

University of Groningen

## The evolution of animal societies

Quiñones Paredes, Andres

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2016

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

*Citation for published version (APA):*

Quiñones Paredes, A. (2016). *The evolution of animal societies: An exploration of the effects of population structure, life-history and behavioural plasticity*. University of Groningen.

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

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

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

*Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.*

SAMENVATTING



## Achtergrond

Sociale interacties spelen een belangrijke rol in het leven van alle dieren; alleen de mate van afhankelijkheid van soortgenoten varieert sterk van soort tot soort. Aan het ene uiteinde zijn er soorten waarbij de interacties tussen individuen van dezelfde soort zich beperken tot concurrentie om voedsel en andere middelen, aan de andere extreem zijn er soorten waarbij de individuen hun hun levenscyclus alleen kunnen voltooien binnen een sociale context. Het doorgronden van de evolutionaire krachten achter de diversiteit van sociaal gedrag is het doel van de sociale evolutietheorie.

De prominentie van natuurlijke selectie, als belangrijkste mechanisme van evolutionaire verandering, benadrukt de rol van competitie tussen individuen als oorzaak voor het ontstaan van biologische eigenschappen in natuurlijke populaties. Daarom werden coöperatieve interacties vanuit een Darwiniaans perspectief gezien als verassend en vragend om een verklaring. Desalniettemin komen coöperatieve interacties in de natuur veel voor. Sociale evolutietheorie heeft, de afgelopen halve eeuw, getracht om deze ogenschijnlijke paradox te doen verdwijnen door het beschrijven en analyseren van abstracte en algemene mechanismen voor de evolutie van coöperatief gedrag.

In dit proefschrift bouw ik voort op die kennis en probeer ik een aantal van die algemene mechanismen te gebruiken om specifieke biologische systemen te begrijpen. Met dat doel presenteer ik een reeks van evolutionaire modellen waarmee ik heb gepoogd om cruciale factoren te ontdekken in de evolutie van coöperatieve systemen. Ten eerste presenteer ik een model over de evolutie van menselijke coöperatie in de context van culturele evolutie. Ten tweede presenteer ik twee modellen en veldgegevens over de belangrijke evolutionaire transitie van de solitaire naar de eusociale levensstijl. De modellen zijn geïnspireerd door de kenmerken van taxa met primitief-sociale soorten. Tenslotte presenteer ik twee modellen over de evolutie van onderhandeld helpgedrag in de context van coöperatieve voortplanting. De modellen zijn geïnspireerd op de ecologie en kenmerken van een coöperatief broedende cichlide vis.

## De culturele evolutie van coöperatie bij de mens

Mensen danken hun uitzonderlijke ecologische succes deels aan hun sociale gedrag. Menselijke samenlevingen laten een ongehoord niveau van coöperatie zien in

veel aspecten van hun complexe dynamiek. Deze coöperatieve interacties vinden plaats tussen grote groepen onverwante individuen. Daarom zijn de belangrijkste theorieën voor de evolutie van coöperatie, verwanteselectie en reciprociteit, niet geschikt om de evolutie van dergelijke systemen van coöperatie te verklaren. De evolutie van coöperatie door verwanteselectie vereist een hoge mate van genetische verwantschap tussen individuen in een groep. Menselijke groepen voldoen niet aan die eis vanwege hun grootte en de mobiliteit van individuen tussen groepen. De evolutie van coöperatie door reciprociteit vereist dat individuen bijhouden hoe hun interacties met anderen zijn verlopen, waardoor cognitieve vaardigheden een limiterende factor vormen voor coöperatie in grote groepen.

Een alternatieve theorie voor de evolutie van menselijke samenwerking is culturele groepsselectie. Groepsselectie verklaart de evolutie van coöperatie door natuurlijke selectie op groepsniveau in plaats van op individueel niveau. Klassieke modellen van groepsselectie laten zien dat de evolutie van coöperatie door groepsselectie bepaalde demografische omstandigheden vereist, zoals kleine groepen en lage mobiliteit van individuen tussen groepen. Deze klassieke modellen gaan er echter vanuit dat de coöperatie bepaald wordt door genen. Nieuwere modellen daarentegen nemen aan dat coöperatie een culturele eigenschap is en dat het geleerd wordt van sociale groepsleden. Sommige vormen van sociaal leren zijn voorgesteld als extra gunstig voor de evolutie van coöperatie door groepsselectie. Het idee is dat de leerregels de variatie tussen groepsleden klein houden, waardoor de verschillen tussen de groepen benadrukt worden en zo de competitie tussen de groepen wordt versterkt. In hoofdstuk 1 van dit proefschrift bekijken we deze hypothese op een systematische manier. We ontwikkelen een rekenmodel waarmee we verschillende vormen van sociaal leren vergelijken, zoals: conformisme, leider-volgen en beloningsimitatie. Ook vergelijken we verschillende vormen van groepscompetitie om na te gaan welke omstandigheden de evolutie van coöperatie faciliteren. Onze resultaten laten zien dat conformisme, het overnemen van veelvoorkomend gedrag, minder gunstig is voor coöperatie dan voorheen werd beweerd. Het staat alleen de evolutie van coöperatie toe als er directe competitie is tussen groepen, in een soort oorlogssituatie. Leider-volgen daarentegen heeft in het algemeen een positiever effect op coöperatie voor alle vormen van groepscompetitie.

