt volgens welke de evolutie werkt om de optimale mannelijke vorm vast te leggen. Daarmee wordt aan de natuurlijke selectie ook een seksuele selectie toegevoegd. Of ze nu morfologisch of anders van aard zijn, bij de meeste dieren maken de verschillen het mogelijk om mannetjes en wijfjes van elkaar te onderscheiden. In verband met die verschillen kunnen we ons afvragen of de dieren ze zelf wel waarnemen en of ze de informatie die ze bieden eventueel wel gebruiken. We moeten ook trachten te achterhalen of die verschillen hen ook in staat stellen om de beste partner te kiezen. Het verschil is immers groot en subtiel tussen tonen dat men een geschikte partner lijkt en aantonen dat men daadwerkelijk de meest geschikte partner is binnen een bepaald gebied. Een antwoord geven op die twee vragen is belangrijk, want de logica die het evolutieve succes van de geslachtelijke voortplanting zou kunnen rechtvaardigen hangt ervan af, ondanks de verhoogde kosten die ermee gepaard gaan. Een deel van het antwoord zou kunnen geleverd worden door de waarnemingen dat sommige dieren, die niet tevreden zijn met het louter dragen en uitzenden van dergelijke signalen, zich ook de moeite getroosten om er werkelijk mee te koop te lopen. Ze gaan 'baltsen'.

Het is zelfs moeilijk om aan de conclusie te ontsnappen dat ze zich gedragen alsof ze bewust het doel nastreven om daardoor onmiddellijk te kunnen paren en dan ook onbewust daarop voortbouwend, om zich te kunnen voortplanten.

Eenvoudige balsen

De individuen van sommige diersoorten – over het algemeen de mannetjes – die zich niet enkel tevredenstellen met de aanwezigheid van kenmerken die duiden op seksuele rijpheid – kleuren, versieringen, wapens, omvang en dergelijke meer – voeren geritualiseerde handelingen uit die die kenmerken accentueren.

Die geritualiseerde handelingen zijn wat we ‘paringsdansen’ of balsen noemen.

Hoewel het dikwijls om een soort competitie onder mannetjes gaat, is de balts meestal een zaak die het mannetje alleen uitvoert, zonder rekening te houden met eventuele rivalen.

Dat blijft waar, zelfs als verscheidene balsen op hetzelfde moment en op dezelfde plaats worden uitgevoerd, zoals dat het geval is bij de Reuzentrap, *Ardeotis kori*, van de Afrikaanse savannes.

De balts bestaat er voor het mannetje van deze soort in dat hij ronddraait en waggelt terwijl

hij de lellen opblaast die zijn nek sierren – als we dat zo mogen zeggen – en de witte pluimen van zijn staart naar voren slaat.

Meerdere mannetjes voeren tegelijk en op dezelfde plek een gelijkaardige dans uit, echter zonder zich te bekommeren om degene die net hetzelfde doen. Het feit dat ze dat samendoen heeft voor die baltsende mannetjes bovendien een aanstekelijk en stimulerend effect, zonder dat men daadwerkelijk van een competitie kan spreken.

Dezelfde toestand vinden we bij de Amerikaanse Fregatvogel, *Fregata magnificens*, waarvan de mannetjes tijdens het voortplantingsseizoen op een tak gaan zitten, alleen of in groep, en wachten tot de wijfjes voorbijkomen. Zodra een van hen een vrouwtje van zijn soort in de gaten heeft – herkenbaar aan haar zwarte keel waarmee ze zich onderscheidt van de kleinere soort – blaast hij zijn keelzak op die scharlakenrood geworden is en slaakt hij luide kreten. Als dat haar overtuigt, zal het vrouwtje het mannetje verwoegen die dan even zijn vleugel op haar laat rusten. Beide vogels

De paringsdans bij deze Koningsalbatros, *Diomedea epomophora*, bestaat uit een reeks rituele gebaren die de nadruk leggen op de attributen die het geslacht aangeven. Verder moeten ze de bereidheid tot paren bij beide partners op elkaar afstemmen. ↪



Baltsen en rituelen

Alles wijst erop dat de specialisatie die bestaat op het niveau van de voortplantingscellen zich ook doorzet op het niveau van de organismen. Een van beide protagonisten – meestal het mannetje – is, net als de spermatozoïde, voorbestemd om de eerste toenaderingspogingen te ondernemen. Het vrouwtje van haar kant lijkt een relatief passieve houding aan te nemen, zoals ook de eicel dat zou doen.

Sommigen gaan zelfs zover te beweren dat zij het is die door haar keuze de selectiecriteria vastlegt volgens welke de evolutie werkt om de optimale mannelijke vorm vast te leggen. Daarmee wordt aan de natuurlijke selectie ook een seksuele selectie toegevoegd. Of ze nu morfologisch of anders van aard zijn, bij de meeste dieren maken de verschillen het mogelijk om mannetjes en wijfjes van elkaar te onderscheiden. In verband met die verschillen kunnen we ons afvragen of de dieren ze zelf wel waarnemen en of ze de informatie die ze bieden eventueel wel gebruiken. We moeten ook trachten te achterhalen of die verschillen hen ook in staat stellen om de beste partner te kiezen. Het verschil is immers groot en subtiel tussen tonen dat men een geschikte partner lijkt en aantonen dat men daadwerkelijk de meest geschikte partner is binnen een bepaald gebied. Een antwoord geven op die twee vragen is belangrijk, want de logica die het evolutieve succes van de geslachtelijke voortplanting zou kunnen rechtvaardigen hangt ervan af, ondanks de verhoogde kosten die ermee gepaard gaan. Een deel van het antwoord zou kunnen geleverd worden door de waarnemingen dat sommige dieren, die niet tevreden zijn met het louter dragen en uitzenden van dergelijke signalen, zich ook de moeite getroosten om er werkelijk mee te koop te lopen. Ze gaan 'baltsen'.

Het is zelfs moeilijk om aan de conclusie te ontsnappen dat ze zich gedragen alsof ze bewust het doel nastreven om daardoor onmiddellijk te kunnen paren en dan ook onbewust daarop voortbouwend, om zich te kunnen voortplanten.

Eenvoudige balsen

De individuen van sommige diersoorten – over het algemeen de mannetjes – die zich niet enkel tevredenstellen met de aanwezigheid van kenmerken die duiden op seksuele rijpheid – kleuren, versieringen, wapens, omvang en dergelijke meer – voeren geritualiseerde handelingen uit die die kenmerken accentueren.

Die geritualiseerde handelingen zijn wat we 'paringsdansen' of balsen noemen.

Hoewel het dikwijls om een soort competitie onder mannetjes gaat, is de balts meestal een zaak die het mannetje alleen uitvoert, zonder rekening te houden met eventuele rivalen.

Dat blijft waar, zelfs als verscheidene balsen op hetzelfde moment en op dezelfde plaats worden uitgevoerd, zoals dat het geval is bij de Reuzentrap, *Ardeotis kori*, van de Afrikaanse savannes.

De balts bestaat er voor het mannetje van deze soort in dat hij ronddraait en waggelt terwijl

hij de lellen opblaast die zijn nek sieren – als we dat zo mogen zeggen – en de witte pluimen van zijn staart naar voren slaat.

Meerdere mannetjes voeren tegelijk en op dezelfde plek een gelijkaardige dans uit, echter zonder zich te bekommeren om degene die net hetzelfde doen. Het feit dat ze dat samendoen heeft voor die baltsende mannetjes bovendien een aanstekelijk en stimulerend effect, zonder dat men daadwerkelijk van een competitie kan spreken.

Dezelfde toestand vinden we bij de Amerikaanse Fregatvogel, *Fregata magnificens*, waarvan de mannetjes tijdens het voortplantingsseizoen op een tak gaan zitten, alleen of in groep, en wachten tot de wijfjes voorbijkomen. Zodra een van hen een vrouwtje van zijn soort in de gaten heeft – herkenbaar aan haar zwarte keel waarmee ze zich onderscheidt van de kleinere soort – blaast hij zijn keelzak op die scharlakenrood geworden is en slaakt hij luide kreten. Als dat haar overtuigt, zal het vrouwtje het mannetje verwoegen die dan even zijn vleugel op haar laat rusten. Beide vogels

De paringsdans bij deze Koningsalbatros, *Diomedea epomophora*, bestaat uit een reeks rituele gebaren die de nadruk leggen op de attributen die het geslacht aangeven. Verder moeten ze de bereidheid tot paren bij beide partners op elkaar afstemmen. ↪





🦋 Ondanks het feit dat zij vaak met veel soortgenoten hetzelfde savannegebied moeten delen, blijft de balts bij de Reuzentrap, *Ardeotis kori*, veeleer een individuele aangelegenheid dan een echte competitie tussen mannetjes. Elkeen gaat zijn gang zonder zich te bekommeren om de andere.

Bij de Albatrossen van het zuidelijk halfrond, *Diomedea epomophora* – de Koningsalbatros – en *Diomedea exulans* – de Reuzenalbatros – wordt de balts in koor uitgevoerd door het mannetje en het wijfje, terwijl ook andere koppels net hetzelfde doen. Tijdens deze balts gaan beide hoofdrolspelers waggelen terwijl ze hun kop in de lucht steken en af en toe hun vleugels spreiden. Beide partners klapperen dan tegelijk met hun snavels die ze tegen elkaar wrijven alsof ze ze willen scherpen. Dit laten ze gepaard gaan met een kreet die meer lijkt op het geloei van een rund dan op de zang van een vogel. Rond dit koppel beginnen ook andere koppels hetzelfde te doen, aangezien ze erdoor opgewonden geraakt zijn. Dit ritueel kan verscheidene dagen, tot zelfs verscheidene weken duren. De koppels die op deze manier gevormd worden, paren pas als ze elkaar al verscheidene jaren kennen. De jongere individuen die na een paar jaar naar hun geboorteplaats terugkeren, voeren hetzelfde ritueel uit, maar paren maar wanneer ze dat twee, of zelfs drie jaar na elkaar gedaan hebben.

De logica van dit gedrag wordt duidelijk wanneer we inzien hoe belangrijk het is voor beide partners om zich ervan te verzekeren dat de intenties van de ander wel ernstig zijn. Wanneer ze aan het broeden zijn, is het voor de partner die op het nest blijft immers belangrijk, dat de ander ook terugkeert na enkele weken te zijn gaan vissen over een afstand van verscheidene honderden kilometers. Dat is dan ook de reden waarom bij deze soort de koppels vaak hun hele leven samenblijven.

Balletmeesters

Baltsen wordt echter niet enkel door vogels uitgevoerd. Het mannetje van de Gambiaanse

Fruitvleermuis, *Epomophorus gambianus*, een grote Afrikaanse vleermuissoort, die nectar en fruit eet, voert eveneens een klein dansje uit. Deze vleermuis bezit witte en rozige haarpluimen op zijn schouders, die normaal gezien verborgen zitten. Tijdens de balts zet hij die pluimen echter in de verf door ze uit zijn huidzak te laten komen.

De bijzondere sprongen die de Bultrug, *Megaptera novaeangliae*, met de buik in de lucht en de borstpeddels helemaal uitgestrekt maakt, moeten waarschijnlijk eveneens als baltsgedrag gezien worden.

Tijdens die acrobatische sprong laat hij zich op zijn rug vallen, waardoor het zeewater opspat en schuimt wanneer het 30 ton zware dier opnieuw in contact komt met het wateroppervlak.

Men heeft berekend dat een dergelijke sprong ongeveer een honderdste vergt van de dagelijkse energiebehoeften van het dier, waardoor hij deze oefening dan ook wel honderd keer per dag kan uitvoeren!

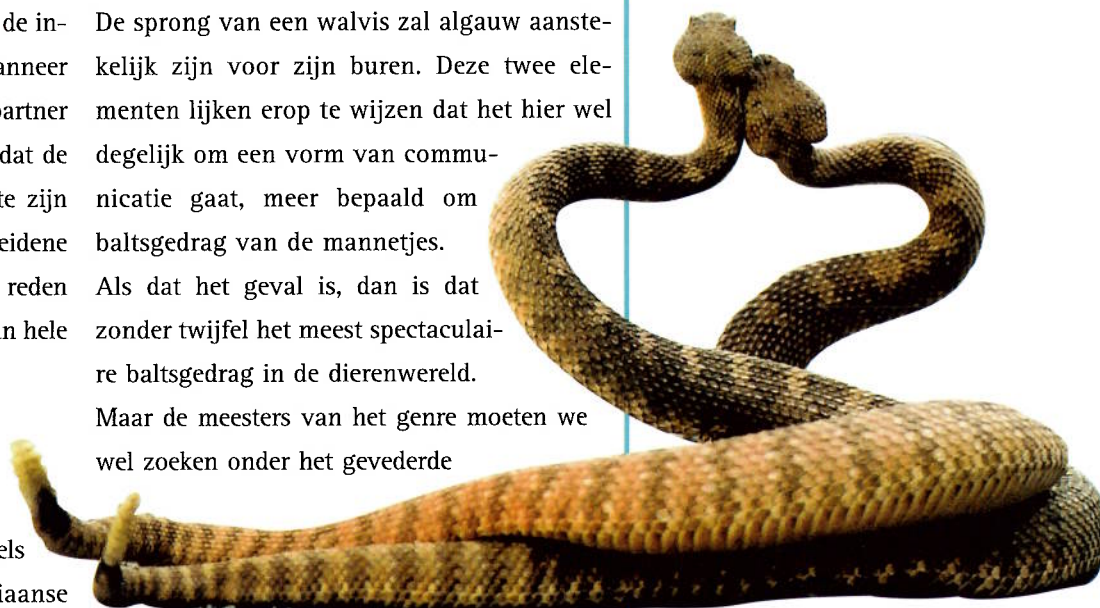
Dit soort sprongen wordt vooral uitgevoerd in de winter tijdens het voortplantingsseizoen, wanneer de walvissen in groep leven. De sprong van een walvis zal al gauw aanstekelijk zijn voor zijn burens. Deze twee elementen lijken erop te wijzen dat het hier wel degelijk om een vorm van communicatie gaat, meer bepaald om baltsgedrag van de mannetjes.

Als dat het geval is, dan is dat zonder twijfel het meest spectaculaire baltsgedrag in de dierenwereld.

Maar de meesters van het genre moeten we wel zoeken onder het gevederde

↳ Samenkomen voor het baltsen - zoals gebeurt bij de Amerikaanse Fregatvogel, *Fregata magnificens* - biedt wellicht het voordeel dat men een meer doeltreffende manier heeft om wijfjes te lokken... zelfs al moet men daarna om hun gunsten vechten.

De achtervolging, gevolgd door contact, waaraan sommige slangen zich overgeven - zoals bijvoorbeeld deze Rafeleslangen, *Crotalus mitchelli stephensi* - is een vorm van balts die uitgelooht wordt wanneer het wijfje een aparte geur verspreidt die aangeeft dat zij ontvankelijk is. Hij eindigt met een soort dans, die kort daarop gevolgd wordt door contact tussen de cloaca's van de twee partners. ↻









Bij Futen, *Podiceps cristatus*, verenigt de balts vrijwel alle ingrediënten die gebruikt worden tijdens vogelbaltsen, met uitzondering dan van de zang. Eigenlijk is het meer de bekrachtiging dan het sluiten van een akkoord, vermits beide partners op gelijkwaardige manier deelnemen.

volkje, want sommige mannelijke vogels geven zich over aan echte capriolen en ongelooflijke acrobatieën om zich interessant te maken.

De mannetjes van alle soorten Paradijsvogels behoren tot de beste baltsspecialisten in het dierenrijk. Hun pluimenkleed is zo spectaculair dat men in de 16^{de} eeuw, toen Magalhães na zijn expedities enkele afgestroopte huiden meebracht naar Europa, dacht dat ze afkomstig waren van vogels uit de hemel... Vandaar zijn naam.

De Victoriaweervogel, *Ptiloris victoriae*, richt zijn kop op en spreidt bruusk zijn vleugels waardoor hij er plotseling als een fonkelende en perfect symmetrische waaier gaat uitzien.

De Blauwe Paradijsvogel, *Paradisaea rodolphi*, maakt ook allerhande acrobatieën terwijl hij zijn kleuren etaleert. Terwijl hij met zijn kop naar beneden hangt zet hij letterlijk een hoge borst op door zijn pluimen op te blazen om zodoende het blauwe mantelpakje van zijn verenkleed te doen opvallen. Vanuit die positie schudt hij met zijn twee lange stuurpennen die boven hem uitsteken en naar elkaar toe

krullen alsof ze de vogel willen inlijsten, hetgeen hij kracht bijzet met luide kreten.

De Liervogel, *Menura novaehollandiae*, een bodembewonende vogel uit de wouden van Zuidoost-Australië begint op de grond een heuvel van humus uit te krabben met een diameter van tien tot twintig meter. Vervolgens gaat hij in het midden van dat uitgekraabde spoor staan, zet hij zijn witte stuurpennen op en laat ze over zijn hoofd slingeren als waren ze een zilverkleurig baldakijn. Terzelfder tijd spreidt hij zijn twee lange buitenste stuurpennen uit, die gekruld zijn in de vorm van een lier, vanwaar dan ook zijn naam. Op die manier voert hij een soort onheilsdans uit, die hij gepaard laat gaan met verschillende soorten gezang en geschreeuw waarmee hij al zijn talenten als imitator tentoonspreidt. In zijn partituur incorporeert hij zelfs imitaties van geluiden van menselijke activiteiten uit de omgeving – automotoren en claxons, locomotieven, boomzagen... – waarmee meteen wordt aangegeven aan welke druk van buitenaf deze soort moet weerstaan.

Net zoals de vleermuis in de fabel uitriep 'Ik ben een vogel, kijk naar mijn vleugels', lijkt deze Gambiaanse Fruitvleermuis, *Epomophorus gambianus*, duidelijk te willen zeggen: 'Ik ben een mannetje, kijk naar mijn schouderbedekking!' In dit geval is dat terecht. ↘





Zodra hij erin geslaagd is een wijfje ervan te overtuigen dat hij de vader moet zijn van hun afstammelingen, zal hij hetzelfde scenario herhalen op een van de andere sporen die hij met zorg heeft uitgegraven, waarbij hij aan elk van zijn partners de zorg overlaat van de jongen die het gevolg zijn van hun ontmoeting.

De Lawes Parotia, *Parotia lawesii*, schudt zijn zes draadvormige pluimen die zijn dunne kuifje vormen, zet zijn metaalblauwe borstpluimen en ook zijn vleugelpennen op als een soort welgevormd schaamschort. Andere mannetjes baltsen in de omgeving, elk op hun eigen kleine danspiste.

Men zou kunnen veronderstellen dat een dergelijke opvoering het wijfje ruimschoots op de

hoogte stelt van de fysieke kwaliteiten van de uitvoerder. Vooral dan van zijn levenskracht die meer bepaald benadrukt wordt door zijn tentoongespreide versieringen die aldus zijn boodschap aanvullen en bekrachtigen.

Bruidsgiften

Een van de merkwaardigste aspecten van dergelijke baltsen ligt in het feit dat het mannetje tijdens zijn opvoering ook vaak een cadeau aanbiedt dat door biologen op verschillende manieren geïnterpreteerd kan worden... en waarschijnlijk ook door de betrokken wijfjes. Sommigen zien hierin een signaal waarmee het mannetje de ernst van zijn vaderlijke intenties

De omstandigheden en de context van zijn uitvoering suggereren dat de achterwaartse salto van de Bultrug, *Megaptera novaeangliae*, deel uitmaakt van het repertoire van liefdessignalen.





Het mannetje van de Liervoegel, *Menura novaehollandiae*, voert zijn balts uit op een soort scène die hijzelf voorbereid heeft. Hij begint met een gezang dat doordrongen is van allerlei imitaties: de lokroep van andere dieren maar ook motorgeluiden en toeters. Zodra een wijfje nadert, begint hij dan te dansen, iets wat meteen de nadruk legt op zijn liervormige pluimen.

Het mannetje van de
Prachtparadijsvogel,
Cicinnurus magnificus,
heeft dezelfde afmetingen
als het wijfje, maar
onderscheidt zich door zijn
levendige kleuren en door
twee verlengde staartveren
die hij tijdens de balts doet
trillen. Als ze over een
insectenrijke voeding
beschikt, kan het vrouwtje
zonder de hulp van het
mannetje haar jongen
grootbrengen . . .
Daardoor kan die dan
weer polygaam zijn. ↗



aangeeft; door te verwijzen naar de bouw van het nest drukt het ook een soort belofte van samenwerking uit.

Anderzijds is het evenzeer mogelijk dat het slechts om 'recuperatie' gaat van een gedrag dat op andere momenten als een positief signaal gezien kan worden. Dat zou hij dan gebruiken om de agressiviteit te temperen veroorzaakt door het feit dat hij het privé-domein van het wijfje heeft betreden.

Dit soort signalen met een dubbele betekenis komt wel vaker voor in de dierenwereld (zoals ook in de taal van de mens, waar uitdrukkingen als 'mijn kind' of 'mijn klein kuikentje' in erg verschillende situaties gebruikt kunnen worden). Om het mannetje gunstig te stemmen als hij haar benadert, slaat het wijfje van de Zilvermeeuw aldus op de rode vlek op de onderkant van zijn snavel, waarmee ze het signaal nabootst van een jong dat gevoerd wil worden. Hetzelfde soort vragen kan gesteld worden als het cadeau uit voedsel bestaat, een andere vorm van bruidsgift.

Voor de mannetjes van verschillende soorten watervogels, zoals Grote Stern en IJsvogel, is de balts niet compleet zonder het aanbieden van een vis als cadeau. Dat lijkt trouwens naar de zin van de wijfjes, die zich in hun keuze laten leiden door de kwaliteit van het cadeau. De Bijeneter, *Merops apiaster*, zal volgens dezelfde strategie een vers gevangen insect naar zijn schoonheid brengen. De Bruine Kiekendief, *Circus aeruginosus*, zal een waarlijk acrobatische vlucht uitvoeren, die hij afrondt door zijn prooi te laten vallen. Het vrouwtje vangt die prooi dan op in volle vlucht.

Het mannetje van de Kraamwebspin, *Pisaura mirabilis*, biedt het vrouwtje een insect aan dat volledig is ingepakt in spindraad; vervolgens profiteert hij van het moment dat zij be-



zig is met het cadeau op te eten om haar zo snel mogelijk te bevruchten.

Bepaalde Diptera van de familie van de *Empididae*, zijn zo vals dat ze hun cadeau terug meenemen eens de paring volbracht, om bij een ander wijfje opnieuw hun kans te wagen.

Het mannetje van de Schorpioenvlieg, *Hylobittacus apicalis*, biedt eveneens een prooi aan, waarvan de omvang zowel zijn slaag- als voortplantingskansen tegenover de wijfjes zal bepalen. Immers, hoe groter de aangeboden prooi, hoe langer het wijfje de paring zal laten duren, en hoe meer spermatozoïden het mannetje dan ook kan overdragen.

