VOORTPLANTINGS-GEDRAG VAN *PARABLENNIUS SPHINX*: PARTNERKEUZE DOOR VROUWTJES.

the basis of all sex differences

door Sarah B. M. Kraak

D 430

ERRATUM

pagina 101, zesde regel van onderen: 'grotere' moet 'kleinere' zijn.

ERRATA

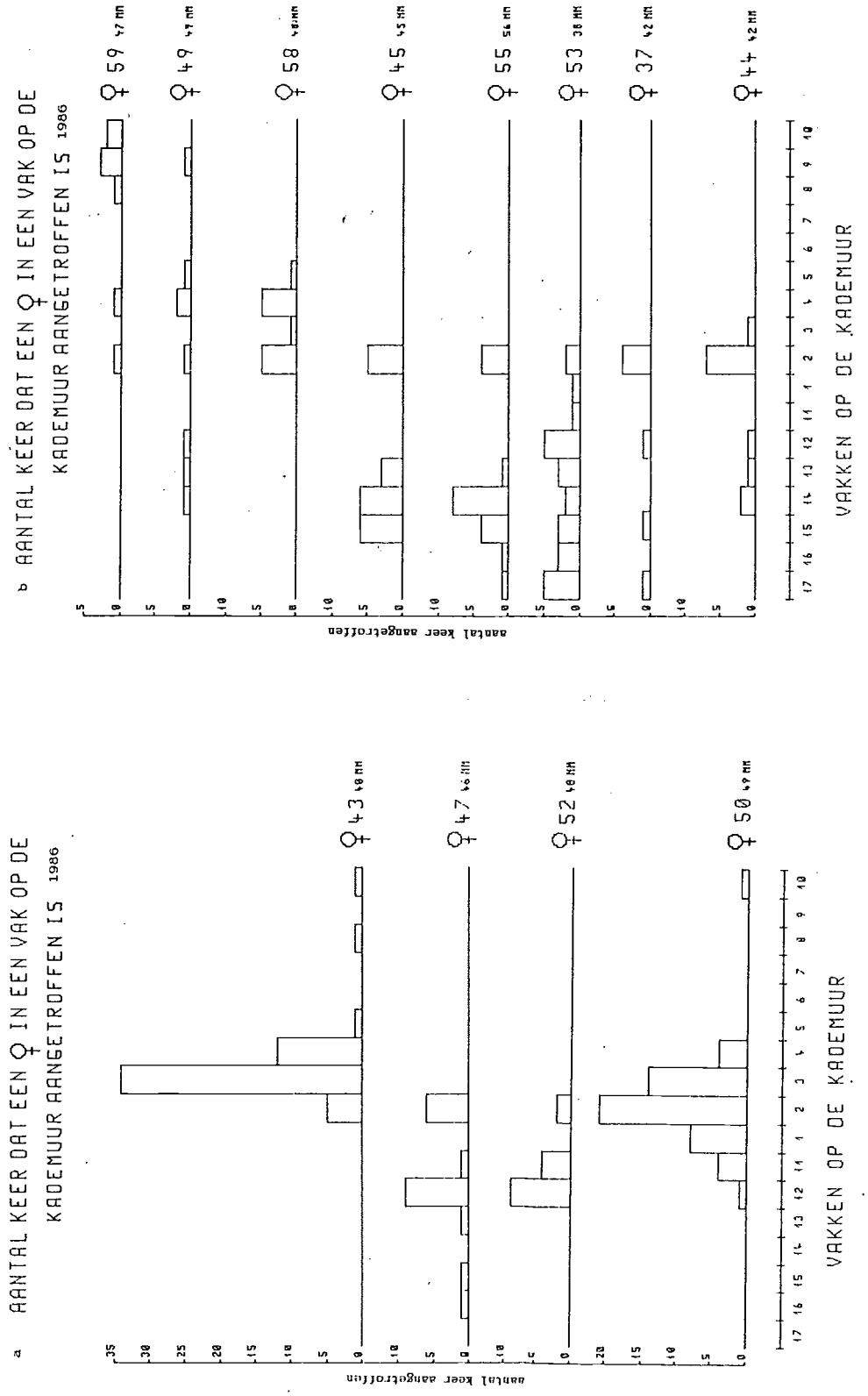
Bij deze de ontbrekende pagina's 87 - 92

Elk vrouwtje dat meerdere malen gezien werd is over een gebied van drie of meer aangrenzende vakken, dus over minstens 5m, aangetroffen. Uit de figuren blijkt dat sommige vrouwtjes - zoals 50, 43, en 1 - een smalle home-range hadden van enkele vakken breed. Vrouwtje 43 werd steevast iedere dag in vak 3 of 4 aangetroffen, kwam soms in vak 2 om mannetjes op het blok te bezoeken en heeft 3 'uitstapjes' naar resp. vak 4, 8, en 10 gemaakt. Andere vrouwtjes - zoals 20 en 49 - hadden geen duidelijke smalle home-ranges, maar werden in een aantal verschillende, soms niet direct naast elkaar liggende vakken aangetroffen. In 1986 kwam het 9 keer voor dat een vrouwtje op dezelfde dag aangetroffen werd in vakken die meer dan 10m van elkaar verwijderd waren.

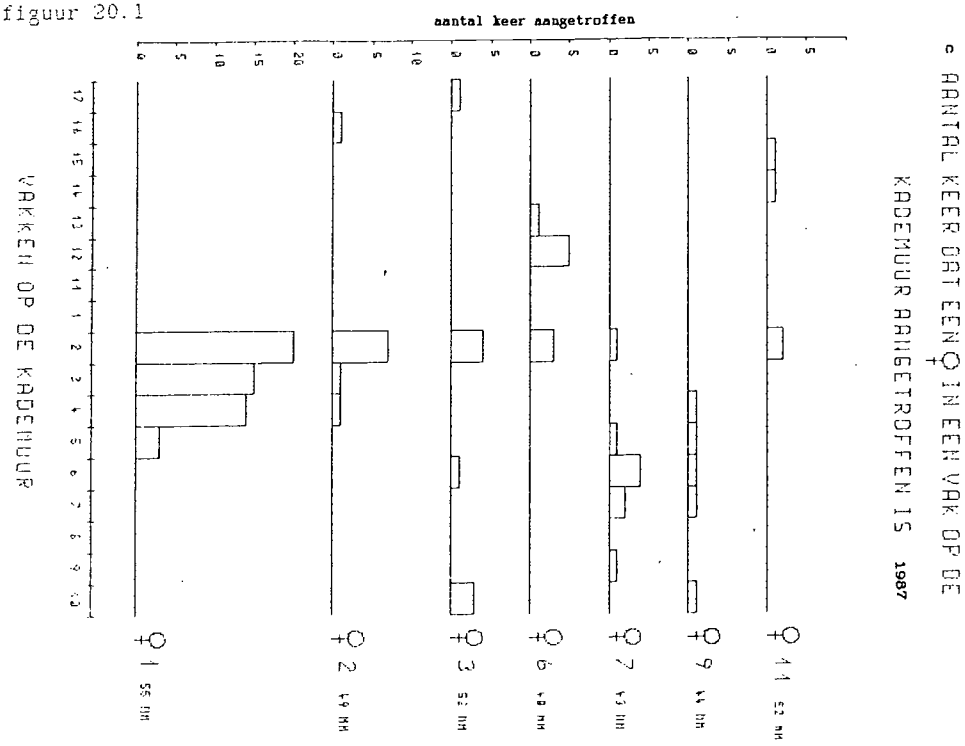
Uitgaande van het feit dat vrouwtjes een gebied van minimaal 5m lengte tot meer dan 85m lengte (de hele haven) als home-range hebben en dat een vrouwtje in een kwartier wel 40m kan zwemmen, is het interessant om te weten hoeveel mannetjes zich in de haven gevestigd hadden. In 1986 zijn er naast de maximaal 7 mannetjes die in het blok woonden maximaal 11 mannetjes in natuurlijke holletjes in de haven aangetroffen (drie gevallen van twee holletjes binnen een vak, en drie holletjes boven het blok). In 1987 zijn er naast de maximaal 10 mannetjes die het blok bewoonden, 12 natuurlijke holletjes in de haven gevonden, waarvan ik er maximaal 8 tegelijk bewoond trof (twee gevallen van 3 holletjes binnen een vak, en een geval van twee holletjes binnen een vak). In het cursus-blok woonden maximaal 6 mannetjes. Een vrouwtje kon dus zonder al te veel te zwemmen wel 2 of 3 mannetjes tegenkomen. De vrouwtjes die zich door de hele haven bewogen, konden - het blok niet meegerekend - 8 tot 11 mannetjes tegenkomen. Als alle blok-mannetjes zich ook zonder blok in dit gebied gevestigd zouden hebben, zouden de vrouwtjes in de haven maximaal 18 mannetjes tegen kunnen komen.

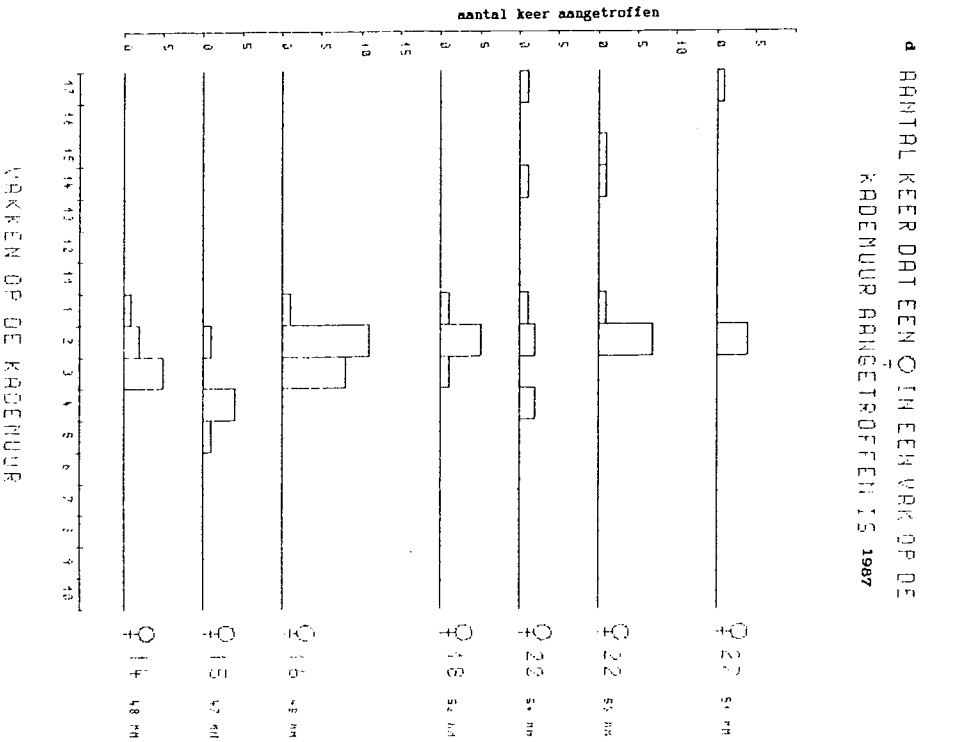
Samenvattend:
De vrouwtjes houden zich in het voortplantings-seizoen op in een gebied van minimaal 5m lengte tot meer dan 85m lengte. Een vrouwtje kan in korte tijd tientallen meters zwemmen. In een gebied als dit (de haven van 85m lengte) bevinden zich voldoende holbewonende mannetjes om voor de vrouwtjes de mogelijkheid tot keuze uit een ruim aantal mannetjes (tot 18 toe) te garanderen.

figuur 20.1

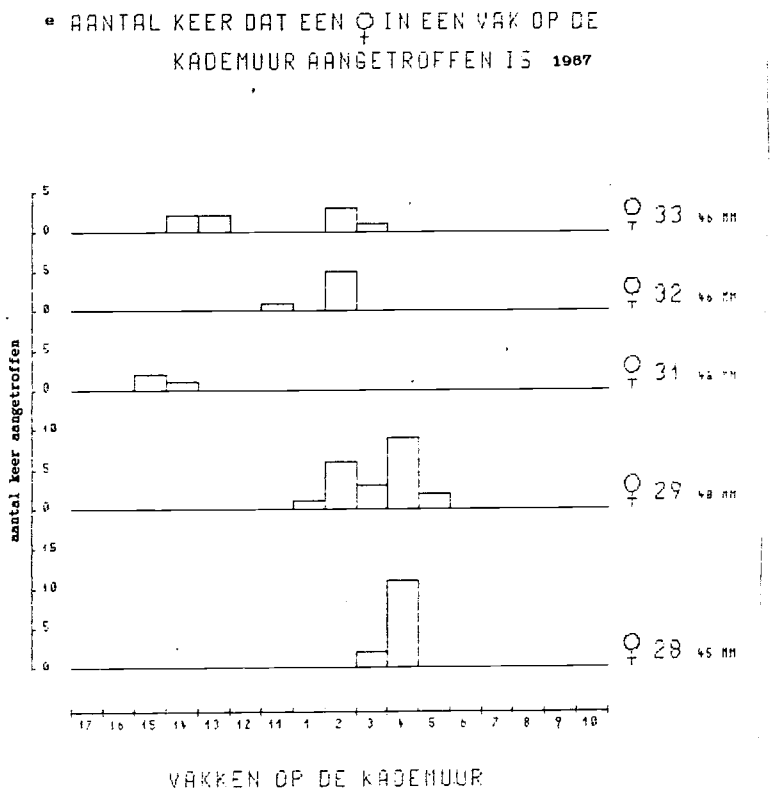

b AANTAL KEER DAT EEN ♀ IN EEN VAK OP DE KADEMUUR AANGETROFFEN IS 1986
59 47 MM
49 47 MM
58 46 MM
45 45 MM
55 56 MM
53 38 MM
37 42 MM
44 42 MM
aantal keer aangetroffen
VAKKEN OP DE KADEMUUR
a AANTAL KEER DAT EEN ♀ IN EEN VAK OP DE KADEMUUR AANGETROFFEN IS 1986
43 48 MM
47 46 MM
52 48 MM
50 49 MM
aantal keer aangetroffen
VAKKEN OP DE KADEMUUR

figuur 20.1


c AANTAL KEER DAT EEN ♀ IN EEN VAK OP DE KADEMUUR AANGETROFFEN IS 1987
aantal keer aangetroffen
VAKKEN OP DE KADEMUUR


d AANTAL KEER DAT EEN ♀ IN EEN VAK OP DE KADEMUUR AANGETROFFEN IS 1987
aantal keer aangetroffen
VAKKEN OP DE KADEMUUR

figuur 20.1


AANTAL KEER DAT EEN ♀ IN EEN VAK OP DE KADEMUUR AANGETROFFEN IS 1987
aantal keer aangetroffen
♀ 33
♀ 32
♀ 31
♀ 29
♀ 28
VAKKEN OP DE KADEMUUR

3.4.4 Hoe is de sexuele activiteit over de dag verdeeld?

Ik heb slechts een globaal beeld kunnen verkrijgen van de sexuele activiteit over de dag

Vanaf het begin van het seizoen (26/4) was er tussen 11 en 12 uur veel sexuele activiteit, maar ook om 4 uur 'smiddags als ik de buizen uit het blok ging halen. Vanaf half juni was er weinig tot geen sexuele activiteit meer na 8.30 uur. Ik moest toen vanaf 7 uur gaan waarnemen om zo veel mogelijk interacties te protocolleren. Dit bleef zo tot het eind van mijn verblijf. Incidentele waarnemingen lieten zien dat de sexuele activiteit toch niet strikt beperkt was tot 'sochtends vroeg. Op 6/8/'87 zijn er in een blok-nest tussen 16.00 uur en 16.45 uur 15 eieren gelegd. In een aquarium is op 28/6/'86 om 24.00 uur een vrouwtje met een rode legpapil in een nest aangetroffen en op 26/7/'86 zijn er tussen 0.00 uur en 6.22 uur ruim honderd eieren in een aquarium-buis gelegd (zie 3.4.5.). Deze laatste twee waarnemingen kunnen een artefact zijn van de aquarium-condities. In juli is regelmatig waargenomen dat de vissen om 6.00 uur nog slapen; de mannetjes zitten onbewegelijk in de holletjes, waaieren niet en zijn niet alert, d.w.z. ze kijken niet in het rond en reageren niet op mijn nadering.

De vier continu-waarnemingen over de hele dag (lichtperiode) geven meer informatie. In de figuren 21 a t/m d is te zien hoeveel holbezoeken en hoeveel paringen er in elk uur plaatsvonden. Paringen duurden vaak langer dan een uur en dan werd dezelfde paring voor meer dan één uur genoteerd. Op 18 mei werd er gepaard tussen 7.00 en 15.00 uur, en buiten die uren vonden geen holbezoeken plaats. De volgende dag begonnen de holbezoeken pas vanaf 8.00 uur en vond de eerste paring na 9.00 uur plaats. Paringen en holbezoeken bleven echter plaatsvinden tot 17.00 uur. Een week later vonden er de hele dag, vooral 'sochtends veel, holbezoeken plaats tot 19.00 uur, echter paringen vonden alleen van 9.00 tot 12.00 uur plaats. Hier zou dus al sprake kunnen zijn van verschuiving van sexuele activiteit naar vroeger op de dag. Ruim twee weken later, op 10 juni, vonden paringen plaats tussen 6.00 en 11.00 uur, en 'smiddags alleen nog twee holbezoeken.

Samenvattend

Aan het begin van het voortplantings-seizoen vindt er over de hele dag sexuele activiteit plaats. In de loop van het seizoen beperkt de sexuele activiteit zich meer en meer tot de ochtend, en ook tot steeds vroeger in de ochtend. Incidentele waarnemingen geven echter aan dat deze beperking niet absoluut is. Paringen kunnen altijd blijven optreden, ook midden in de nacht.

D 430

VOORTPLANTINGS-GEDRAG VAN *PARABLENNIUS SPHINX* (TELEOSTEI, BLENNIIDAE): PARTNERKEUZE DOOR VROUWTJES.

door Sarah B. M. Kraak

12 maands doctoraalonderzoek
bij de werkgroep mariene zoölogie,
Dr J. J. Videler,
maart 1986 - mei 1988.