## De evolutie van eusocialiteit

De evolutie van eusociale insecten, zoals mieren, bijen, wespen en termieten, is beschreven als één van de grote omwentelingen in de evolutionaire geschiedenis. Grote omwentelingen in de evolutionaire geschiedenis zijn gebeurtenissen in de historie van het leven die het mogelijk maakten geheel nieuwe evolutionaire paden in te slaan naar biologische vernieuwing. Grote omwentelingen hebben verschillende belangrijke kenmerken gemeen, zoals het ontstaan van hogere niveaus van individualiteit. De evolutie van eusocialiteit is daar ook een voorbeeld van. Individuele insecten in een eusociale soort geven hun eigen voortplanting op en wijden hun leven aan het succes van hun kolonie. Ook doen zij aan taakverdeling om het succes van de kolonie te waarborgen. Het zijn de grote afhankelijkheid tussen alle individuen in een kolonie, en hun gecoördineerde werkwijze, die ertoe hebben geleid dat eusociale samenlevingen soms beschouwd worden als super-organismen. De evolutionaire verklaring voor het door individuele insecten opgeven van hun eigen voortplanting om te investeren in de voortplanting van hun koningin is geformaliseerd door W.D. Hamilton met de theorie van verwanteselectie. Werksters in eusociale kolonies zien af van hun eigen voortplanting ten gunste van de voortplanting van hun koningin, omdat zij verwant aan haar zijn. Aldus zal de koningin kopieën van de genen van de werksters doorgeven aan de volgende generatie. Hamilton stelde ook de eerste hypothese op om te verklaren waarom eusocialiteit juist zoveel voorkomt in haplodiploïde taxa. Zusters in haplodiploïde soorten zijn nauwer verwant aan elkaar dan aan hun eigen dochters, en om die reden kan eusocialiteit gemakkelijker ontstaan onder haplodiploidie. Haplodiploidie kan daarom gezien worden als een preadaptatie voor eusocialiteit. Echter, meer recentelijk theoretisch werk aan de haplodiploidie- hypothese laat juist zien dat als de mannelijke lijn van een kolonie wordt meegenomen in de berekeningen, dit het voordeel van de hoge verwantschap tussen zusters geheel teniet doet. In hoofdstuk 2 presenteren wij een serie van modellen die geïnspireerd zijn door de levensgeschiedenis van taxa met primitieve sociale insecten, en we laten zien dat haplodiploïdie inderdaad eusocialiteit faciliteert. Echter, dit gaat alleen op als een aantal andere preadaptaties verondersteld worden, zoals monogamie, manipulatie van de geslachtsverhouding, twee generaties per jaar en overwintering door bevruchte vrouwtjes. Fascinerend is dat ons model laat zien dat als een solitaire wespsoort twee broedsels per jaar produceert en de moeder de geslachtsverhouding voor elk daarvan apart kan aanpassen, dan zal de soort zo

evolueren dat het eerste broedsel volledig uit vrouwelijke werksters zal bestaan en het tweede broedsel uit reproductieve insecten met een gelijke geslachtsverhouding. Aldus laat ons model zien hoe een extreme verandering van levenscyclus deel uitmaakt van de overgang naar eusocialiteit.

In de modellen van hoofdstuk 2 namen wij aan dat de geslachtsverhouding in een kolonie alleen bepaald wordt door het vrouwtje dat de eieren produceert. Verschillende onderzoeken hebben echter laten zien dat soms werksters de geslachtsverhouding ook kunnen aanpassen. Omdat zij zelf steriel zijn, doen ze dit door selectief één van de geslachten beter te verzorgen dan het andere. In hoofdstuk 3 breiden we één van de modellen van hoofdstuk 2 door de werksters gedeeltelijke invloed te geven op de geslachtsverhouding van de kolonie. Verder gaven we de reproducerende vrouwtjes de mogelijkheid om de geslachtsverhouding van hun nakomelingen aan te passen aan het al dan niet hebben van werksters. De invloed van de werksters op de geslachtsverhouding had een tweeledig effect: het faciliteerde de evolutie van een steriele werksterkaste en het veroorzaakte een polymorfe populatie van solitaire en eusociale nesten. Verder zorgde de flexibele geslachtsverhouding-strategie voor gesplitste geslachtsverhoudingen: sommige nesten produceren alleen vrouwtjes en anderen alleen mannetjes. Gesplitste geslachtsverhoudingen komen voor bij veel soorten sociale insecten. Ons model geeft dus een nieuwe verklaring voor dit fenomeen.