Bij deze soort hebben sommige mannelijke individuen een strategie ontwikkeld die erin bestaat om zich, ten overstaan van een rivaal, voor te doen als een wijfje en het cadeau met open armen in ontvangst te nemen. Vervolgens gaat hij er vandoor met de prooi die de naïeveling gewillig aan hem heeft afgestaan. Andere maken zich dan weer meester van de prooi terwijl een koppeltje druk in de weer is; daarna leggen ze een ander vrouwtje het gestolen

Is het om zijn kwaliteiten als vader te benadrukken dat het mannetje van de Bijeneter, *Merops apiaster*, tijdens de balts het wijfje een insect aanbiedt? Of is het gewoonweg om haar vijandigheid te temperen?



☞ Het schenken van voedsel, 'bruidsgift' genoemd, maakt deel uit van de toenaderingstactie bij de Dwergstern, *Sterna albifrons*, en van heel wat andere visetende vogels.

goedje voor dat hen slechts wat sluwheid en durf gekost heeft.

Zelfgemaakt cadeau

De bruidsgift wordt soms door het mannetje zelf gemaakt, die zodoende zijn projecten ook met een stuk van zichzelf betaalt.

Bij de *Stilbocoris natalensis*, een soort Afrikaanse Wandluis, biedt het mannetje het vrouwtje een vijgenzaadje aan, echter niet vooraleer hij er eerst wat van zijn eigen speeksel ingespoten heeft. Oefent dit speeksel op het vrouwtje een invloed uit door de aanwezige feromonen of gaat het eenvoudigweg om een identiteitskaart? Het blijft vooralsnog een mysterie.

Bij de Schorpioenvlieg, een insect uit de orde van de *Mecoptera*, nadert het mannetje het vrouwtje door met zijn vleugels te trillen. Als hij bij haar is aangekomen, laat hij een druppeltje van een speekselachtige substantie achter die gauw stolt. Het wijfje neemt vervolgens dat druppeltje vast en begint het op te eten, terwijl het mannetje van het moment gebruikmaakt om haar te bevruchten. Gedurende heel de paring, die verscheidene minuten duurt, zal hij druppeltjes van dezelfde stof blijven uitspuwen, die het vrouwtje ook zal blijven verorberen. Vaak maakt het cadeau integraal deel uit van de stof die wordt overgedragen tijdens de paring. Het bekendste voorbeeld daarvan is de spermatofoor die door verscheidene insectensoor-

ten gebruikt wordt. Het gaat om een soort zak in de vorm van een ampoule – vandaar ook zijn naam ampulla – die de spermatozoïden bevat en voorzien is van een tuit die in het wijfje wordt ingebracht en de passage van de spermatozoïden vergemakkelijkt. Het geheel werkt dus enigszins als een injectienaald.

Behalve dat de spermatofoor een efficiënte paring bevordert, kan een dergelijke strategie ook nog een bijkomend positief effect hebben op de ontwikkeling van de eieren, door het feit dat het vrouwtje dankzij die 'redding in nood' haar reserves niet hoeft aan te spreken.

Dat wordt geïllustreerd door een Vlindersoort, het Klein Geaderd Witje, *Pieris napi*, waarvan het mannetje een enorme spermatofoor produceert – die wel een zesde van zijn lichaamsgewicht kan bedragen – ruimschoots voldoende om de spermatozoïden te beschermen.

Experimenten met radioactieve markeringsstoffen hebben aangetoond dat men inderdaad stoffen van de spermatofoor terugvindt in het reservevoedsel binnenin de eitjes van het Klein Geaderd Witje.

Met een dergelijk rijk voedselaanbod laten de vrouwtjes zich evenwel niet beïnvloeden door het belang van deze voedselgift... en de mannetjes, als ze dat kunnen, kijken wel even uit met al die moeite. Daarmee bevestigen ze dan ook alleen maar de echte zin die aan een dergelijke bruidsgift gegeven moet worden.

Kannibalisme of fantastisch cadeau?

Kannibalisme van het mannetje door het vrouwtje na – of beter – tijdens de paring zou gezien kunnen worden als een zelfgemaakt cadeau dat tot het uiterste wordt gedreven.

Een dergelijk gedrag kennen we vooral van de Bidsprinkhaan. Dit lijkt echter niet de regel te

zijn bij deze soort en, als we veronderstellen dat dit in natuurlijke omstandigheden wel voorkomt, wijst het eerder op een ongelukkig voorval, waarbij het vrouwtje alles opeet wat in haar grijptangen valt, nadat haar 'gelukzalige toestand' van tijdens de paring voorbij is.

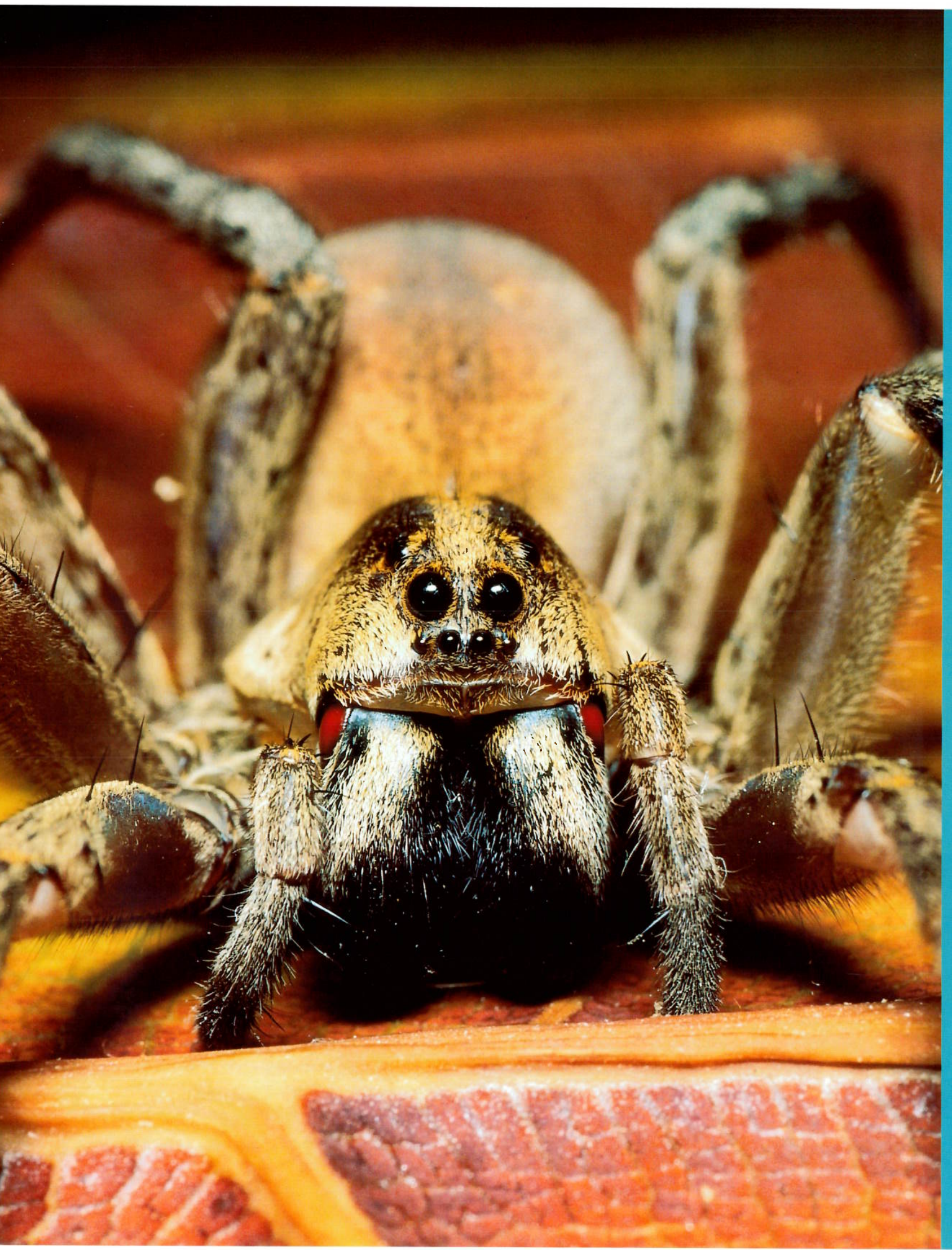
Het komt echter wel vaak voor bij Spinnen en Insecten.

Deze vorm van kannibalisme bestaat onder meer bij *Latrodectus mactans*, vanwaar dan ook de naam Zwarte Weduwe. Maar in dit geval gaat het niet om een spontane opoffering van het mannetje, zodat hij er ook alles zal aan doen om een dergelijk kwaadaardig verloop te vermijden. Anderzijds lijkt het mannetje van een andere soort Zwarte Weduwe, *Latrodectus hasselti* – en dit wijst op een zekere evolutie – zich wel vrijwillig op te offeren. Tijdens de paring plaatst hij zichzelf tussen de mondpartijen van zijn partner, die hem al even gauw injecteert met verteringssappen. Aangezien hij ongeveer 50 keer kleiner is dan het vrouwtje, is het zeker niet zijn voedingswaarde die een dergelijk suïcidaal gedrag rechtvaardigt.

Vandaar dat men er dan ook van uitgaat dat de 'berekening' die door de natuurlijke selectie is gemaakt erop gericht is om het vrouwtje voldoende lang bezig te houden opdat het mannetje een maximum aan spermatozoïden zou kunnen overbrengen en dat hijzelf in dit geval het equivalent vormt van de voedingsrijke spermatofoor; dit gebeurt bijvoorbeeld bij Krekels. Het voordeel is in dit geval reëel en dubbel: de 'gekannibaliseerde' mannetjes bevruchten daadwerkelijk meer eitjes dan de mannetjes die zich niet laten opeten en bovendien lijkt het vrouwtje minder geneigd te zijn andere partners te accepteren nadat haar eerste huwelijk werd geconsumeerd... in de dubbele betekenis van het woord.



☞ Een koppeltje IJsvogels, *Alcedo atthis*, bezegelt zijn verbintenis door de gift van een vis door het mannetje.



EEN DOORDACHT CADEAU

Zodra het mannetje van de *Gryllodes supplicans* de spermatofoor heeft overgebracht, kan het vrouwtje niet snel genoeg de gelatineuze massa verorberen die eraan vasthangt en die ook dient als voedsel voor haar. Eenmaal dat gebeurd, stort ze zich echter op de rest en begint ze ook dit op te peuzelen, waarmee ze in een klap de spermatozoïden opeet die erin bleven zitten, wat helemaal niet in het belang is van het mannetje.

Men heeft bij dit insect overigens kunnen vaststellen dat de volledige overbrenging van gameten ongeveer 50 minuten in beslag neemt. Anderzijds duurt het ongeveer 52 minuten vooraleer het wijfje het kleine voedingssupplement heeft opgepeuzeld dat wordt bijgeleverd bij de spermatofoor. Dat laat dus — gemiddeld natuurlijk — een speling, een veiligheidsmarge over van twee minuten opdat de bevruchting zich volledig zou voltrekken.



De Canadese auteur die deze observaties heeft gedaan besluit daaruit dat de bestaansreden van deze bruidsgift bedoeld is om het wijfje te verhinderen de ampulla te vernietigen vooraleer ze alle spermatozoïden heeft ontvangen en opgeslagen. Alles lijkt zich overigens voor te doen alsof het mannetje een heel berekend cadeau heeft bedacht opdat al zijn spermatozoïden zeker zouden passeren zonder nutteloze kost.

Bij verscheidene insectensoorten kunnen we vaststellen dat het wijfje de spermatofoor echter losmaakt nadat hij zijn dienst heeft bewezen. Dat verklaart bijvoorbeeld waarom bij sommige Krekelsoorten en in het bijzonder bij de Boomkrekkel, *Oecanthus latipennis*, het mannetje het vrouwtje zo lang mogelijk tracht af te leiden, door haar ertoe te brengen het product op te likken van een klier die zich juist op het aanhechtingspunt van zijn vleugels bevindt.

De ultieme sluwheid lijkt erin te bestaan de cadeaus — ik bedoel het voedzame omhulsel van de spermatofoor — beetje bij beetje te overhandigen naarmate de bevruchting zich voortzet.

Een andere Krekkel, *Orocharis saltator*, verspreidt zijn spermatozoïden in een twintigtal spermatoforen die hij aan de lopende band produceert. Die worden losgelaten en overgebracht zodra het wijfje de voorgaande heeft verorberd.

↳ Bij sommige soorten spinnen uit de familie van de Lycosidae, slaagt het mannetje er enkel in om zonder risico's te paren door het vrouwtje een prooi te schenken. Te oordelen aan de houding van het wijfje van deze Wolfsspinn uit Florida begrijpt men zijn voorzichtigheid.





Als hij indruk wil maken op een wijfje, gedraagt de Blauwe Pauw, *Pavo cristatus*, zich alsof hij zich bewust is van het feit dat het voordeliger is om zijn vermaarde 'wiel' te presenteren in vooraanzicht. Doorgaans denkt men dat die hinderlijke pluimen een negatieve invloed hebben op de kansen van het mannetje om te ontsnappen aan predatoren, maar er werd nog niet aangetoond dat dat risico in verhouding staat tot de lengte van de sleep.





Ook al wordt hier absolute prioriteit gegeven aan de voortplantingsfunctie, toch mogen we niet vergeten te wijzen op de risico's die verbonden zijn aan de seksuele signalen en aan het baltsgedrag, risico's die zo goed geïllustreerd worden door de Pauw en door het wederige halve wiel waar het mannetje van profiteert – of het slachtoffer van is.

Men veronderstelt dat, buiten de periodes dat het mannetje baltst, de lange staartpenningen die het beruchte instrument vormen, veeleer hinderlijk dan nuttig zijn en hem de kansen ontnemen om te ontkomen aan zijn belagers.

Als we veronderstellen – en dat vraagt om een verificatie – dat dat ook daadwerkelijk het geval is, dan gaan sommigen ervan uit dat het precies dat risico is dat zin verleent aan dit lokmiddel, want door zijn staart op te zetten

bewijst het mannetje aan het vrouwtje dan ook dat hij robuust genoeg is om ondanks zijn handicap te overleven.

Maar wat er ook van zij, het belangrijkste is dat de Pauw, vooraleer hij het slachtoffer wordt van zijn eigen hinderlijke attributen, er zijn voordeel mee gehaald heeft en dat hij, zoals het mannetje van de Zwarte Weduwe, voldoende tijd gehad heeft om voor nakomelingen te zorgen. Want dat is het enige waar de natuurlijke selectie rekening mee houdt.

Het feit dat er zowel Zwarte Weduwen als Pauwen bestaan wijst erop dat dit wel degelijk het geval is. Als we te veel zitten te cijferen, dreigen we immers dezelfde fout te maken als de amateur-ingenieur die uit zijn berekeningen besloot dat een bij helemaal niet gemaakt was om te kunnen vliegen.

↳ Schijn bedriegt... de 'bruidsdans' van Schorpioenen - hier *Buthus occitanus* - is helemaal geen gevecht en het mannetje loopt geen enkel risico. Dat geldt niet bij de Zwarte Weduwe, ↳ *Latrodectus mactans*, waarbij het mannetje, dat veel kleiner is dan het wijfje, er niet altijd in slaagt te ontsnappen aan haar bloeddorstige instincten, want dan wordt hij haar bruidsmal.



↳ Dit mannetje van de Bidsprinkhaan van de soort *Sphodromantis* heeft het hoofd verloren (letterlijk: het wijfje heeft het opgegeten)... Dit weerhoudt hem er echter niet van om door te gaan met de paring.



Trucjes en listen

Bij tal van diersoorten bereiken de baltsen van de mannetjes een dergelijke graad van organisatie en ritualisering dat ze het waard zijn om grondig onderzocht te worden. Ze werpen immers een veelzeggend licht op bepaalde aspecten van de logica van de seksuele communicatie en op de evolutie van de liefdesstrategieën.

Twee baltstypes behoren tot deze categorie: het eerste maakt gebruik van kunstmatige signalen, terwijl het bij de tweede soort om gemeenschappelijke baltsen gaat; twee liefdesstrategieën dus waar alles zich lijkt af te spelen alsof de dieren de theorieën kennen en toepassen – soms wordt het zelfs karikaturaal – die werden afgeleid uit de analyse van het gedrag van andere soorten.

Paradoxaal genoeg is het precies het artificiële karakter van de gebruikte middelen dat een bewijs kan leveren voor de manier waarop de door andere dieren gebruikte signalen en baltsen georganiseerd zijn om het vrouwtje klaar te maken voor de paring zonder rekening te houden met de risico's die eraan gekoppeld zijn.

Dat betekent echter niet dat het dier zich bewust zou zijn van een doel dat bereikt moet worden waarvoor dit gedrag is georganiseerd, maar dat het door de natuurlijke selectie werd behouden omdat het iets bereikt.

De observatie van dergelijk gedrag roept vreemde vragen op, onder meer over het functioneren van de hersenen en over de subtiele grens tussen instinct en intelligentie.

Sommige auteurs komen er zelfs toe om op die manier vragen te stellen die vervaarlijk antropomorfisch zijn, bijvoorbeeld over de oorsprong van al die kunstzinnigheid of over het mechanisme van de creativiteit of nog over het verschil dat er in dit opzicht zou bestaan tussen mens en dier.

Vogels met 'bogen'

Bekijken we eerst even de kunstmatige signalen van de 'Prieelvogels'. Deze bewoners van Australië en Papoea-Nieuw-Guinea, hebben hun naam ontleend aan het feit dat het mannetje van deze soort erg zorgvuldig te werk gaat bij de constructie van een echt prieelvormig nest.

Dit min of meer prieelvormige nest bestaat uit een hoog van gebladerte, een laan en een tongewelf, dat in het Engels 'bower' genoemd wordt, vanwaar dan ook de Engelse naam 'Bowerbird'.

Als we rekening houden met de precieze functie ervan, dan gaat het daadwerkelijk om een soort van vrijgezellenflat omdat het prieel enkel dient om vrouwtjes te ontmoeten, wat dan ook de reden is waarom mannetjes hun uiterste best doen om de plek er zo aantrekkelijk mogelijk te laten uitzien.

'Fruit, bloemen, bladeren en takken'

Behalve misschien de mythische feniks bestaan er geen vogels die zo tot de verbeelding hebben gesproken als prieelvogels. Sinds een van deze vogelsoorten en zijn gewoonten in 1872 voor het eerst werden waargenomen door een Europeaan, Odoardo Beccari, is de verbazing almaar toegenomen.

Het ging in werkelijkheid om de Bruine Prieelvogel, *Amblyornis inornatus*, die in het Engels 'Vogelkop bowerbird' genoemd wordt, waarmee verwezen wordt naar de Vogelkopbergen op Nieuw-Guinea, waar deze vogel ontdekt werd. Hij is niet bijzonder merkwaardig qua verenkleed – een soort vaalbruin – maar des te meer omwille van de constructie die hij maakt en die moet dienen als baltsplaats.

Het gaat om een soort hut die bestaat uit gevlochten takken, waarvan de romp gestut wordt door enkele jonge boompjes die dienstdoen als pilaren. Voor dit bouwwerk ligt een soort voorpleintje van mos, waarop een honderdtal objecten van zeven verschillende kleuren uitgespreid liggen in kleine hoopjes, netjes gesorteerd per kleur.

Zowat alles is bruikbaar voor deze artiest: pluimen, vruchten, bloemen, schelpen, paddestoelen, insectenschilden... ze speelden allemaal een rol in de inventaris die Beccari opmaakte.

Sindsdien heeft de moderne mens geholpen – als we dat mogen zeggen – om zijn catalogus fors uit te breiden met tandenborstels, patroonhulzen, gekleurde verpakkingen en doppen van limonadeflessen, waarbij de kleur hoe dan ook een beslissende rol speelt!

In dezelfde zone zijn, op een afstand van enkele honderden meters van elkaar, of soms zelfs enkele kilometers, verscheidene gelijksoortige constructies verspreid.

We weten vandaag dat ook andere vogels in hetzelfde geografische gebied een soortgelijk gedrag vertonen. Ze zijn overigens allemaal verwant aan elkaar en behoren tot eenzelfde familie, deze van de *Ptilonorhynchidea*. Deze familie met verscheidene geslachten omvat zo'n 18 vogelsoorten die van elkaar verschillen door hun verenkleed en waaronder zich ook 14 soorten scharen die van elkaar afwijken omdat het mannetje een andersoortig prieel bouwt.

Het is overigens door die twee kenmerken – een lichamelijk en een 'architecturaal' – te vergelijken dat men beetje bij beetje de logica is beginnen te begrijpen die voorafgaat aan het buitengewone gedrag van deze kunstzinnige vogels.



Binnenhuisarchitecten . . .

Afhankelijk van de soort kan het 'priel' erg variëren. In bepaalde gevallen gaat het om een eenvoudige plek die versierd is met bladeren of sprieten. Bij andere gaat het om een veel complexer soort hutje zoals we hierboven hebben beschreven. Bij nog andere gaat het enkel om een soort enkel- of dubbelvoudige laan, die omzoomd is met een boord van groen. Het geheel wordt min of meer versierd volgens de soort.

Vier soorten Prielvogels oriënteren hun bouwwerk systematisch op een zodanige manier dat wanneer het mannetje en het vrouwtje er samenkomen, ze niet verblind raken door het zonlicht; anderzijds zijn aldus de versieringen

en de pluimen van het mannetje tijdens de balts te zien onder de beste belichting.

Bij zes soorten gebruiken de mannetjes een soort penseel, een stukje boomschors bijvoorbeeld, om de wanden van het prieel te beschijderen met houtskool of met het sap van vruchten die ze hebben opengebrosen met hun bek. Maar nog het meest verwonderlijk is misschien dat de uitgebreidheid en de weelderigheid van de decoratie van het prieel omgekeerd evenredig is aan de luister en schoonheid van het verenkleed van het mannetje van de betrokken soort. Als we de vier soorten van het geslacht *Amblyornis* rangschikken in afnemende volgorde volgens de luister van de tooi van het mannetje, dan komt de erg gekleurde en van een lange,

De Gouden Prielvogel, *Prionodura newtoniana*, is de kleinste Prielvogel, maar hij kan wel de grootste toren bouwen. Deze is van het type 'tongewelf' en bestaat uit twee torens met plantaardig materiaal, verbonden door een roeststok die versierd is met bloemen, fruit en korstmoss in witte of lichtgroene kleuren.