10 mei 1988

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Rijksuniversiteit Groningen,
Mariene Biologie,
Kerklaan 30,
9750 AA Haren

VOORWOORD

Dit onderzoek is uitgevoerd als 12-maands doctoraal onderwerp bij de vakgroep Mariene Biologie, werkgroep Mariene Zoölogie, van de Rijksuniversiteit Groningen. Het veldwerk vond plaats in de periodes 10 april - 28 juli 1986 en 17 april - 10 augustus 1987 op STARESO (STAtion des REcherches Sous-marines et Oceanographiques), van de Universiteit van Luik, België, te Corsica. De reis- en verblijfskosten werden betaald door de Koninklijke Nederlandse Academie voor Wetenschappen (Commissie voor buitenlandse marien-biologische stations).
Ik wil graag op deze plaats iedereen bedanken die geholpen heeft bij het onderzoek: ten eerste mijn begeleider Dr J.J. Videler van de werkgroep Mariene Zoölogie, die dit onderzoek voor mij mogelijk gemaakt heeft. Daarnaast wil ik mijn dank uitspreken aan M. et Mme. Bay, de directie van STARESO, die ervoor gezorgd hebben dat ik mij thuis voelde op STARESO. Ook aan het personeel van STARESO ben ik dank verschuldigd voor hun goede zorgen. Mijn grootste dank gaat uit naar Eric P. van den Berghe, wiens ongebreidelde enthousiasme en interesse mij zeer gestimuleerd hebben, en zijn professor Dr R.R. Warner met wie ik vele discussies over het onderwerp gehad heb. Ook François Wernerus (promovendus aan de Universiteit van Liège), Erik Slim, Mark van Gaalen en Paul van den Heuvel (studenten aan de Rijksuniversiteit van Utrecht) hebben mij met ideeën en praktische hulp bijgestaan. De studenten van de cursus Mediterrane Rotskusten 1987 (Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Groningen) wil ik bedanken voor hun waarnemingen, evenals de groep amerikaanse assistenten van Bob Warner. De leden van de belgische vereniging Jeugd & Wetenschap die vissen voor mij gevangen hebben worden hartelijk bedankt. Verder wil ik iedereen bedanken die mij een prettige tijd op STARESO bezorgd heeft en iedereen die mij in gesprekken op ideeën gebracht heeft. Jos de Wiljes, van de werkgroep Mariene Zoölogie, wordt bedankt voor het verzorgen van de vissen in Haren (Biologisch Centrum).

INHOUDSOPGAVE

pag.

Abstract 1

Hoofdstuk 1 Inleiding 3
1.1 Theorie over partnerkeuze 5
1.2 De biologie van *Parablennius sphinx* 5
1.3 Vraagstellingen 6

Hoofdstuk 2 Materiaal en methode 9
2.1 Algemeen 11
2.2 Het blok met de kunstmatige holletjes 11
2.3 Het tellen en schatten van de aantallen eieren in de buizen 11
2.4 Het vangen, merken en opmeten van de vissen 15
2.5 Het protocolleren bij het blok 15
2.6 Continu-waarnemingen 17
2.7 Het 'cursus-blok' 17
2.8 Manipulaties met bloknesten 17
2.9 De aquaria 18
2.10 De experimenten in de aquaria 19
2.11 Het afzoeken van de haven 20
2.12 Het protocolleren van de tijdsbesteding van de vrouwtjes 20
2.13 De peepshow 20

Hoofdstuk 3 Resultaten en conclusies 21
3.1 Het voortplantingsgedrag 23
3.1.1 De aanvang van het voortplantings-seizoen 23
3.1.2 Beschrijving van de gedragingen tijdens interacties 24
3.1.3 Hoeveel eieren legt een vrouwtje? Hoe vaak? En hoeveel per keer? 27
3.1.4 Hoe vaak paren vrouwtjes op een dag? 29
3.1.5 Hoe vaak paart een mannetje op een dag? Hoe lang duurt een paring? 31
3.1.6 Mannetjes en hun broedsel 32
3.1.7 Is er een relatie tussen de duur van een holbezoek door een vrouwtje en het aantal eieren dat gelegd wordt? 33
3.2 De partnerkeuze door vrouwtjes 35
3.2.1 Is de variatie in voortplantings-succes bij mannetjes groter dan bij vrouwtjes? 35
3.2.2 Zijn er aanwijzingen voor actieve partnerkeuze door vrouwtjes? 36
3.2.3 Is de afmeting van mannetjes een criterium voor de partnerkeuze door vrouwtjes? 38
3.2.4 Is het 'vertoon' door mannetjes een criterium voor de partnerkeuze door vrouwtjes? 40
3.2.5 Is de hoeveelheid eieren aanwezig in een nest een criterium voor de partnerkeuze door vrouwtjes? 42
3.2.6 Gedragen mannetjes en vrouwtjes zich verschillend tijdens interacties bij verschillende broedselgroottes in het betreffende nest? 48
3.2.7 Komen bepaalde gedragingen tijdens een interactie vaker samen of juist niet samen voor? 59

Vervolg inhoudsopgave

pag.

3.3 De experimenten 66
3.3.1 De manipulaties in het veld 66
3.3.2 De aquarium-experimenten 71
3.4. Overige gegevens 77
3.4.1 Verzorgen mannetjes nesten met grote broedsels beter dan nesten met kleine broedsels? 77
3.4.2 Waarom leggen vrouwtjes soms maar enkele eieren in een nest? 83
3.4.3 Tijdsbesteding en home-ranges van de vrouwtjes 86
3.4.4 Hoe is de sexuele activiteit over de dag verdeeld? 91
3.4.5 De peepshow 93

Hoofdstuk 4 Discussie 95
4.1 De voorkeur van vrouwtjes voor nesten die meer eieren bevatten 97
4.2 Waarom vertonen vrouwtjes *P. sphinx* geen voorkeur voor grotere mannetjes? 101
4.3 Waarom paren de vrouwtjes relatief even vaak met mannetjes wanneer deze aan vertoon doen als wanneer deze niet aan vertoon doen? 103
4.4 Het voortplantings-gedrag van *P. sphinx* 105
4.5 Waarom leggen de vrouwtjes soms maar enkele eieren? 108

Literatuur 111

Bijlage 1 115
Bijlage 2 119
Bijlage 3 120
Bijlage 4 125
Bijlage 5 126
Bijlage 6 130

ABSTRACT

Males of the Mediterranean fish *Parablennius sphinx* guard narrow holes as nests in which several females deposit eggs. The males clean and aerate the eggs. Females can lay eggs every two to three days in different nests.

Natural selection is expected to favour females who choose males with the best parental qualities. This study adresses two questions: (1) are females actually choosing their mates, and (2) what are their selection criteria?

P. sphinx accepted glass tubes in a concrete block, placed in their natural habitat in the sea. The numbers of eggs in the tubes were daily monitored. In addition I recorded the male and female behaviours during interactions. Tubes with and without eggs were exchanged experimentally.

Evidence for female choice was provided by the observation of females approaching several males and entering different nests before spawning in one of these.

Male size did neither appear to be correlated with the number of mates nor with the number of eggs males received. Male display did not seem to be necessary for 'persuading' females to spawn. Females appeared to choose males as often when they were displaying as when they were not.

Females appeared to prefer males whose nests contained more eggs. The experiments proved that the presence of eggs was more important for female choice than traits displayed by the males themselves.

These results are discussed in relation to paternal quality, i.e. the number of eggs a male brings to hatch. A larger brood reduces the risk of an individual female's eggs being eaten by any predator - including the guarding male himself.

Although females usually deposit several hundreds of eggs at a time, I occasionally observed females laying just a few eggs in empty nests. Do females 'take their chance' or 'test' males?

HOOFDSTUK 1 INLEIDING

1.1 Theorie over partnerkeuze

Over partnerkeuze en de rol daarvan bij voortplantings-succes is in het afgelopen decennium veel gediscussiëerd (Halliday 1978, Bateson 1983, Partridge & Halliday 1984). Halliday (1983) definiëert partnerkeuze als volgt: "..any pattern of behaviour, shown by members of one sex, that leads to their being more likely to mate with certain members of the opposite sex than with others." Bij de meeste diersoorten zijn de mannetjes minder kieskeurig dan de vrouwtjes. Dit is een direct gevolg van het verschil in kosten voor beide sexen om nageslacht te produceren. In soorten zonder ouderzorg is dit het verschil in kosten om gameten te produceren (Bateman 1948). Trivers (1972) geeft een stelling die ook toepasbaar is op soorten met ouderzorg: binnen een soort zal de sexe wiens voortplantings-succes beperkt wordt door de ouderlijke investering (inclusief gameet-productie) en niet door de mogelijkheid om partners te verkrijgen, kieskeurig zijn. Deze sexe is een beperkende bron voor de andere sexe. Ook zijn er omstandigheden denkbaar dat beide sexen kieskeurig zijn (Parker 1983) en kan de kieskeurigheid van een sexe binnen een soort verschillen (Van den Berghe & Warner 1988).

Een dier (bijv. een vrouwtje) dat selectief paart, kan hiermee een genetisch lange-termijn voordeel opdoen als zij kiest voor 'goede genen' die een hoge fitness van het nageslacht garanderen, of zij kan een korte-termijn voordeel opdoen als zij kiest voor eigenschappen die een groot nakomelingschap garanderen. In soorten waarbij het mannetje meer biedt dan alleen zijn gameten, zal voor het vrouwtje meestal het korte-termijn voordeel belangrijker zijn en zij zal op basis hiervan kiezen. De criteria voor partner-kwaliteit kunnen zowel bestaan uit het voordeel zelf als uit een teken dat een goede predictor is voor een voordeel (Halliday 1983).

1.2 De biologie van *Parablennius sphinx*.

Parablennius sphinx, behorende tot de familie der Bleniidae - slijmvissen - is een voor de Middelandse Zee endemische soort. Slijmvissen zijn substraatgebonden vissen zonder zwemblaas en zonder schubben (vandaar de naam). *P. sphinx* leeft zeer ondiep: van vlak onder de oppervlakte tot 1½ meter diep. De dieren fourageren tussen de algen maar zijn waarschijnlijk carnivoor en eten de kleine diertjes die tussen de algen leven (Guitel 1893 en De Jonge 1981).

Volwassen dieren hebben een totale lengte van 3 tot 8 centimeter, mannetjes zijn gemiddeld groter dan vrouwtjes. De vissen hebben een groen-gele grondkleur met 6 tot 7 bruine, blauw-omrande dwarsbanden. Op de kop bevinden zich blauwe onregelmatige strepen en achter de ogen een blauwe vlek, omgeven door een rode band. Boven elk oog zit een tentakel. Bij het mannetje is het voorste deel van de rugvin ongeveer 1½ keer zo hoog als het achterste deel, de dorsale vin is roze-gerand, de borstvinnen zijn oranje-roze van kleur en de buikvinnen oranje-geel; de tentakels zijn oranje-bruin en enkele milimeters lang, vrij dik en bij oudere mannetjes soms vertakt. De vrouwtjes zijn wat lichter gekleurd, de dwarsbanden contrasteren wat minder, de blauwe en rode strepen op het gezicht zijn minder fel, de vinnen zijn niet roze, oranje of geel gekleurd maar grijs-bruin en de tentakels zijn veel dunner en korter en grijs i.p.v. bruin. (De Jonge 1981 en eigen waarnemingen).

In het voortplantings-seizoen, dat van eind april tot september duurt (de Graaf, 1982), bezetten de mannetjes zogenaamde haptische holen, die meestal nauwelijks groter zijn dan de vissen zelf, bijvoorbeeld boormosselgaten (De Jonge 1981). In deze holen zetten de vrouwtjes eieren af. De mannetjes zijn verantwoordelijk voor de broedzorg. De broedzorg bestaat uit het verdedigen van het hol - en dus de eieren - tegen predatoren, het bewaaieren van de eieren voor de zuurstofvoorziening, en waarschijnlijk het schoonhouden van de eieren, d.w.z. het verwijderen van luchtbelletjes en sediment (Guitel 1893) en het vermijden van schimmelinfecties (Wickler en Quasim, geciteerd in Gibson 1969). Een belangrijke predator van de eieren is het broedende mannetje zelf (Van der Leest 1987). De mannetjes zitten gemiddeld 96.5% van de tijd in het hol met de kop in de ingang, komen slechts zo nu en dan een tiental seconden naar buiten om te fourageren, en besteden gemiddeld 57.4% van de tijd aan waaieren (De Jonge 1981). Volgens Guitel (1893) en de Graaf (1982) begint een mannetje te baltsen als een vrouwtje tot op 30 cm afstand het nest nadert. De balts bestaat uit kopknikken en het eerste deel van de dorsale vin stijf rechtovereind zetten, sidderen, gevolgd door uit het hol komen en het vrouwtje de ingang tonen. Het vrouwtje komt dan het hol binnen om eieren af te zetten, waarbij het mannetje naast of voor haar in het hol zit. Volgens Houtman et al. (1983) komt het zogenoemde baltsgedrag lang niet altijd voor voorafgaande aan een paring en volgt er lang niet altijd een paring op het baltsgedrag.

1.3 Vraagstellingen

Bij *P. sphinx* vertoont alleen het mannetje broedzorg; het vrouwtje draagt slechts haar gameten bij. Een vraag is bij welke sexe het voortplantings-succes beperkt wordt door de ouderlijke investering, met andere woorden welke sexe het meest kieskeurig is. Volgens Williams (1975) heeft een mannetjes vis die een nest met eieren bewaakt een taak die nauwelijks gerelateerd is aan het aantal eieren in het nest; een mannetje met eieren in het nest blijft interesse hebben voor vrouwtjes. Het mannetje wordt niet zozeer door ouderlijke zorg beperkt in zijn voortplantings-succes, wel door zijn vermogen vrouwtjes aan te trekken. Waarschijnlijk is de snelheid waarmee het vrouwtje gameten kan produceren beperkend voor haar voortplantings-succes, en niet de mogelijkheid om haar eieren bij mannetjes af te zetten. Volgens deze redenering zou het vrouwtje kieskeurig zijn. Bij een voortplantings-systeem als dit zal natuurlijke selectie vrouwtjes begunstigen die selectief haar eieren afzetten zodanig dat ze de overlevingskansen van de eieren maximaliseren (Ridley & Rechten). *De hypothese dat de vrouwtjes aan partnerkeuze doen werd onderzocht.*

Wittenberger (1981) voorspelt dat als vrouwtjes selectief zijn en mannetjes om partners concurreren, het voortplantings-succes van de mannetjes meer variabel is dan dat van de vrouwtjes (oorspronkelijk van Bateman 1948). Deze voorspelling werd getest.

Vervolgens werd onderzocht wat de criteria zijn voor de partnerkeuze door vrouwtjes. Halliday (1983) evalueert alle mogelijke criteria voor partnerkeuze. Hij noemt onder andere (1) keuze voor hoge vruchtbaarheid, welke bewerkstelligd zou kunnen worden door vrouwtjes die een selectieve respons vertonen voor de hevigst baltsende mannetjes, gegeven dat er een correlatie is tussen vertoon en sperma-voorraad (ook Trivers 1972). Verder noemt hij (2) keuze voor ouderzorg-capaciteiten. In dit geval zijn dit de capaciteiten om zoveel mogelijk eieren tot uitkomen te brengen. Brown

(1981) vond dat in Cottus bairdi de vrouwtjes een voorkeur vertonen voor grotere mannetjes omdat deze het nest beter bewaken. Ridley en Rechten (1981) vonden dat stekelbaars-vrouwtjes een voorkeur vertonen voor mannetjes met eieren in het nest. Een van de voordelen van deze voorkeur is het 'verdunnings-effect', dat hoe meer eieren er in een nest aanwezig zijn hoe kleiner de kans is dat eieren van een bepaald vrouwtje door predatie verloren gaan. Ook zou mannelijk vertoon dat gebruikt wordt om territoria te vestigen en te behouden (als intimidatie van rivalen) vrouwtjes aan kunnen trekken (Halliday 1978).

Onderzocht is of de lengte van de mannetjes gecorreleerd is met hun voortplantings-succes, of het gedrag van vertoon door mannetjes gecorreleerd is met hun parings-succes, en of het aantal eieren aanwezig in het nest van mannetjes invloed heeft op hun parings-succes, op de partnerkeuze door vrouwtjes en op het gedrag van mannetjes en vrouwtjes tijdens interacties.

Naast deze vraagstellingen: (1) *Doen vrouwtjes aan partnerkeuze? En zoja,* (2) *op grond van welke criteria kiezen zij?*, heb ik geprobeerd om zoveel mogelijk bijzonderheden over het (sexuele) gedrag van *P. sphinx* te weten te komen, voor zover dit van belang was voor de genoemde vraagstellingen.

HOOFDSTUK 2 MATERIAAL EN METHODE

2.1 Algemeen

Het veldwerk voor dit onderzoek heb ik verricht gedurende twee periodes, van 10 april tot 28 juli 1986 en van 17 april tot 10 augustus 1987, met in beide periodes een korte onderbreking (10 juni-14 juni 1986 en 20 juni-2 juli 1987). Het werk vond plaats op STARESO (STAtion de REcherches Sous-marines et Oceanographique) een instituut van de Universiteit van Liège, België, gelegen bij Calvi aan de noord-west kust van Corsica.

Het grootste deel van het onderzoek bestond uit het onder water waarnemen van de vissen, waarbij ik snorkel, duikmasker, zwemvliezen, een duikpak en lood gebruikte. Soms had ik een volledige duikuitrusting nodig met perslucht-flessen. Bovendien heb ik waarnemingen gedaan aan vissen in bassins. De kademuren en de gestorte rotsblokken van de haven van STARESO, waar voldoende *F. sphinx*-exemplaren leefden, vormden mijn onderzoeks-terrein. Figuur 1 geeft een schematische voorstelling van het onderzoeks-gebied. Elke dag werd de water-temperatuur op ± 1m diepte gemeten tussen 12.00 en 13.00 uur.