Primitieve sociale soorten zijn extra interessant voor de evolutionaire theorie van eusocialiteit. Omdat zij nog niet zo lang geleden eusocialiteit evolueerden, helpen zij ons te begrijpen wat de allereerste veranderingen zijn die soorten ondergaan bij de overgang naar eusocialiteit. Nog interessanter zijn die soorten met een polymorfisme in sociaal gedrag: zij laten zien onder welke omstandigheden eusocialiteit geselecteerd wordt. In hoofdstuk 4 presenteren wij gegevens over broedzorg bij een soort met polymorfisme in sociaal gedrag. We laten zien dat de voortplantende vrouwtjes uitgebreide broedzorg vertonen. Zij controleren regelmatig hoe de larven zich ontwikkelen en ze reageren op eventuele ongebruikelijke veranderingen. Deze waarneming ondersteunt het idee dat uitgebreide broedzorg een verdere preadaptatie is voor eusocialiteit.

## De evolutie van coöperatieve voortplanting

Coöperatieve broedzorg, waarbij individuen anderen helpen met het grootbrengen van hun nakomelingen, is een enorm belangrijke beslissing in het leven van een individu. Voor de helpende individuen betekent het dat zij tijd en energie investeren in de overleving en voortplanting van de nakomelingen van anderen; tijd en energie die gebruikt had kunnen worden voor hun eigen voortplanting. De logische vraag is, vanzelfsprekend, waarom zou een individu zijn eigen voortplanting uitstellen om een ander daarmee te helpen? Het traditionele antwoord luidde in termen van verwantenselectie. Een individu stelt haar voortplanting uit om haar verwanten te helpen, om zo indirect de verspreiding van haar eigen genen te bevorderen. De afgelopen jaren zagen echter een toename van bewijs voor biologische systemen waarbij individuen hun eigen voortplanting uitstellen om onverwante individuen te helpen. Vandaar dat een andere verklaring dan verwantenselectie nodig is.

Eén van de voorbeelden van systemen met coöperatieve voortplanting tussen onverwante individuen is de cichlide *Neolamprolagus pulcher*. Bij *N. pulcher* hebben dominante individuen de neiging om de voortplanting te monopoliseren, en ondergeschikten van variërende grootte verdelen de taken die nodig zijn voor onderhoud van het nest en het verzorgen van het broedsel. Experimenteel bewijs laat zien dat ondergeschikten helpen en onderwerpend gedrag vertonen om agressie van dominanten te sussen. Anderzijds passen dominanten hun mate van agressie aan naar gelang de hoeveelheid hulp die ze ontvangen. Het lijkt erop dat het helpgedrag van de ondergeschikten is geëvolueerd als een vorm van huurbetaling van ondergeschikten aan dominanten voor het recht om te mogen blijven in een territorium dat fitnessvoordelen verschaft. Als onderdeel van de besluitvorming om een luie ondergeschikte al dan niet uit het territorium te verjagen, vindt er een soort onderhandeling plaats tussen de partners. In hoofdstuk 5 presenteren wij een evolutionair model, geïnspireerd door de ecologie en levenscyclus van *N. pulcher*, waarbij we expliciet onderhandelingen tussen dominanten en ondergeschikten inbouwden. Onze modellen laten zien dat helpgedrag inderdaad kan evolueren als huurbetaling wanneer individuen onderhandelen over de hoeveelheid hulp en agressie. Bovendien, wanneer we genetische verwantschap tussen partners toevoegden zorgde dat voor twee alternatieve uitkomsten. Eén daarvan wordt bereikt via onderhandelingen tussen partners, zoals in het geval van onverwante

partners. Het alternatieve evenwicht wordt gedreven door verwantenselectie, waarbij ondergeschikten ongedwongen helpen en dominanten geen agressie jegens ondergeschikten vertonen. Wat interessant is, is dat de onderhandelde uitkomst meer hulp genereert dan de uitkomst via verwantenselectie. Dit betekent dat ondanks het positieve effect van verwantschap op helpgedrag in het algemeen, in dit systeem verwantschap juist het gemiddelde hulpniveau in populaties reduceert.

In hoofdstuk 6 presenteren wij een algemeen model van onderhandeling tussen partners, geïnspireerd door het specifieke model van hoofdstuk 5. Wederzijdse responsiviteit is een veel algemener fenomeen dan het voorbeeld van coöperatieve broedzorg in hoofdstuk 5. Het algemene model maakt geen aannames over de ecologie of levenscyclus van de onderhandelende partners, noch over het mechanisme waarmee de individuen op elkaar reageren. We leiden voorwaarden af voor de evolutie van wederzijdse responsiviteit en de evenwichtscondities. Verder bepalen we de voorwaarden voor stabiliteit van de potentiële evenwichten. Interessant genoeg heeft de vorm van de reactienormen die de respons van de individuen bepaalt belangrijke gevolgen voor de stabiliteit van de evolutionaire evenwichten. Dit resultaat wijst op het belang van het bestuderen van de mechanismen van responsiviteit, omdat die kunnen bepalen of evenwichten op basis van onderhandelingen mogelijke evolutionaire uitkomsten zijn.