De Bruine Prieelvogel, *Amphispiza bilineata*, die leeft in het gebergte van Irian Jaya, is van alle Prieelvogels de soort waarbij het mannetje het vaalst is. Hij compenseert dat door een uiterst complex prieel te bouwen van het type 'tongewelf' en door de afwisselende kleuren die hij in kleine hoopjes neerlegt om de randen te versieren.





De Australische grote kraagvogel, *Chlamydera nunchalis*, bouwt een priegel van het type 'laan'. Alsof hij de sombere aanblik van zijn pluimen wil compenseren, versiert hij het geheel overvloedig met allerlei voorwerpen: bloemen, schelpen, botjes en, in de nabijheid van menselijke nederzettingen, zelfs met kroonkurken.





Als hij volwassen wordt, verandert het mannetje van de Violetvogel, *Ptylinorhynchus violaceus*, van groen in donker blauwgroen. Het lijkt logisch te veronderstellen dat de blauwe versiering van zijn prieel-kaan als signaal een versterkende rol speelt voor het vrouwtje. Zoals andere verwante soorten, aarzelt hij niet om in zijn versiering door de mens gemaakte voorwerpen toe te voegen.



Een vrouwtje van de Geelkopprieelvogel, *Sericulus chrysocephalus*, inspecteert het prieel en de laan die het mannetje gebouwd heeft; deze begint meteen te paraderen bij zijn werkstuk. Indien het geheel haar overtuigt, zal het vrouwtje toestaan om met hem te paren. Dit gebeurt in een naburige boom.

oranje kuif voorziene Goudkuifprieelvogel, *Amblyornis macgregoriae*, op de eerste plaats. Bijna ex aequo vinden we vervolgens *A. flavifrons*, die slechts een eenvoudige gele kuif bezit. De derde plaats wordt ingenomen door *A. subalaris*, de Gestreepte Prieelvogel die door zijn korte kuif voor de Bruine Prieelvogel komt, waarvan de Latijnse naam *A. inornatus* goed beschrijft dat hij 'niet versierd' is. Anderzijds moet men vaststellen dat deze volgorde net omgekeerd is wanneer we de vogels zouden indelen volgens de graad van complexiteit van de structuur en de versieringen van hun prieel. Bij de eerste twee gaat het om een soort toren die bestaat uit kleine boomtakjes, die 50 tot

120 centimeter hoog is en opgetrokken is rond de stam van een boom of boomvaren (niet vergeten, we zijn in Nieuw-Guinea). Er is evenwel een verschil: bij de schitterende *A. macgregoriae* is dit prieel nauwelijks versierd, terwijl het platform rond de toren van zijn tegenstander met de eenvoudige gele kuif – de nummer twee dus – versierd is met drie hoopjes fruit van verschillende kleur – blauw, geel en groen – die zorgvuldig in een driehoek rond de centrale mast werden geplaatst. De constructie van de soort die op de laatste plaats kwam, de 'niet-versierde', is anderzijds erg uitgebreid zoals we hierboven hebben beschreven. Hier vinden we decoraties met zeven verschillende soorten kleuren. Zijn

bouwsel is nauwelijks minder complex dan dat van de nummer drie in de verkiezing van Mister Prieelvogel.

De Gouden Prieelvogel, *Prionodura newtoniana*, bezit om de aandacht te trekken slechts een heel korte kuif.

Als weerwraak – bijna letterlijk – bouwt hij dan maar een dubbele toren van 2,5 meter hoog, die een hoger gelegen kamer ondersteunt en versierd is met mossen en korstmossen, waardoor hij net achter *A. inornatus* komt te staan in het klassement van de 'binnenhuis-architecten'.

Alles lijkt er dus bijna op te wijzen alsof bepaalde soorten hun relatief bescheiden tooi willen compenseren.

Buitengewone signalen of oorlogslisten?

De waarnemingen wijzen er in elk geval op dat, tot op zekere hoogte, het prieel de kleuren van de vogel vervangt door de essentie van het risico op zich te nemen dat verbonden is aan de seksuele communicatie. Deze kan zich dan afspelen 'alsof' de vervanging nooit heeft plaatsgevonden.

Een bijna perfecte illustratie daarvan vinden we bij de Oranjebuikprieelvogel, *Chlamydera cerviniventris*, waarvan het mannetje een prieel bouwt in de vorm van een laan. Wanneer hij baltst, voert hij met zijn kop een aantal bewegingen uit die erg lijken op de bewegingen die verwante soorten maken. Mocht dit bij zijn neef *Chlamydera nuchalus* al een functie hebben – het zet immers zijn mooie rozige kam extra in de verf – dan heeft dit helemaal geen betekenis bij onze *cerviniventris*, van wie de voorouders al duizenden jaren geleden hun kam afgeworpen hebben. Om zijn gebrek te compenseren, houdt het mannetje echter op zijn beurt steeds een groene bes in zijn bek gedurende de balts.

In bepaalde gevallen hangt de keuze af van de kleuren die het mannetje draagt, ofwel om daaraan te herinneren, ofwel om een contrast te vormen met de omgeving waarin hij baltst. Dat stemt overeen met het idee van een reductie van het risico, maar evengoed met een niet-exclusieve en bijzondere manier om het eigen signaal te versterken.

De Gevlekte Prieelvogel, *Chlamydera maculata*, bij wie het bruine verenkleed enkel contrasteert met de omringende bodem, zal zijn 'laan' versieren met heldere objecten, terwijl hij de pilaren van zijn prieel bruin zal schilderen.

De Gouden Prieelvogel verkiest witte en gele bloemen, op een ondergrond van groene blaren. Bij de Violetvogel, *Ptylinorhynchus violaceus*, zijn de mannetjes groen als ze nog onvolwassen zijn, net zoals de wijfjes, maar ze krijgen een metaalachtig blauwgroen verenkleed zodra ze volwassen worden; de objecten die ze verzamelen om het platform van hun prieellaan te versieren zijn van hetzelfde blauw.

Aan de keuze wordt heel wat zorg besteed aangezien de vogels elk object van een andere kleur dat binnen hun terrein gelegd wordt, verwerpen. Ze vechten ook onder elkaar om de blauwgroene objecten van de ander te vernietigen, of het nu om schors, doppen, fruit, bloemen of... glazen kralen gaat.

Tijdens een experiment werd een honderdtal groene glazen schijfjes van de juiste kleur verspreid over een reeks slecht gemaakte prieeltjes, gebouwd door nog onervaren mannetjes. Minder dan 24 uur later bevond 75% van die voorwerpen zich op de platforms van enkele dominante mannetjes uit de omgeving!

Men heeft ooit waargenomen dat een mannetje gedurende 15 jaar hetzelfde prieel bezette, dat felbegeerd werd door andere mannetjes. Deze profiteerden van de geringste onacht-

zaamheid van de eigenaar om zijn goed te komen vernielen.

Maar in dit geval is er nog geen been... of beter poot gebroken, want zolang het dier de energie heeft, kan hij altijd zijn kunstwerk herbouwen en de decoratie restaureren.

Waarom zoveel inspanningen?

Als we nu even kijken naar de functie van de verschillende prieltypes, dan komen we inderdaad tot de vaststelling dat de naam vrijgezellenwoning wel degelijk steek houdt.

Als hij een vrouwtje in de gaten krijgt, gaat het mannetje op een zodanige manier staan op het platte gedeelte van zijn prieel, dat de eventuele overeenkomst tussen de kleur van het door hem gebouwde decor en zijn fonkelende feestkledij wordt benadrukt. Het prieel fungeert hier dus als een 'supranormaal signaal', net zoals dat het geval is bij het gigantische ei van de Scholekster of de Zilvermeeuw, vogels die aan bod kwamen in het eerste boekdeel van deze reeks.

Als dat niet gebeurt, dan houdt de vogel zich rustig en wacht hij op de komst van een of ander wijfje, waarbij het prieel dient als een soort vervangingsmiddel voor het gekleurde venkleed en dan in de plaats van het mannetje de risico's draagt die samengaan met de seksuele communicatie.

Als een vrouwtje dat zich aangetrokken voelt door de schoonheid van zijn kunstwerk naderd, begint het mannetje aan zijn balts en probeert hij haar ervan te overtuigen om het platform te betreden langs het voorplein of tussen de wanden van zijn laan in – dit is afhankelijk van het prieelmodel. Enkel als ze dat ook doet, zal hij een poging ondernemen om met haar te paren... Op die manier wordt zijn prieel dan ook een vrijgezellenwoning.

Plaatselijke Versieringen

Het beste bewijs dat de ballstooi van de mannetjes wel degelijk de betekenis heeft die wij eraan geven en dat ze voor de vrouwtjes dient als selectie criterium, wordt geleverd met het bestaan van een vorm van doorgedreven bedrog door de seksuele signalen van een andere soort over te nemen.

Men zou het kunnen vergelijken met namaakartikelen die men op de markt vindt van merken waarvan de waarde en het prestigieuze karakter door iedereen erkend en aanvaard worden: ze lenen maar om te schitteren met iets wat al ervaren wordt als een statussymbool, of beter een seksueel symbool.

Vogels die op die manier leentjebuur spelen, zoals de Vlaamse Gaai die zich in het fabeltje versiert met de pluimen van een Pauw, zijn de mannetjes van de *Archboldia papuensis*.

De pluimen waar het om gaat zijn de ongeveer 50 centimeter lange, blauwe pluimen waarvan het mannetje van de Wimpeldrager, *Pteridophora alberti*, er twee op zijn kop draagt tijdens het voortplantingsseizoen en die hij vervolgens kwijtraakt bij het verpluimen.

Van twintig mannetjes van de *Archboldia* werd bij zes waargenomen dat ze die ballspluimen verzamelden en er vervolgens drie tot zes zorgvuldig plaatsten in het midden van de uitplanten, bestaande constructie die dienstdoet als prieel.

We kunnen echter niet echt zeggen dat het hier om een leugenachtig signaal gaat, want elk van de pluimen weegt ongeveer de helft van het gewicht van de ontkenner. De Wimpeldrager is immers een zeldzame en discrete vogel waardoor onze *Archboldia* verplicht is om lange tochten door het woud te ondernemen om het gewenste aantal pluimen bij elkaar te sprokkelen.

Het vrouwtje dat zich door deze speciale decoratie laat verleiden, wordt niet echt bij de neus genomen, want zelfs al draagt hij die pluimen niet zelf, toch getuigen ze van zijn fysieke kwaliteiten, net zoals ze dat deden voor de oorspronkelijke eigenaar.

Bij de meeste van de 42 soorten van de familie van de Paradijsvogels, kan men het mannetje makkelijk onderscheiden van het wijfje aan de hand van bijzonder kleurrijke pluimen. Zoals de Kleine Paradijsvogel, *Paradisea minor*, is hij dan polygaam. Bij de negen monogame soorten lijken beide geslachten op elkaar. ↪



Arena's, leks en groepsbaltsen

Het tweede baltstype dat zijn toevlucht neemt tot min of meer complexe kunstgrepen en daardoor ook bepaalde betekenisvolle aspecten van de seksuele communicatie belicht, is wat we de 'gemeenschappelijke' balts zouden kunnen noemen.

Bij verscheidene soorten wordt de balts immers door verschillende mannetjes tegelijk uitgevoerd op een terrein dat ze samen delen. Overigens gebeurt dat onder het kieskeurige oog van de vrouwtjes die voor de gelegenheid speciaal zijn samengekomen, meer bepaald met als enige zorg de voortplanting te verzekeren.

Het terrein van al dat vertoon wordt 'gemeenschappelijke arena' genoemd – waarmee wordt aangegeven dat het hier wel degelijk om een competitie gaat – of 'lek', een woord van Scandinavische oorsprong dat verwijst naar een speelveld, met dezelfde soms sportieve, soms ernstige connotatie.

De betekenis die hier aan het woord moet worden gegeven heeft echter niets ludieks, maar gaat eerder in de richting van 'het spel van vraag en aanbod' uit de economie of nog van een 'raderwerk' zoals in de mechanica.

In de ethologie – de wetenschap die het gedrag van dieren in natuurlijke omstandigheden bestudeert – wijst het op een gedrag waarmee een gegeven individu een levensbelangrijk probleem oplost en een specifiek 'doel' bereikt, rekening houdend met het feit dat bepaalde acties die worden ondernomen door andere individuen van de populatie een invloed hebben op dat gedrag.

Het gaat hier dus niet echt om een spel maar eerder om ernstige zaken. Heel ernstige zaken zelfs, aangezien de arena of lek per definitie

het terrein is waar de paring zal plaatsgrijpen en de wijfjes samenkomen om, al naargelang hun eigen mogelijkheden, die atleten uit te kiezen die hen het meest lijken te overtuigen.

Op het eerste gezicht lijkt er bij dit spel een groot samenhangsgevoel te bestaan.

Het is nochtans in zekere mate anders, want zoals we zullen zien, dient die samenwerking enkel maar opdat elk van de deelnemers 'het laken naar zich toe zou kunnen trekken'.

Samen of alleen?

Onderzoek naar een soort Paradijsvogel, Raggi's Paradijsvogel, *Paradisaea raggiana*, heeft de logica achter de ontwikkeling van de baltsstrategie op gemeenschappelijke arena's enigszins toegelicht.

De mannetjes van deze soort verzamelen bij zonsopgang en zittend op een boomtak, beginnen ze dan gezamenlijk te baltsen.

Deze balts lijkt nogal op deze die de Blauwe Paradijsvogel in zijn eentje uitvoert en bereikt zijn hoogtepunt wanneer alle deelnemende mannetjes, de een na de ander, onder luide

Bij Raggi's Paradijsvogel, *Paradisaea raggiana*, zijn de mannetjes polygaam, net zoals bij de Prachtparadijsvogel, maar in tegenstelling tot deze laatste, baltsen ze in groep op een collectieve baltsplaats of 'lek'. Deze strategie lijkt verband te houden met het feit dat ze op zoek gaan naar een streek die rijk is aan fruitbomen, iets waar de wijfjes dol op zijn. Ze profiteren dus van hun samenkomst op de voederplaatsen. ↻





De competitie tussen mannetjes van de Hemphaan, *Philomachus pugnax*, is zo groot dat, om zich te onderscheiden, elk van hen uiteenlopende baltspluimen te voorschijn tovert. Soms twijfelt men er zelfs aan of men hier te maken heeft met dieren van dezelfde soort.

'noodkreten' onbeweeglijk aan de boomtak gaan hangen, alsof ze rijpe vruchten waren. Hun heloranje verenkleed doet daar trouwens ook aan denken. De vrouwtjes lopen langs deze mooie etalage en gaan vervolgens bij het uitverkoren mannetje zitten.

Terwijl de mannetjes de kans hebben om hun kunsten te herhalen en verschillende keren te paren, trekt het wijfje, eenmaal bevrucht, zich terug op het door haar opgetrokken nest. Ze zal ook alleen het ei uitbroeden en de zorg voor het kuiken op zich nemen.

De selectie van een dergelijke reeks gedragingen, die we niet terugvinden bij andere Paradijsvogels, lijkt verband te houden met het feit dat deze soort zich voedt met energierijke

vruchten – acajounoten in het bijzonder. Bomen die veel van die vruchten dragen zijn echter behoorlijk zeldzaam, zodat om ze te vinden de vrouwtjes wel verplicht zijn om zich over grote afstanden te verplaatsen.

Het volstaat voor de mannetjes dan ook om op dergelijke bomen samen te komen en te wachten tot de wijfjes voorbijkomen om hun aandacht te trekken tijdens hun zoektocht naar voedsel zodat ze ook van hun ankerplaats kunnen profiteren om te paren. Als de wijfjes nadien goed gevoed zijn, hebben ze dan ook voldoende energiereserve om zich alleen te bekommeren om het kroost.

Deze bijzonderheden gelden evenwel niet voor alle Paradijsvogels en zeker niet voor de Trom-

petparadijskraai, *Manucodia keraudrenii*, die eerder op een pover dieet staat, waardoor de wijfjes onvoldoende reserve kunnen opslaan. Daarom is het bij deze soort dan ook onontbeerlijk dat het mannetje het vrouwtje bijstaat in de parentale zorgen, wat over het algemeen ook automatisch gepaard gaat met individuele baltsen en monogamie.

Ridders en narren

Ook al vinden we onder de Vogels de grootste specialisten inzake gemeenschappelijke baltsen, toch komt dit gedrag slechts voor bij een minderheid – zo'n honderdtal – van soorten die behoren tot het gevederde volkje en die allemaal polygaam zijn.

Het principe van deze strategie bestaat erin dat een mannetje zoveel mogelijk tracht te paren, terwijl het vrouwtje, eens bevrucht, instaat voor de gevolgen, met andere woorden voor de ouderlijke zorgen.

De Kempphaan, *Philomachus pugnax*, is het prototype van de soorten die baltsen in gemeenschappelijke arena's. De competitie onder de mannetjes van deze soort is bijzonder ruw. Dat wordt weerspiegeld in de verscheidenheid aan feestkledij – dubbele kam, halskraag en pluimen in verschillende kleuren – die van elk van hen een nagenoeg uniek exemplaar maakt. Ondanks de samenwerking – de samenkomst van mannetjes maakt het voor vrouwtjes makkelijker om ze op te sporen, zeker in vergelijking met een individuele balts – blijkt toch dat er een tendens bestaat om het 'spel persoonlijk te spelen'.

Onder de volwassen mannetjes vinden we twee categorieën. De dominante mannetjes, de alfa's of residenten die heersen over een bepaald perceel, dragen een zwarte kraag. De andere, de bèta's – of satellieten – zijn herkenbaar

aan hun heldere kraag; zoals hun naam aangeeft bewegen ze zich rond de eerste die hun aanwezigheid tolereren. Het lijkt erop alsof ze door hun aanwezigheid het terrein waar ze zich bevinden extra aantrekkelijk maken door hun aantal, iets waar de vrouwtjes gevoelig voor zijn.

Op die manier zullen ze, zonder dat ze ooit vechten, van elke gelegenheid gebruikmaken om een paring te 'stelen'. Een aantal voorbereidende gevechten bepaalt van bij het begin van het voortplantingsseizoen de verdeling van de baltsterreinen die samen een lek vormen, een braakliggend heuveltje waarvan, misschien om veiligheidsredenen, het centrum bijzonder om prijs gesteld wordt.

Het spel bestaat er dus in te wachten op de komst van de wijfjes, wat bij mannetjes baltsgedrag uitlokt – opgezette kraag en pluimen, hangende vleugels. Dit zal de bijzonderheden van hun verenkleed in de verf zetten.

Het verloopt rustiger bij het mannetje van de Lierstaartwidavink, *Euplectes jacksoni*. Het draagt tijdens het voortplantingsseizoen een

Het mannetje van de Lierstaartwidavink, *Euplectes jacksoni*, kan men makkelijk onderscheiden van de wijfjes door zijn lange staart in de vorm van een sleep. Om zich tijdens de groepsbaltsen te laten opmerken tussen de andere mannetjes komt het erop aan die staart goed te doen uitkomen, wat gebeurt met heel veel inspanningen. ➤





zwart verenkleed en een soort sleep achter zijn staart van ongeveer 20 centimeter lang.

Als het seizoen is aangebroken dan baltst deze neef van de parasiterende Widavinken in de nabijheid van andere mannetjes waarmee hij een soort van toernooi organiseert.

Elke deelnemer begint in de grond een soort cirkelvormige piste uit te graven die hij versiert door in het midden een kolom kruidachtige planten intact te laten. Het is op dergelijke arena's, die zich zo'n 50 tot 100 meter van elkaar bevinden, dat de mannetjes hun kunsten uitvoeren. Terwijl ze sissen en brommen voeren ze een aantal uiterst komische sprongen uit, waarbij ze hun staart oprichten, uitgezonderd twee pluimen die blijven hangen. Men ziet ze dan vanuit dat plantenbosje plotseling zo'n 50 tot 60 centimeter hoog springen, zoals een duiveltje uit een doosje, opnieuw verdwijnen en weer terugkomen. Dit kan verscheidene uren duren, tot het dier volledig uitgeput is of tot wanneer een wijfje, verblind door zijn kracht, akkoord gaat om te paren met een van de acrobaten.

Nog andere soorten Ruigpoothoenders voeren eveneens dergelijke bruiloftsbalsten uit op een lek.

De mannetjes van het Korhoen, *Tetrao of Lyrurus tetrix*, komen samen op een weide en baltsen onder het oog van de hennen. Slependsissend en zich weer terugtrekkend, lopen ze in het rond en springen ze in de lucht, waarbij ze overduidelijk pronken met de witte pluimwaaier onder hun staart.

Wanneer twee mannetjes elkaar tegen het lijf lopen, volgt er onoverkomelijk een gewelddadig gevecht, dat zal voortduren tot een van beide zijn plaats afstaat.

De mannetjes van het Waaielhoen, *Centrocercus urophasianus*, komen met zo'n drie- tot



vierhonderd individuen samen om elkaar te bekampen in arena's die ongeveer 880 meter lang en 400 meter breed zijn, en ingedeeld zijn in subterreinen met een omvang van 8 bij 12 meter. Net zoals bij de Kemphaan – en dat ongetwijfeld om dezelfde reden – tracht elk mannetje de meest centrale positie van deze subterreinen in te nemen. Als hij daarin slaagt lijkt hem dat meer krediet op te leveren ten overstaan van de wijfjes. De balts is erg levendig en de rivaliteit extreem, zonder twijfel omdat een overwinning erg lonend is. Immers, slechts 1 procent van de mannetjes zal tot een paring komen. Samen hebben ze een nagenoeg volledig monopolie over de wijfjes die naar het spektakel zijn komen kijken.

Eerder hadden we het al over het Oranje Rotshaantje, *Rupicola rupicola* – of *crocea* – en over zijn talenten als lichttechnicus. De balts geschiedt bij deze vogelsoort ook in gemeenschap, waarbij vijf, twintig of zelfs vijftig mannetjes op dezelfde open plek verzamelen.

De balts bestaat bij deze soort uit een reeks levendige bewegingen, die gepaard gaan met

De balts van het Korhoen, *Tetrao tetrix*, verenigt net als bij andere Tetraonidae verschillende mannetjes op een lek, waar elkeen probeert een zo centraal mogelijke plaats in te nemen. Die ruimte probeert hij te behouden voor de rest van zijn leven.

Van eind februari tot april verzamelen de mannetjes van het Waaielhoen, *Centrocercus urophasianus*, om te baltsen op de gebruikelijke lek, waar de sneeuw amper verdwenen is. Enkele honderden individuen komen aldus samen, waarvan slechts een à drie de gunsten van de wijfjes zullen krijgen.

De mannetjes van de Zeeleguaan, *Amblyrhynchus cristatus*, nemen geen genoegen met baltsen in groep, maar verdedigen bovendien een territorium gedurende de drie maanden van het voortplantingsseizoen en van de paringen. ↪

kreten. De balts eindigt op de grond, wanneer het mannetje onbeweeglijk blijft stilstaan en daarmee de wijfjes de tijd geeft om van hun emoties te bekomen – of na te denken – zodat ze hun partnerkeuze kunnen maken.

