

WAAROM ZIJN ROOFVOGELMANNETJES ZO KLEIN?

Roger Lewin

Bij de meeste vogelsoorten zijn mannetjes groter dan vrouwtjes. Daar zijn verschillende verklaringen voor gezocht. Eén van de belangrijkste is wel dat de grotere omvang van mannetjes veroorzaakt wordt door hun onderlinge strijd om een vrouwtje te verwerven. Het zou dus een vorm van seksuele selectie zijn. Bij roofvogels is deze situatie echter omgekeerd: vrouwtjes zijn meestal — soms zelfs aanzienlijk — groter dan mannetjes. Pogingen om dit 'omgekeerde' grootte-verschil te verklaren hebben tot heel wat minder eenstemmigheid geleid dan de 'normale' situatie. Vandaar dat we in de literatuur nog al uiteenlopende theorieën tegenkomen. In een recent overzicht over dit controversiële onderwerp kwam Mueller (1985) tot meer dan twintig. Al deze theorieën kunnen globaal in één van de volgende drie categorieën worden ingedeeld: gedrag, verschillen in sexe-rol en ecologische aanpassingen.

In de afgelopen jaren hebben de verklaringen die uitgaan van een ecologische aanpassing aan populariteit gewonnen, maar zoals altijd bij kwesties met een evolutionaire achtergrond is het experimentele bewijs moeilijk te leveren. Kortleden heeft Temeless (1985) een aanvulling gegeven op bepaalde ecologische hypothesen en daarbij aangegeven in welke richting experimenten zouden kunnen worden ondernomen.

De kwestie van het grootte-verschil bij roofvogels omvat in feite twee vragen in één. De eerste betreft de reden waarom vrouwtjes (bijna) altijd groter zijn dan mannetjes, een feit dat overigens al sinds de Middeleeuwen aan valkeniers bekend is. De tweede vraag heeft betrekking op het verband tussen voedselkeuze en de mate van seksuele dimorfie: het verschil in grootte tussen vrouwtjes en mannetjes neemt toe, naarmate het voedsel verschuift van aas via insecten, vissen en zoogdieren naar vogels. Simpel gesteld zou je kunnen zeggen dat hoe sneller een prooi beweegt hoe opvallender het grootte-verschil bij de achtervolgers is. Deze zienswijze is pas onlangs duidelijk geformuleerd, hoewel er sinds 1970 al door diverse auteurs op is gezinspeeld (cf Reynolds 1972, Snyder & Wiley 1976, Newton 1979).

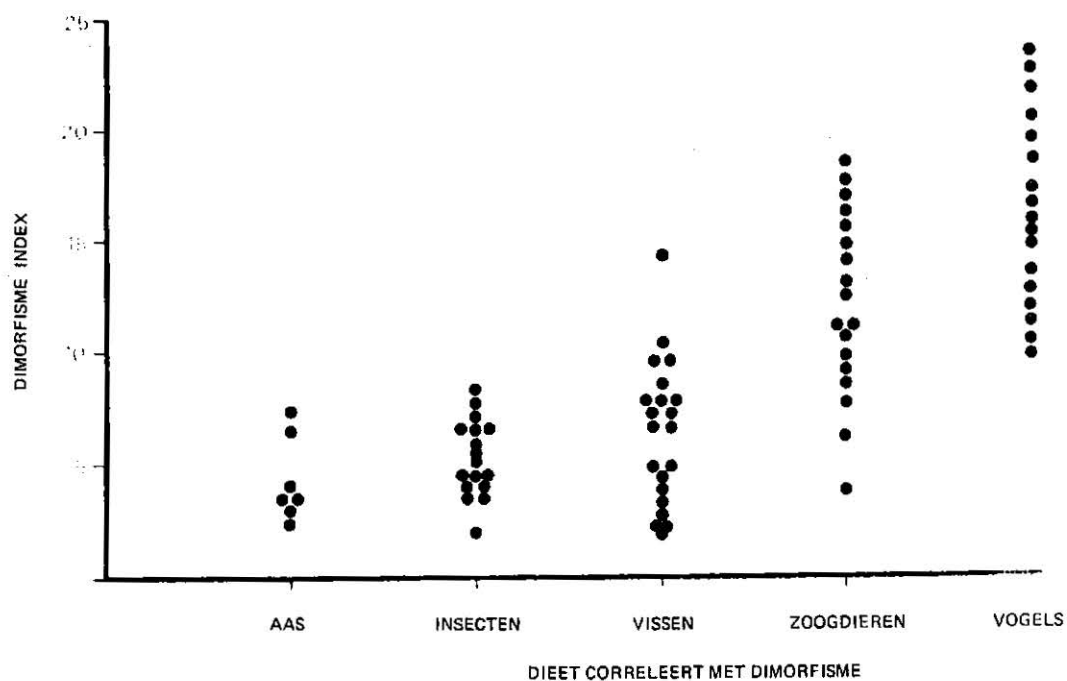
Het treffende verband tussen voedselkeuze en grootte-verschil levert degenen die de oorsprong ervan proberen te verklaren, aanzienlijke problemen op, zegt Newton. Omdat er in de biologie van vogels heel veel is dat op een of andere manier verband houdt met hun voedselkeuze, zullen er ook vele factoren zijn die met het grootte-verschil samenhangen zonder er de oorzaak van te zijn. Grote voorzichtigheid is hier dus geboden. Bovendien lijken de meeste van de tot nu toe geopperde hypothesen wel de extremen in de grootte-verschillen te verklaren, maar falen ze waar het de meer marginale verschillen betreft.