2.2 Het blok met de kunstmatige holletjes.

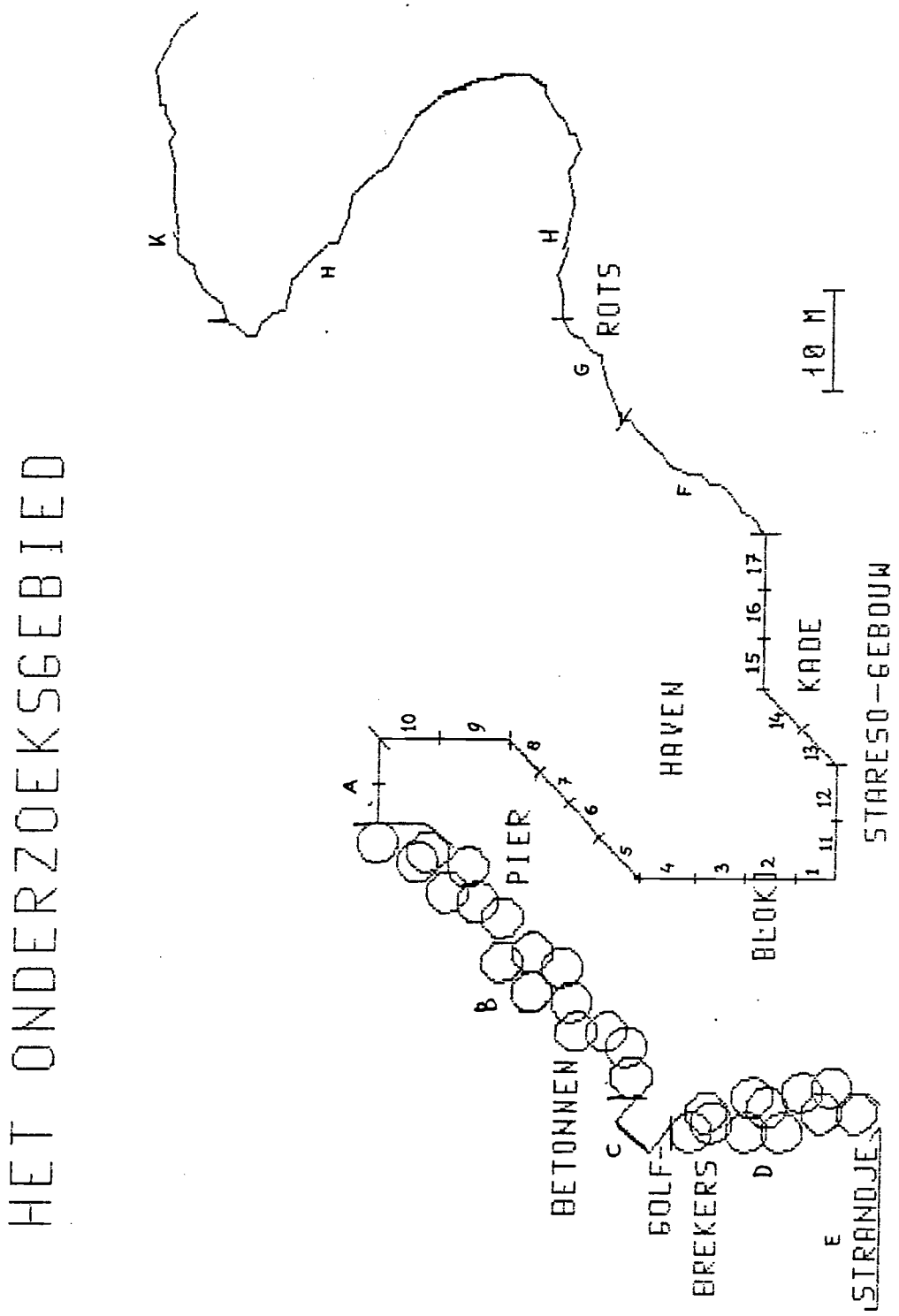
In 1986 is met behulp van een zogenaamde aqua-lift het door van de Leest (1987) geconstrueerde sandwich-blok opgehangen op de plaats die in figuur nr is aangegeven met BLOK. In 1987 heb ik zelf opnieuw een sandwich-blok geconstrueerd naar het ontwerp van van de Leest en op dezelfde plek opgehangen. Het sandwich-blok bestond uit vier betonstenen (40cm x 16cm x 14cm), naast elkaar tussen twee houten balken geklemd met behulp van lange schroefdraden. Met staalkabels werd het blok tegen de kademuur gehangen, met daaraan op de bodem hangend een wagonwiel (150-200 kilo) ter stabilisering van het geheel. De bovenkant van het blok hing in 1986 20 tot 60cm en in 1987 5 tot 45cm onder de waterspiegel.

In de betonstenen zaten uitgeboorde gaten (ø 15mm) waarin tien glazen reageerbuizen (ø 12mm, lengte 120mm) geschoven werden. De bolle gesloten kant van elke reageerbuis werd van binnen uit verduisterd en vlak gemaakt met een stukje plasticine. Achter het randje langs de opening van elke buis was een stukje ijzerdraad rond de buis gewikkeld met een lus, waaraan de buizen gemakkelijk uit het blok getrokken konden worden. Zonodig werden de buizen met plasticine in de boorgaten vastgezet. De buizen vormden zo kunstmatige holen waar zich zeer vlot *F. sphinx* mannetjes in vestigden (zie De Graaf 1982). Een situatie-schets van het blok met de kunstmatige holen is te zien in figuur 2. Het blok hing de hele middag in de zon (op 17 juli 1986 kwam de zon op het blok tussen 11.45 en 12.00 uur, en verdween de zon weer van het blok tussen 18.15 en 18.45 uur).

2.3 Het tellen en schatten van de aantallen eieren in de buizen.

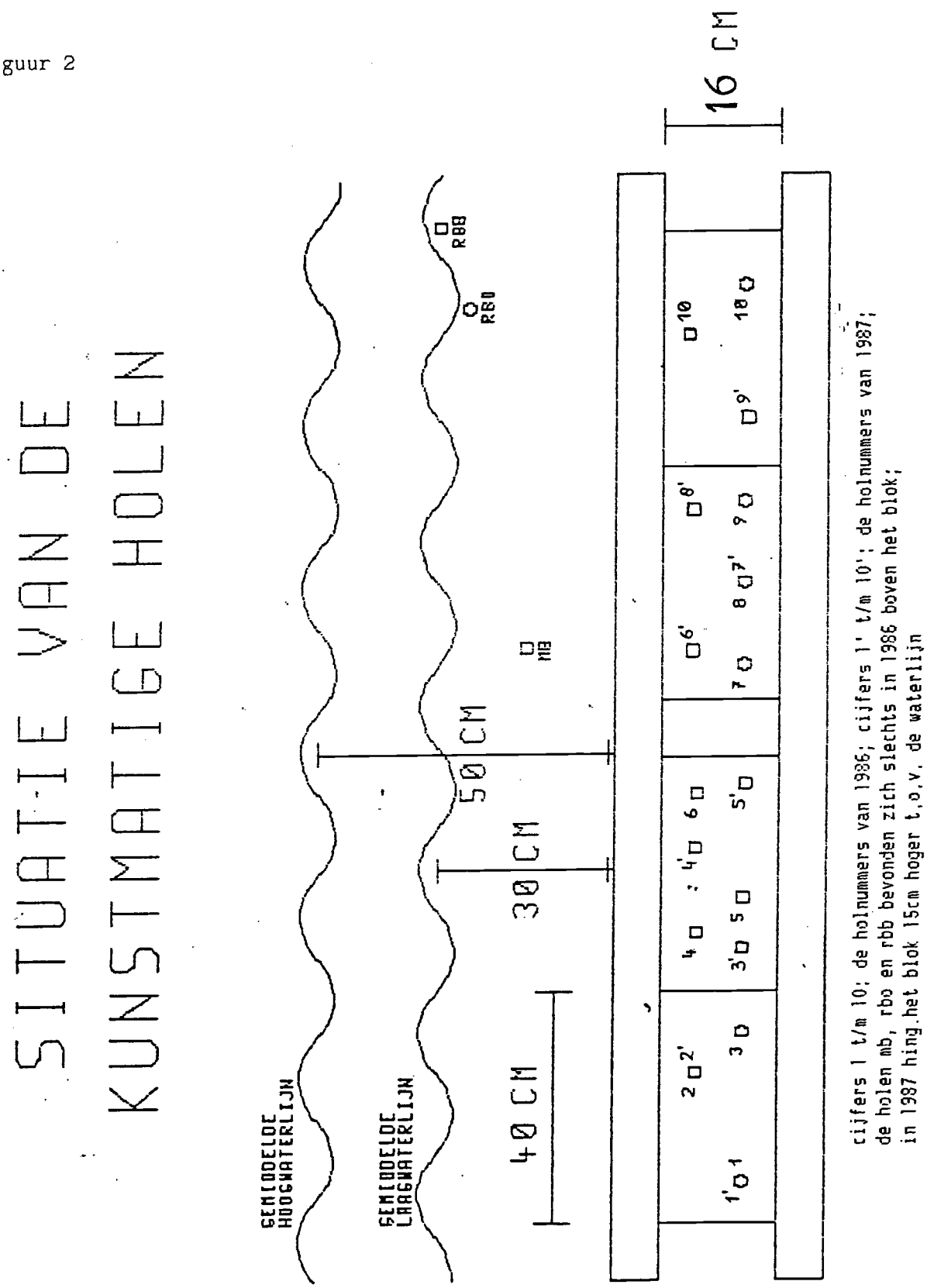
Vrouwtjes zetten hun eieren in één laag af tegen de wand van het nest (de buis). In een (bijna) leeg nest worden ze los of in groepjes van 2 of 3 en soms in grotere clusters tegen elkaar aan afgezet. Bevat een nest eenmaal eieren dan worden de eieren tegen de reeds bestaande clusters aan afgezet, zodat steeds grotere clusters ontstaan die op den duur aaneengroeien tot één groot met eieren bezet oppervlak.

figuur 1



in de haven de genummerde vakken (elk ±5m lengte); buiten de haven vakken met letters

figuur 2


SITUATIE VAN DE
KUNSTMATIGE HOLEN
GEMIDDELDE HOOGWATERLIJN
GEMIDDELDE LAAGWATERLIJN
40 CM
30 CM
50 CM
16 CM
RBB
RBO
MB
1'
1
2
2'
3
3'
4
4'
5
5'
6
6'
7
7'
8
8'
9
9'
10
10'
cijfers 1 t/m 10; de holnummers van 1986; cijfers 1' t/m 10'; de holnummers van 1987;
de holen mb, rbo en rbb bevonden zich slechts in 1986 boven het blok;
in 1987 hing het blok 15cm hoger t.o.v. de waterlijn

Elke dag tussen 16.00 en 18.00 uur haalde ik de buizen uit het blok om te kijken of er eieren in zaten. De buizen die eieren bevatten werden meegenomen naar het 'natte lab'. Daar wikkelde ik een transparant plastic velletje om de buis heen dat ik aan een kant met plakband vastplakte. Met watervaste viltstift tekende ik op het plastic losse eieren en de contouren van met eieren bezette oppervlakken. Een merkteken met watervaste stift op de buis zelf zorgde ervoor dat het plastic elke dag op dezelfde manier om de buis gerold werd en tevens dat de buizen steeds op dezelfde manier in het blok teruggestopt werden. Zodoende verkreeg ik van elke nest-buis van elke dag een 'ei-plaatje' waarop precies aangegeven was welk oppervlak met eieren bezet was. Op het Biologisch Centrum heb ik met behulp van een Hewlett-Packard digitizer de oppervlaktes van alle ei-plaatjes gemeten op 0.1mm nauwkeurig. Van 49 broedsels is zowel het exacte aantal eieren geteld (uiteenlopend van 6 tot 1358 eieren) als het bezette oppervlak gemeten. Met deze gegevens is een lineaire regressielijn door nul berekend:

aantal eieren = oppervlak in mm * 1.369157 (R=0.9956611, p<<0.1%, n=49)
de gemiddelde afwijking tussen het getelde aantal en het met bovenstaande formule berekende aantal eieren is 6,5% met SD=5,5%, n=49 (d.w.z. dat de afwijking in 98% van de gevallen < 17,5% is).

Met behulp van bovenstaande formule is van elk ei-plaatje het gemeten oppervlak omgerekend in aantal eieren. Ik heb op deze manier niet alleen bepaald hoeveel eieren er elke dag in elke buis aanwezig waren, maar ook hoeveel eieren er elke dag bijgekomen en verdwenen waren, door steeds de ei-plaatjes van twee opeenvolgende dagen op elkaar te leggen en de verschillen in bedekt oppervlak te meten. Een buis kon namelijk op twee opeenvolgende dagen evenveel eieren bevatten terwijl er een groot aantal eieren bijgekomen en een even groot aantal eieren verdwenen waren. Deze aantallen kon ik alleen maar achterhalen voor zover de erbij gekomen eieren niet op een plek gelegd waren waar zojuist eieren verdwenen waren. De schattingen van erbij gekomen eieren en verdwenen eieren vallen dus altijd te laag uit. Dit geldt vooral voor de buizen met broedsels met ver ontwikkelde eieren, waarin vaak groepjes eieren uitkwamen en op de zo opengekomen plaatsen meteen weer eieren afgezet werden. Vaak zag ik hier en daar lichtgekleurde pasgelegde eieren tussen de donkere eieren met oogjes, waar de dag ervoor alle eieren nog donker gekleurd waren. Dit kon ik niet in de ei-plaatjes optekenen daar deze dan te onoverzichtelijk zouden worden. In 1987 telde ik soms de lichtgekleurde pasgelegde eieren. Als het er vele honderden per buis waren, kostte het teveel tijd om ze te tellen en dan noteerde ik een schatting op het oog in honderdtallen. (Hieruit bleek dat de gemeten verschillen in bezet oppervlak veel te lage aantallen gaven; met dit in het achterhoofd zijn wel de uit de metingen berekende aantallen eieren gebruikt.)

Van de ei-plaatjes in 1986 heb ik geschat welke verdwenen eieren uitgekomen dan wel opgegeten waren. In eerste instantie gebruikte ik daarvoor de gegevens van van de Leest (1987) die de ontwikkelingsduur van eieren tegen de watertemperatuur heeft uitgezet. Deze voldeden echter niet. Ten eerste durfde ik het verband niet te extrapoleren voor de lagere temperaturen; ten tweede veranderde de temperatuur altijd gedurende de dagen dat de eieren zich ontwikkelden. Ik heb toen de ei-plaatjes van vele opeenvolgende dagen met elkaar vergeleken en gezocht naar groepen eieren die tegelijk gelegd waren en tegelijk verdwenen. Als de tijd dat deze eieren in het nest gezeten hadden grofweg overeen kwamen met de (geëxtrapoleerde) ontwikkelingsduur volgens de gegevens van van de Leest

ging ik ervan uit dat deze eieren uitgekomen waren. Alle eieren die binnen kortere tijd verdwenen noteerde ik als opgegeten. (De aantallen steeds berekend uit het gemeten oppervlak.) Bovendien kwamen eieren vaak uit terwijl ik ei-plaatjes aan het tekenen was. Natuurlijk konden eieren ook opgegeten zijn als ze op het punt stonden uit te komen. De aantallen opgegeten eieren zullen dus te laag en de aantallen uitgekomen eieren te hoog zijn geschat. Ik heb echter opgemerkt dat eieren meestal binnen enkele dagen nadat ze gelegd waren opgegeten werden.

2.4 Het vangen, merken en opmeten van de vissen.

Aan het begin van beide voortplantings-seizoenen heb ik elk mannetje dat het blok bezocht en elk vrouwtje dat ik in de haven tegenkwam gevangen. Gedurende de rest van het seizoen ving ik nieuwe vrouwtjes die het blok bezochten en nieuwe mannetjes die zich in het blok vestigden. Mannetjes die in een kunstmatig nest zaten ving ik door met een vinger de opening van de nest-buis af te sluiten en de buis uit het blok te halen. Vrouwtjes en mannetjes die niet in een nestbuis zaten ving ik door in een snelle beweging een schepnetje over de vis te zetten. De gevangen vissen werden gemerkt en opgemeten, en weer terug in zee gegooid. Vissen voor de aquaria ving ik niet in de haven, maar bij het 'strandje' (zie figuur 1).
De vissen werden gemerkt door onderhuidse injectie met alcyaan-blauw (naald 30G½). Verschillende combinaties van vlekken op en tussen de donkere laterale dwarsbanden maakte individuele herkenning voortaan mogelijk.
De totale lengte (Total Length = TL) van de vissen werd gemeten met een geodriehoek op de mm nauwkeurig.

2.5 Het protocolleren bij het blok.

In 1986 heb ik de eerste vier weken met behulp van een cassette-recorder in een onderwaterhuis geprotocolleerd. Hiervoor moest ik met perslucht duiken omdat de microfoon in een 'apesnoet' aan de ademautomaat zat. Daarna heb ik voortaan met potlood op een pvc-leitje (A4-formaat) geprotocolleerd; dit kon snorkelend gebeuren. Het protocolleren gebeurde op ± 1 m afstand voor het blok in het water hangend. Bijna elke dag protocolleerde ik een uur aan een stuk, soms twee uren. Aan het begin van het seizoen protocolleerde ik tussen 9.00 en 12.00 uur en eventueel tussen 15.00 en 17.00 uur. Later in het seizoen ben ik steeds vroeger gaan protocolleren, namelijk tussen 6.00 en 9.00 uur, wegens verschuiving van de sexuele activiteit naar vroeger op de dag.
De protocollen die ik op cassette had ingesproken gaven een tijdsbasis op de seconde nauwkeurig. Bij het protocolleren op leitje noteerde ik bij elke gebeurtenis het tijdstip op de minuut nauwkeurig. Per protocol noteerde ik welke nestbuizen door welke mannetjes bezet waren, of er eieren in de nestbuizen waren, de weersomstandigheden en datum en begin- en eind-tijdstip. Gedurende het hele uur noteerde ik de gedragingen van mannetjes en vrouwtjes tijdens interacties. Een interactie definiëer ik als volgt. Wanneer een mannetje zijn bezigheden onderbreekt (meestal waaieren) met gedragingen als reactie op de nadering van een vrouwtje ofwel wanneer een vrouwtje haar bezigheden onderbreekt (stilzitten, happen of langszwemmen) met gedragingen gericht op een mannetje, dan begint een interactie tussen het betreffende mannetje en het betreffende vrouwtje. Een interactie

eindigt als zowel het mannetje als het vrouwtje hun normale bezigheden hervatten of als een van beide wegzwemt. Bij elke interactie noteerde ik het tijdstip, de identiteit van het mannetje en van het vrouwtje als ze gemerkt waren, het holnummer, alle gedragingen die elk van beide dieren uitvoerde en op hoeveel cm afstand van het hol het vrouwtje bij elke gedraging was. Als een vrouwtje een hol bezocht had noteerde ik of zij een rode legpapil had. Ongemerkte vrouwtjes gaf ik ter plekke een tijdelijk nummer zodat ook van deze vrouwtjes gedurende het uur gevolgd kon worden of zij in meerdere interacties op het blok verwikkeld raakten. In 1986 protocolleerde ik ook interacties met mannetjes die natuurlijke holletjes boven het blok bewoonden. Naast de interacties protocolleerde ik allerlei bijzondere gebeurtenissen als die mij relevant leken. Soms leek het mij nodig om tussentijds een nest-buis te controleren op de aanwezigheid van eieren en het resultaat noteerde ik dan.