De koppeltjes die op die manier gevormd worden, trekken zich terug in de schaduw om buiten het gevaar van belagers te kunnen paren. Vervolgens zal elkeen zijn eigen weg weer vervolgen, het wijfje als alleenstaande moeder, het mannetje om opnieuw te gaan paren.

Net zoals bij het Rotshaantje kunnen zich op de leks van Witbaardmanakins, *Manacus manacus*, samen wel een vijftigtal mannetjes bevinden waarbij elk van de mannetjes binnen die gemeenschappelijke arena een eigen zone bezit. Bij de Langstaartmanakin, *Chiroxiphea linearis*, die veel minder een groepsvogel is, wordt gebalst met twee, en uitzonderlijk met drie. De balts geschiedt op een goed verlichte en gedeeltelijk ontbladerde tak, misschien wel omdat deze tak meerdere malen dienstdoet als baltsplaats.

Twee mannetjes gaan naast elkaar zitten en laten een muzikaal geluid horen dat een beetje klinkt als 'toledo', vanwaar dan ook hun naam in Costa Rica. Ze voeren dan tegelijk een reeks capriolen uit waarbij ze elk om beurt haasje-over springen.

Dit doen ze zo'n twintig keer na elkaar, en tot wel 5000 keer per dag.

Interessant om te onderstrepen is dat het wijfje haar voorkeur niet zal laten uitgaan naar een mannetje dat alleen balst, maar dat ze de lokroepen slechts beantwoordt als ten minste twee mannetjes samen de balts uitvoeren. Het is dan ook bijzonder vreemd dat maar een van de aanwezige mannetjes zal mogen paren. Het uitverkoren mannetje is in werkelijkheid degene die de rol van leermeester op zich neemt

ten overstaan van de leerjongen, die verscheidene jaren – soms tot 12 jaar – moet wachten om ook leermeester te worden en op zijn beurt te profiteren van dat voortplantingsvoorrecht. Meestal moet hij daarvoor wachten tot de ander ziek wordt of sterft.

Nu u vertrouwd bent met het concept van de 'egoïstische genen', zult u wellicht denken dat het hierbij gaat om nauwe verwanten. Wat hier kan worden gezien als een vorm van altruïsme van de zijde van de leerjongen, zou dan ook een soort compromisstrategie inhouden die, bij gebrek aan beter, in het voordeel werkt van een genetisch patrimonium dat dicht tegen het zijne aanleunt.

Niets is echter minder waar in dit geval, want de beide mannetjes zijn niet onmiddellijk met elkaar verwant. Het gaat eerder om een samenwerking met een gezamenlijk belang. Het duo – onontbeerlijk voor het vrouwtje – is absoluut noodzakelijk voor de dominante Manakin – of de alfa – en de erg begeerde arena zal bijna automatisch inbegrepen zijn in de erfenis van de 'inferieure' vogel, of bèta. Anderzijds grijpt deze van tijd tot tijd de gelegenheid om steeds te paren met een of ander vrouwtje wanneer zijn leermeester even afgeleid is. Op die manier geniet hij indirect van de aantrekkingskracht van de gemeenschappelijke baltslek. Aangezien door het gezang van de mannetjes komen er immers heel wat vrouwtjes deelnemen aan het spel binnen de lek, die hen overigens welbekend is.

Competitie of samenwerking?

Vogels zijn echter niet de enige diersoorten die dergelijke gemeenschappelijke baltsen uitvoeren.

We vinden ze eveneens bij bepaalde insecten van de familie van de Sprinkhanen, de *Tetti-*



gonidae, meer bepaald bij een aparte onderfamilie, deze van de *Pseudophyllinae* (Wandelende Takken), een naam die verwijst naar de eigenschap van de soorten om de vorm, de kleur, de vlekken en zelfs de nerven van een blad aan te nemen. In Amerika noemt men ze 'Katydid's', een naam die (ook al lijkt dat zo) niet verwijst naar het Grieks, maar die afgeleid is van een onomatopée van hun repetitieve kreten: 'Katy did, Katy didn't', zonder dat men ook weet of Katy iets deed of niet.

De mannetjes van deze Katydididae organiseren een soort strijkconcert door met hun achtervleugel als een strijkstok hun andere vleugel te bespelen die daardoor begint te trillen. Deze concerten trekken de vrouwtjes aan die de

beste uitvoerder komen kiezen.

De mannetjes van de Zeeleguaan, *Amblyrhynchus cristatus*, komen op dezelfde manier samen om te

baltsen en hun succes is des te groter als ze zelf ook groter zijn. Omdat het vrouwtje slechts een keer per seizoen paart, is de competitie dan ook uitermate verbeterd en wordt ze gekenmerkt door gewelddadige gevechten. Dat belet echter niet dat het in 5% van de paringen om een kleiner mannetje gaat die van de onachtzaamheid van de haremmeesters profiteert om een van de vrouwtjes te bevruchten.

zoo zoom zoom+



↪ Bij sommige soorten Wenkkrabben, lijken de mannetjes geleidelijk aan hun lokroep - de karakteristieke beweging van hun grote schaar - te synchroniseren. Nochtans ziet het ernaar uit dat het wijfje dat aangetrokken wordt door die drukke degene opspoort die het spel heeft ingezet door als eerste te wenken.

De Dugong of Zeekoe, *Dugong dugong*, is een van de groepen zoogdieren waarbij de mannetjes in groep balsen. ↪

Ook bij de Wenkkrab, *Uca annulipes*, die leeft in kolonies in de vloedzone, waar elk zijn eigen territorium heeft, gaat het om gemeenschappelijke balsen.

De krab beweegt de grootste van zijn twee scharen in een cirkel. Aan die beweging is overigens zijn naam ontleend.

Zoals twee Zuid-Afrikaanse onderzoekers hebben aangetoond, is die handeling van de mannetjes in 97% van de gevallen bedoeld voor de wijfjes, waarmee ook zijn functie als seksueel signaal wordt weergegeven.

Op het ogenblik dat ze hun eieren moeten leggen, wandelen de wijfjes van territorium naar territorium op zoek naar een mannetje.

Elk wijfje beperkt haar onderzoek tot de territoria van een groep mannetjes die haar omsingelen en hun grote schaar synchroon bewegen.

Onze onderzoekers hebben dan ook trachten te begrijpen hoe ze hun bewegingen synchroon op elkaar afstemmen. Tot hun verbazing hebben ze vastgesteld dat dat te danken is aan het feit dat elke krab als eerste het signaal wil maken. Zodra een van hen de grote schaar ook

maar enigszins beweegt, zullen de andere, net als cowboys in 'westerns', hun wapen trekken, hem zo snel mogelijk nadoen en proberen om sneller te zijn.

Dat doen deze krabben zo goed en zo snel dat het lijkt alsof de uitgevoerde handelingen in dit concert automatisch op elkaar afgestemd zijn.

De synchronisatie van de lichtgevende flitsen van Glimwormen kan waarschijnlijk aan een gelijkaardig fenomeen worden toegeschreven. Bij *Photinus pallens*, een Glimworm uit Jamaica, verzamelen de insecten bij miljoenen in bomen en zenden ze hun signaal tegelijk uit. Ze doen dat elk voor zich, dus in complete wanorde, met een kadans van twee flitsen per seconde.

Mannetjes geven signalen aan vrouwtjes en omgekeerd, zoals het hen past.

Bij de *Colophotia*, een soort uit Zuidoost-Azië, gaat het er anders aan toe. Hier verzamelen de mannetjes bij honderdduizenden in de bomen langs een stroom, vanwaar ze ook allemaal tezamen hun lichtsignaal uitzenden op een absoluut synchrone manier.

De vrouwtjes, die aangetrokken worden door het licht dat honderden meters verder in het water weerspiegeld wordt, vervoegen de auteurs van dit feeërieke lichtspel. Zoals bij de Wenkkrabben kiezen ze zonder twijfel dat mannetje uit dat ze het eerst een lichtsignaal zien uitzenden.

Balsen op een lek is behoorlijk zeldzaam bij Zoogdieren. We kunnen het waarnemen bij verschillende soorten Antilopen – Gnoes, Granten en Thomsongazellen bijvoorbeeld – maar ook bij de Dugong of 'Zeekoe', *Dugong dugong* (een Sirenidae uit de Rode Zee en de Indische Oceaan die verwant is aan de Lamantijn).

Bij de Hamerhoofdvlermuis, *Hypsignathus monstrosus*, verschillen de mannetjes sterk







Sommige soorten Glimwormen groeperen zich om samen hun lichtsignaal uit te sturen. Dat gebeurt onder meer bij de Japanse glimworm, *Luciola cruciata*, (waarvan we in de zoom mannetje en wijfie zien). Dit kan als voordeel hebben dat de potentiële partners op een makkelijke manier samengebracht worden... ook al zijn er meer geroepen dan uitverkoren.



🏠 Bovenop een heuvel bewaakt het mannetje van de Topi, *Damaliscus korrigum*, het perceel grond dat hij na zware gevechten veroverd heeft. Een centrale positie in het mozaïek van subterritoria van de lek maakt een dergelijk perceel aantrekkelijker voor de wijfjes, die ruziën om de bezitter. Het bezit van een dergelijk perceel evenaart dus een ballsteken.

van de wijfjes door hun 'ingedekte' snuit die het gevolg is van de sterke ontwikkeling van hun larynx. Als de nacht valt, verzamelen de mannetjes in de boomkruinen. Elk van hen neemt een klein territorium in waar hard om gestreden is. Ze beginnen dan een soort koor te vormen door een scherp en metaalachtig geluid uit te zenden, dat ze 80 tot 120 keer per minuut herhalen door met hun vleugels twee maal zo vaak te slaan, onder het oog – en het oor – van de geïnteresseerde wijfjes die zich rond de lek hebben verzameld.

De mannetjes van de Topi, *Damaliscus korrigum*, organiseren onder bepaalde omstandigheden balsen op een lek die bestaat uit verscheidene subterritoria. Het vrouwtje gaat dan

op zoek naar het meest centrale, en dus ook het meest veilige subterritorium.

Bij twee andere antilopen, de Oegandawaterbok, *Kobus kob thomasi*, en de Litschie-waterbok, *Kobus leche kafuensis*, verzamelen de mannetjes eveneens op een lek die bestaat uit verscheidene territoria. Als de vrouwtjes daadwerkelijk aangetrokken lijken te zijn door een groep die op die manier is gevormd, dan kan men vaststellen dat ze rond dit mozaïek van territoria zullen lopen en een voorkeur zullen vertonen voor bepaalde van die territoria.

Zelfs als er geen mannetje aanwezig is, hebben onderzoekers daaruit besloten dat het die lapjes territorium zijn die iets bijzonders vertegenwoordigen. Ze hebben geopperd dat het

om een speciale geur gaat die daar aanwezig moet zijn. Experimenten hebben dat ook bewezen. Deze hebben met name aangetoond dat het volstaat om de grond van het felbegeerde territorium te verplaatsen naar een 'minderwaardig' gebied, om het aantal paringen op dit laatste territorium te doen vertienvoudigen.

Over de aard van die geurmarkeringen in kwestie, kan men voorlopig enkel een aantal hypothesen opstellen. Het gaat hoe dan ook om een spoor dat werd achtergelaten door dieren en niet om een eigenschap van het terrein zelf of van de vegetatie die erop groeit, aangezien de wijfjes aanpalende, gelijkaardige terreinen links laten liggen. Men kan overigens vaststellen dat de eigenaars van die subterritoria na een of twee dagen van plaats verwisselen. Dit lijkt aan te geven dat ook de mannetjes aangetrokken zijn door die 'succesterreinen'.

De meest eenvoudige hypothese luidt dat wanneer een territorium door een koppel bezet wordt, het ook chemisch gemarkeerd wordt – dat wordt ook aangegeven door de kleur die het heeft aangenomen. Daardoor wordt het dan ook een succesterritorium. Vanaf dat ogenblik zal het felbegeerde territorium dienen voor een ander koppel, vervolgens voor nog een ander en hierdoor zal het alsmear meer begeerd worden als succesterritorium.

De reden waarom het territorium binnenin de lek zo belangrijk wordt ligt misschien in het feit dat, door de competitie onder mannetjes en vrouwtjes om dergelijke zones in acht nemen, het zelf in een soort van seksueel signaal omgevormd wordt. Immers, elk mannetje dat zich binnen dat territorium bevindt heeft het moeten veroveren op een ander mannetje en wordt daarmee op zich dus in principe een uit-



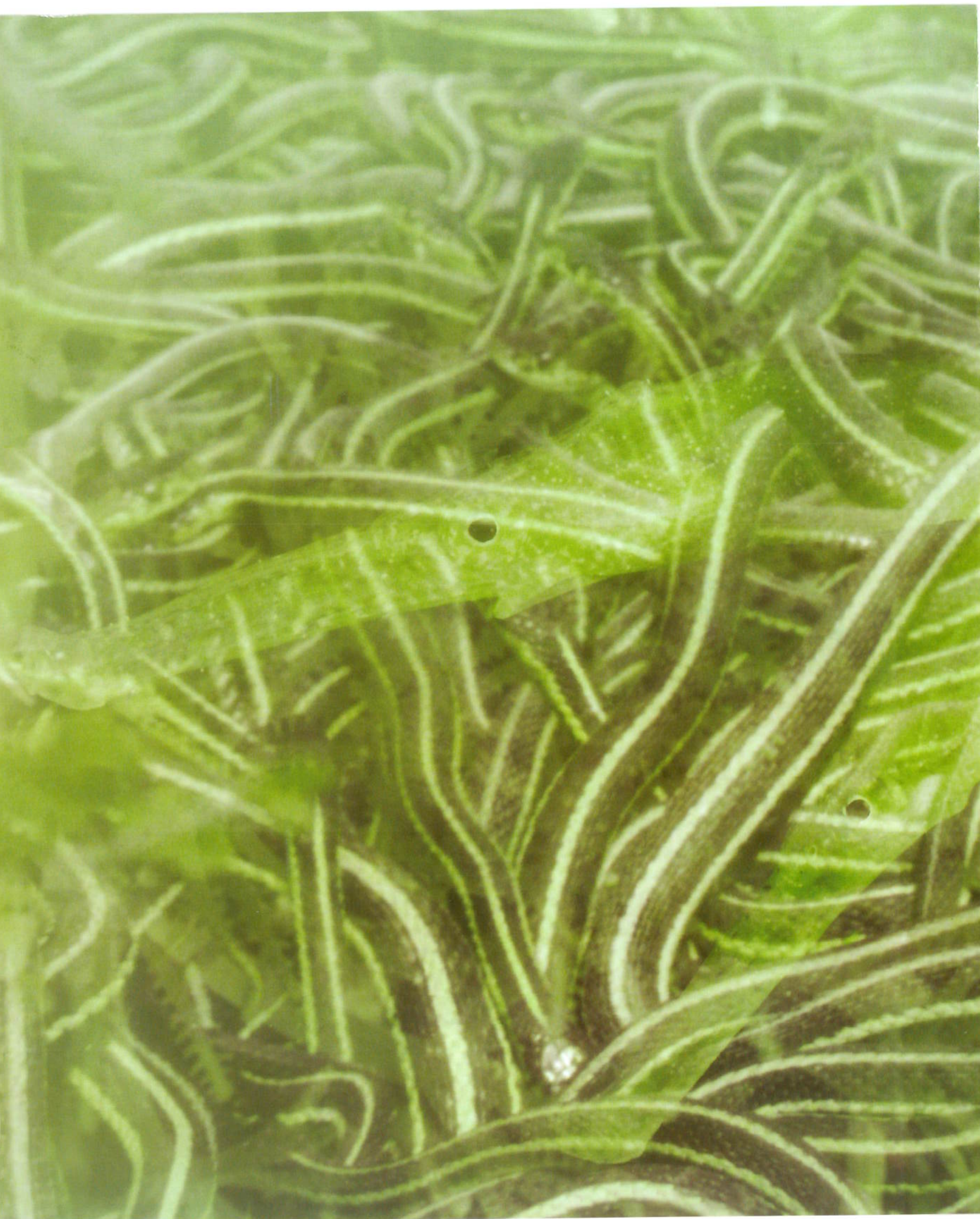
stekende partner. In dit geval vertegenwoordigt de lek, net als priëlen, een soort vervangend seksueel signaal dat nauwelijks enig risico inhoudt voor degene die het gebruikt.

De lek biedt echter ook nog andere voordelen. Het eerste voordeel bestaat erin dat de dominante dieren van beide geslachten er, zonder al te veel energie te verspillen aan vruchteloze zoektochten, een groot staal aan partners vinden die hun kwaliteiten waardig zijn. Dat belemmert evenwel helemaal niet dat er steelse paringen plaatsvinden tussen mannetjes van lagere rang met een wijfje dat behoort tot een hogere rang – kruisingen tussen dieren die niet echt bij elkaar horen komen wel vaker voor. Deze kruisingen leiden tot individuen die binnen de groep niet echt tot de top behoren, maar die daarom niet minder nuttig zijn voor het voortbestaan van de groep en van de soort. Een ander belangrijk voordeel van die gemeenschappelijke baltsen bestaat misschien in het feit dat het aantal dieren dat bij elkaar komt een bescherming biedt tegen belagers.

Bovendien heeft elke belager een eigen territorium en kan de houder van een dergelijk terrein op die manier onmogelijk alle prooidieren vangen en opeten die zich daar verzameld hebben. Wanneer ze verspreid zouden zijn, zouden ze daarentegen veel eerder de territoria betreden van andere mogelijke aanvallers.



Bij verschillende soorten antilopen – zoals Thomsongazellen, *Gazella thomsoni*, en Gnoes, *Connochaetes taurinus*, vechten de mannetjes niet rechtstreeks om de wijfjes, maar om een stuk grondgebied te veroveren en te verdedigen, een 'bruidspek' waarnaar zij vervolgens enkel de vrouwtjes proberen te lokken. Daardoor verandert de savanne in een mozaïek van territoria met onzichtbare grenzen, maar die de vrouwtjes wel lijken te herkennen.



Geslacht, strategieën en geheime oorlogen

De uitspatting van kleuren, versieringen en energie die wordt tentoongespreid als twee partners elkaar naderen, mondt vroeg of laat uit in het ultieme doel: de paring, waardoor de bevruchting verzekerd wordt en er nakomelingen zullen volgen. Het is overigens door het slagen van deze laatste proef dat hij voor de evolutie heeft kunnen dienen als zeef om de gedragingen die we vandaag bij diersoorten vinden te behouden. In grote lijnen lijken de bedoelde strategieën op elkaar. In dat verband hebben we gezien dat de belangen van het mannetje en die van het vrouwtje niet altijd identiek zijn, zelfs al dienen ze uiteindelijk hetzelfde doel. Aangezien elke partner maar de helft van het genetisch materiaal levert, moet elk dan ook die partner kiezen die de overige helft met de best mogelijke genen levert. Behalve van de bevruchting moet elk er bovendien ook zeker van zijn dat de jongen de beste slaagkansen krijgen, vanaf het begin van hun ontwikkeling tot aan de geboorte. En dat alles, indien mogelijk, met zo weinig mogelijk inspanningen.

Het mannetje gooit het op de – weinig kosten vragende – productie van een groot aantal gameten en heeft in principe alles om te winnen, om een groot aantal partners te hebben en dus ook voor een groot aantal genetische combinaties te zorgen, want dat verhoogt zijn kansen om voor nakomelingen te zorgen die het zullen maken in het spel van de natuurlijke selectie. Het vrouwtje, dat een beperkt aantal eicellen produceert, heeft er integendeel alle voordeel bij om een grote selectiviteit aan de dag te leggen in de keuze van het genetisch materiaal waar ze een stuk van haarzelf mee zal verbinden. Dit belangenconflict tussen de twee ouderdieren heeft gevolgen die – zoals we in het vorige boekdeel hebben gezien – zich uitstrekken over de respectieve bijdrage tot de ouderlijke zorgen. Het verklaart ten slotte dat een van beide partners de termen van het akkoord nog kan herzien, ook al leek de paring die nochtans op een formele en definitieve manier te hebben uitgesloten.

Monogaam en polygaam

Wat is de toverformule die de keuze van het aantal partners voor een gegeven soort bepaalt? Sommige soorten bedrijven immers wat we 'promiscuïteit' zouden kunnen noemen.

Rode Brulapen, *Alouatta seniculus*, bijvoorbeeld, leven in groepen met meer vrouwtjes dan mannetjes, die met om het even welk mannetje paren zonder ook maar enige vaste band na te streven. Het belang van een dergelijke strategie – waar we het reeds over hadden in ons eerste boekdeel – bestaat erin het kroost te beschermen tegen de agressiviteit van de mannetjes, die er altijd van overtuigd kunnen worden dat zij de vader zijn.

Andere soorten, de meeste zelfs, kennen een of andere vorm van polygamie, waarbij het mannetje – of in sommige gevallen het vrouwtje – meerdere uitverkoren partners kent.

De derde, meest zeldzame mogelijkheid, noemen we monogaam gedrag.

Laten we eerst een connotatie wegwerken die vaak aan monogamie verbonden wordt, namelijk de trouw van de ene partner ten aanzien van de andere. Meestal gaat het om niet meer dan een eenvoudige band, ofwel met een bepaalde ontmoetingsplaats – die vaak samenvalt met de voederplaats – ofwel met een nest of met de geboorteplaats.

Dat werd duidelijk aangetoond bij Ooievaars en Zwanen, schoolvoorbeelden voor deze antropomorfe visie. Dat geldt zonder twijfel ook voor Amfibieën en Reptielen, waar men een zekere standvastigheid heeft kunnen vaststellen in de hernieuwing van de band tussen twee dieren, jaar na jaar.

Als men regels tracht af te leiden uit wat men observeert, dan zal men kunnen vaststellen dat het merendeel van de Zoogdieren (volgens een recente telling 97 tot 98%) polygaam is.

Vogels daarentegen zijn in meerderheid monogaam, in de zin dat er per seizoen slechts één koppel gevormd wordt, ook al betekent dat niet dat dat koppel door de jaren heen keer op keer bij elkaar zal terugkomen.

Men kan eveneens voorspellen dat een soort waarvan de twee geslachten er totaal verschillend uitzien, polygaam zal zijn, een strategie die doorgaans gepaard gaat met de totale afwezigheid van het mannetje in de ouderlijke zorgen en in de constructie van het nest.

En aangezien ze geen enkel risico lopen doordat ze geen aandacht schenken aan het nest en het ook niet door hun opvallende verschijning doen opvallen, hebben deze mannetjes dan ook heel markante secundaire seksuele kenmerken kunnen ontwikkelen.