In zijn overzicht van de meest gangbare hypothesen komt Mueller tot de conclusie dat een verklaring op grond van gedrag het meest voor de hand ligt, in het bijzonder één die uitgaat van het 'vrouwelijk overwicht'. Deze oorspronkelijk door Tom Cade in de zestiger jaren ontwikkelde theorie gaat uit van een beschermingsmechanisme bij vrouwtjes dat de paarvorming zou bevorderen en in stand houden.

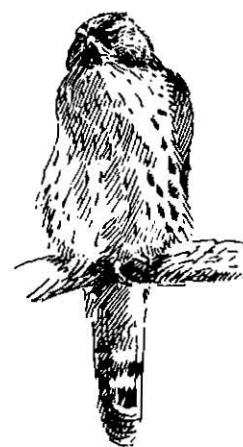
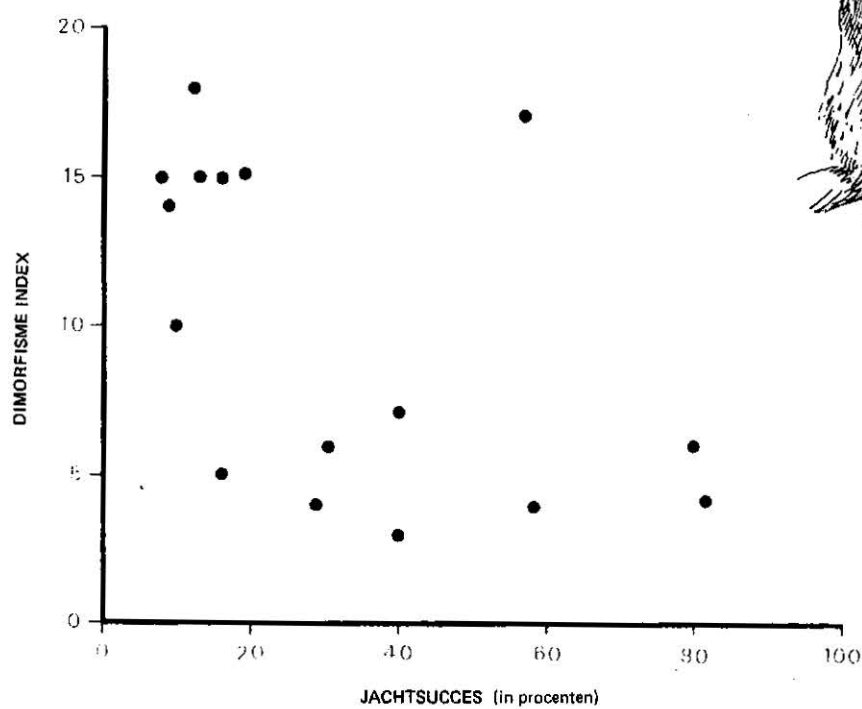
Bij niet-roofvogels is het mannetje gewoonlijk zowel fysiek als qua gedrag dominant over het vrouwtje. Tijdens de balts worden de rollen vaak omgedraaid en biedt het mannetje zijn partner voedsel aan. Omdat roofvogels gewapend zijn met gevaarlijke klauwen, snavels en instincten zouden dergelijke sociale gedragingen zelfs tijdens de balts nogal gevaarlijk kunnen zijn, zo wordt betoogd. Een vrouwtje dat groter en dominanter is dan haar partner, is daarom gewoon veiliger. Wanneer vrouwtjes consequent mannetjes kiezen die kleiner zijn dan zichzelf, zal het omgekeerde grootte-verschil zoals dat bij roofvogels bestaat, zich voordoen. Bovendien zou het de samenhang tussen dieet en mate van grootte-verschil verklaren: vogels die van andere vogels leven zouden beter jagen dan vogels die van aas of insecten leven en zouden daarom een grotere bedreiging voor hun partner zijn.