Ik protocolleerde in 1986 met de cassette-recorder en op leitje van 16 juni tot 22 juli tevens de tijd die elk mannetje buiten zijn hol doorbracht (op cassette op de seconde nauwkeurig en op leitje op de minuut nauwkeurig). Later in het verslag zal ik dit 'tijdsprotocollen' noemen.

2.6 Continu-waarnemingen

Om te onderzoeken hoe de sexuele activiteit over de dag verdeeld is, zijn er continu-waarnemingen gedaan. Vanaf 6.00 uur tot 20.00 uur op 18/5 en 25/5 1987 en vanaf 6.00 uur tot 18.00 op 19/5 en 10/6 1987 is er onafgebroken bij het blok geprotocolleerd. Hierbij werden maar de helft van de kunstmatige holen, nl. de holletjes 6 t/m 10, geobserveerd, en er werd slechts genoteerd wanneer een vrouwtje een hol binnenging en wanneer een vrouwtje een hol verliet (holnummer en tijdstip), eventueel de identiteit van gemerkte vrouwtjes en of een vrouwtje met rode legpapil uit het hol kwam. Om 6.00 uur werd genoteerd welke mannetjes in welke holen zaten. Na elk uur werd de waarnemer door een volgende waarnemer afgelost, waarbij de eerste aan de tweede doorgaf in welke holen zich nog vrouwtjes bevonden. Op deze dagen werden pas na het beëindigen van de continu-waarnemingen de buizen uit het blok gehaald voor het tekenen van de ei-plaatjes.

2.7 Het 'cursus-blok'

Voor de studenten van de cursus Oecosystemen van Mediterrane rotskusten 1987 zijn een betonblok en een betonblok met cement met elk 5 gaten waarin nest-buizen, in zee neergezet op de rotsblokken in vak F (figuur 1), met de bovenkant 20-50cm onder de waterspiegel. Na de cursus, vanaf 1 juni heb ik elke ochtend gekeken welke mannetjes de holletjes bewoonden en of er paringen aan de gang waren, en elke ochtend en elke avond de eieren in de buizen geteld of grote aantallen op het oog geschat. Van deze buizen heb ik geen ei-plaatjes getekend. De waarnemingen aan dit 'cursus-blok' zijn slechts gebruikt in sectie 3.1.1 Manipulaties in het veld.

2.8 Manipulaties met blok-nesten

De volgende experimenten zijn uitgevoerd om de hypothese te testen dat ongeacht de eigenschappen van de mannetjes zelf er meer eieren bij een mannetje afgezet worden als zijn nest eieren bevat dan wanneer zijn nest leeg is.

In 1986 heb ik op 15/6 de buizen met broedsels van de holen 2, 4, en 6 t/m 10 door lege buizen vervangen (de holen 1, 3 en 5 waren al langere tijd door *P. incognitus* mannetjes bezet). Hierbij dient vermeld te worden dat tijdens mijn afwezigheid van 10/6-14/6 de buizen van de holen 2, 4 en 7 t/m 10 door de storm uit het blok geslagen waren en op de bodem lagen. De *P. sphinx* mannetjes bevonden zich niet in de nestopeningen van het blok. (De gaten in het blok zijn van achteren open en hierdoor treed een ander waterstroom-effect op bij het waaieren dan in de van achteren gesloten buizen). Na het installeren van nieuwe lege buizen heb ik de *P. sphinx* mannetjes, die op enkele meters afstand van het blok rondzwommen, naar het blok toegejaagd. Spoedig werden de kunstmatige holletjes weer bezet.

Daarna heb ik driemaal een lege nest-buis van een *P. sphinx* mannetje vervangen door een nest-buis met een *P. incognitus* broedsel (een van de blok-buizen die door deze soort bewoond werd). Eenmaal heb ik een nestbuis met 35 eieren door een lege buis vervangen. Tweemaal heb ik met vaseline *P. sphinx* eieren tegen de binnenwand van een nest-buis geplakt. Deze eieren had ik voorzichtig met een spateltje losgemaakt uit een nest-buis in het aquarium.

Ik had besloten om in 1987 niet weer zo drastisch alle buizen met broedsels tegelijk door lege buizen te vervangen. In 1987 heb ik over de hele onderzoeksperiode verspreid 40 manipulaties met nest-buizen uitgevoerd. In totaal heb ik in 1987 in het blok 17 x een buis met broedsel door een lege buis vervangen, 1 x een buis met broedsel door een buis met 1 ei, en 12 x een lege buis door een buis met eieren, en in het 'cursus-blok' heb ik 10 x een buis met broedsel door een lege buis vervangen. Twee nest-buizen - van hol 4 en hol 10 - zijn gedurende de hele onderzoeksperiode nooit verwisseld. Deze dienden als controle om te zien hoe het broedsucces onder natuurlijke omstandigheden verloopt.

De aantallen eieren waar het bij deze manipulaties om ging zullen in het hoofdstuk Resultaten en Conclusies, sectie 3.3.1. vermeld worden.

2.9 De aquaria

Zowel in 1986 als in 1987 heb ik op STARESO drie aquaria ingericht. Dit waren witte ondoorzichtige plastic bakken met een volume van 80 x 40 x 25 cm^3. Deze bakken stonden buiten omdat ik een natuurlijke dag-nacht cyclus wilde handhaven. Er stroomde voortdurend vers zeewater door de bakken. Dit werd van enkele cm's hoogte ingevoerd met een slang (ø 8mm), waarvan ik de doorstroom kon regelen met behulp van klemmen. Het water verliet de bak door over een lager gedeelte van de rand van de bak, met daarvoor een stukje vitrage gespannen, te stromen. Elke dag tussen 12.00 en 14.00 uur mat ik de watertemperatuur in de bakken. Door de doorstroom van het zeewater te regelen zorgde ik ervoor dat de watertemperatuur nooit meer dan 2°C boven de watertemperatuur van de zee uitkwam en nooit hoger werd dan 26°C, omdat dit de maximale watertemperatuur voor de Middelandse Zee is. In 1986 bleek na enkele weken dat de vissen regelmatig over de rand van de bak sprongen. Voortaan werd dit voorkomen door een ±10cm hoge schutting langs de rand van de bakken van een stijf vitrage-achtig materiaal, met wasknijpers vastgezet. Voor zuurstof-voorziening in de bakken werd gezorgd met behulp van een electrisch luchtpompje met bruissteentjes. De bakken werden ingericht met een of twee stenen uit zee met daarin geboorde gaten waarin de nest-buizen geschoven konden worden. De bolle achterkant van de buizen werd wederom van binnen uit verduisterd en vlak gemaakt met een stukje plasticine. De buizen werden in de gaten vastgezet met plasticine.

In de bakken zaten een vrouwtje en een of twee mannetjes. Regelmatig werden er andere individuen in de bakken geplaatst voor de experimenten. Eens in de twee dagen werden de vissen gevoerd met verse zeeëgel-gonaden en zo af en toe met levende mysis-garnaaltjes. Elke avond tussen 17.00 en 24.00 uur telde ik de eieren in de nest-buizen bij aantallen <±500 en tekende ik ei-plaatjes en telde ik hoeveel eieren erbij gekomen waren. Dit laatste kon gemakkelijk omdat er maar één vrouwtje in elke bak zat, die niet meer dan enkele honderden eieren per keer legde en dat meestal eens in de twee dagen. Daardoor waren nieuwe eieren op het oog te onderscheiden van eieren die enkele dagen verder in ontwikkeling waren. Ook door vergelijken met eerdere ei-plaatjes was het aantal gelegde eieren steeds exact te bepalen.

In periode augustus t/m december 1986 zijn drie aquaria gebruikt op het Biologish Centrum (Haren) van de afdeling mariene zoölogie. Deze glazen bakken hebben een volume van 58 x 32 x 35 cm^3. Door deze bakken stroomt continu kunstmatig zeewater - leidingwater met 1 kg per 30 liter WIMEX hw Meeressalz + Bio-Elemente - via een invoer onderin de bak en een uitvoer

bovenin de bak. De zuurstof-voorziening is geregeld door luchttoevoer via een bruissteentje. De watertemperatuur is vrij constant 19 à 20°C. De bakken zijn van boven afgedekt met een transparant plastic deksel. 30 cm boven de bakken zijn TL-buizen geïnstaleerd (Philips TL 20W/33), die met behulp van een tijdklok een lichtregime verzorgden van licht van 6.00 tot 21.00 uur en donker van 21.00 tot 6.00 uur (geen schemerperiode). Aan het plafond van de aquarium-ruimte zitten echter ook TL-buizen (Sylvania F40W/cw/IRS, cool white), die een ander lichtregime verzorgden, van 7.00 tot 19.00 uur licht. In de bakken zitten tegen de achterwand rechthoekige blokken van gips (50 x 9 x 26 cm^3) met daarin gaten waarin glazen reageerbuizen (ø 12mm, lengte 100mm) passen. De glazen achterwand van de aquaria is verduisterd met zwart landbouw-plastic.

In elk van twee aquaria hield ik een vrouwtje en twee mannetjes met twee nest-buizen. Het derde aquarium diende als reservoir voor de rest van de vissen. De vissen werden regelmatig verwisseld voor de experimenten. De vissen werden eens in de twee dagen gevoerd met gepelde garnalen. Eens in de twee dagen tussen 17.00 en 24.00 uur telde ik de eieren in de buizen bij aantallen <±500 en tekende ik ei-plaatjes en telde ik hoeveel eieren erbij gekomen waren.

2.10 De experimenten in de aquaria

In de aquaria zijn experimenten gedaan om de hypothese te toetsen dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor mannetjes met eieren in het nest en dat dit criterium belangrijker is voor de partnerkeuze van de vrouwtjes dan eigenschappen die direct aan de mannetjes zelf af te lezen zijn.
De experimenten in de aquaria verliepen vaak niet helemaal zoals de bedoeling was door allerlei onvoorziene omstandigheden (zoals het breken of het niet passen van nest-buizen, het verdwijnen of sterven van vissen, of het plotseling niet willen leggen van vrouwtjes). Daarom zal ik de exacte toedracht van elk experiment pas bij de resultaten vermelden. Hier volgt een beschrijving van de experimenten zoals ze bedoeld waren.

In een aquarium bevinden zich een vrouwtje en twee mannetjes die zich elk in een lege nest-buis gevestigd hebben. Het vrouwtje zet eieren af bij een van de twee mannetjes al naar gelang haar voorkeur. Als het vrouwtje 6 x achterelkaar bij het zelfde mannetje eieren heeft afgezet kan worden aangenomen dat dit geen toeval is maar dat zij een voorkeur voor het betreffende mannetje vertoont.

De nulhypothese is dat steeds de kans dat bij een bepaald mannetje eieren afgezet worden voor beide mannetjes 50% is. Dan is de kans dat 6 x achterelkaar bij hetzelfde mannetje eieren worden afgezet $2 \times ½^6 = 0{,}03125$. De kans op deze gebeurtenis is zo klein (<5%) dat dan de nulhypothese verworpen moet worden.

Vervolgens worden de nest-buizen met en zonder eieren verwisseld, waarbij de mannetjes elk hun eigen hol houden en dus een andere buis krijgen. Als dan vervolgens het vrouwtje bij het andere mannetje haar eieren afzet, en wel 5 x, dan kan worden aangenomen dat het vrouwtje nu een voorkeur voor dat mannetje vertoonde.

Nulhypothese is dat de kans dat bij dat mannetje eieren afgezet worden steeds ½ is. Als de gebeurtenis plaatsvind dat 5 x achterelkaar bij dat mannetje eieren afgezet worden moet de nulhypothese verworpen worden omdat de kans op deze gebeurtenis onder de nulhypothese $½^5 = 0{,}03125$, dus <5% is.

Het is dan aannemelijk dat het vrouwtje steeds een voorkeur vertoonde voor het mannetje met eieren in zijn nest, ook al is dat niet steeds hetzelfde mannetje.

2.11 Het afzoeken van de haven.

Om de home-ranges van de vrouwtjes te bepalen is de kademuur van de haven in vakken verdeeld van ±5m lengte. De vakken werden genummerd. De vakken werden begrensd door herkennings-tekens boven water op de kademuur zoals afwaterings-gootjes en boot-ringen, die al snorkelend te zien waren. Elke ochtend na het waarnemen aan het blok zwom ik de hele kademuur langs met mijn blik gericht tot 1m onder de waterspiegel. Hierbij moest ik soms de vakken 5 t/m 8 overslaan omdat de boot daar tegen de kademuur lag. Ongeveer eens in de twee weken zwom ik het hele gebied af dat in figuur 1 is afgebeeld, tussen de rotsblokken en de betonnen tetrapoden kijkend. Hiervoor had ik een indeling in vakken met letters gemaakt die herkenbaar waren aan rotspunten en hoeken in de kustlijn. De indeling en de nummering en de letters van de vakken is te zien in figuur 1. Steeds als ik een gemerkt vrouwtje tegenkwam noteerde ik haar identiteit en het nummer of de letter van het vak waarin zij zich bevond. Ook noteerde ik de aanwezigheid van ongemerkte vrouwtjes met bijbehorende vaknummers of -letters, welke ik dan meestal probeerde te vangen (om te merken en op te meten).

2.12 Het protocolleren van de tijdsbesteding van de vrouwtjes

In 1986 zijn met behulp van de cassette-recorder enkele protocollen gemaakt van het gedrag van verschillende vrouwtjes op verschillende tijden van de dag, om een globaal idee te krijgen van de tijdsbesteding van de vrouwtjes. Ik zocht dan een gemerkt vrouwtje op en sprak op de cassette in alles wat het vrouwtje deed: stilzitten, zwemmen (afgelegde afstand), happen, en interacties met dieren van een andere of de eigen soort, met mannetjes of vrouwtjes. Enkele vrouwtjes zijn in de haven geprotocolleerd, sommigen bij de rotsen bij het strandje (zie figuur 1).

2.13 De peepshow

Ik wilde graag eens binnen in een nest kijken om te zien of het mannetje zelf of een vrouwtje tijdens een holbezoek eieren eten en om te zien hoe een vrouwtje eieren afzet en het mannetje ze bevrucht. Hiervoor ontwierp ik een provisorisch systeem dat ik de peepshow noemde. In een van de aquaria stelde ik een reageerbuis zodanig op dat de opening door een gat in een houten balkje van 1cm dikte stak. Het balkje klemde ik tussen de wand en een steen zodat de buis horizontaal was. Achter het balkje stak de buis door een gat in een stuk autobinnenband, zodat de buis zich in een duistere ruimte bevond. (Eerder was al gebleken dat de vissen een losse glazen buis niet als nest accepteren, waarschijnlijk omdat het binnen dan niet donker is.) De autobinnenband was aan beide open uiteinden dichtgeklemd met wasknijpers. Eén uiteinde stak verticaal boven het water uit. Als ik wilde kijken maakte ik dit uiteinde open en drukte mijn gezicht ertegenaan zodat er geen licht langs kon lekken. Ik kon dan zien wat zich binnen in de buis afspeelde doordat er genoeg licht door de opening van de nest-buis naar binnen viel.

Op 25/7 en 26/7 1986 is gedurende een aantal uren geprotocolleerd wat zich in de peepshow-nestbuis in het aquarium afspeelde, op 25/7 op een leitje en op 26/7 met de cassette-recorder.

HOOFDSTUK 3 RESULTATEN EN CONCLUSIES

3.1 Het voortplantings-gedrag

3.1.1 De aanvang van het voortplantings-seizoen

Zowel in 1986 als in 1987 werd er voor 26 april nog geen sexuele activiteit waargenomen. In 1986 vanaf 11 april en in 1987 vanaf 18 april zwommen de mannetjes vooral rond langs het substraat en gingen soms kort verschillende holletjes binnen (tot enkele minuten). Als de mannetjes in holletjes zaten waaierden zij niet (toen het voortplantingsseizoen op gang was waaierden mannetjes wel, ook al bevonden zich geen eieren in het hol) en werden er geen sexuele interacties met vrouwtjes waargenomen. Wel werd er vanaf 20 april steeds meer aggressief gedrag vertoond door mannetjes die (tijdelijk) een hol bezet hadden: dreigend vertoon vanuit het hol (vinnen stijf zetten, kopknikken, en half uit het hol komen), en aanvallen gekenmerkt door bijten en lateraal vertoon buiten het hol (met alle vinnen stijf zich op enkele centimeters afstand van elkaar lateraal ten opzichte van de ander opstellen en om elkaar heenzwemmen).

In 1986 is het eerste vrouwtje met rode legpapil op 26 april waargenomen en de eerste eieren op 30 april. In 1987 zijn beide verschijnselen op 26 april voor het eerst waargenomen. Ook daarna hadden de meeste mannetjes nog een periode waarin zij afwisselend in verschillende holletjes zaten (in meerdere op één dag en verschillende pér dag) voordat zij zich permanent in een hol vestigden en broedsels kregen. Deze periode, die ik de periode van settlement noem, valt niet voor alle mannetjes gelijktijdig (tabellen 37 en 39 in bijlage 1).

Het begin van het voortplantings-seizoen zou door daglengte en/of watertemperatuur bepaald kunnen worden. De daglengte bij aanvang van het voortplantings-seizoen was in beide jaren hetzelfde. De watertemperatuur was op 26 april 1986 14.3°C en op 26 april 1987 15.5°C. Ook na het bekijken van de grafieken van de temperatuur op elke dag (figuur 22 a en b in bijlage 2) valt hier weinig over te zeggen. Misschien is de stijging van de temperatuur bepalend? Misschien moet de temperatuur een bepaald aantal dagen boven een critische grens geweest zijn? In de winter is de watertemperatuur 12-13°C.