Omgekeerd kan men een zelfde redenering volgen voor monogamie en de daadwerkelijke deelname van het mannetje aan de ouderlijke zorgen wanneer van één soort beide geslachten langs de buitenkant weinig verschillen en ze er ook hetzelfde belang bij hebben om onopgemerkt te blijven.

Harems en territoria

Een goed deel van de energie die mannetjes verbruiken tijdens territoriale gevechten is vaak evenzeer bedoeld om het bezit van het beste stukje weiland of een rijk voedergebied te verzekeren, als om de soort te beschermen of wijfjes aan te trekken die ze voor zichzelf voorbehouden hadden. Een middel om de efficiëntie van een dergelijke strategie te vergroten is de vorming en bescherming van een harem.



Wilde Zwaan, *Cygnus cygnus*.
De legendarische trouw van koppels Zwanen lijkt vooral te wijzen op hun gehechtheid aan een gemeenschappelijk territorium, daar waar ze elkaar ontmoetten en waar ze een voederplaats voor hun jongen beschermden.

Dit gevecht tussen
mannetjes van de Grijsze
Reuzenkangoeroe, *Macropus
giganteus*, is duidelijk
geritualiseerd, want bij
deze dieren geven de dieren
elkaar slagen met de
achterpoten tijdens echt
dodelijke gevechten. ↵



WAAR KOMT HET IDEE HAREM VAN?



Bepaalde soorten zijn echter 'opportunistisch', omdat ze zich in hun keuze van een voortplantingsstrategie laten leiden door omgevingsfactoren.

Dat is het geval bij het Bighorn, *Ovis canadensis canadensis*, uit het National Bison Range, in het Noord-Oosten van Montana, waar het mannetje beschikt over drie mogelijke strategieën: de 'wacht', de 'blok' en de 'jacht'.

Bij de wacht spreken we over het voorrecht om te paren van de meest dominante onder de dominante mannetjes. De strategie bestaat erin dat een ram een groep vruchtbare ooiën vervoegt, die op eigen initiatief zijn samengekomen op specifieke plaatsen, en dat hij paart met elk van die wijfjes, terwijl hij andere mannetjes belet om dichterbij te komen.

Mannetjes van lagere rang komen echter geregeld keet schoppen tegen de eerste. Wanneer een 'ronde' in hun voordeel uitdraait, haasten ze zich om tot bij de wijfjes te komen vooraleer hun bezitter weer tot zichzelf is gekomen en paren ze, zonder voorafgaande hofmakerij, met een van de wijfjes vooraleer ervandoor te gaan. Vandaar dan ook de naam 'jacht' voor deze bijzondere vorm van paargedrag.

Deze tactiek is vooral lonend voor de jager in kwestie als hij wijfjes uitkiest die op het punt staan om te ovuleren. De tegenmaatregel van het dominante mannetje bestaat erin daarna zo snel mogelijk met dat vrouwtje te paren, zodat er zelfs op het niveau van de spermatozoiden competitie ontstaat.

De derde tactiek, die van de 'blok', bestaat er eenvoudigweg in de wijfjes te beletten om vrij rond te lopen, in het bijzonder in de richting van een 'wachtsite' te stappen. De rammen die kiezen voor deze strategie doen dat door eenvoudigweg tussen de vrouwtjes en de site te gaan staan, waarbij ze niet aarzelen om die vrouwtjes aan te vallen die toch een poging zouden ondernemen om in de verboden richting te stappen. Men zou kunnen veronderstellen dat de twee laatstgenoemde tactieken geen voorlopers maar eerder bijproducten zijn van de wachtstrategie. Deze methode, die het vaakst voorkomt binnen populaties van deze soort, lijkt een schets te zijn van de haremorganisatie, waarbij het verschil erin bestaat dat de vrouwtjes hier actief bij elkaar gedreven worden door het mannetje.



🔗 Bij Nijlpaarden, *Hippopotamus amphibius*, gaan de mannetjes over tot gewelddadige gevechten waarbij ze hun enorme slagstanden vooral gebruiken als afschrikkingswapen. Het doel is niet van een harem samen te stellen, maar wel van een zone te veroveren die zo dicht mogelijk ligt bij de plek waar de wijfjes samenkomen. Zo hebben ze meer kans om uitgekozen te worden door een van hen.

Het feit dat het mannetje een territorium bezit waar ontmoetingen plaatsvinden met verscheidene voorbijkomende vrouwtjes kan een eerste stap zijn in die richting.

Een dergelijk gedrag kan worden vastgesteld bij bepaalde soorten Bijenwolven, die verwant zijn aan de Wespen, en zo genoemd worden omdat het gevreesde jagers zijn van zowel wilde als gedomesticeerde Bijen.

Het mannetje van de *Philanthus psyche* en de *P. bicinctus*, en van nog andere Noord-Amerikaanse soorten, markeert letterlijk zijn territorium door kleine stokjes te plaatsen. Die zijn gemaakt van een substantie geproduceerd door klieren die hij bezit op zijn kaken en buik, en die wijfjes lijkt aan te trekken.

Dat verklaart waarom de mannetjes elkaars territorium betwisten, want dat geeft hen een grotere kans om er ook wijfjes te ontmoeten. Eenzelfde territorium is vaak een combinatie van een 'voederplaats' en een 'ontmoetingsplaats'. Daarom is de kwaliteit van een territorium vaak een doorslaggevend element dat de keuze van het mannetje voor de vrouwtjes leidt. Nog vaker bij Zoogdieren dan bij andere diergroepen is de voortplantingskost hoger voor het vrouwtje dan voor het mannetje, door het feit dat zij instaat voor de dracht en het zogen. Vandaar dan ook dat meer dan 90% van de mannetjes van deze klasse van Gewervelde Dieren meerdere partners kent – en dus polygyn is – terwijl monogamie beperkt blijft tot



☞ Narwals of Zee-eenhoorns, bezitten in hun bovenkaak twee tanden waarvan een, - de beide is zeldzamer - aanzienlijk langer wordt bij mannetjes vanaf de leeftijd van een jaar. Uiteindelijk is zo'n tand 2 à 3 meter lang. Ze lijken het niet te gebruiken als wapen - tenzij het een psychologisch wapen zou zijn. Dat is ook begrijpelijk, want die tand is hol en bijgevolg heel broos.

een paar zeldzame soorten waarbij het mannetje ook daadwerkelijk een rol speelt bij de verzorging van het kroost of waarvan de wijfjes erg verspreid leven.

Wat is het nut van schreeuwen?

Het Edelhert, *Cervus elaphus*, een klassiek voorbeeld van een harembezitter, is het onderwerp geweest van talloze studies. Deze hebben de veronderstelling bewezen dat de omvang van de harem verband houdt met de vechtkwaliteiten van het mannetje, met zijn drift en met de grootte van zijn gewei.

Voornoemde studies hebben eveneens aangetoond dat er een verband bestaat tussen het belang van de harem en het voortplantings-succes van het mannetje.

Clutton-Brock, de bekende Engelse etholoog, heeft waargenomen dat een Edelhert dat gedurende 5 opeenvolgende jaren de gelukkige eigenaar was van een harem van 4 tot 5 hinden, zich aan het hoofd bevond van een nageslacht van in totaal 13 hertenkalveren. Een ander edelhert daarentegen dat binnen diezelfde periode



over slechts 0 tot 3 hinden heerste – als we dat zo mogen zeggen – was slecht een keer vader geworden en dat van slechts één hertenkalf. Aangezien een harem 10 tot 20 vrouwtjes kan bevatten en er evenveel mannetjes als vrouwtjes worden geboren, is de competitie onder vrouwtjes hard.

De show die het Edelhert opvoert tijdens de bronst heeft overigens nog andere voordelige effecten op zijn doelstellingen naast het regelen van kwesties met andere mannetjes.

Onderzoek bij hinden in een Nieuw-Zeelandse kwekerij heeft bijvoorbeeld aangetoond dat, wanneer men hen opnamen van bronstgeloei laat horen, hun eisprong verscheidene – tot zes – dagen vervroegt. Het voordeel van een



☞ De mannetjes van de Giraf zwaaien met hun nek om hun tegenstrever een slag toe te brengen.

Bij de Grantzebra, van de Oost-Afrikaanse savanne, probeert elke hengst zijn tegenstrever te bijten of hem hoefslagen toe te brengen; wanneer deze laatste doel treffen, bestaat de kans dat het dier gecastreerd wordt. ☞





☞ Ook al past de Hoelman of Hanoeman, Presbytis entellus, de strategie van de harem toe, het is een tamelijk afgezwakte interpretatie ervan in vergelijking met wat men ziet bij andere soorten. Het dominante dier is weinig autoritair en duldt dat jonge mannetjes nu en dan paren met zijn wijfjes.

dergelijke reactie ligt in het feit dat de kansen dat een paring ook daadwerkelijk uitmondt in een bevruchting, vergroten, wat al even belangrijk is voor het mannetje als voor het vrouwtje zelf. Dat het belangrijk is voor het wijfje wordt verklaard door haar reactie op dat soort lokroepen.

Anderzijds hangt het voortplantingssucces van vrouwtjes niet zoals bij de mannetjes af van het aantal keren dat zij paren, maar van het aantal hertenkalveren dat zij kunnen voortbrengen en die zullen opgroeien tot seksueel volwassen dieren. Dit houdt vooral verband met de kwaliteit van de melk, die dan weer afhangt van de kwaliteit van het voedsel dat de hinden voor zichzelf weten te vinden.

Aangezien er voldoende voedsel aanwezig is en zij er niet om hoeven te vechten, moeten ze dan ook niet zo groot zijn als de mannetjes. Ze hoeven trouwens evenmin over wapentuig te beschikken, waar die mannetjes wel in het bezit van zijn. Aangezien corpulentie erfelijk is maken de mannelijke afstammelingen van een dominante hinde, die dus relatief groot is, veel kans om zelf dominant te worden.

Anderzijds kennen dominante mannetjes een groter voortplantingssucces dan andere. Het grote wijfje gaat dan logisch 'rekenen' en om het succes van haar eigen genen te bewerkstelligen, zal zij eerder kiezen voor mannelijke afstammelingen dan voor vrouwelijke.

En daartoe beschikt zij over een eenvoudig middel: het volstaat dat zij er de voorkeur aan geeft om mannelijke kalveren te zogen, wat bijzonder doorslaggevend is aangezien de jonge mannetjes erg gevoelig zijn voor kalkrijke voedingsstoffen.

Het is ook deze 'belangenberekening' die de dominante dieren van een Edelhertenpopulatie van het eiland Rhum in Schotland lijken aan te hangen. In tegenstelling tot de dominante dieren, laat de fysieke conditie van hinden van een lagere rang niet toe dat zij tegelijk een kalf zogen en zich het volgende seizoen zoals gebruikelijk ook voortplanten. Volgens hun rangorde – en dus ook volgens hun voortplantingsbelang – werpen wijfjes een verschillend aantal mannelijke hertenkalveren: 47 procent voor de ondergeschikte hinden tegen 61 procent voor de dominante wijfjes. Bovendien regelen ze ook nog eens het sterftecijfer onder hun ter wereld gekomen jongen, dit volgens hun geslacht en door een zeker rotatiesysteem te handhaven bij het zogen. En de rekening klopt: de kleinkinderen van dominante dieren vertegenwoordigen zo'n 70 procent van de mannetjes, tegen 30 procent voor de wijfjes van lagere rang.

De bronst, de geritualiseerde gevechten onder mannetjes, het geluid van tegen elkaar kletterende geweien moeten ons dus niet doen vergeten dat de vrouwtjes, die op het eerste gezicht slechts passief lijken toe te zien, een discretere maar niet minder belangrijke rol spelen in het voortplantingssucces van de groep en de soort.

De geheimen van de harem

De Kegelrob, *Halichoerus grypus*, lijkt evenwel aan te tonen dat het bestaan van een harem

een zekere 'trouw' ten overstaan van een of meerdere partners niet uitsluit.

De wijfjes komen aan wal in de herfst en blijven er ongeveer 18 dagen om te werpen en hun enige jong te zogen; als dat gedaan is, paren ze. Aangezien ze gemiddeld met zeven keer meer zijn dan de volwassen mannetjes, gaan deze laatste verwoede gevechten aan om zich een maximum aan partners toe te eigenen.

Een onderzoek dat werd uitgevoerd binnen een kolonie Kegelrobben op het eiland North Rosa in het noordwesten van Schotland naar de graad van directe verwantschap tussen jongen van eenzelfde moeder heeft aangetoond dat die vaker echte broers en zussen van elkaar zijn dan het toeval zou kunnen voorspellen.

De verzamelde gegevens hebben aangetoond dat het vaderschap van de kalveren van een en hetzelfde wijfje, in 60 tot 100% toe te schrijven is aan een en hetzelfde mannetje, of aan slechts twee of drie mannetjes van eenzelfde groep. Dit wijst op een relatieve standvastigheid tussen koppels over verscheidene jaren.

Herkenbaar aan zijn massieve gestalte - hij kan drie keer zoveel wegen als het wijfje - en aan zijn gewelfd voorhoofd heeft dit mannetje van de Californische Zeeleeuw, *Zalophus californianus*, een strategische plek uitgekozen om zijn kleine harem beter te kunnen bewaken. ➔



De mannetjes van bepaalde groepen Rode-Zeetuimelaars, *Tursiops aduncus* (een bepaalde soort Langsnavel-dolfijnen), vormen af en toe een verbintenis van 'wederzijdse bijstand'. Het doel daarvan is dat de aangesloten individuen een zekere prioriteit krijgen om de vrouwtjes van de groep te benaderen. ㄣ

Allianties

Het komt ook voor dat mannetjes, in plaats van elkaar te bevechten, samenwerken om de rivalen die geen deel uitmaken van de alliantie op afstand te houden. Dit kan bijvoorbeeld worden waargenomen bij Leeuwen, waar we soms twee verwante mannetjes zien samenwerken om de controle over een groep leeuwinnen over te nemen.

Bij de Indische Tuimelaar, *Tursiops aduncus*, uit de Indische Oceaan, neemt dit gedrag erg uitgebreide vormen aan. Een groep van deze Tuimelaars in Shark Bay, Australië, bestond uit een sociaal netwerk van meer dan 400 individuen, waarbinnen men verschillende alliantieniveaus onder mannetjes kon vaststellen.

Een 'duurzame alliantie' (die tot 14 jaar kan standhouden) wordt gevormd door een trio of, zeldzamer, door een duo mannetjes die vrouwtjes die hen gunstig genegen zijn, verdedigen tegen de aanvallen van andere trio's. Een dergelijke alliantie kan, occasioneel, samenwerken met een andere alliantie, waarmee

een geprivilegieerd vriendschapsverdrag van wederzijdse bijstand lijkt te zijn gesloten.

Een organisatieniveau hoger vinden we de superalliantie, een soort verbond van vijftien individuen die in groep samenwerken om andere superallianties terug te drijven, maar waarbij binnenin die superalliantie, min of meer losse en voortdurend veranderbare paren of trio's gevormd worden.

Een dergelijk mobiel spel van allianties binnenin een grotere sociale groep, volgens een strategie die de belangen van de groep verdedigt zonder uitsluiting van competitie tussen de individuen die de groep vormen, wordt doorgaans geassocieerd met Primaten, de Mens inclusief. Het bestaan ervan wijst dan ook op een zekere gelijkentje – nog maar eens – tussen Dolfijnen en mensen.

Competitie onder vrouwtjes en beperkte voortplantingsrechten

Bij bepaalde populaties van de Anubisbaviaan, *Papio cynocephalus anubis*, eigenen de dominante vrouwtjes zich de toegang tot het voedsel toe en houden, desnoods met geweld, gedurende het grootste deel van hun bestaan een zekere rangorde in stand.

Jane Goodall en haar team heeft in het Nationale Park van Gombe in Tanzania dat gedrag bestudeerd en is daarbij tot de conclusie gekomen dat het hen tal van voortplantingsvoordelen biedt. Hun jongen maken een grotere kans om te overleven dan die van andere vrouwtjes. Ze hebben ook meer nakomelingen, aangezien de dominante vrouwtjes vaker werpen dan de overige moeders van de groep.

Daartegenover staat dat het aantal geaborteerde drachten hoger is naarmate de rang van het vrouwtje hoger is.





De tactiek van het dominante wijfje is dus alles bij elkaar niet geheel positief. Gelet op de omstandigheden waarin de bestudeerde groep Bavianen leefde, was ze op lange termijn zelfs niet lonend.

Een mogelijke verklaring voor deze deficitaire voortplantingsbalans kan worden gevonden in het feit dat de hormonen die de agressiviteit van de vrouwtjes regelen, er ook voor zorgen dat de zwangerschap wordt afgebroken.

Het is dit soort van onoverkomelijke gevolgen die er volgens Jane Goodall voor zorgen dat die strategie nauwelijks voorkomt onder Zoogdieren, waar Hyena's een uitzondering vormen.

De dominantie van vrouwtjes bij andere soorten hoeft evenwel niet te leiden tot een ver-

mannelijking van de geslachtsorganen zoals we dat kunnen vaststellen bij de Gevlekte Hyena.

Bij de Ringstaartmaki, *Lemur catta*, domineert elk vrouwtje het mannetje, maar dat is van buitenaf niet zichtbaar, zelfs niet in een verschil in lengte van de staart van beide seksen. Zoals dat de regel is, blijft de hoeveelheid mannelijke hormonen – of androgenen – lager dan bij de mannetjes. Bij soorten waar de vrouwtjes geen superieure rangorde innemen blijft het verschil tussen beide seksen evenwel beduidend lager.

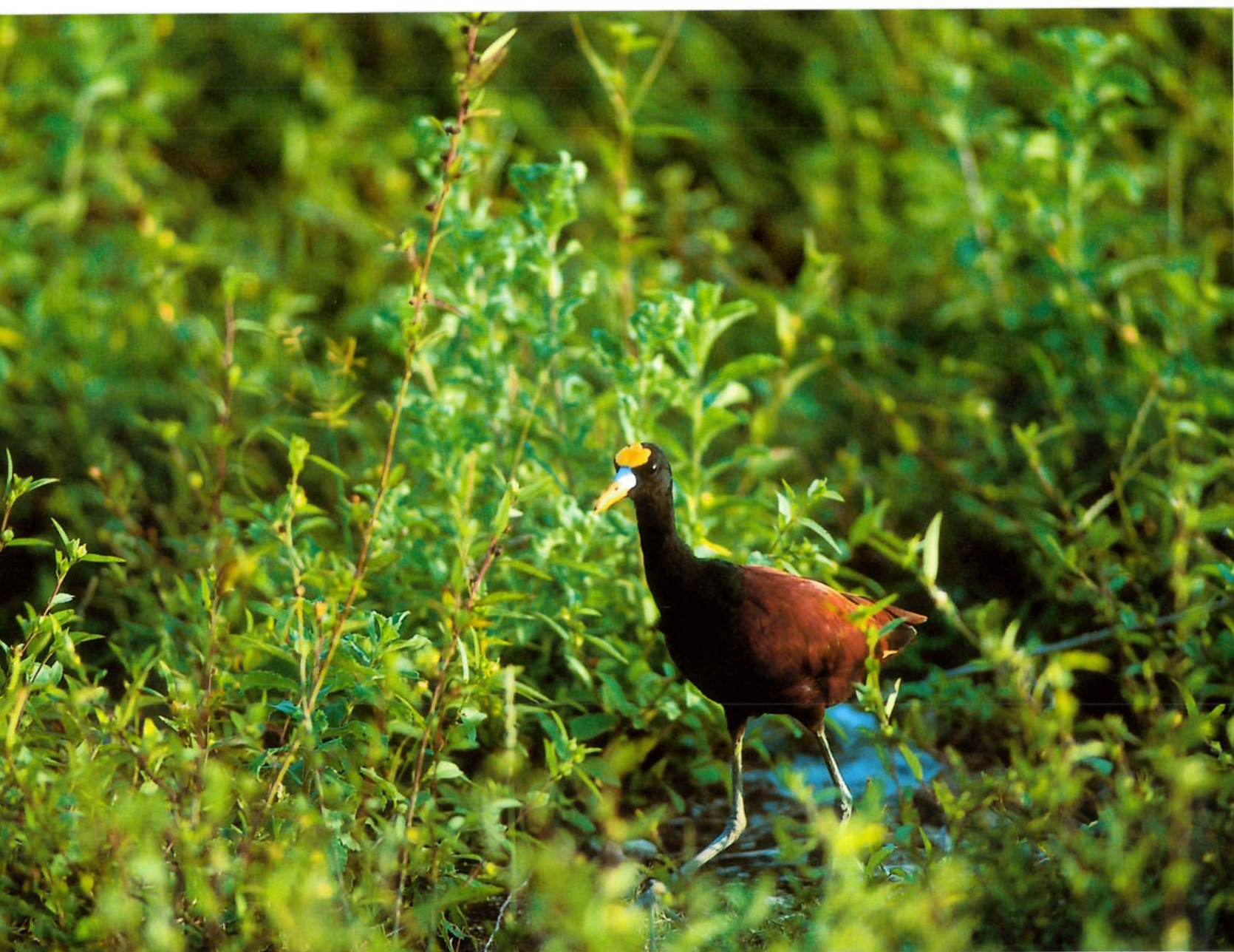
De dominantie van vrouwtjes kan dus niet worden verklaard vanuit het feit dat ze meer androgenen zouden bezitten dan de mannetjes. Ondertussen kan men wel veronderstellen

⚔ Tijdens gevechten met het oog op het bezit van een harem, kan het mannetje van een Zuidelijke Zeeolifant, *Mirounga leonina*, een gewicht van ongeveer drie en een halve ton inzetten. Dat vertegenwoordigt bijna vier keer het gewicht van een wijfje van die soort, wat meteen verklaart waarom ze zich nauwelijks kan verzetten tegen de verlangens van de overwinnaar.





Zeenaaldachtigen, zoals de Alligator Zeenaald, *Syngnathoides biaculeatus*, en de Geelgestreepte Zeenaald, *Corythoichthys flavofasciatus* [zoom], behoren tot dezelfde familie als de Zeepaardjes en hebben een gelijkaardig voortplantingsgedrag. De mannetjes bebroeden de eieren en de vrouwtjes baltzen en rivaliseren om hun gunsten te verkrijgen.



dat een verhoogde hoeveelheid androgenen, die nog eens toeneemt in de voortplantingsperiode, wanneer er seksuele concurrentie is, daartoe bijdraagt. Dit in combinatie met andere fysieke en fysiologische factoren die niet zouden volstaan wanneer dat niet het geval zou zijn. Deze strategie lijkt echter stabiel te zijn binnen deze soort.