Deze veronderstelling gaat natuurlijk uit van partnerkeuze door het vrouwtje en is aantrekkelijk omdat hij zowel de mate van grootte-verschil als de samenhang met de voedselkeuze in zich verenigt. Mueller benadrukt dat biologen in het algemeen weinig aarzeling hebben om seksuele selectie aan te voeren om grootte-verschillen te verklaren als mannetjes groter zijn dan vrouwtjes, maar zich tot andere — in dit geval ecologische — verklaringen beperken wanneer een omgekeerd dimorfisme zich voordoet.

Newton is niet overtuigd van de theorie van de 'vrouwelijke dominantie', omdat het niet verklaart waarom mannetjes niet het zelfde lot treft waaraan vrouwtjes juist geacht worden te ontsnappen. Bovendien heeft Cade zelf aangetoond dat bij experimentele paren van Amerikaanse Torenvalken van verschillende ondersoorten, waarbij de mannetjes de



De relatie lijkt eenvoudig: hoe sneller de prooi beweegt hoe duidelijker het grootte-verschil tussen de sexen is bij de predator.



Vogels die op vogels jagen hebben een lage kans op een succesvolle jacht.

grotere waren, er geen geweld tegen de vrouwtjes plaatsvond (Torenvalken zijn dan ook geen vogeljagers, red).

Er zijn nog andere mogelijkheden op het gebied van seksuele selectie die nog niet voldoende onderzocht zijn. Als bijvoorbeeld kleine mannetjes beter zouden kunnen jagen en vrouwtjes daarom de voorkeur aan zulke mannetjes zouden geven, dan zou dit ook tot omgekeerd dimorfisme kunnen leiden. Zo ook wanneer een kleinere lichaamsomvang van belang is bij de onderlinge concurrentie van mannetjes in de lucht bij het werven van een vrouwtje.

In tegenstelling tot het idee van de 'vrouwelijke dominantie' zijn de ecologische en de 'sexe-rol-verschillen' theorieën slechts gedeeltelijke verklaringen van het verschijnsel en worden daarom vaak in onderlinge samenhang gebruikt. De ecologische theorieën gaan er bijvoorbeeld van uit, dat roofvogels voortdurend te maken hebben met een dreigend voedseltekort dat verminderd kan worden als de partners op prooien van verschillende grootte jagen en elkaar daardoor niet beconcurreren. Een dergelijke strategie, ook bekend als voedselbron- of nicheverdeling, zou vooral in de periode dat er jongen zijn en de voedselbehoefte het grootst is, van bijzonder belang zijn. Deze vermindering in voedselconcurrentie kan bereikt worden wanneer de ene sexe groter is dan de andere. Maar op zich zegt dat niets over welke van de twee dat zou moeten zijn.

De 'sexe-rol' hypothesen gaan er in het algemeen van uit dat het voordelig is voor de voortplanting, wanneer het vrouwtje een grotere lichaamsomvang heeft. Voor de hand liggende voordelen zijn onder andere de mogelijkheid om meer eieren per legsel te produceren en, door flinke vet- en eiwitreserves op te bouwen, tijdens de gehele periode van broeden en verzorgen van de jongen tot voldoende waakzaamheid in staat te zijn. Inderdaad heeft Newton (1982) aangetoond dat bij Sperwers het broedsucces bepaald wordt door de reserves die het vrouwtje heeft kunnen opbouwen in de periode die aan het leggen vooraf gaat.

Ofschoon deze theorie neigt naar een cirkelredenering, is er zeker iets voor te zeggen dat het vrouwtje er baat bij heeft flinke reserves te hebben, zodat ze tijdens het broeden en verzorgen van de jongen niet hoeft te jagen, zoals bij de meeste roofvogels het geval is. Sommige vogels zitten vrijwel verstild op het nest, alsof ze ziek zijn, zegt Reynolds. Als je hier ook nog de risico's bij telt die het jagen, het overheersen en het doden van de prooi met zich brengt dan zijn de redenen voor een stevige tante die op het nest blijft en de jacht schuwt, overtuigend.

Als het vrouwtje tijdens het broeden en in de periode van verzorging niet jaagt — en dat is vaak een aanzienlijk deel van het jaar — dan zal het mannetje in die tijd behalve voor zichzelf ook voedsel moeten bemachtigen voor het vrouwtje en de jongen. Waarom zou hij dan kleiner moeten zijn dan het vrouwtje?

Het aantal vogels dat als prooi kan dienen, neemt snel af naarmate de prooi groter is. Het is daarom gunstiger om op een zo klein mogelijke prooi te jagen. De wendbaarheid van kleine vogels vereist echter dat het verschil in grootte tussen prooi en predator niet al te groot mag zijn. Hierdoor kan er bij roofvogels een selectie ten gunste van kleine mannetjes ontstaan. Naarmate de beweeglijkheid van de prooi afneemt is er minder reden voor een dergelijke selectie. Hierdoor wordt misschien de samenhang tussen voedselkeuze en mate van grootte-verschil verklaard. Een minder gebruikelijk antwoord is dat mannetjes even groot zijn gebleven als hun voorouders, terwijl vrouwtjes in omvang zijn toegenomen om hun rol bij de voortplanting zo goed mogelijk te vervullen.