3.1.2 Beschrijving van de gedragingen tijdens interacties

Hieronder volgt een beschrijving van de gedragingen die uitgevoerd kunnen worden door een mannetje of een vrouwtje tijdens een interactie.
In figuur 3 is te zien hoe een sexuele interactie kan verlopen. De pijlen geven een volgorde in de tijd aan. Niet alle gedragingen vinden tijdens elke interactie plaats. (Gebaseerd op 1282 geprotocolleerde interacties.)

mannetje waaiert - het mannetje zit in het hol, meestal met de kop net buiten de opening, en waaiert met een of met beide borstvinnen, d.w.z. maakt ab- en adducerende bewegingen met een of met beide borstvinnen.

vrouwtje nadert tot 40-10cm - een vrouwtje komt aanzwemmen en nadert hierbij het hol waarin het betreffende mannetje zit tot op 40-10 cm afstand.

mannetje ½ - het mannetje komt met de helft van zijn lichaam uit het hol naar buiten

mannetje kopknikt - het mannetje maakt vertikale bewegingen met zijn lichaam.

mannetje dorsale vin stijf - het voorste gedeelte van de dorsale vin of de gehele dorsale vin staat stijf rechtop (in tegenstelling tot het slap langs het lichaam hangen).

mannetje zwemt toe en pikt - het mannetje komt uit zijn hol, zwemt op het vrouwtje toe en pikt naar haar.

vrouwtje gaat weg - het vrouwtje zwemt van het hol vandaan.

vrouwtje nadert tot 5-0cm - het vrouwtje nadert het hol tot op 5-0 cm afstand; indien zij hierbij haar buik naar het hol toe richt wordt dit omschreven als **vrouwtje biedt zich aan**.

mannetje siddert - het mannetje maakt een snelle horizontale kronkelende beweging met zijn lichaam, terwijl hij meestal met meer dan de helft van zijn lichaam in het hol zit.

vrouwtje probeert in in hol te komen - het vrouwtje brengt haar staart in de ingang van het hol en probeert zich langs het mannetje in het hol te dringen.

mannetje verspert ingang - zie hierboven; het mannetje gaat midden voor de ingang in het hol zitten en spreidt zijn vinnen enigszins uit, waardoor hij het vrouwtje belet binnen te komen (in tegenstelling tot zich tegen een wand aandrukken om het vrouwtje langs te laten)

mannetje pikt - terwijl het vrouwtje in het hol probeert te komen pikt het mannetje vanuit het hol naar haar.

mannetje gaat uit hol - het mannetje komt geheel uit zijn hol naar buiten.

vrouwtje gaat in hol - het vrouwtje gaat met haar gehele lichaam het hol binnen.

mannetje gaat in hol - het mannetje gaat met meer dan tweederde van zijn lichaam het hol in (staart eerst).

vrouwtje verlaat hol - het vrouwtje komt geheel uit het hol naar buiten.

mannetje cirkelt rond hol - het mannetje zwemt in een ellipsvormige baan rond de ingang van het hol, waarbij hij versnelt als hij naar de ingang toe zwemt.

mannetje pikt naar ingang - het mannetje pikt naar de ingang van zijn hol, waar dan meestal de kop van het vrouwtje te zien is.

vrouwtje zet eieren af en mannetje bevrucht ze - ook wel **paring** genoemd - terwijl het vrouwtje en het mannetje samen in het hol zitten is meestal alleen de kop van het mannetje te zien, soms echter komt het vrouwtje even met de kop in de ingang, waarbij het mannetje half of helemaal uit het hol komt; het mannetje siddert soms in het hol (ongeveer eens in de 5 minuten) wat misschien samenvalt met de ejaculatie (Guitel 1893 en voor *B. pholis* Wickler geciteerd in Gibson 1969); als het vrouwtje na 1 tot 160 minuten uit het hol komt met een rode legpapil heeft zij zeer waarschijnlijk eieren afgezet in het hol en heeft het mannetje ze met zijn sperma bevrucht.
Als het vrouwtje binnen enkele minuten het hol met rode legpapil verlaat heeft zij niet altijd eieren afgezet, als zij langer in het hol is gebleven wel; een rode legpapil geeft niet met zekerheid aan dat het vrouwtje eieren heeft afgezet.
Omdat ik niet altijd kon controleren of een vrouwtje tijdens een holbezoek eieren had afgezet of niet heb ik hiervoor de volgende beslissings-regels opgesteld (waarbij opgemerkt moet worden dat hierbij dus fouten gemaakt kunnen zijn; de beslissings-regels zijn echter op grond van vele waarnemingen opgesteld zodat de kans op foute beslissingen minimaal is):

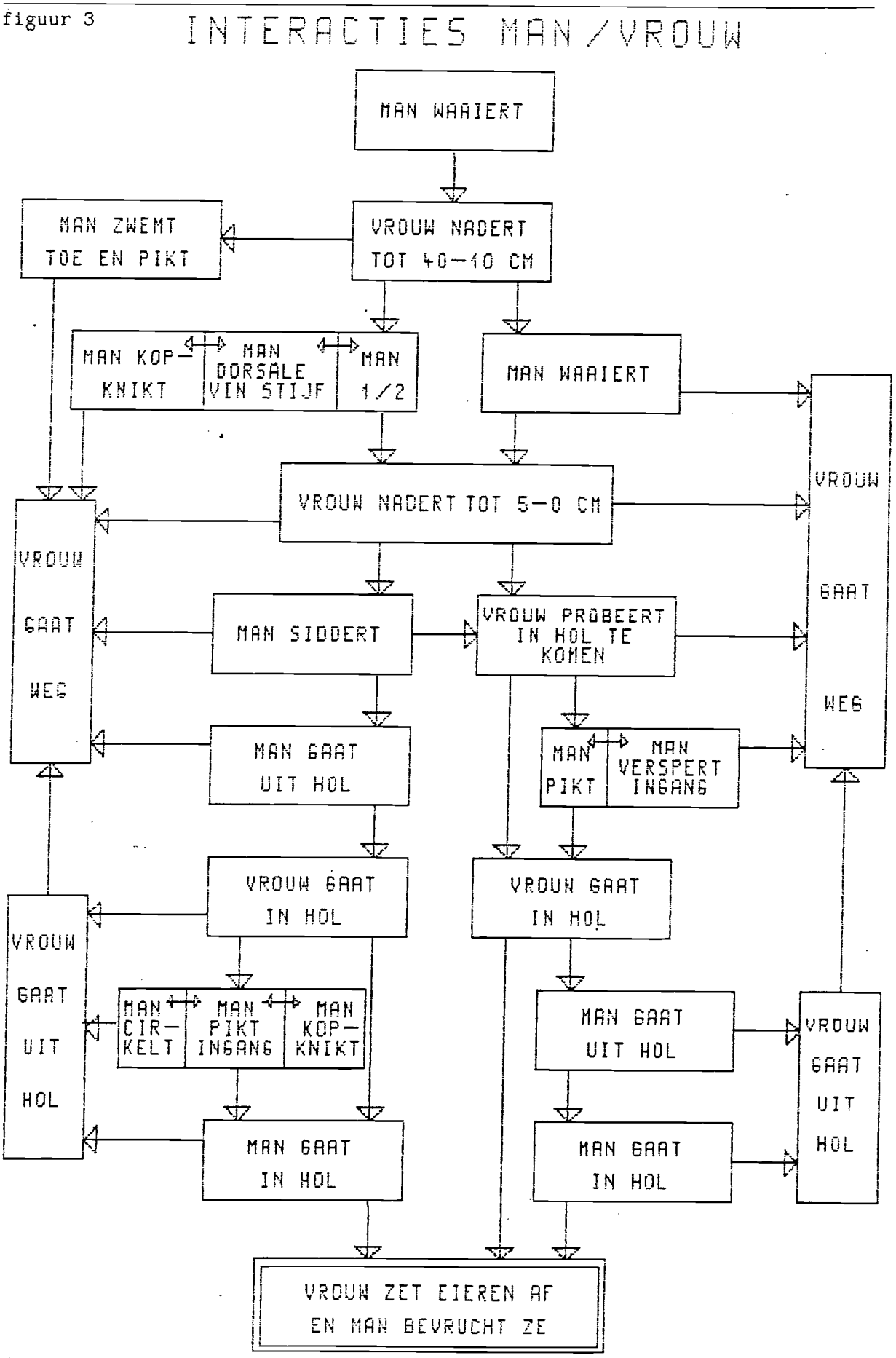
Als ik niet gecontroleerd heb of er eieren zijn bijgekomen, en

(1) indien het holbezoek minder dan 15 minuten duurde:
- als het mannetje in het hol gesidderd heeft (wsch. ejaculatie) èn het vrouwtje een zeer dikke rode legpapil had, noteer ik **paring**;
- als dit niet het geval was noteer ik **geen paring**;

(2) indien het holbezoek meer dan 15 minuten duurde:
noteer ik **paring**;

(3) indien een holbezoek aan het begin van een waarnemingsuur reeds begonnen was en dan nog 1 tot 15 minuten voortduurde, ofwel een holbezoek reeds 1 tot 15 minuten aan de gang was aan het eind van een waarnemingsuur, welke holbezoeken dus mogelijk veel langer duurden dan de waargenomen tijdsduur:
- als het vrouwtje een rode legpapil had èn aan het eind van de dag blijkt dat er meer dan honderd eieren in het nest zijn bijgekomen noteer ik **paring**;
- als dit niet het geval is noteer ik **geen paring**.

figuur 3



pijlen geven aan dat de ene gedraging op de andere kan (maar niet hoeft te) volgen
de gedragingen in de vakjes worden in de tekst toegelicht

3.1.3 Hoeveel eieren legt een vrouwtje? Hoe vaak? En hoeveel per keer?

In 1987 is van 12 vrouwtjes in de aquaria gevolgd hoe vaak ze eieren afzetten en hoeveel. De resultaten staan in de volgende tabel.

Tabel 1

vrouw lengte	periode (dagen)	totaal aantal	per dag	aantal keer	gemiddeld per keer	SD	range	gemiddeld interval in dagen	SD	range
54 mm	18	2593	144	9	288	147	62-546	2.0	0.5	1-3
50 mm	23	1983	86	8	248	133	2-379	2.9	1.1	1-5
50 mm	14	629	50	3	210	53	150-250	4.7	2.1	3-7
49 mm	30	3248	108	10	325	175	1-511	3.0	1.9	1-8
49 mm	20	3365	168	12	280	169	32-700	1.7	0.8	1-3
49 mm	14	653	47	4	163	31	128-200	3.5	1.3	2-5
48 mm	11	1918	174	6	320	89	248-453	1.8	0.4	1-2
47 mm	20	6169	309	11	561	194	316-897	1.8	0.4	1-2
47 mm	16	3665	229	7	524	126	365-670	2.3	0.8	2-4
47 mm	6	475	79	4	119	80	8-192	1.5	0.6	1-2
44 mm	24	3443	144	11	313	120	52-572	2.2	0.8	1-3
33 mm	12	787	66	5	157	72	52-249	2.4	1.5	1-5

De cijfers in de vierde kolom geven aan hoeveel eieren een vrouwtje gemiddeld per dag heeft gelegd en zijn berekend uit de cijfers in de derde kolom (totaal aantal gelegde eieren gedurende de observatie) gedeeld door de cijfers in de tweede kolom (aantal dagen van observatie). Deze cijfers zijn gebruikt om te onderzoeken of er een correlatie is tussen de lengte van de vrouwtjes en het aantal eieren dat zij leggen, m.b.v. de Spearman-correlatie-toets. Deze toets wijst uit dat er absoluut geen correlatie is tussen beide grootheden. (r_s=0.173, p>>20%).
Alle legsels van bovenstaande vrouwtjes tesamen genomen levert het volgende op

Tabel 2

gemiddeld per keer	SD	range	gemiddeld interval in dagen	SD	range
317	186	1-897	2.3	1.2	1-8

In 1986 is van 6 vrouwtjes in de aquaria gevolgd hoeveel eieren ze afzetten en hoe vaak.

-lengte 38 mm: na drie dagen 250 eieren afgezet (daarna in zee teruggezet)
-lengte 44 mm: na 20 dagen geen eieren afgezet (daarna in zee teruggezet)
-lengte 46 mm: na 14 dagen geen eieren afgezet (zelfs niet in buis met broedsel broedsel van 800 eieren die ze na drie dagen aangeboden kreeg; daarna in zee teruggezet)

Van de drie vrouwtjes die meerdere keren achtereenvolgens eieren hebben afgezet zijn de gegevens in onderstaande tabel te vinden.

Tabel 3

vrouw lengte	periode (dagen)	totaal aantal	per dag	aantal keer	gemiddeld per keer	SD	range	gemiddeld interval in dagen	SD	range
47 mm	63	5495	87	24	229	149	2-467	2.2*	1.0	1-5
47 mm	43	2654	62	8	332	181	214-759	3.6*	4.2	1-13
42 mm	16	1344	84	6	224	133	14-383	2.6	1.5	1-5

De Student-T-toets heeft tussen deze drie vrouwtjes geen significant verschil aangetoond, noch wat betreft het gemiddeld aantal eieren dat per keer afgezet wordt noch wat betreft het gemiddeld aantal dagen tussen het ei-afzetten. ($p>>5\%$)

Alle legsels van deze drie vrouwtjes tezamen genomen levert het volgende op

Tabel 4

gemiddeld per keer	SD	range	gemiddeld interval in dagen	SD	range
250	156	2-759	2.5*	2.1	1-13

*:hier is de periode na het laatste legsel niet meegerekend

Samenvattend:
De vrouwtjes in de aquaria leggen meestal eens in de 2 á 3 dagen eieren; soms echter leggen zij op twee opeenvolgende dagen en soms zitten er meer dagen (tot wel 12) tussen het ei-leggen in. Hierin bestaat bij elk vrouwtje én tussen de vrouwtjes onderling zeer veel variatie. Ook bestaat er veel variatie bij elk vrouwtje en tussen de vrouwtjes onderling wat betreft het aantal eieren dat gelegd wordt: gemiddeld zo'n 300 per keer, variërend van slechts 1 ei tot 897 eieren. Voor beide variabelen is geen significant verschil aangetoond tussen de drie vrouwtjes van 1986. Bij de vrouwtjes van 1987 bestaat er geen correlatie tussen de lengte van de vrouwtjes en het aantal eieren dat zij gemiddeld per dag hebben afgezet.

3.1.4 Hoe vaak paren vrouwtjes op één dag?

Protocollen 1986 en 1987.
In totaal zijn er 1282 interacties geprotocolleerd, waarvan er 231 tot paring leidden. Hierbij is 10 keer waargenomen dat een bepaald vrouwtje achtereenvolgens met twee verschillende mannetjes op een dag paarde. Van 8 gevallen zijn de volgende gegevens bekend: Tabel 5.

Tabel 5

eerste paring			tweede paring		
broedsel-grootte	parings-duur	aantal ei. gelegd	broedsel-grootte	parings-duur	aantal ei. gelegd
4399	10 min.	?	349	27 min.	?
2197	>28 min.	?	0	16 min.	?
0	4 min.	1	1206	>3 min.	?
5554	>9 min.	?	3970	9 min.	?
100	?	?	6596	?	?
1206	?	?	240	>14 min.	?
0	1 min.	?	0	1 min.	2
71	9 min.	?	353	8 min.	?

Er is een keer waargenomen dat een bepaald vrouwtje achtereenvolgens met drie verschillende mannetjes op een dag paarde. Hierover zijn de volgende gegevens bekend:

eerste paring, -paringsduur >10 min.

tweede paring, -broedselgrootte 9 eieren
-paringsduur 3 min.
-2 eieren gelegd

derde paring -broedselgrootte 54 eieren
-paringsduur 9 min.
-20 eieren gelegd

Er is 6 keer waargenomen dat een bepaald vrouwtje twee maal op een dag met hetzelfde mannetje paarde. In vier gevallen betrof het mannetjes met grote broedsels (>1000 eieren); in een geval betrof het een mannetje met een broedsel van ± 350 eieren; in een geval betrof het een mannetje dat in eerste instantie een leeg nest had, waarin het vrouwtje 's ochtends ± 100 eieren legde en 's middags nog eens 120 eieren.

Continu-waarnemingen 1987.
Tijdens de continu-waarnemingen zijn 52 paringen waargenomen. Eenmaal is waargenomen dat een vrouwtje direct na elkaar met drie verschillende mannetjes paarde. De volgende gegevens zijn hierover bekend:

eerste paring, -broedselgrootte 5300 eieren
-paringsduur 40 min.
tweede paring, -broedselgrootte 6 eieren
-paringsduur 30 min.
-22 eieren gelegd
derde paring, -broedselgrootte 2297 eieren
-paringsduur 8 min.

Waarnemingen in de aquaria 1987.
In totaal zijn er 90 dagen waarop een vrouwtje in een van de drie aquaria eieren afzette geregistreerd. In 9 gevallen had het vrouwtje op dezelfde dag in beide nestbuizen, dus bij twee verschillende mannetjes, eieren gelegd. De volgende gegevens zijn hierover bekend: Tabel 6.

Tabel 6

eerste paring		tweede paring	
broedsel-grootte	aantal ei. gelegd	broedsel-grootte	aantal ei. gelegd
0	veel	0	1
0	50	0	266
250	66	450	386
0	559	0	10
0-100*)	34	0	150
0	159	0	1
8	113	0	10
0	453	0	7
0	60	0	2

*) in dit nest waren de dag ervoor 100 eieren; op de betreffende avond zaten er slechts de 34 nieuwe eieren in

het is niet bekend of deze 34 eieren gelegd zijn voor- of nadat het broedsel van 100 eieren verdwenen was.

Samenvattend:
Uit de protocollen, de continu-waarnemingen en de aquarium-waarnemingen blijkt dat een vrouwtje de eieren die ze op een bepaalde dag afzet kan verdelen over verschillende nesten. Soms verdeelt een vrouwtje haar eieren over twee nesten met grote broedsels, soms over twee nesten waarvan het een wel een (groot) broedsel bevat en het ander geen (of een klein) broedsel bevat, en soms verdeelt een vrouwtje haar eieren over twee lege nesten. Opgemerkt dient te worden dat vrouwtjes mogelijk nog met veel meer verschillende mannetjes op een dag paren. In de aquaria beperkte de proefopstelling de mogelijkheden echter tot twee mannetjes. In het veld zijn de eventuele paringen in andere dan de kunstmatige holen op het blok mij natuurlijk ontgaan.