Strijden zonder vechten

Voor vrouwtjes zijn er echter andere strategieën mogelijk, die soms subtieler, soms minder duur, maar soms ook gevaarlijker zijn, en die hun persoonlijke voortplantingsavonturen kunnen begunstigen ten koste van die van hun collega's.

Een van de gebruikte middelen bestaat erin de aandacht te vragen van een dominant mannetje om een eind te maken aan een niet-gewenste paring. Dat is wat het wijfje van het Korhoen, *Tetrao tetrix*, doet als ze door een mannetje klemgezet wordt. Zodra dat gebeurt zal ze naar andere mannetjes toelopen, waarop spontaan een gevecht uitbreekt waarbij de winnaar uiteindelijk degene zal zijn die met haar zal mogen paren.

Wanneer de hen van ons Huishoentje, *Gallus gallus domesticus* verwildert, legt ze een gelijkaardige 'sluwheid' aan de dag.

Wanneer zij reageert op de avances van een haantje – ze verkiest veeleer zelf de uitverko-

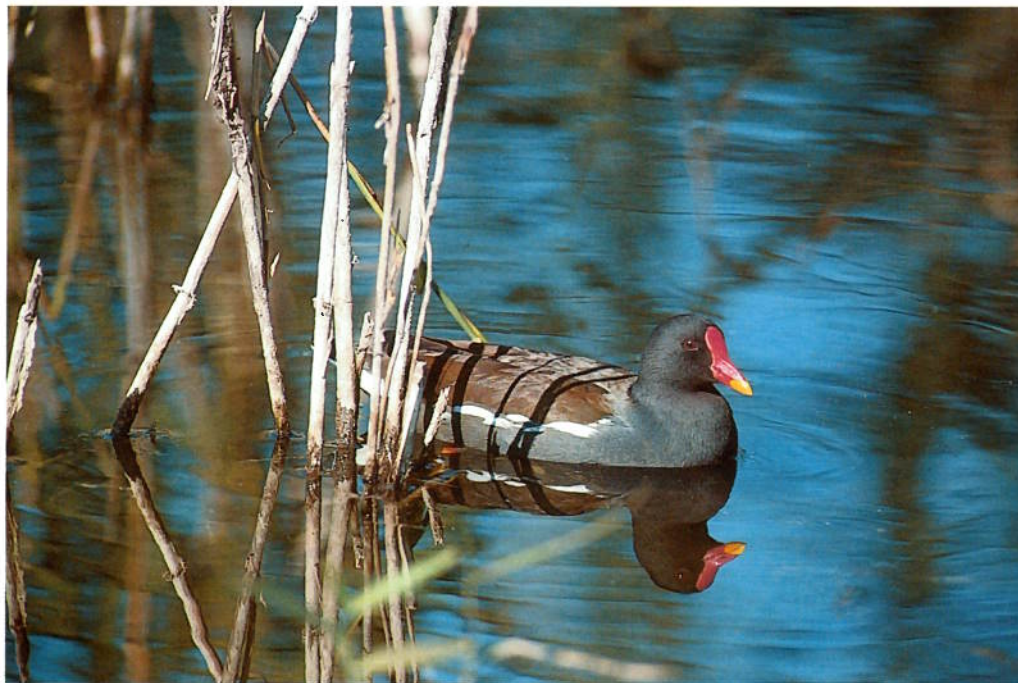
ren partner te verleiden – dan brengt ze een geluid voort dat sterk lijkt op een noodkreet. Dat geluid zal de aandacht trekken van een mannetje met een hoge rangorde. Deze laatste zal zich dan haasten om tussenbeide te komen en de rol van het inferieure mannetje over te nemen, die een minder ‘interessante’ partij was voor onze hen.

De koe van de Noordelijke Zeeolifant, *Mirounga angustirostris*, doet op dezelfde manier, met luide kreten, onder mannetjes een competitie van start gaan die op twee manieren in haar voordeel werkt: ze krijgt daardoor aandacht van een dominant mannetje en door hem af te wijzen ook de belangstelling van het mannetje dat niet reageerde op haar avances. De koe kan het dominante mannetje ook roepen door een bijzondere kreet uit te stoten waarmee ze aankondigt dat ze op dat moment op het hoogtepunt van haar vruchtbaarheids-cyclus is.

De kreten die het vrouwtje van de Makaak, *Macacus sylvanus*, slaakt, vervullen eenzelfde functie. Wanneer ze haar paringsschreeuw enigszins verandert, geeft dat voor het mannetje aan dat het tijd is om zijn voortplantings-rechten ook daadwerkelijk toe te passen.

Een extreme vorm van competitie onder vrouwtjes doet zich voor wanneer het mannetje instaat voor de dracht, zoals dat het geval is bij sommige Vissoorten. Dat maakt van hem een altijd toegankelijke en dus erg gegeerde partner.

Bij de Zeenaald, *Syngnathus typhle*, verwant aan het Zeepaardje, zijn het dan ook de wijfjes die seksuele versieringen dragen en die het initiatief nemen tot de paring, waarbij ze onder



elkaar rivaliseren om de partner van hun keuze te bekomen. De mannetjes van hun kant hebben ook zo hun voorkeuren en laten niet na om die kenbaar te maken. Belemmerd door de last van de dracht, nemen ze bij dergelijke soorten de strategische positie in die anders de wijfjes te beurt valt. Nu de rollen omgekeerd zijn, kunnen die wijfjes verschillende keren paren terwijl het mannetje zorgt voor het kroost.

Op dezelfde manier zijn het de mannetjes van het Waterhoen, *Gallinula chloropus*, die zoals bij de Jacana, *Jacana spinosa*, voornamelijk het legsel bebroeden en bijna geheel alleen de zorg voor de kuikens op zich nemen. Dat maakt van hen erg gegeerde partners voor de wijfjes, die met zoveel mogelijk mannetjes én met de beste onder hen trachten te paren. De hen herkent de betere mannetjes niet omdat ze groter, maar omdat ze vetter zijn dan de andere. Dat komt haar goed uit, want vanuit het standpunt van de voortplanting betekenen die vetreserves bij een mannetje dat hij langer zal kunnen broeden.

Bij sommige soorten ziet men een inversie van de gebruikelijke rollen en strategieën. Zo bijvoorbeeld bij de Amerikaanse Jacana  (of Jassana), en bij het Waterhoen,  waar het mannetje de eieren bebroedt en toeziet op de kuikens. De polygame wijfjes leveren een hevige concurrentiestrijd om te paren met de beste potentiële vaders. Maar dan moeten ze die wel onderscheiden van de andere...

De twijfel, de twijfel... of het belang van het vaderschap

De interactie tussen het mannetje en het vrouwtje houdt echter niet op eens de paring voorbij is. Het mannetje heeft er vaak belang bij om zich ervan te verzekeren dat niets – of beter gezegd 'niemand' – het ultieme resultaat van hun ontmoeting in de war komt sturen.

Alleen het wijfje weet immers dat het bevruchte ei haar deel van het genetisch patrimonium draagt. Zij alleen kan ook terugkomen op haar eerste partnerkeuze en op zoek gaan naar een betere partij, of met andere woorden een betere vader.

De competitie kan zich eventueel ook verderzetten binnenin het lichaam van het wijfje, tussen gameten van verschillende mannetjes.

De strategie van de Gewone Adder, *Vipera berus*, lijkt gestoeld te gaan op de mogelijkheid om in het geheim te handelen, terwijl de mannetjes ervan uitgaan dat zij de eerste prijs hebben behaald.

Het zaadvocht bij de Fantoomkrab van het geslacht *Ocypode* heeft de eigenschap dat het de mobiliteit van ander sperma afremt, waardoor het definitief een einde stelt aan de competitie tussen mannetjes om het wijfje dat ze bevrucht hebben. ➔



In werkelijkheid paart het vrouwtje tot 8 maal, en zelden tweemaal met hetzelfde mannetje. Men heeft kunnen vaststellen dat, hoe meer zij paart, hoe minder doodgeboren addertjes zij op de wereld zet. Dat laat vermoeden dat de Adder, door meerdere malen te paren, er zichzelf van verzekert dat ze het mannetje van de 'beste kwaliteit' zal vinden, die ofwel spermatozoïden van de beste kwaliteit produceert ofwel er meer produceert dan andere.

Het gebeurt overigens dat het vrouwtje de spermatozoïden uitstoot van een mannetje waarmee ze eerder heeft gepaard.

Geconfronteerd met dergelijke risico's, hebben de mannetjes een resem aan maatregelen en tegenmaatregelen ontwikkeld.

Bij soorten zoals de Adeliepinguïn, *Pygoscelis adeliae*, waar het wijfje ook partners accepteert buiten een vast koppelverband, bestaat één van die maatregelen erin dat het mannetje de paring met dezelfde partner meerdere malen herhaalt. Dat verhoogt immers statistisch gezien zijn kansen dat hij ook daadwerkelijk de vader zal zijn van het kroost dat hij later zal verzorgen.

Om zijn voortplantingsbelangen te beschermen, kan het mannetje maatregelen nemen die mogelijke tegenstanders verwijderen, ontmoedigen of afschrikken.

Een van de meest eenvoudige middelen om de bemoeienissen van andere mannetjes tegen te gaan, bestaat erin een interventie van deze laatste onmogelijk te maken door na de paring een fysieke barrière te vormen die elke bevruchting door een ander onmogelijk maakt. Terwijl hij het wijfje bevrucht, laat het mannetje van de Fantoomkrab van het geslacht *Ocypode* een soort lijm achter die in zijn zaad zit. Deze stof isoleert en immobiliseert de spermatozoïden van het mannetje dat hem vooraf-



ging, zodat het wijfje er ook niet door bevrucht kan worden.

Dit procédé wordt tot het uiterste gedreven door de *Muggen* die, onder het mom een obstakel te vormen voor de volgende mannetjes, gewoonweg hun geslachtsorganen achterlaten. Dat is helemaal niet zo'n groot offer als men wel zou kunnen denken want het mannetje is sowieso voorbestemd om een kort leven te leiden, aangezien hij zich niet eens voedt en zijn ingewanden ook niet 'verbonden' zijn.

Het is zonder twijfel ook gedeeltelijk volgens diezelfde logica dat het 'offer' van mannetjes van sommige soorten die zich laten kannibaliseren, behouden bleef door de natuurlijke selectie. Het dier zorgt er dan zelf voor dat andere

bevruchtelingen niet kunnen plaatsvinden en het levert op zich ook nog eens extra energie voor de eieren die het heeft kunnen bevruchten.


Sommige mannetjes 'berekenen' hun investeringen wanneer ze geconfronteerd worden met een dergelijk probleem, en stemmen de hoeveelheid geleverde spermatozoïden af op de aanwezigheid van het aantal mannetjes, die tijdens de paring allemaal mogelijke tegenstanders zijn.

Heel wat insecten, van Meeltorren, *Tenebrio molitor*, over Veldsprinkhanen, *Grylloides sigillatus*, tot Fruitvliegjes, *Ceratitis capitata*, handelen alle op die manier.

Anderé, zoals de Papegaaivissen, *Sparisoma radians*, of het Blauwkopje, *Thalassoma bifasci-*

↳ Bij Papegaaivissen of Scaridae van het geslacht *Sparisoma* heeft men vastgesteld dat bepaalde mannetjes in zekere zin het spermaverbruik tijdens een paring beperken. Op die manier geven ze er minder aan wijfjes die er op het eerste gezicht minder vruchtbaar uitzien.





Een van de strategieën die maximaal garanderen dat een paring effectief leidt tot een bevruchting wordt gebruikt door diverse soorten zoogdieren. Dat is bijvoorbeeld het geval bij de Otter, *Lutra lutra*, waar de ovulatie pas plaatsvindt op het ogenblik van de paring.

Ontwakend uit hun winterslaap worden de mannetjes van de Roodflankkousenbandslang, *Thamnophis sirtalis parietalis*, aangetrokken door het feromoon dat afgescheiden wordt door een wijfje. Ze verzamelen zich rond haar om een zogenaamde 'paarbal' te vormen: elkeen waagt daarin zijn kans om te paren. Sommige mannetjes misleiden hun rivalen door het vrouwelijke feromoon af te scheiden. Nadat ze hen op een zijspoor hebben gezet, profiteren ze van de verwarring om opnieuw bij het echte wijfje te gaan. ↗

ciatum, passen het aantal gameten aan aan de omvang van het wijfje en leveren er minder naarmate het wijfje mager is – en dus in principe minder vruchtbaar – wat hen in staat stelt om spermatozoïden te sparen voor een volgende gelegenheid.

Dat belet echter niet dat het wijfje na de paring 'meesteres' van het spel blijft.

Bij tal van insectensoorten, en vooral bij Vliesvleugeligen, zoals Bijen, hangt het van het wijfje af – meer bepaald van haar fysieke conditie, van de uitwendige omstandigheden en van de staat van de kolonie, en niet van haar gemoed – of het ei bevrucht wordt of niet. In dit geval beslist zij zelf over het geslacht van de larve.

Zoogdieren beschikken zelfs over manieren om ook na de bevruchting de controle te behouden over het begin van de ontwikkeling door het tijdstip van de inplanting van de bevruchte eicel te bepalen. Tal van soorten doen een beroep op deze uitgestelde inplanting, waarmee ze de komst van hun kroost aanpassen aan het ritme van de seizoenen, zodat de jongen geboren kunnen worden op de best mogelijke dag, wat betreft voorradig voedsel of klimatologische omstandigheden.

Dat doen bijvoorbeeld Otters en Zeeolifanten. Als de omstandigheden of haar fysieke conditie dat niet toelaten, kan het vrouwtje daardoor eventueel tijdelijk verzaken aan haar doelstellingen.

Belangenbeheer

Een van de maatregelen die door mannetjes gebruikt worden om te voorkomen dat de gameten van andere mannetjes in competitie zouden treden, bestaat erin het wijfje waarmee ze net gepaard hebben niet uit het oog te verliezen.

Dat verklaart de schijnbare band die het mannetje bij tal van soorten tentoonspreidt ten overstaan van het wijfje, terwijl het hem enkel te doen is om een bescherming van zijn genetische belangen!

Bij de Grasmus van de Seychellen, *Acrocephalus sechellensis*, bijvoorbeeld, is het niet meer dan een zekere hofhouding die het mannetje nastreeft met het vrouwtje dat hij net heeft bevrucht. Waarnemingen hebben aangetoond dat zijn waakzaamheid lonend is, dit in de vorm van een verhoogd voortplantingssucces.

De ultieme list bestaat erin een tegenstander te laten geloven dat voor hem het ogenblik is aangebroken om het wijfje te bevruchten. Het is een tactiek die gebruikt wordt door de mannetjes van de Tilapia, *Tilapia macrochir*, door een balts te beginnen met een mannetje en de rol op zich te nemen die normaal gezien door het vrouwtje wordt gespeeld. Ze doen dat zo goed dat ze erin slagen om hem ertoe te brengen zijn spermatozoïden los te laten, wat uiteraard puur verlies betekent voor dat mannetje aangezien er geen legsel zal uit voortkomen.

Bij een andere vis, *Lepomis marginatus*, wordt het nog ingewikkelder. Bij deze soort bestaan er immers drie soorten mannetjes. De grootste, die ook het felst gekleurd zijn en het sterkste territoriale gedrag vertonen, regeren over de wijfjes. Kleinere en jongere, maar al volwassen mannetjes stelen echter af en toe een paring in een moment van verstrooidheid.

Een derde categorie wordt gevormd door bedriegers die een doffer kleed aantrekken zoals dat van de vrouwtjes en ook hun gedrag nabootsen. Hierdoor kunnen ze makkelijker de vrouwtjes benaderen en hen ook bevruchten, zonder verdreven te worden door het lokale mannetje, die ze dus in zekere zin 'dribbelen'. Bij de Roodflankkousenbandslang, *Thamno-*



phis sirtalis parietalis, is de list – zij het onbewust – nog geslepen. Elke lente komen deze slangen uit hun winterslaap en kruipen dan met enkele tientallen tot honderden individuen bij elkaar in een soort paarbal. En aangezien er bij deze soort maar een vrouwtje is voor een paar duizend mannetjes is de onderlinge competitie dan ook bijzonder groot. David Crews en zijn team hebben aangetoond dat de list er voor 14 tot 16% van de mannetjes – als ze allemaal hetzelfde zouden doen zou het systeem immers niet werken – in bestaat een stof te produceren, vielloge-nine genaamd, die normaal gezien door de lever van vrouwtjes geproduceerd wordt en aangesproken wordt om te worden omgevormd in vitel-

lus, het reservevoedsel binnenin het ei. Tijdens het voorplantingsseizoen wordt die vitelloge-nine echter opgestapeld in de rug van de vrouwtjes en fungeert ze ook als lokferomoon voor de mannetjes.

Door zich op die manier voor vrouwtjes te laten doorgaan, zijn de mannetjes er de oorzaak van dat er een valse paarbal gevormd wordt, die eigenlijk nergens toe dient. In werkelijkheid leidt het echter wel ergens toe. Door de mannetjes in hun zoektocht te misleiden, slagen de 'valse vrouwtjes' er vaker in om hun doelstellingen te bereiken; ze kennen dan ook een groter voortplantingssucces dan hun rivalen. Bovendien laten ze zoals elk mannetje van deze soort na de paring een negatief feromoon

Zelfs wanneer het mannetje de inwendige bevruchting rechtstreeks volbrengt tijdens een paring, moet hij er zeker van zijn dat zijn gameten niet verspilt. Vandaar het feit dat bijvoorbeeld de Olifant wacht tot hij de chemische boodschappen ontvangt die aangeven dat het wijfje ontvankelijk is. ➤



Bij andere dieren, meer bepaald bij de meeste, zo niet alle Katachtigen, nemen de kansen op bevruchting dan weer toe omdat de paring zelf de ovulatie uitlokt. ➤

achter waardoor het gemarkeerde vrouwtje totaal onaantrekkelijk wordt.

Waar toe dient een paring?

Zelfs als de bevruchting niet inwendig gebeurt, kan er toch nog een echte paring plaatsvinden, als men daaronder een eng contact tussen een mannetje en een vrouwtje verstaat.

Het belang voor het mannetje, een criterium waarop zijn gedrag werd geselecteerd, is zonder het te weten in alle gevallen hetzelfde. Hij moet absoluut zijn genen doorgeven.

Dat is ook de reden waarom het mannetje van de Pad zich hopeloos aan het wijfje vastklampt om er zeker van te zijn dat hij er is op het goede moment, dus wanneer zij haar eieren uitstoot. Bovendien stimuleert die omhelzing ook nog eens de langverwachte leg.

Hij beschikt daartoe over scherpe duimranden, een kenmerk dat eigen is aan zijn geslacht en dat hem in staat stelt om zijn partner beter te omarmen. Dat instinct is zo groot dat men soms ziet dat verscheidene mannetjes het vrouwtje

omhelzen en haar daardoor zelfs letterlijk doen stikken.

De Vlinder van het geslacht *Heliconius* vormt een geval apart, want de mannetjes richten er hun aandacht op een vrouwtje dat nog geboren moet worden. Het gebeurt zelfs dat ze bevrucht wordt wanneer ze zich nog in het popstadium bevindt.

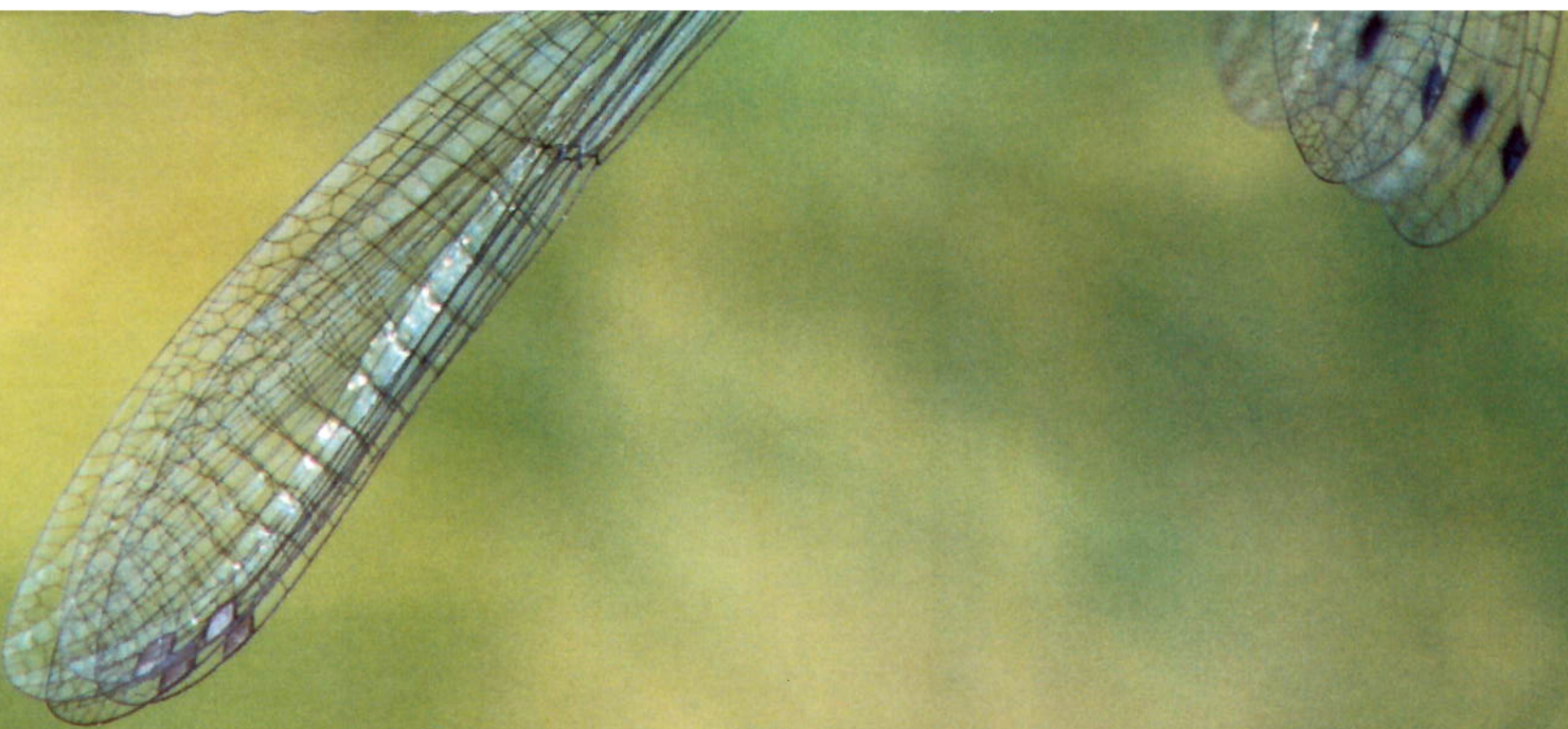
Spreeken over inwendige bevruchting is enigszins vreemd als, zoals dat het geval is bij de Pindaworm, enkele mannetjes als parasieten binnenin het urine- en geslachtskanaal wachten tot de eitjes worden uitgescheiden om ze onderweg te bevruchten. Nog vreemder is het systeem dat wordt toegepast door de Bloedzuiger van de soort *Herpodbella*, waarvan het mannetje zich tevreden stelt met het simpelweg deponeren van zijn spermatofoor op het lichaam van zijn partner. Het is de spermatofoor zelf die, door bepaalde substanties uit te scheiden – ongetwijfeld enzymen – een passage doorheen de huid en de spieren van het vrouwtje creëert waarlangs de spermatozoïden kunnen binnendringen in haar lichaam.