Temeless stelt een benadering voor die gebaseerd is op de theorie van het optimaal fourageren. Deze benadering zou het onderscheid tussen de strikt ecologische en de gebruikelijke 'sexe-rol' hypothesen kunnen verduidelijken. Als mannetjes en vrouwtjes in grootte verschillen om onderlinge voedselconcurrentie te voorkomen, dan moet hun netto energieopbrengst groter zijn dan bij twee vogels van gelijke grootte, zelfs als geen van beide optimaal fourageert. Vergelijk deze gedachtengang nu eens met de gebruikelijke 'sexe-rol' hypothese. Hierbij wordt verondersteld dat het mannetje optimaal fourageert en het vrouwtje dat niet zou doen. Twee vogels ter grootte van het mannetje zouden dan dicht bij de maximale efficiëntie zitten. Het verzamelen van betrouwbare gegevens om de doelmatigheid van het fourageren bij vogels te onderzoeken is al moeilijk genoeg, maar bij soorten waarvan het territorium vaak meer dan 25 km² beslaat, is het een schier onmogelijke opgave. Desalniettemin zijn dergelijke vragen in principe te beantwoorden en hebben alleen al daarom hun waarde.

De ecologische hypothese komt er simpel gezegd op neer dat de mate van het grootte-verschil samenhangt met de voedselkeuze op de manier zoals eerder beschreven namelijk, dat het aantal prooien afneemt van aas tot vogels. Hierdoor zal de concurrentie tussen de sexen toenemen en zodoende ook de selectiedruk die tot het grootte-verschil leidt. Reynolds (1972) en Anderson & Norberg (1981) pasten deze opvatting enigszins aan door er op te wijzen, dat tevens de behendigheid van de prooi toeneemt in dit spectrum van aas naar vogels. Dit heeft tot gevolg dat de omvang van de prooi die nog geslagen kan worden, wordt beperkt naarmate de beweeglijkheid ervan toeneemt. Hierdoor neemt het aantal prooien af, waardoor de concurrentie opnieuw wordt verscherpt.

Temeless wijst erop, dat een grotere behendigheid van prooidieren niet alleen grenzen stelt aan het formaat van prooien die een predator kan benutten, maar dat die zelfde behendigheid ook het vermoedelijke jachtsucces vermindert. Bij een vergelijking van roofvogelgegevens vond hij dat het jachtsucces inderdaad varieerde naar de aard van de prooien en afnam in het al eerder genoemde spectrum van aas naar vogels: insecten 82%, vissen 58%, zoogdieren 23% en vogels 13%. De energieopbrengst per tijdseenheid voor een predator is na het vangen van een vogel dus lager dan na het vangen van een vis met een even grote calorische waarde. Predatoren aan de zoogdier- en vogelkant van dit prooi-spectrum zullen daarom meer tijd aan fourageren moeten besteden dan predatoren die op insecten of vis jagen. Beide factoren verscherpen de concurrentie tussen mannetje en vrouwtje waardoor het grootteverschil tussen hen zal toenemen.

De opvatting van Temeless die hij de 'prooi-toegankelijkheid-hypothese' noemt, verklaart op zich zelf niet waarom vrouwtjes altijd groter zijn dan mannetjes. Deze hypothese moet, zoals alle ecologische hypothesen, kortgesloten worden met aspecten van de rolverdeling der sexen waarbij zo groot mogelijke vrouwtjes reproductief voordeel hebben. De meeste biologen zijn het er tegenwoordig wel over eens dat het voortplantingssucces deel moet uitmaken van de vergelijking. De verschillen in opvatting ontstaan daar waar de accenten worden gelegd.

Dit artikel is eerder verschenen in *Science* 228: 1299-1300, 1985.

Vertaling en bewerking KH & MH.

Verwijzingen

- Andersson, M. & Norberg, R.A. 1981. *Biol. J. Linn. Soc.* 15: 105.
Mueller, H. 1985. *Curr. Ornithol.* 2: 65.
Newton, I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. Bueto Books, Vermillion.
Newton, I., Marquiss, M. & Village, A. 1982. *Auk* 100: 344.
Reynolds, R.T. 1972. *Condor* 74: 191.
Snyder, N.F.R. & Wiley J.W. 1976. *Am Ornithol. Monogr.* 20.
Temeless, E.J. 1985. *Am. Nat.* 125: 485.



Sperwer

René Pop