3.1.5 Hoe vaak paart een mannetje op één dag? Hoe lang duurt een paring?

Uit de continu-waarnemingen én de protocollen blijkt dat mannetjes meerdere keren op een dag kunnen paren. Tijdens de continu-waarneming van 10-6-'87 is het hoogste aantal paringen op een dag met hetzelfde mannetje geregistreerd: mannetje 1 in hol 8 paarde op die dag 7 keer. Het hoogste aantal minuten dat een mannetje op een dag parend besteedde (d.w.z. het aantal minuten dat er vrouwtjes in zijn hol eieren aan het afzetten waren) is tijdens de continu-waarneming van 18-5-'87 geregistreerd: op die dag paarde mannetje 15 in hol 6 bijna voortdurend tussen 8.40 uur en 15.20 uur, namelijk in totaal 6 uur en 10 minuten met achtereenvolgens vier verschillende vrouwtjes, waarbij ook de langste paring geregistreerd is van 2 uur en 40 minuten. De kortste waargenomen paringen duurden niet meer dan een minuut, waarbij slechts een of twee eieren afgezet werden. Het gebeurde ook regelmatig dat een mannetje met twee vrouwtjes tegelijk paarde. (Het is niet bekend of beide vrouwtjes dan ook eieren aan het afzetten waren, maar dat is wel aannemelijk als gedurende langer dan een kwartier zich twee vrouwtjes tegelijk in hetzelfde nest bevonden. In elk geval is steeds volgens de genoemde criteria genoteerd of er al dan niet sprake was van ei-afzetten.)

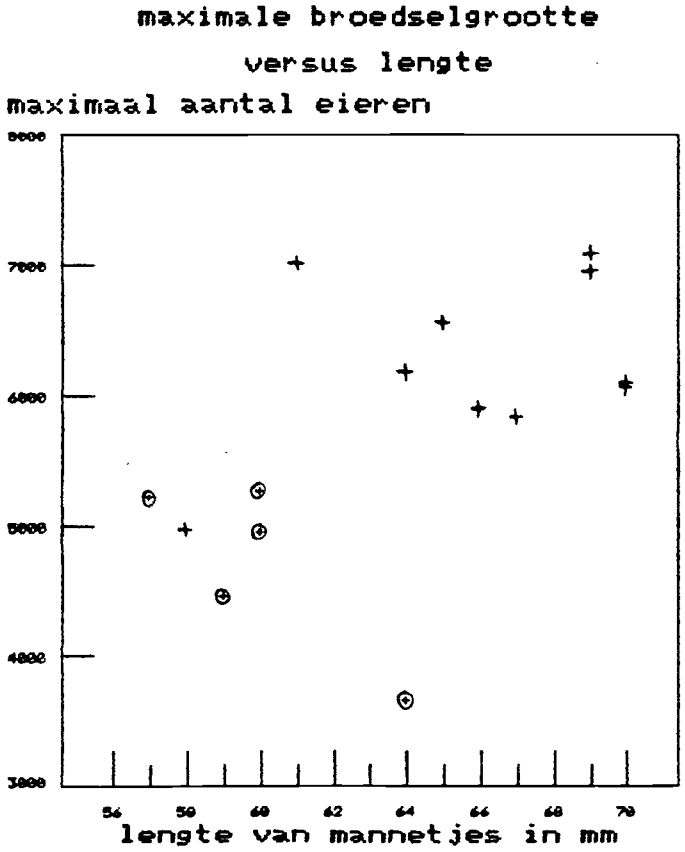
3.1.6 Mannetjes en hun broedsels

Mannetjes kunnen vele duizenden eieren in hun nest verzorgen (ruim 7000 eieren is waargenomen). Per dag kunnen mannetjes tot wel 1500 eieren ontvangen. Terwijl er (bijna) elke dag eieren gelegd worden in een nest verdwijnen er ook (bijna) elke dag eieren, deels door predatie, deels doordat ze uitkomen. (De figuren 23 en 25 in bijlage 3 laten zien hoe de broedselgroottes (aantallen eieren in het nest) verlopen in de loop van de tijd in ongemanipuleerde situatie.)

De mannetjes lijken een maximale broedselgrootte te hebben, die per mannetje verschilt. Deze maxima lagen allen onder het maximum aantal eieren dat een nestbuis kan bevatten.

Volgens figuur 4 lijkt er een redelijke correlatie te zijn tussen de lengte van de mannetjes en hun maximale broedselgrootte. De Spearman rank-correlation test had als resultaat dat de nulhypothese - geen correlatie - verworpen moest worden ($n=15$, $S=230$, $r_s=0.5892857$, $p<5\%$ tweezijdig, $p<2.5\%$ eenzijdig). We moeten echter oppassen met al te gauw de conclusie te trekken dat er een direct causaal verband bestaat tussen de maximale broedselgrootte en de lengte van een mannetje. In figuur 4 is namelijk te zien dat binnen elk jaar deze correlatie niet bestaat: de mannetjes van 1986 hadden allemaal een relatief lage maximale broedselgrootte en de mannetjes van 1987 een relatief hoge, en de mannetjes van 1986 waren 'toevallig' gemiddeld kleiner dan de mannetjes van 1987. De schijnbare correlatie zou dus veroorzaakt kunnen zijn doordat onbekende factoren die per jaar verschilden de maximale broedselgroottes bepaalden en onafhankelijk daarvan ervoor gezorgd hebben dat in 1986 kleinere mannetjes het blok bewoonden dan in 1987.

figuur 4



De lengtes van 15 mannetjes en hun maximale broedselgroottes; de kruisjes staan voor de 10 mannetjes van 1987 en de omcirkelde kruisjes staan voor de 5 mannetjes van 1986.

3.1.7 Is er een relatie tussen de duur van een holbezoek door een vrouwtje en het aantal eieren dat gelegd wordt?

Met de normale protocolleer-methode van slechts 1 uur continu waarnemen, konden niet genoeg gegevens verkregen worden die nodig zijn voor het beantwoorden van deze vraag. De duur van een holbezoek was vaak niet te bepalen, nl. als dit reeds bij aanvang van het waarnemingsuur begonnen was of aan het eind van een waarnemingsuur nog voortduurde. Ook was het vaak niet mogelijk te bepalen hoeveel eieren er tijdens een holbezoek gelegd waren. In buizen met slechts een paar honderd eieren of minder kon er aan het eind van een holbezoek nog wel geteld worden hoeveel eieren erbij gekomen waren. (Dit deed ik echter niet vaak omdat ik het mannetje niet te vaak wilde verstoren; alleen in mogelijk interessante gevallen, nl. bij lege nesten of nesten met slechts enkele eieren bij korte holbezoeken.) In buizen met grote broedcel kon ik slechts eenmaal per dag bepalen hoeveel eieren er in de loop van die dag bijgekomen waren, doordat ik aan het eind van de dag steeds ei-plaatjes tekende. Slechts in 6 gevallen is bekend hoe lang een holbezoek duurde én hoeveel eieren er gedurende dat bezoek zijn afgezet.

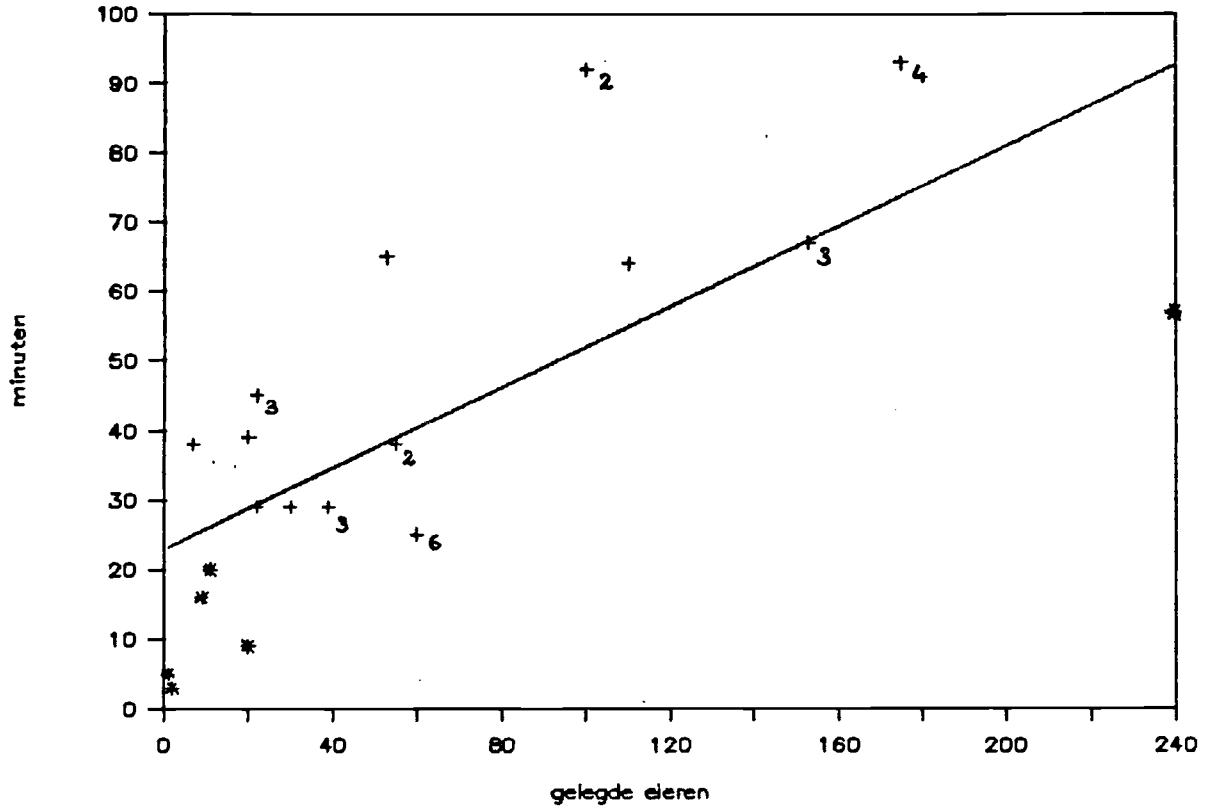
Met behulp van de continu-waarnemingen die bijna een hele lichtperiode besloegen, kon vastgesteld worden hoeveel minuten er op die dag in totaal door een of meerdere vrouwtjes in een bepaald nest was doorgebracht. Met behulp van ei-plaatjes kon dan bepaald worden hoeveel eieren er die dag in het nest bijgekomen waren. Als meerdere vrouwtjes het hol bezocht hadden kon dus niet worden vastgesteld hoeveel eieren elk vrouwtje gedurende haar holbezoek afgezet had, maar wel hoeveel eieren er in hoeveel minuten holbezoek werden afgezet. Ik heb deze waarden door het aantal vrouwtjes gedeeld om het gemiddelde aantal minuten holbezoek en het gemiddelde aantal gelegde eieren per vrouwtje te verkrijgen. Op deze manier heb ik 13 getallen-paren verkregen van holbezoek-minuten en aantal afgezette eieren.

Deze 13 getallen-paren tezamen met de 6 getallen-paren verkregen uit de protocollen zijn gebruikt voor het berekenen van een lineaire regressie. De gevonden relatie wordt beschreven door de volgende formule:

$$\text{aantal minuten holbezoek} = 0.290248 * \text{aantal gelegde eieren} + 22.91102$$
$$(R=0.7256135,\ p<<0.5\%)$$

De 19 punten en de regressielijn zijn weergegeven in figuur 5.
Er is een lineaire relatie tussen de tijdsduur die in het hol doorgebracht wordt door een vrouwtje en het aantal eieren dat afgezet wordt; er worden gemiddeld iets meer dan 3 eieren per minuut afgezet. Het feit dat de lijn door de Y-as loopt kan als volgt geïnterpreteerd worden: vrouwtjes brengen een zekere hoeveelheid tijd door in het nest die niet besteedt wordt aan ei-leggen, namelijk gemiddeld bijna 23 minuten. Dit zou de tijd kunnen zijn die een vrouwtje nodig heeft om te beslissen of zij eieren gaat afzetten of niet. Dit stemt overeen met de waarneming dat vrouwtjes soms minutenlang een hol bezoeken en dan alsnog het hol verlaten zonder eieren afgezet te hebben. Echter ook is wel waargenomen dat een vrouwtje tijdens een holbezoek van enkele minuten al enkele eieren had afgezet.

figuur 5 duur holbezoek versus aantal eieren



* = getallenparen verkregen uit gewone protocollen; + = getallenparen verkregen uit continuwaarnemingen; de cijfers bij de + geven van hoeveel vrouwtjes het gemiddelde genomen is; bij de + zonder cijfers zijn de totale waarden over de hele dag gebruikt, omdat vanwege de vele korte holbezoeken niet bekend was door hoeveel vrouwtjes de eieren afgezet zijn.

Samenvattend:
Er is een significante lineaire relatie tussen de duur van een holbezoek en het aantal eieren dat gelegd wordt. Vrouwtjes besteden niet de gehele tijdsduur van een holbezoek aan het afzetten van eieren; wellicht wordt deze tijd gebruikt om te beslissen al of niet eieren af te zetten.

3.2 De partnerkeuze door vrouwtjes

3.2.1 Zijn er aanwijzingen voor actieve partnerkeuze door vrouwtjes?

Tijdens het protocolleren in 1986 en 1987 heb ik 1282 interacties tussen een mannetje en een vrouwtje waargenomen. Hiervan leidden 231 interacties tot paring, d.w.z. 18.0%.
Van de 891 interacties in 1987 leidde 18,7% tot paring , Van de 325 interacties die in 1986 op het blok zijn waargenomen leidde 13,5% tot paring, Bij de 225 interacties vóór de manipulatie in 1986 was dat 13,8% en bij de 100 interacties ná de manipulatie was dat 13,0%. (Hierbij zitten interacties inbegrepen waarvan alleen het holbezoek - en niet de daaraan voorafgaande gedragingen - is waargenomen, omdat dit al begonnnen was aan het begin van mijn waarneming. Holbezoeken (en paringen) zijn relatief te vaak genoteerd, omdat deze langer duren dan de daaraan voorafgaande gedragingen. Het werkelijke percentage van alle interacties dat tot paring leidt ligt iets lager, zie sectie 3.2.5.)
Dit wil zeggen dat nog geen 1 op de 5 ontmoetingen tussen een mannetje en een vrouwtje tot paring leidt. Dit zou zowel door het mannetje als door het vrouwtje bewerkstelligd kunnen worden, als gevolg van afwijzing door, of gebrek aan motivatie bij, één (of elk) van beide partners.

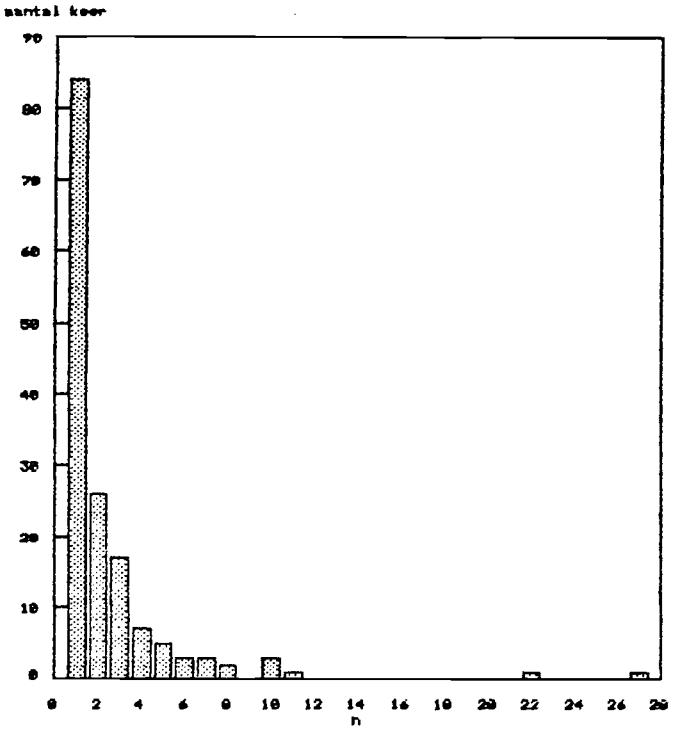
Figuur 6a laat zien hoe vaak het is voorgekomen dat een vrouwtje na in *n* interacties (binnen een waarnemings-uur) met mannetjes betrokken te zijn geweest tot paren komt, als resultaat van de n^{de} interactie. In 45% van de gevallen paarde een vrouwtje niet tijdens haar eerste interactie. Soms paarde een vrouwtje uiteindelijk met een mannetje met wie zij eerder in interactie was geweest. Vergelijk met figuur 6b die laat zien hoe vaak het is voorgekomen dat een vrouwtje na met *n* verschillende mannetjes in interactie te zijn geweest (ook weer binnen een waarnemings-uur) tot paren komt, met het n^{de} mannetje. In 44 % van de gevallen paarde een vrouwtje niet met het eerste mannetje met wie zij een interactie had. Deze resultaten doen de mogelijkheid teniet dat eerdere interacties niet tot paren leidden als gevolg van een gebrek aan motivatie bij de vrouwtjes, aangezien de vrouwtjes binnen het uur wel paarden. De mogelijkheid blijft open dat de vrouwtjes aan het kiezen waren en dat de interacties die niet tot paring leidden als (voorlopige) afwijzing gezien moeten worden en de interactie die tot paring leidde als acceptatie van het betreffende mannetje. De mogelijkheid dat de mannetjes in kwestie de vrouwtjes afwezen of gebrek aan motivatie hadden staat ook nog open.
Figuur 6c laat zien hoe vaak het is voorgekomen dat een vrouwtje *n-1* keer een nest is binnengegaan en het vervolgens weer verlaten heeft zonder eieren afgezet te hebben, alvorens (binnen hetzelfde waarnemings-uur) in het n^{de} nest dat zij bezoekt te paren. In 20% van de gevallen paarde een vrouwtje niet tijdens haar eerste holbezoek. Het lijkt nu aannemelijk de mogelijkheid te laten vervallen dat de mannetjes hier degenen waren die de vrouwtjes afwezen of een gebrek aan motivatie hadden. Ten eerste omdat zij de vrouwtjes wel in hun nest hadden toegelaten. Ten tweede lijkt een gebrek aan motivatie onwaarschijnlijk omdat de mannetjes hier wel het zogenoemde baltsgedrag vertoonden.