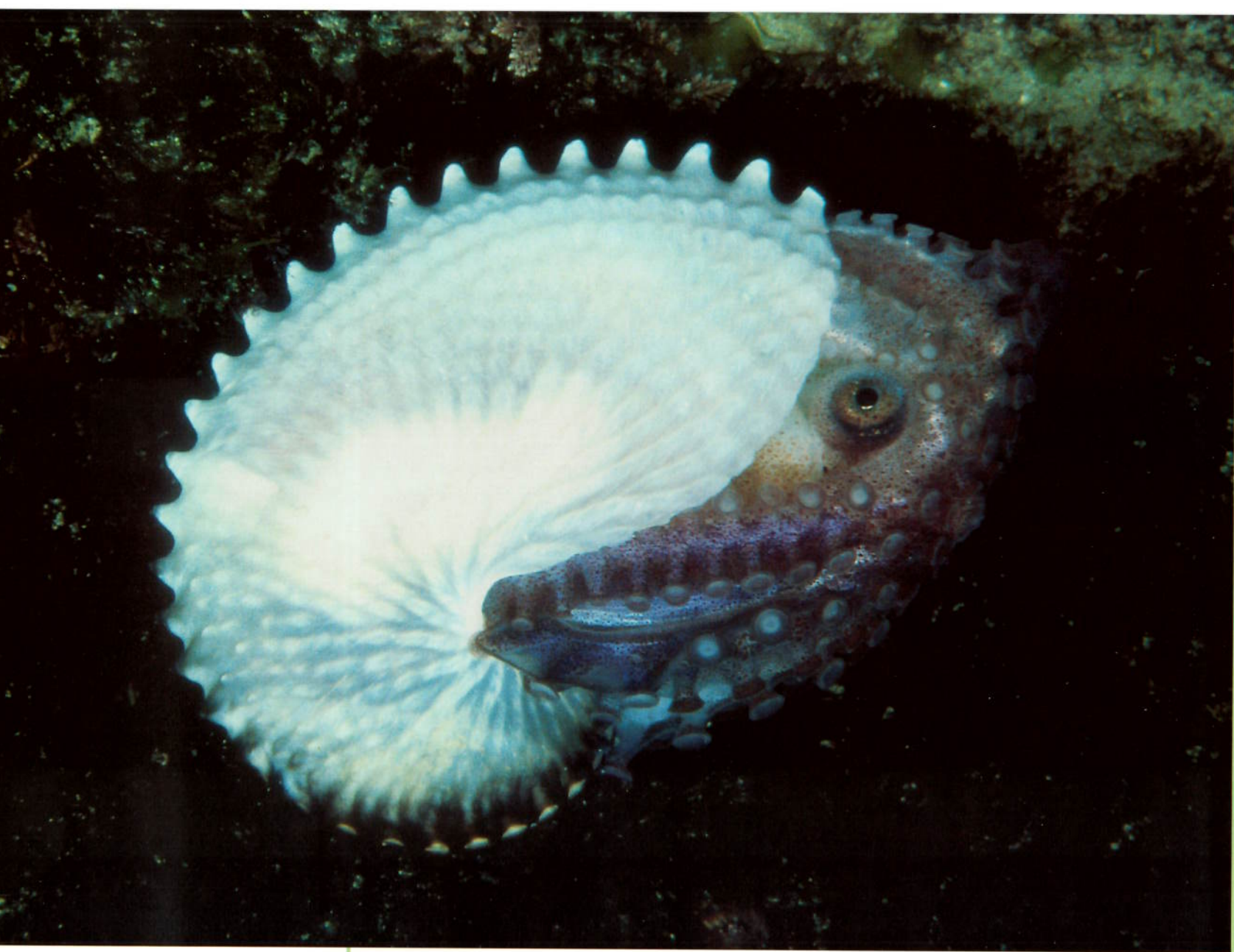
De paring bij de
Hindbanpinguin,
Pygoscelis antarctica.



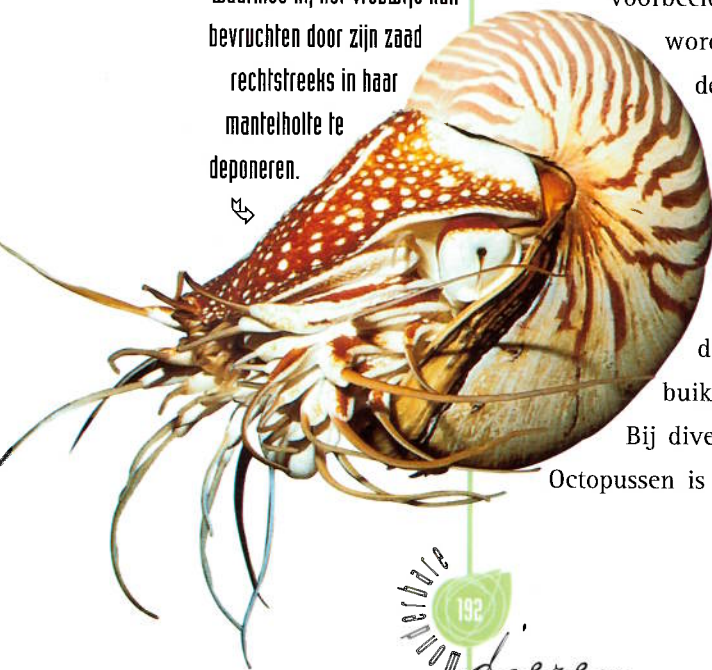


Bij heel wat soorten insecten
- zoals bijvoorbeeld bij
de Gewone Blauwe
Waterjuffer of *Ethallagma
cruentigerum* - blijft het
mannetje vastgehecht aan
het wijfje lang nadat hij
zijn sperma afgegeven heeft.
Dat vermijdt dat een andere
mannetje hem te zijner tijd
aflost, anders gezegd voor
de bevruchting effectief
heeft plaatsgehad.
Daardoor zou er een
concurrentie ontstaan tussen
zijn gameten en die van
zijn rivaal.





Het mannetje van deze Nautilus, is groter dan het vrouwtje en hij bezit een tentakel die langer is dan de andere - de holf - waarmee hij het vrouwtje kan bevruchten door zijn zaad rechtstreeks in haar mantelholte te deponeren.



Landdieren moeten wel hun toevlucht zoeken tot de inwendige bevruchting omdat hun gameten anders snel zouden afsterven. Hetzelfde probleem stelt zich evenwel onder water, bijvoorbeeld omdat vermeden moet worden dat de gameten zouden wegdrijven vooraleer ze elkaar hebben ontmoet. Daarom bestaat er dan ook inwendige bevruchting bij Haaien, die gerealiseerd wordt door middel van een omgevormde buikvin.

Bij diverse soorten Inktvissen en Octopussen is een van de tentakels, de

hectocotyle arm, voorzien van een soort goot, waarmee het mannetje een reeks spermatofoeren inbrengt in de mantelholte van het vrouwtje; die worden onmiddellijk in contact gebracht met de eileider. Bij de verwante soort *Argonauta argo* stelt die tentakel het mannetje, dat 10 tot 15 keer kleiner is dan het vrouwtje, in staat om haar op relatief verre afstand toch te bevruchten. Deze arm wordt losgelaten na de paring (en niet ervoor zoals men lang heeft gedacht).

De Nautilus, *Nautilus macromphalus*, een verwant van de Cephalopoden, is een levend fossiel, die zoals de voorgaande Koppotigen niet acht, maar meer dan negentig tentakels bezit die niet voorzien zijn van zuignappen. Het

mannelijke, dat groter is dan het wijfje, gebruikt een van die tentakels – kolf genaamd – om het vrouwtje te bevruchten.

Soms gebeurt het dat er in het seksuele arsenaal van het mannetje niet zoiets bestaat als een speciaal voor de bevruchting gevormd orgaan. Als dat het geval is, dan is het nodig dat het wijfje er zelf een ontwikkelt.

Dat is dan ook de betekenis van de balts bij sommige diersoorten die erin bestaat het zakje met de gameten – de spermatofoor – op de grond te deponeren en vervolgens het wijfje ertoe te brengen eroverheen te stappen zodat zij het onderwijl zou kunnen opnemen.

Deze methode wordt onder andere gebruikt door een salamandersoort, de Algerijnse Salamander, *Pleurodeles poiretti*.

De mannetjes van de Schorpioenen beschikken over een spermatofoor voorzien van een instrument met een springveer die in werking treedt en de spermatozoïden wegschiet zodra een vrouwtje voorbijkomt, door haar partner echter wijselijk naar de gewenste plaats gericht.

Het virtuele mannetje

De paring vervult echter nog andere functies dan het louter bevruchten van het wijfje.

Een daarvan bestaat er soms in een biologisch ritme dat niet afgestemd is op de seizoenen een klein duwtje in de rug te geven en de seksuele rijpheid van beide partners te harmoniseren. Op die manier kan een eenvoudige paring de ovulatie bevorderen, zoals dat bijvoorbeeld het geval is bij Katten, Konijnen en IJsberen.

De paringsfunctie verklaart de schijnbare paradox die bestaat bij soorten waar geen mannelijk geslacht meer voorkomt.

Deze situatie komt vaker voor bij Gewervelde Dieren dan we zouden denken: sinds dit voor

het eerst werd vastgesteld bij een Tandkarper-soort, de Amazonemolly, *Poecilia formosa*, werden aan de lijst al een vijftigtal soorten toegevoegd, waaronder Vissen, Salamanders en Reptielen.

Bij de Amazonemolly ('Black lyre' in het Engels) neemt dit fenomeen echter een vreemde wending. Ook al kent deze soort enkel parthenogenetische vrouwtjes, toch paren zij met mannetjes (van een verwante soort die wel scheiding van geslachten kent) omdat de ontmoeting van een eicel met een spermatozoïde noodzakelijk blijft om de delingen en de ontwikkeling te stimuleren. Dat betekent evenwel helemaal niet dat het mannelijke-gametenpatrimonium geïntegreerd wordt, want de kern van de spermatozoïde wordt geëlimineerd zodra deze zich in het lichaam van het vrouwtje bevindt!

In het Noordoosten van de Verenigde Staten van Amerika leeft een salamander van de soort *Ambystoma*, voorkomend in 18 hybride ondersoorten, die 3 tot 5 keer het aantal haploïde chromosomen bezitten van de oorspronkelijke soort en waarvan sommige enkel vrouwelijke individuen kennen.

Om zich te kunnen voortplanten moet elk vrouwtje van laatstgenoemde ondersoort paren met een mannetje van een andere ondersoort die wel nog twee seksen kent. Sommige onderhen gebruiken evenwel het genetisch patrimonium van de spermatozoïde niet, omdat deze enkel maar dient om de parthenogenese te activeren.

Een omgekeerd voorbeeld werd enkele jaren geleden door Italiaanse vorsers ontdekt bij een soort Wandelende Tak, *Bacillus rossius-grandii benazzii* (die in zijn naam een liggend streepje draagt om aan te geven dat het om een hybride vorm van twee soorten gaat die respectievelijk de namen voor en na dat streepje dragen).

Wijfje van een soort Argonaut, *Argonauta nodosa*, in het schuitje dat zij afgescheiden heeft om er na de bevruchting haar legsel te deponeren. Zoals bij de andere Hoppotigen bezit het mannetje - dat bij de soort op de foto veel kleiner is dan de vrouwtje - een speciale tentakel voor de bevruchting.



Inwendige bevruchting betekent niet noodzakelijk de aanwezigheid van een mannelijk orgaan dat gespecialiseerd is in het inbrengen van gameten. Een ander procédé bestaat erin om de partner een zakje met het sperma te laten opnemen. Daarin schuilt de betekenis van de 'dans' van de Schorpioenen, die tot doel heeft het wijfje naar de plek te brengen waar het mannetje zijn kostbaar pakje gedeponeerd heeft.



De kruising van een vrouwtje van deze soort Wandelende Tak met een mannetje van de soort *B. rossius*, doet nakomelingen ontstaan die in 20% van de gevallen enkel de genen van hun vader bezitten, hetgeen betekent dat in dit geval de genetische bagage van de moeder volledig werd vernietigd.

Dat belet evenwel niet dat de mannetjes en vrouwtjes die op die manier ontstaan zijn, perfect vruchtbaar zijn.

Een andere manier van paren, die vooral wordt uitgevoerd door soorten die enkel vrouwtjes kennen, brengt andere functies aan het licht naast de gebruikelijke functies van een paring,

zonder enig direct verband te houden met de bevruchting van het ei.

Dat is wat de Amerikaan David Crews heeft aangetoond bij zijn onderzoek naar een soort hagedis, *Cnemidophorus uniparens*, uit het Zuidwesten van de Verenigde Staten. Het dier behoort tot een van de 15 soorten uit een geslacht van 45, waar enkel de vrouwelijke sekse voorkomt.

Crews heeft vastgesteld dat tijdens het voortplantingsseizoen twee wijfjes een zelfde paringsritueel uitvoeren als dat tussen een mannetje en een wijfje van de soort *Cnemidophorus inornatus* (waar *C. uniparens* van afstamt), waarbij een wijfje zich als een mannetje gaat gedragen.





Alles in deze paring – behalve de eigenlijke copulatie – lijkt op de paring van soorten die wel verschillende seksen kennen. Dezelfde benadering, hetzelfde gebaar van het pseudomannetje dat met zijn tong de huid van zijn partner likt, dezelfde kaakbeten in de keel, en dezelfde copulatiestand als bij de mannetjes van de soorten die wel verschillende seksen kennen. En dezelfde gebaren van ontvankelijkheid van de kant van het ‘vrouwje’ in deze simulatie.

We hebben hier te maken met de perfecte illustratie van een van de bijkomende functies van een normale paring, met name het feit dat bij de soort die slechts één sekse kent de aanwezigheid van andere wijfjes en een nagebootste bevruchting evenzeer nodig zijn voor de optimale productie van eieren, als de aanwezigheid van mannetjes en de paring bij hun voorouders die wel twee seksen kennen!

De gesimuleerde paring is dus noodzakelijk gebleven om een voortplanting in gang te zetten die zich in dit geval voltrekt zonder bevruchting, door eenvoudige parthenogenese.

Men kan inderdaad vaststellen dat de productie van eieren bij een geïsoleerd wijfje van *C. uniparens* zal leiden tot slechts een legsel per seizoen, terwijl ze in aanwezigheid van andere wijfjes minstens 2,5 legfels per seizoen zal realiseren, zoals bij de soorten die wel verschillende seksen kennen.

Al die uitzonderlijke gedragsvormen zijn zo zeldzaam dat we er enkel een onrechtstreekse terugkeer van geslachtelijke voortplanting naar een eenvoudiger vorm in kunnen zien, waarbij een soort van leeg ‘ecologisch nest’ bezet wordt.

Het is waarschijnlijk niet een aspect geweest van een dergelijk ‘gevecht tussen de seksen’ die de evolutie ertoe gebracht heeft om een stap terug te doen.

We kunnen ondertussen wel met enige fantasie zeggen dat dat slechts tot een soort van totale overwinning zou leiden – als dat er al een zou zijn: deze van de vrouwelijke gameet, die als enige in staat is om zich te delen.

↪ Bij de *Cnemidophorus uniparens*, een soort Renhagedis, en een vijftiental ondersoorten daarvan, bestaan er enkel wijfjes die zich voortplanten door parthenogenese. Vreemd genoeg bootsen die wijfjes een paring na waarbij ze achtereenvolgens de mannelijke en de vrouwelijke rol spelen. Men heeft ontdekt dat die nabootsing tot doel heeft de eierproductie bij de partners te verdubbelen of te verdrievoudigen, zoals trouwens het geval is voor de ‘echte’ paring van tweeslachtig gebleven *Ambystoma*.

↪ Bij de meeste salamanders van de soort *Ambystoma* bestaan de twee geslachten. Dat geldt bijvoorbeeld voor de Gevlekte Salamander, *Ambystoma maculatum*, de Tijgersalamander, *A. tigrinum*, en de Salamander *A. barbouri*. Bepaalde Amerikaanse ondersoorten bestaan evenwel enkel uit wijfjes. Om zich voort te planten, moeten die altijd paren met een mannetje van een tweeslachtig gebleven ondersoort... waardoor sommige het sperma enkel gebruiken als stimulerend middel voor de parthenogenetische deling van de eicel.

De rode koningin, vervolg en einde

Terug naar het begin?

Onlangs werd een onverwacht aspect aan het licht gebracht van de wapenwedloop waar gastheren en parasieten zich aan overgeven en die koren op de molen is voor de theorie van de Rode Koningin. Alles lijkt zich af te spelen alsof de parasieten evengoed als wijzelf het strategisch belang hebben begrepen van de geslachtelijke voortplanting van de gastheer; ze lijken die wel onderuit te willen halen.

Bij het Tweestippelig Lieverheersbeestje, *Adalia bipunctata*, bevatten de eieren waaruit mannetjes zouden komen bijvoorbeeld giftig cytoplasma, waardoor die afsterven en dienen als voedsel voor hun zusters. Men heeft ontdekt dat die 'antimannelijke' toxiciteit verband houdt met een infectie van de wijfjes door een bacterie van het genre *Wolbachia*, die wordt doorgegeven van moeder op dochter en progressief zorgt voor de eliminatie van de mannetjes van de geïnfecteerde soort.

Wolbachia is terug te vinden in minstens 20% van de geanalyseerde insecten, zowel in de VS, in Groot-Brittannië als in Panama. Ze tast zelfs verscheidene soorten Ongewervelde Dieren aan, alsook Spinnen, Vliegen, Garnalen en zelfs bepaalde parasiterende wormen, maar lijkt tot de dag van vandaag Gewervelde Dieren met rust te laten.

Lijkt dat alles niet te gebeuren alsof de parasiet het spel van de tegenstander begrepen heeft en hem dan ook zijn belangrijkste troef tracht te ontnemen, namelijk de geslachtelijke voortplanting?

Soms geeft de bacterie zich over aan een regelrechte manipulatie van het aantal mannetjes en vrouwtjes van een bepaalde soort, in de zin die hem het best uitkomt, dus ten voordele van de wijfjes.

Wolbachia heeft echter een manier gevonden om dit obstakel op zijn weg naar expansie te ontwijken door in de spermatozoïden van de mannetjes die hij heeft geïnfecteerd een vergif te introduceren dat de eitjes van gezonde vrouwtjes doodt, maar niet die van al geïnfecteerde vrouwtjes.

Bij een Schaaldier, verwant aan de Pissebed, verandert een infectie door *Wolbachia* de mannetjes in vrouwtjes, zelfs na hun geboorte.

Alsof hij alles weet over de theorie van de Rode Koningin reduceert de parasiet de geïnfecteerde soort dus tot een voortplanting door middel van parthenogenese, waardoor hij voor zichzelf de stabiliteit creëert van een ideaal infectieterrein.

Conclusies, bedenkingen, vooruitzichten . . .

Zowel in de wapenwedloop tussen parasieten en belagers als in de race tegen de klok om te kunnen weerstaan aan de voortdurende veranderingen van de milieuomstandigheden, lijkt de geslachtelijke voortplanting, precies door haar eigenschap variaties te kunnen creëren, wel een soort levensverzekering.

En dat zelfs in de letterlijke zin, want nog meer dan de soorten op zich – die geboren worden, verdwijnen of veranderen – is het het leven zelf dat er goed of slecht uitkomt.

Wat de mannetjes aangaat, denk ik geïllustreerd te hebben hoe de geslachtelijke voortplanting het gelukkige toeval bevoordeelt en dus de biologische kost die de productie vertegenwoordigt lijkt te compenseren.

De signalen en baltsen waarmee een individu zijn partners tracht te overtuigen van de kwaliteit van zijn chromosomen en het feit dat die van hun kant geleerd hebben om die signalen en baltsen te interpreteren, biedt de zich geslachtelijk voortplantende soorten de kans om een soort van selectie in te voeren die gericht is op gunstige genetische combinaties.

Dat is precies de betekenis van liefdesstrategieën.

De geschiedenis van het leven lijkt daarbij twee evenwijdig lopende wegen te hebben gevolgd. Een bestaat erin om tot in het oneindige een beperkt aantal structuren te vormen, zonder er echter in te slagen enige variatie geheel uit te sluiten – gelukkig – maar ook zonder die te organiseren.

De andere lijkt integendeel te neigen naar een steeds groter wordende complexiteit van structuren en vormen.

Die twee strategieën, die soms gecombineerd worden, zijn er tot nu toe in geslaagd om het leven op de planeet Aarde in stand te houden. Beide zijn uitdrukkingvormen van het leven, en zijn het in die zin dan ook waard.

Of zoals de grote Belgische bioloog Paul Brien het stelt: 'De Olifant leeft niet meer dan de amoëbe.'

Het is overigens mogelijk dat bepaalde kenmerken die we binnen de wereld van de dieren

hebben waargenomen, slechts fantasietjes zijn die het leven zich kan 'veroorloven' omdat ze niet erg duur zijn en geen negatieve invloed hebben op het voortplantingssucces van de soorten in kwestie.

En wat de fantasie betreft, blijft de geslachtelijke voortplanting een onklopbaar artiest.

Of de Olifant nu een middel is voor zijn genen om zich voort te planten, dan wel of voor hem zijn genen een middel zijn om te bestaan, is een vraag die ik vooralsnog niet durf te beantwoorden.

Feit blijft dat zonder de Olifant, de ruimte die hij inneemt in de biosfeer niet zou worden ingenomen door een dergelijk complexe levensvorm, ook al zou het misschien om een ander levend organisme gaan dat zich eveneens op een geslachtelijke manier voortplant.

Het is een duidelijk bewijs dat gedurende generaties een passende oplossing voor de voortplanting van gelijkaardige organismen werd geleverd.

Maar het betekent zeker niet dat daarmee ook een eindpunt aan die evolutie is gekomen.

Het gaat hier misschien om een luxe die het leven zichzelf toekent en om de uitdrukking van een van zijn meest karakteristieke eigenschappen: die van 'schepper van vormen', om Auguste Brachet te citeren.

En zoals Vialatte het zegt: 'De Olifant is onweerlegbaar.'