Samenvattend:
Vooralsnog kan geconcludeerd worden dat het er inderdaad op lijkt dat de vrouwtjes aan actieve partnerkeuze doen. Een vrouwtje kan verschillende

figuur 6

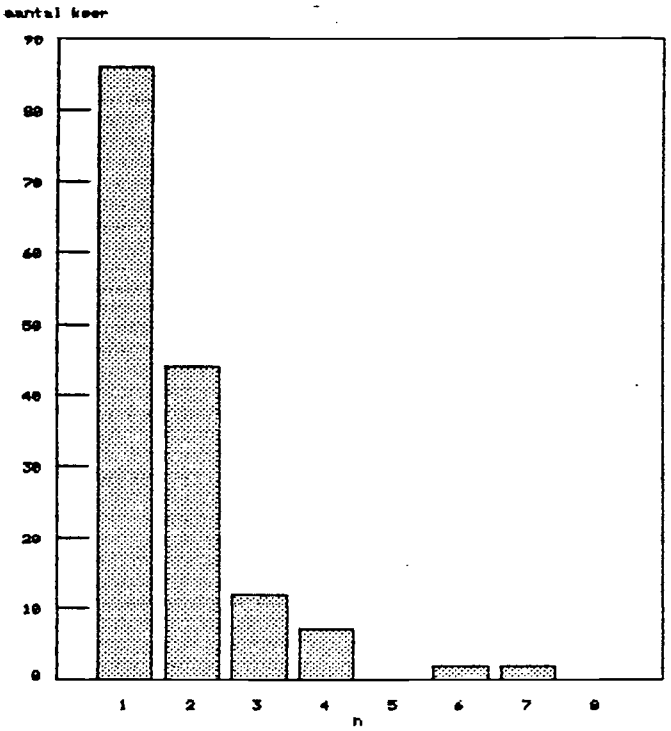
a

vrouwtje heeft n interacties
en paart tijdens nde interactie

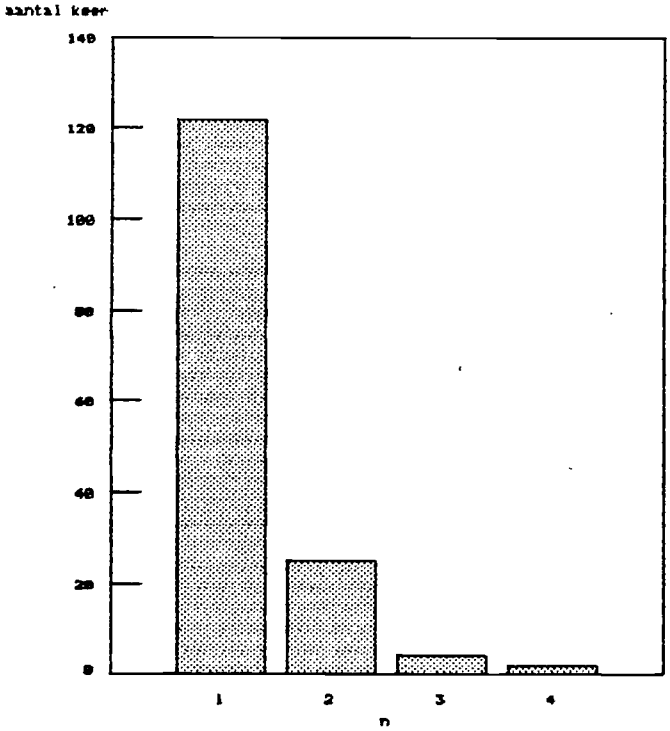


b

vrouwtje heeft interacties met n mann
en paart met nde mannetje



c vrouwtje paart tijdens nde holbezoek
na n-1 keer hol verlaten te hebben



mannetjes tijdens interacties met hen 'in beschouwing nemen' en zelfs hun nesten bezoeken, om te kunnen beslissen bij welk mannetje zij haar eieren gaat afzetten.
Nu kan de vraag gesteld worden naar de criteria voor de partnerkeuze door de vrouwtjes.

3.2.2 Is de variatie in voortplantings-succes bij mannetjes groter dan bij vrouwtjes?

Een maat voor het voortplantings-succes van resp. vrouwtjes en mannetjes is: RS = het gemiddelde aantal eieren gelegd resp. gekregen per dag, wat overeenkomt met het aantal geproduceerde zygotes per dag. In deze maat zit niet verwerkt het aandeel van de zygotes dat het larvale stadium, laat staan het volwassen stadium, bereikt. Deze maat voor het voortplantings-succes is genomen omdat het de enige is waarvoor ik zowel voor de mannetjes als voor de vrouwtjes over gegevens beschik.

Voor het berekenen van het voortplantings-succes van de vrouwtjes zijn de gegevens van 18 vrouwtjes die in het aquarium eieren gelegd hebben gebruikt (zie sectie 3.1.3, tabellen 1 en 3 en boven tabel 3). De gegevens hebben beperkte waarde omdat ze onder aquarium-omstandigheden verkregen zijn, waarbij de vrouwtjes een beperkte keuze hadden; hierdoor is misschien het ei-leg gedrag van de vrouwtjes beïnvloed.

Voor het berekenen van het voortplantings-succes van de mannetjes heb de gegevens gebruikt van alle mannetjes die in 1986 en in 1987 het blok bewoonden over de periode tot aan de eerste manipulatie met hun nestbuis. De gegevens van de mannetjes zijn onder natuurlijker omstandigheden verkregen, maar hebben toch ook beperkte waarde. De mannetjes die het blok bewoonden vormen wellicht geen aselecte steekproef uit de populatie. Mannetjes die geen hol konden bemachtigen zitten hier bijvoorbeeld niet bij. De werkelijke variatie in voortplantings-succes van mannetjes zal daarom waarschijnlijk groter zijn dan de door mij berekende.

Na deze niet onbelangrijke opsomming van onvolkomenheden volgen de resultaten:

gemiddeld RS van mannetjes: 249.5
SD_m = 150.2
n = 13 (7 van 1986 en 6 van 1987)

gemiddeld RS van vrouwtjes: 106.4
SD_v = 78.0
n = 18 (6 van 1986 en 12 van 1987)

Met behulp van de standaard-deviaties (SD) van de steekproeven is te onderzoeken of de nulhypothese dat de beide populatie-varianties gelijk zijn al dan niet verworpen moet worden.

$F = (SD_m)^2/(SD_v)^2 = 3.7080934$, deze is groter dan $F_{12,17;99}$, d.w.z. $p<1\%$.

De nulhypothese wordt dus verworpen en er moet worden geconcludeerd dat de variantie van het voortplantings-succes van mannetjes groter is dan die van vrouwtjes. Hiermee wordt voldaan aan de theoretische voorspelling dat als er sprake is van partnerkeuze door vrouwtjes het voortplantings-succes van mannetjes meer variabel is dan dat van vrouwtjes (Bateman 1948; Trivers 1972; Halliday 1978; Wittenberger 1981; Partridge & Halliday 1984).

3.2.3 Is de afmeting van mannetjes een criterium voor de partnerkeuze door vrouwtjes?

Van de 6 mannetjes die in 1986 het blok bewoonden is op een aantal verschillende manieren hun voortplantings-succes vastgesteld.
(1)Het totaal aantal eieren dat in het nest van het betreffende mannetje gelegd is gedurende de periode van 5 mei tot 9 juni. (Op 5 mei werden er voor het eerst eieren in een nest in het blok aangetroffen en op 10 juni ging ik op vakantie, waarna de manipulatie met de buizen plaatsvond.)
(2)Het totaal aantal eieren als hierboven minus het aantal eieren dat verdwenen (opgegeten) is voordat ze uit konden komen. Het aandeel opgegeten eieren verschilt namelijk per mannetje (zie figuur 7). In deze maat zit dus de broedzorg verwerkt.
(3)Het aantal paringen dat gedurende de periode van 5 mei tot 9 juni met het betreffende mannetje is waargenomen. Omdat ik hoogstens twee uur per dag observeerde zijn de aantallen (te) klein, nl. ten hoogste 8.
(4), (5) en (6) als resp. (1), (2) en (3) maar nu voor een periode van 19 dagen, en wel de 19 dagen vanaf de eerste dag dat het betreffende mannetje eieren in zijn nest kreeg. Dit is gedaan omdat de 6 mannetjes zich niet allemaal vanaf dezelfde dag in een hol gevestigd hadden en eieren kregen. Bijvoorbeeld mannetje 34 had zich op 5 mei reeds gevestigd en kreeg toen ook de eerste eieren. Mannetje 39 echter vestigde zich pas op 10 mei en kreeg op 10 mei voor het eerst eieren. Mannetje 39 'begon' dus later, en ontving daardoor minder eieren over de periode van 5 mei tot 9 juni dan mannetje 34. Maar over een periode van een gelijk aantal dagen vanaf het krijgen van de eerste eieren kreeg mannetje 39 meer eieren dan mannetje 34. Voor alle 6 mannetjes is daarom deze periode van 19 dagen gebruikt. Op deze manier wordt dus weergegeven het succes van de mannetjes *als zij eenmaal 'begonnen' zijn*. De eerste manier (periode 5 mei-9 juni) blijft echter belangrijk omdat het vermogen om zo vroeg mogelijk te 'beginnen' natuurlijk bijdraagt tot het totale voortplantings-succes van een mannetje.
(7) en (8) als resp. (1) en (2) maar voor een periode van 9 dagen; de 9 dagen vanaf de eerste dag dat het betreffende mannetje eieren kreeg. Dit is vooral gedaan omdat het voor die periode zeker is dat er nog geen eieren uitkwamen, zodat er geen verwarring over kan zijn of verdwenen eieren opgegeten dan wel uitgekomen zijn.

Van deze 8 maten voor het voortplantings-succes is onderzocht of zij correleren met de lengte van de betreffende mannetjes met behulp van de Spearman rank-correlation test. In geen enkel geval bleek de nulhypothese - dat er geen sprake is van correlatie - verworpen te kunnen worden (in alle gevallen $p>10\%$ tweezijdig dus $p>5\%$ eenzijdig).
Het ontbreken van enige correlatie wordt visueel aanschouwelijk in figuur 7 a (voor (1), (2) en (3)) en 7 b (voor (4), (5) en (6)).
De exacte cijfers zijn te vinden in bijlage 4, tabel 41.

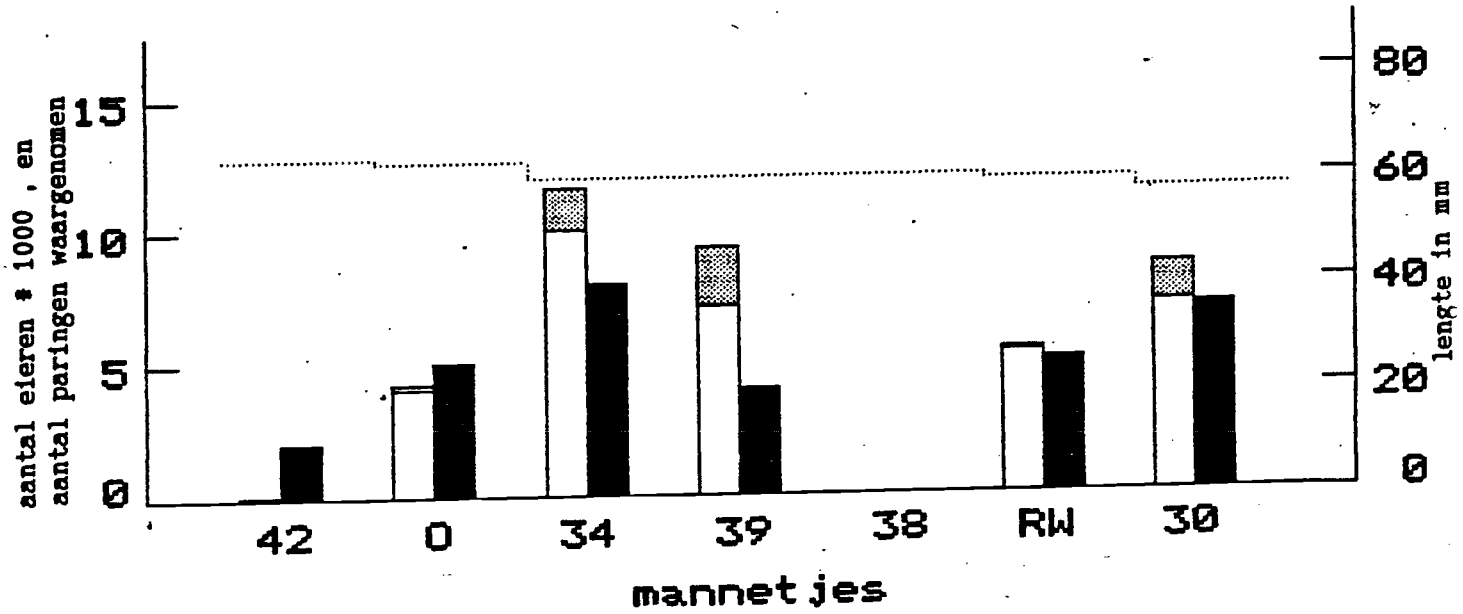
Samenvattend:
Er bestaat geen correlatie tussen de lengte van mannetjes en hun voortplantings-succes. Uit het ontbreken van correlaties tussen maat (4) en (7) voor voortplantings-succes en lengte van de mannetjes kan geconcludeerd worden dat lengte van mannetjes geen criterium is voor partnerkeuze door vrouwtjes.

figuur 7

voortplantingssucces

van 5/5 tot 9/6

a



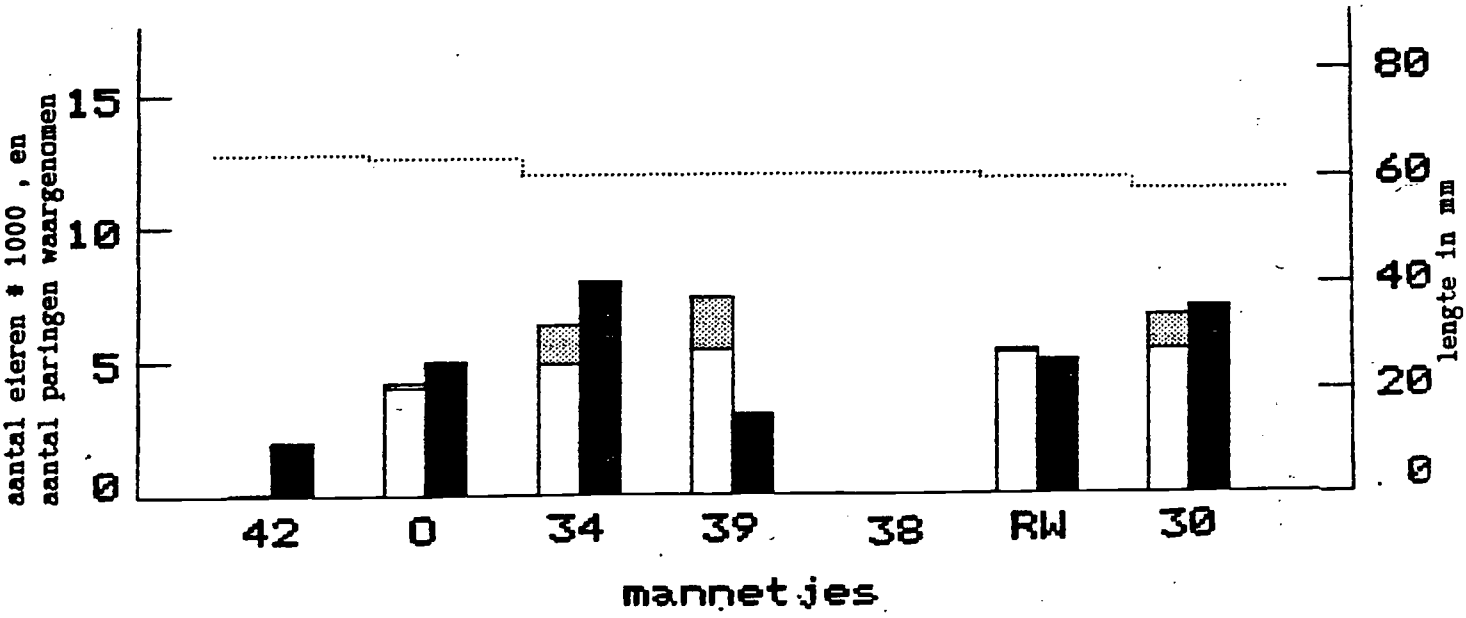
+ totaal gekregen eieren
opgegeten eieren

aantal paringen
lengte van individu

over 19 dagen

b

dit zijn de 19 dagen vanaf de eerste dag dat een zich gevestigd hebbend mannetje eieren kreeg;



3.2.4 Is het 'vertoon' door mannetjes een criterium voor de partnerkeuze door vrouwtjes?

De drie gedrags-elementen waaruit het vertoon van de mannetjes bestaat zijn: (1) het met de helft van het lichaam uit het hol komen, (2) het stijf rechtovereind zetten van het voorste deel van de dorsale vin, en (3) het kopknikken. Deze drie gedragingen werden vaak tegelijk door het mannetje uitgevoerd. Als het mannetje de dorsale vin stijf zette en/of als het mannetje kopknikte was hij altijd half uit het hol. Omgekeerd, als een mannetje half uit het hol was (slechts in 1987 geprotocolleerd) had hij in 99% van de gevallen de dorsale vin stijf en kopknikte hij in 69% van de gevallen. Omdat half uit het hol zijn vrijwel altijd samen voorkomt met het stijf hebben van de dorsale vin beschouw ik verder alleen maar het stijf hebben van de dorsale vin en het kopknikken. Deze handelingen werden lang niet altijd door de mannetjes uitgevoerd als een vrouwtje naderde en vervolgens al of niet tot paren kwam. Hoe vaak deze twee gedragingen wel en niet voorkwamen tijdens interacties met vrouwtjes die al of niet tot paring leidden is te zien in de tabellen 7 en 8.

Tabel 7
waargenomen interacties waarbij dorsale vin wel en niet stijf, wel en niet leidend tot paring

aantal interacties	leidend tot paring	niet leidend tot paring	totaal
dorsale vin stijf	66	700	766
dorsale vin niet stijf	38	302	340
totaal	104	1002	1106

Van de waargenomen interacties is 69% met dorsale vin stijf, Van de interacties met dorsale vin stijf leidt 8,6% tot paring en van de interacties met dorsale vin niet stijf leidt 11,2% tot paring. Volgens de χ^2-toets zijn het voorkomen van paring en dorsale vin stijf onafhankelijk ($p>5\%$).