Ik hou overigens ook van de gedachte dat hij, u en ik, zo niet een luxe, dan toch een beetje de uitdrukking zijn van dat leven, waarvan de diversiteit ons altijd zal blijven verbazen.

index

Index

- Aardbeikikker, *Dendrobates pumilio* 98
Adalia quadrimaculata, *A. typica* 99
 Adeliëpinguïn, *Pygoscelis adeliae* 100, 182
 Afrikaanse Civetkat, *Viverra civetta* 93
 Afrikaanse Wandluis, *Stilbocoris natalensis* 128
 Algen, *Volvox* 2, 26
 Algerijnse Salamander, *Pleurodeles poiretti* 193
 Alligator Zeenaald, *Syngnathoides biaculeatus* 179
 Alligators, *Alligator mississippiensis* 53
 Alpenheggenmus, *Prunella collaris* 82
 Amazonemolly, *Poecilia formosa* 193
Amblyornis 139
 Amerikaanse Fregatvogel, *Fregata magnificens* 114, 117
 Anubisbaviaan, *Papio cynocephalus anubis* 176
Archboldia papuensis 148
 Argonaut, *Argonauta nodosa* 193
Argonauta argo 192
 Australische agame, *Ctenophorus ornatus* 66, 67
 Australische grote kraagvogel, *Chlamydera nunchalis* 143
 Aziatische Civetkatten, *Viverra* 88
 Balanus, *Balanus crenatus* 41
 Barbarijse Makaak of Berberaap, *Macaca sylvana* 85
 Bergkrekel, *Cicadetta montana* 73, 78
 Bidsprinkhaan, *Sphodromantis* 135
 Bighorn, *Ovis canadensis canadensis* 169
 Bijeneter, *Merops apiaster* 127
 Bladrollers, *Tortricidae* 92
 Blauwe Paradijsvogel, *Paradisaea rodolphi* 122
 Blauwe Pauw, *Pavo cristatus* 133
 Blauwkopje, *Thalassoma bifasciatum* 50, 183
 Bloedzuiger, *Herpodbella* 188
 Boerenzwaluw, *Hirundo rustica* 4, 103
 Bonte Vliegenvanger, *Ficedula hypoleuca* 104
 Boomkikker, *Litoria splendida* 88, 89
 Boomkrekel, *Oecanthus latipennis* 131
 Borstelworm, *Myrianidas pinnigera* 8
 Borstelwormen, *Polychaeta* 8
Brachypopomus pinnicaudatus 95
 Breedstaartkolibri, *Selasphorus platycercus* 76
 Bruine Boomkikker, *Polypedates leucomystax* 77, 78
 Bruine Kiekendief, *Circus aeruginosus* 127
 Bruine Prielvogel, *Amblyornis inornatus* 138, 141, 146, 147
 Brulkikker, *Rana catesbeiana* 78, 79
 Bultrug, *Megaptera novaeangliae* 81, 117, 123
 Butter Hamlet, *Hypoplectrus unicolor* 49
 Californische Zeeleeuw, *Zalophus californianus* 175
 Camouflagezaagbaars, *Epinephelus polyphekadion* 49
 Canadese Eland, *Alces alces* 68
 Cervidae, *Hertachtigen* 69
cerviniventris 147
 Chimpansees, *Pan troglodytes* 87
Chlamydera nuchalis 147
Chlamydomonas 26
 Cichliden 60
Clathrina 9
Clavelina 11
Cnemidophorus inornatus 194
Colophotia 158
Colossendeis colossea 21
 Coqui, *Eleutherodactylus coqui* 78, 79
 Dansvlieg, *Rhamphomyia longicauda* 103
Dasyypus hybrida 15
 Driedoornige Stekelbaars, *Gasterosteus aculeatus* 99
 Dugong of Zeekoe, *Dugong dugong* 158
 Dwergstern, *Sterna albifrons* 128
 Edelhert, *Cervus elaphus* 171
Edriolychnus schmidti 43
 Eendenmossel, *Lepas anatifera* 41
 Empididae 127
 Europese tijkjak, *Hemidactylus turcicus* 13
 Fantoomkrab, *Ocypode* 182
 Fitis, *Phylloscopus trochilus* 105
 Fruitvlieg, *Drosophila* 72, 76
 Fruitvliegjes, *Ceratitidis capitata* 183
 Fuut, *Podiceps cristatus* 116, 121
 Gambiaanse Fruitvleermuis, *Epomophorus gambianus* 117, 122
 Gebandeerde Beekjuffer, *Calopteryx splendens xanthostoma* 99
 Geelgestreepte Zeenaald, *Corythoichtys flavofasciatus* 179
 Geelkoprieeelvogel, *Sericulus chrysocephalus* 146
 Gele Lipvis, *Halichoeres chrysus* 50
 Gemsbok of Oryx, *Oryx gazella beisa* 109
 Gestreepte Prielvogel, *A. subalaris* 146
 Gevlekte Prielvogel, *Chlamydera maculata* 147, 149
 Gevlekte Salamander, *Ambystoma maculatum* 195
 Gewone Adder, *Vipera berus* 182
 Gewone Blauwe Waterjuffrouw, *Enallagma cyathigerum* 191
 Gewone Glimworm, *Lampyrus noctiluca* 94
 Gewone Pad, *Bufo bufo* 78
 Glimworm uit Jamaïca, *Photinus pallens* 158
 Gnoes, *Connochaetes taurinus* 163
 Gorilla's, *Gorilla gorilla* 87
 Gouden Prielvogel, *Prionodura newtoniana* 139, 147
 Goudhamster, *Mesocricetus auratus* 86
 Goudkuifprielvogel, *Amblyornis macgregoriae* 146
 Grasmus van de Seychellen, *Acrocephalus sechellensis* 186
 Grije Reuzenkangoeroe, *Macropus giganteus* 168
 Groene Kikker, *Rana esculenta* 75
 Grote Aardslak, *Limax maximus* 41
 Grote Karekiet, *Acrocephalus arundinaceus* 105
 Grote Koedoe, *Tragelaphus strepsiceros* 68, 69
Grylloides supplicans 131
 Guppy, *Poecilia reticulata* 99, 100
 Hamerhoofdvlleermuis, *Myotis monstrosus* 158
 Hazelhoen, *Bonasa bonasia* 78
 Heremietkreeft, *Eupagurus bernardus* 33, 36
 Hoelman of Hanoeman, *Presbytis entellus* 174
 Huisshoen, *Gallus gallus domesticus* 180
 Huiskrekel, *Achetus domesticus* 103
 Huismuis, *Mus musculus domesticus* 86, 87
 Huisvlieg, *Musca domestica* 19
 IJsvogels, *Alcedo atthis* 129
 Impala, *Aepyceros melampus* 88
 Indische Tuimelaar, *Tursiops aduncus* 176
 Jacana, *Jacana spinosa* 181
 Jachtluipaarden, *Acinonyx jubatus* 37
 Jackson Kameleon, *Chamaeleo jacksoni* 68
 Jan-van-Gent, *Sula bassana* 21
 Japanse glimworm, *Luciola cruciata* 161
 Japanse Schorpioenvlieg, *Panorpa japonica* 106
 Kegelrob, *Halichoeres grypus* 175
 Kempmaan, *Philomachus pugnax* 153
 Kevers, *Coleoptera* 92, 93, 94
 Kikkeretende Vleermuis, *Trachops cirrhosus* 79, 82
 Kinbandpinguïn, *Pygoscelis antarctica* 189
 Klein Geaderd Witje, *Pieris napi* 129
 Kleine Paradijsvogel, *Paradisaea minor* 150
 Koereiger, *Bubulcus ibis* 100
 Koninginnenpage, *Papilio machaon gorganus* 15
 Koningsalbatros, *Diomedea epomophora* 114, 117
 Koolmees, *Parus major* 85
 Korhoen, *Tetrao* of *Lyrurus tetrix* 109, 110, 155, 180
 Kraaghoen, *Bonasa umbellus* 76, 100
 Kraamwebspin, *Pisaura mirabilis* 127
 Krekel, *Orocharis saltator* 131
 Kroonkraanvogels, *Balearica regulorum* 119
 Kuifalk, *Aethia cristatella* 102, 103
 Lacertidae 60
 Lampyridae 93, 94
 Langsnaveldolfinnen, *Tursiops aduncus* 176
 Langstaartmanakin, *Chiroripheo linearis* 156
 Lawes Parotia, *Parotia lawesii* 123
 Lederschildpad, *Dermodochelys coriacea* 47, 48

Lepomis macrochirus 100
Lepomis marginatus 186
Lierstaartwidavink, *Euplectes jacksoni* 153
Lievogel, *Menura novaehollandiae* 122, 125
Lieveheersbeestje, *Adalia* 98
Litschie-waterbok, *Kobus leche kafuensis* 162
Luipaardgekko, *Eublepharis macularius* 48
Luzernevlinder, *Colias eurytheme* 96
Lycosidae 131
Macropodia colosseus 23
Makaak, *Macacus sylvanus* 181
Malachietvlinder, *Siproeta stelenes* 96
Maladieven Anemoonvis, *Amphiprion nigripes* 50
Mecoptera 128
Meeltorren, *Tenebrio molitor* 183
Mexicaanse Zwaarddrager, *Xiphophorus cortezi* 108
Mimidea 82
Moeraswinterkoninkjes, *Cistothorus palustris* 105
Moormaki, *Eulemur macaco macaco* 63
Muiltje, *Crepidula fornicata* 42, 45
Muismaki, *Microcebus murinus* 82, 85
Muskushert, *Moschus moschiferus* 88
Mycale 8
Nautilus, *Nautilus macromphalus* 192
Negengordelige gordeldier, *Dasyypus novemcinctus* 15
Nereis 9
Neushoornkever, *Enema pan* 69
Nijlpaarden, *Hippopotamus amphibius* 170
Noordelijke Zeeolifant, *Mirounga angustirostris* 181
Nymphalidae 96
Oegandawaterbok, *Kobus kob thomasi* 162
Olifantsvis uit Gabon, *Brienomyrus brachyistius* 94
Orang-Oetang, *Pongo pygmaeus* 65
Oranje Rotschaantje, *Rupicola rupicola of crocea* 66, 155
Oranjebuikprielvogel, *Chlamydera cerviniventris* 147
Oriëntaalse Fruitmot, *Grapholita molesta* 92
Otter, *Lutra lutra* 185
Paardenspoelworm, *Ascaris megalcephala bivalens* 33
Pantoffeldiertjes, *Paramecium caudatum* 24
Papegaaivis, *Sparisoma radians* 183
Philanthus psyche en *P. bicinctus* 170
Photinus ignitus 93
Photuris versicolor 94
Pindaworm, *Bonellia viridi* 43, 45
Platworm, *Platyhelminthes* 13
Platy's, *Priapella* 110
Poecilia2monacha-lucida 32
Poeciliopsis monacha 32
Poetslipvis, *Labroides dimidiatus* 49
Prachtparadijsvogel, *Cicinnurus magnificus* 126
Protozoa 23
Ptilonorhyncheida 138
Purperkoet, *Porphyrio porphyrio* 100
Pycnogonida 21
Raggi's Paradijsvogel, *Paradisaea raggiana* 151
Ratelslangen, *Crotalus mitchelli stephensi* 117
Renhagedis, *Cnemidophorus uniparens* 194, 195
Reuzenalbatros, *Diomedea exulans* 117
Reuzentrap, *Ardeotis kori* 114
Rhesusapen, *Macaca mulatta* 87
Rietzangers, *Acrocephalus schoenobaenus* 104, 105
Ringstaartmaki, *Lemur catta* 177
Rode Brulapen, *Alouatta seniculus* 166
Rode Kardinaal, *Cardinal cardinalis* 85
Rode Krabben, *Gecarcoidea natalis* 59
Roodflankkousenbandslang, *Thamnophis sirtalis parietalis* 96, 186
Roodkeelanolis, *Anolis carolinensis* 57
Roodsnavelwever of Quelea, *Quelea quelea* 100
Rotsduif, *Columba livia* 100
Salamander, *Ambystoma barbouri* 195
Schitterende Waterjuffer, *Calopteryx splendens xanthostoma* 98
Schorpioenen, *Buthus occitanus* 135
Schorpioenvlieg, *Hyllobittacus apicalis* 127
Schorpioenvliegen, *Panorpa meridionalis* 106
Siberische Muskusdier, *Moschus moschus sibericus* 93
Sidderalen, *Gymnotidae* 95
Snuitsvlinders, *Pyralidae* 92
Soepschildpad, *Chelonia mydas* 48
Sperwer, *Accipiter nisus* 21
Spitsstaartamadine, *Poephila acuticauda* 100
Spreeuw, *Sturnus vulgaris* 96, 99
Springspinnen, *Phidippus* 94
Sprinkhanen, *Tettigonidae* 156
Straaldiertjes, *Aulacantha* 36
Sumatraanse tijger, *Panthera tigris sumatrae* 29
Syllidae 8
Tethya 8
Tijgersalamander, *Ambystoma tigrinum* 195
Tilapia, *Tilapia macrochir* 186
Tijftjaf, *Phylloscopus collybita* 105
Topi, *Damaliscus korrigum* 162
Toumblouc of Cyprinodon, *Rivulus marmoratus* 40
Trilhaardiertjes, *Infusoriën* 23
Trompetparadijskraai, *Manucodia keraudrenii* 152-153
Trypanosyllis 8
Tse-tsevliegen, *Glossina morsitans* en *Glossina pallipides* 88
Tungarakikker, *Physalaemus pustulosus* 103
Tweestippelig Lieveheersbeestje, *Adalia bipunctata* 196
Uilvlinders, *Noctuidae* 92
Ulver sp 32
Utetheisa ornatrix 96
Vale Zaagbaars, *Epinephelus fulvus* 49
Veelpotigen, *Pantopoda* 21
Veldkrekkel, *Gryllus campestris* 108
Veldkrekkel, *Gryllus integer* 78
Veldsprinkhanen, *Grylloides sigillatus* 183
Victoriaweervogel, *Ptiloris victoriae* 122
Violetvogel, *Ptylinorhynchus violaceus* 145, 147
Vliegend Hert, *Lucanus cervus* 68, 69
Vlinder, *Heliconius* 188
Volvocales 27
Volvox aureus 27
Volvox carteri 26
Vuurvlieg, *Photuris* 94
Waaierhoen, *Centrocercus urophasianus* 155
Wandelende Tak, *Bacillus rossius-grandii benazzii* 193
Wandelende Takken, *Pseudophyllinae* 157
Waterhoen, *Gallinula chloropus* 181
Watersnip, *Gallinago gallinago* 76
Wenkkraab, *Ocypode sp* 108
Wenkkraab, *Uca annulipes* 158
Wijngaardslak, *Helix pomatia* 21, 41
Wilde Kalkoen, *Meleagris gallopavo* 61
Wilde Zwaan, *Cygnus cygnus* 167
Wimpeldrager, *Pteridophora alberti* 148
Witbaardmanakins, *Manacus manacus* 156
Zadelsprinkhaan, *Ephippigera ephippiger* 105
Zakpijpen, *Asciacea* 8, 11
Zanggors, *Melospiza melodia* 104
Zebravink, *Taeniopygia guttata* 108
Zeekomkommers, *Holothuroidea* 12
Zeeleguaan, *Amblyrhynchus cristatus* 156, 157
Zeenaald, *Syngnathus typhle* 181
Zeespinnen, *Macropodia longirostris* 21
Zeespinnen, *Pycnogonidae* 23
Zeester van de Fidji-eilanden, *Linckia multiflora* 12
Zijdevlinder of Moerbeivlinder, *Bombyx mori* 91
Zijdeworm, *Bombyx mori* 89
Zoetwaterslak, *Potamopyrgus antipodarum* 32
Zuidelijke Zeeolifant, *Mirounga leonina* 177
Zuid-Europese Boonkikker, *Hyla meridionalis* 75
Zuigwormen, *Parascaris* 33
Zwaarddrager, *Xiphophorus helleri* 110, 111
Zwaarddrager, *Xiphophorus montezumae* 50
Zwarte Koenvogel, *Molothrus ater ater* 82
Zwarte of Puntlipneushoorn, *Diceros bicornis* 92
Zwarte Weduwe, *Latrodectus hasselti* 129
Zwarte Weduwe, *Latrodectus mactans* 129, 135
Zwartkopjes, *Sylvia atricapilla* 56

Weetjes

COPYRIGHTS

Alle foto's werden bezorgd door het agentschap "Wildlife Pictures" behalve:
p. 17 © Bertrand Nicolas - INRA Jouy-en-Josas; p. 18 © Roslin Institute; p. 40 © David M. Schleser - Nature's Images; p. 50 © Adrian Marsden; p. 52-53 © Laboratoire de Cytogénétique- Hôpital Erasme Brussel; p. 57 © D. Crews; p. 79, 122 © Bat Conservation International - Merlin D. Tuttle; p. 157 (Zoom) © Nicole Vandenbosch; p. 171 © Zee-eenhoorns Monodon Monoceros - Roy Tanami - Ursus Photography; p. 195 © Hagedis Cnemidophorus uniparens - David Crews

COLOFON

Algemene directie en initiatief:

Christian Kremer

Publishing & Marketing consultant:

Claude Verstraete

Uitgave verantwoordelijke:

Michelle Poskin

Grafisch concept:

Lisa Boxus-IMAGE de MARC

Prepress: IMAGE de MARC

Vertaling:

Stefan Coppens - Nicole Legiest

Printed in E.U.

Copyright 2002 by

Editions Artis-Historia, Brussels

a member of the Vicindo group.

Alle rechten voorbehouden.

0/2002/832/14

ISBN 90-5657-198-2

Algemene werken

Alcock, J., Animal behavior, Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 1998.
Aron, S. en Passera, L., Les Sociétés animales, DeBoeck Université, Brussel, 2000.
Encyclopædia Britannica, William Benton Publisher, Chicago, 1966.
Mills, D., Les Poissons d'aquarium, Bordas, Paris, 1994.
Perrins, C.M. (onder leiding van), Encyclopédie mondiale des oiseaux, Bordas, Paris, 1991.
Fishbase.org (Internet), Soortnamen en wetenschappelijke namen van de Vissen.
Collectief, Grande Encyclopédie Alpha des Sciences et des Techniques, partie Zoologie (3 boekdelen), Grange Batelière, Paris, 1974.
Eisner, T. en Wilson, O.E. (directors), Animal Behaviour, readings from Scientific American, W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1975.
Morris, D., Animal watching, editor, Liz Smith, Desmond Morris-Calman-Lévy, Paris, 1990.
Petter, J.-J. (onder leiding van), Le génie animal, Editions Nathan, Paris, 1992.

Hoofdstuk 1

Renard, J.-P., Vignon, X. Le clonage: état de l'art, Pour la Science, 279, 40-45, 2001.
Leroy, F., Les jumeaux dans tous leurs états, DeBoeck Université, Brussel, 1995.
Lively, C.M., Craddock, C., Vrijenhoek, R.C., Red Queen Hypothesis supported by parasitism in sexual and clonal fish, Nature, 344, 864-866, 1990.
Stearns, S.C., The evolutionary significance of sex, Experientia, 41, 1231-1235, 1985.
Kerzberg, M., The survival of the slow reproducer, J. theor. Biol., 206, 81-89, 2000.
Hoofdstuk 2
Langaney, A., Pellegrini, B., Poloni, E., L'homme descend du sexe, La Recherche, 213, 994-1005, 1989.
Crews, D., La sexualité animale, Pour la Science, 197, 60-67, 1994.

Hoofdstuk 3

Hedrick, A.V., Crickets with extravagant mating songs compensate for predation risk with extra caution, Proc. R. Soc. Lond. B, 267, 671-675, 2000.
Ryan, M.J., Behavioural ecology: Electrifying diversity, Nature, 400, 211-212, 1999.
Narins, P., La communication chez les batraciens, Pour la Science, 216, 78-85, 1995.
Baker, T., Sex pheromone communication in the Lepidoptera: new research progress, Experientia, 45, 248-260, 1989.
Lloyd, J., Le mimétisme des signaux sexuels chez les lucioles, Pour la Science, juli 1981.
Eisner, T. et al., Firefly "femmes fatales" acquire defensive steroids (lucibufagins) from their firefly prey Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 94, 9723-9728, 1997.
Beauchamp, G., Yamazaki, K., Boyse, E., La reconnaissance olfactive de l'identité génétique, Pour la Science, 79-86, september 1985.
Anoniem, Le suicide d'une araignée assure son succès reproducteur, Pour la Science, 216, 40, 1995.
Thornhill, R., La sélection sexuelle chez une Mouche-scorpion, Pour la Science, 34, 60-69, 1980.
Whitehead, H., Les sauts de baleines, Pour la Science, 50-55, mei 1985.

Hoofdstuk 4

Gilliard, E.T., The evolution of bowerbirds, Scientific American, 209, 38-46, 1963.
Beehler, B., Les oiseaux de paradis, Pour la Science, 148, 38-45, 1990.
Diamond, J.M., Evolution of bowerbirds 'bowers: animal origin of the aesthetic sense', Nature, 297, 99-102, 1982.
Borgia, G., La sélection sexuelle chez les oiseaux à berceau, Pour la Science, 88-96, augustus 1986.

Hoofdstuk 5

Dugatkin, L.A., Godin, J.-G., Comment les femelles choisissent leur partenaire, Pour la Science, 248, 100-107, 1998.
Reichholf, J.H., L'émancipation de la vie, Flammarion, Paris, 1993 (verz. "Champs", 1996).
Møller, A.P., Henry, P.-Y., Erritzøe, J., Proc. R. Soc. Lond. B, 267, 165-169, 2000.
Millinski, M., Bakker, T. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid paratized males., Nature, 344, 330-332, 1990.
Morris, M.R., Female preference for trait symmetry in addition to trait size in swordtail fish, Proc; R. Soc. Lond. B, 265, 907-911, 1998.
Rikowski, A., Grammer, K. Proc; Human body odour, symmetry and attractiveness, Proc. R. Soc. Lond. B, 266, 869-874, 1999. Proc.
Rutowski, R.L., Mating strategies in butterflies, Scientific American, 64-69, juli 1998.

Hoofdstuk 6

Mason, T., Crews, D., Gartska, W., Female mimicry in garter snakes, Nature, 316, 59-60, 1981.
Giorgi, P.P., Sex and the male stick insect, Nature, 357, 444-445, 1992.
Semple, S., McComb, K., Perception of female reproductive state from vocal cues in a mammal species, Proc. R. Soc. Lond. B, 267, 707-712, 2000.
McComb, K., Roaring deer stags advances the date of oestrus in hinds, Nature, 330, 648-649, 1987.
Clutton-Brock, T. La lutte pour la reproduction chez les cerfs, Pour la Science, 40-47, april 1985.