Tabel 8
waargenomen interacties met en zonder kopknikken, wel en niet leidend tot paring

aantal interacties	leidend tot paring	niet leidend tot paring	totaal
met kopknikken	56	540	595
zonder kopknikken	48	462	510
totaal	104	1002	1106

Van de waargenomen interacties gaat 54% gepaard met kopknikken. Van de interacties met kopknikken leidt 9,2% tot paring en van de interacties zonder kopknikken leidt 9,4% tot paring. Volgens de χ^2-toets zijn het voorkomen van paring en kopknikken onafhankelijk ($p>5\%$).

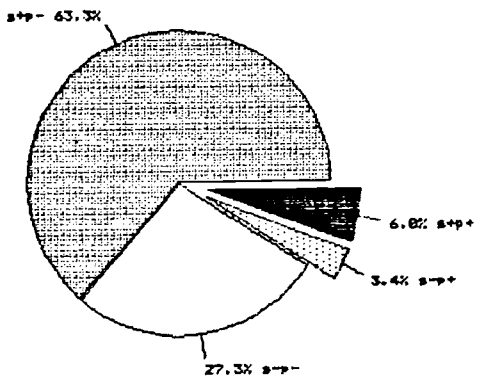
De cijfers in de tabellen worden nog eens visueel gepresenteerd in figuur 8.

figuur 8

a

dorsale vin wel of niet stijf

wel of niet leidend tot paring

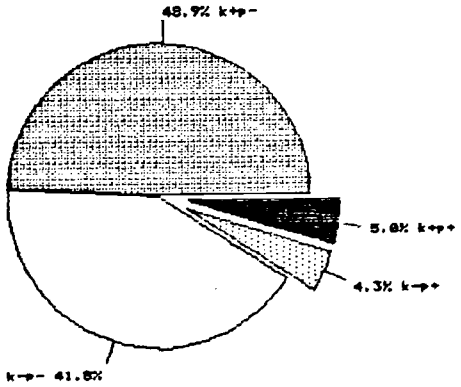


s+/- ;interactie met/zonder dorsale vin stijf
p+/- ;interactie met/zonder paring

b

wel of niet kopknikken

wel of niet leidend tot paring



k+/- ;interactie met/zonder kopknikken
p+/- ;interactie met/zonder paring

Het moge duidelijk zijn dat of het mannetje nu wel of niet aan vertoon doet, dit geen invloed heeft op het wel of niet resulteren in een paring.

Vooruitlopend op de zaken heb ik ook getoetst of dorsale vin stijf en paring onafhankelijk van elkaar voorkomen tijdens interacties tussen vrouwtjes en mannetjes met nesten *zonder* eieren. Wederom bleek dat het geval te zijn ($p>5\%$). Ook als de gegevens nog uitgesplitst werden naar mannetjes die nog nooit eieren in hun nest gehad hadden en mannetjes die hun broedsel verloren hadden (doordat de eieren opgegeten ofwel uitgekomen ofwel door mij weggenomen waren), bleek dat dorsale vin stijf en paring onafhankelijk van elkaar voorkomen ($p>5\%$, waarbij wel opgemerkt dient te worden dat de kleine aantallen hier de χ^2-toets eigenlijk ongeldig maakten).

Samenvattend:
Vrouwtjes paren relatief net zo vaak met mannetjes wanneer dezen wel aan vertoon doen als wanneer dezen niet aan vertoon doen. Het vertoon lijkt dus niet een criterium te zijn voor de partnerkeuze door vrouwtjes.

3.2.5 Is de hoeveelheid eieren aanwezig in een nest een criterium voor de partnerkeuze door vrouwtjes?

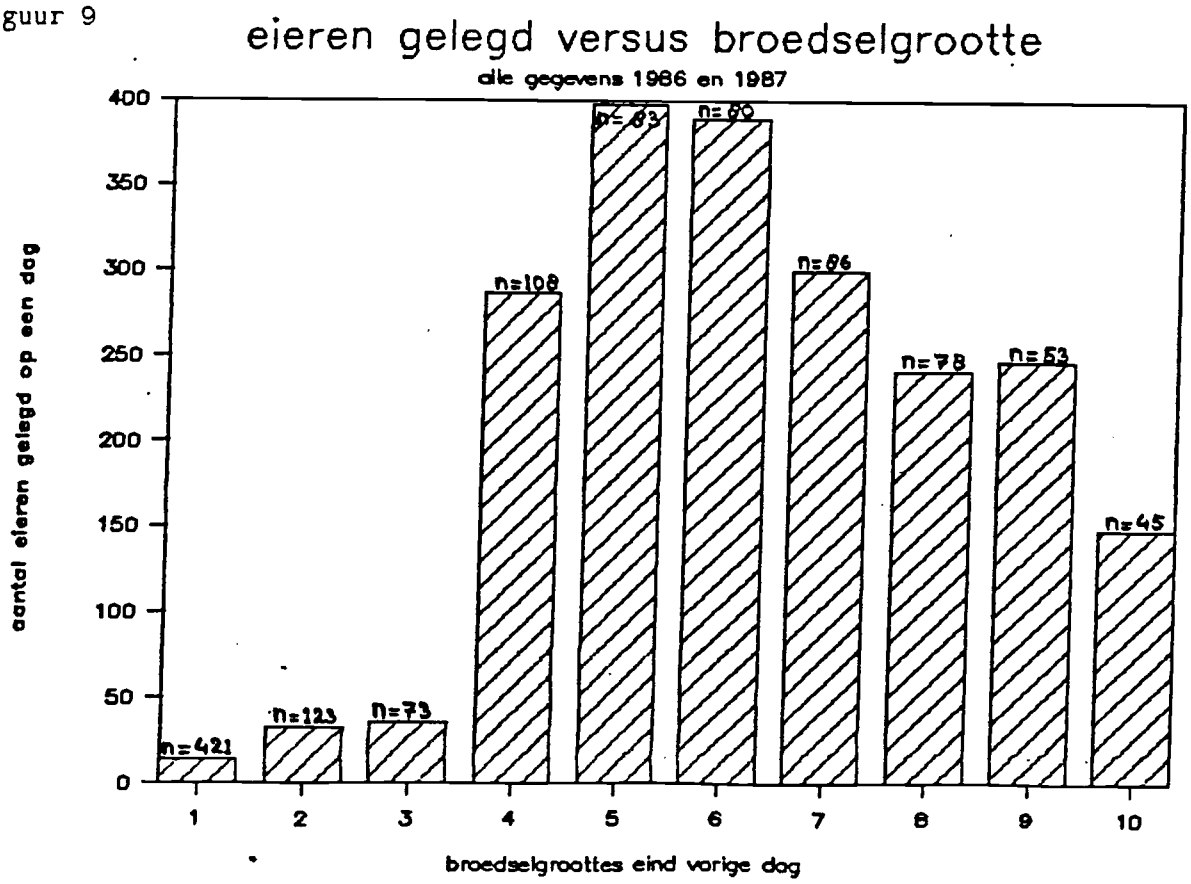
Deze vraag wordt gesplitst in twee subvragen.

Worden er meer eieren gelegd in nesten met grotere broedsels?

Van elk blok-nest is aan het eind van elke dag bepaald hoeveel eieren er in totaal in het nest zitten en hoeveel eieren er sinds de vorige dag zijn bijgekomen (en verdwenen). Alle broedselgroottes zijn ingedeeld in de volgende categoriën: (1) 0 eieren, (2) 1 t/m 10 eieren, (3) 10 t/m 100 eieren, (4) 100 t/m 1000 eieren, (5) 1000 t/m 2000 eieren, (6) 2000 t/m 3000 eieren, (7) 3000 t/m 4000 eieren, (8) 4000 t/m 5000 eieren, (9) 5000 t/m 6000 eieren, en (10) meer dan 6000 eieren. (Deze indeling is arbitrair.) Van alle nesten waarvan de broedselgrootte aan het eind van een bepaalde dag in dezelfde categorie zat is uitgerekend het gemiddelde aantal eieren dat de volgende dag in deze nesten gelegd werd. Hierbij werden alleen de dagen gebruikt waarop het betreffende nest bewoond werd.

In figuur 9 is uitgezet het gemiddelde aantal eieren dat gelegd is bij broedselgroottes in de verschillende categoriën. In deze figuur zijn alle gegevens van blok-nesten in 1986 en 1987 gebruikt.

figuur 9



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; 5000-6000 eieren; 10; >6000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

In bijlage 5, figuren 26 a t/m h, vind men de gegevens van 1986 en 1987 apart, van ongemanipuleerde en gemanipuleerde nesten apart, en dit laatste ook nog eens voor elk jaar apart. Alle figuren laten ongeveer hetzelfde beeld zien.

Er is geen statistiek toegepast, de trends zijn echter duidelijk te zien. De standaarddeviaties zijn van dezelfde orde van grootte als de gemiddeldes, vooral ten gevolge van de vele nulwaarden.
Bij kleine broedselgroottes - van 0 tot 100 eieren, de eerste drie categoriën - werden er gemiddeld slechts weinig eieren, minder dan 50, afgezet. Bij grotere broedsels - vanaf 100 eieren -werden gemiddeld veel meer eieren afgezet, nl. zo'n 250 tot 400. Vooral als men alle figuren van bijlage 5 bekijkt is de trend te zien dat bij zeer grote broedsels er gemiddeld weer wat minder eieren afgezet werden, ongeveer 150 bij de grootste broedsels in categorie (10). Vanaf welke broedselgrootte deze neergaande trend precies inzet is moeilijk te zeggen, maar het is duidelijk dat in het middengebied van broedselgroottes de meeste eieren werden afgezet. (N.B. Zoals gezegd zijn de schattingen van het aantal gelegde eieren bij broedsels met ver ontwikkelde eieren - meestal broedsels met >1000 eierem - te laag.)

Samenvattend:
In nesten met weinig eieren (0 tot 100) werden weinig eieren gelegd. In nesten met meer dan 100 eieren werden veel meer eieren gelegd. In nesten met zeer grote broedsels werden weer wat minder eieren afgezet, maar niet zo weinig als in de bijna lege nesten. De eerste trend zou verklaard kunnen worden door een voorkeur van vrouwtjes voor nesten met meer (dan in ieder geval 100) eieren.

Wordt er vaker gepaard in nesten met grotere broedsels?

Van alle interacties die geprotocolleerd zijn is genoteerd bij welke broedselgroottes die plaatsvonden, d.w.z. hoeveel eieren er de avond er voor in het betreffende nest aanwezig waren. De broedselgroottes zijn wederom in categoriën ingedeeld. In figuur 10 a en b is uitgezet het percentage interacties die tot paring leidden van het totale aantal interacties dat bij de betreffende broedselgroottes is waargenomen in resp. 1986 en 1987.

Op het eerste gezicht is wederom de trend te zien dat er bij kleine broedsels weinig paringen voorkwamen, en met toenemende broedselgrootte een toename in het aantal paringen, en weer een daling in het aantal paringen bij zeer grote broedsels, nl. in 1986 vanaf 3000 eieren en in 1987 vanaf 5000 eieren. In 1986 kwamen broedselgroottes tot maximaal 5270 eieren voor en in 1987 tot 7090 eieren. De broedselgrootte waarbij het aantal paringen daalt is dus relatief t.o.v. de maximale broedselgrootte. Of deze trend significant is kan niet statistisch onderzocht worden. Wel heeft de χ^2-toets uitgewezen dat het voorkomen van paring afhankelijk is van broedselgrootte. (Dit zegt niets over de vorm van de afhankelijkheid, wat de vorm betreft kunnen we slechts op de vorm van de grafieken afgaan; de toets is slechts ondersteunend.)

Bij de gegevens van 1986 kon de χ^2-toets niet zonder meer worden gebruikt omdat de aantallen in de verschillende categoriën te klein waren. Daarom heb ik verschillende categoriën broedselgroottes samengenomen. De vijf gebruikte categoriën zijn: 0 eieren, 1-100 eieren, 100-3000 eieren, 3000-4000 eieren, en 4000-5270 eieren. Voor deze categoriën was het verschil in aantallen interacties wel en niet leidend tot paring significant met $p<0,05\%$. Op de gegevens van 1987 kon de toets wel met alle 10 categoriën toegepast worden; $p<<0,05\%$.

In de figuren 11 a en b is uitgezet het percentage interacties waarbij het vrouwtje het nest bezocht (al of niet om daar eieren af te zetten) van het totale aantal interacties bij de betreffende broedselgroottes waargenomen. In 1986 is een dalende trend te zien en in 1987 is er nauwelijks een trend te zien, alleen een wat lager percentage bij de grootste broedsels. De χ^2-toets geeft verschillende antwoorden voor beide jaren: in 1986 was het aantal interacties met en zonder holbezoek significant afhankelijk van broedselgrootte en in 1987 niet.

Bij de gegevens van 1986 zijn wederom categoriën broedselgroottes samengenomen omdat de aantallen anders te klein waren. De broedselgroottes van 100-3000 eieren zijn in één categorie ondergebracht. De χ^2 gaf een $p<0,05\%$, behoorlijk significant dus, maar gebaseerd op kleine aantallen. In tegenstelling tot de gegevens van 1987, die wel in 10 categoriën gebruikt zijn, waar de χ^2 een $p>5\%$ opleverde. Op 9 categoriën broedselgroottes met gelijke (relatieve) aantallen holbezoeken kon de 10de categorie met een afwijkend aantal de χ^2 niet genoeg omhoog brengen om een significant verschil aan het ligt te brengen. Dat is de beperking van statistiek.

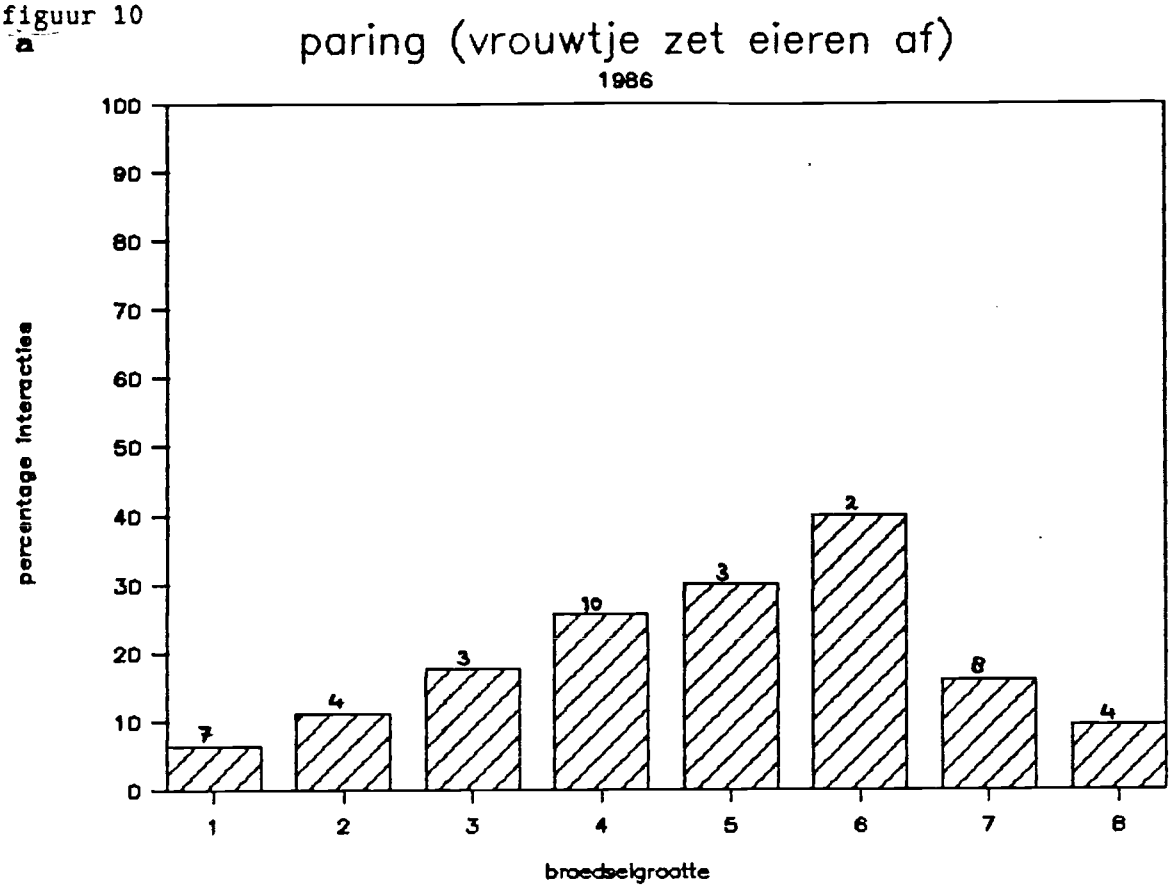
De figuren 12 a en b laten zien hoeveel van de holbezoeken tot paring hebben geleid bij de verschillende categoriën broedselgroottes. In beide jaren is een stijgende trend te zien. Bij kleine broedsels kwam het vaak voor dat een vrouwtje een nest bezocht zonder er eieren af te zetten, bij grotere broedsels zette een vrouwtje meestal eieren af als zij een nest bezocht. Het vreemde is dat in 1986 de vrouwtjes bij de middelgrote broedsels van 1000-3000 eieren altijd eieren afzetten als zij eenmaal in het nest waren, maar in 1987 alleen bij de grootste broedsels van 6000-7020 eieren. De aantallen van 1986 zijn verschrikkelijk klein, vooral in de betreffende categoriën, en hebben daardoor weinig overtuigingskracht. Ik houd het erop dat bij toenemende broedselgrootte vrouwtjes vaker eieren afzetten tijdens een holbezoek, en misschien weer wat minder vaak bij bijna maximale broedselgroottes.

Voor de χ^2-toets moesten de aantallen voor 1986 in de vier volgende categoriën ondergebracht worden; 0 eieren, 1-100 eieren, 100-3000 eieren en 3000-5270 eieren, en voor 1987 moesten de laatste twee categoriën samengenomen worden als één categorie van 5000-7020 eieren. In beide gevallen was $p<<0,05\%$. Het aantal paringen op het aantal holbezoeken verschilt dus significant per categorie broedselgroottes.

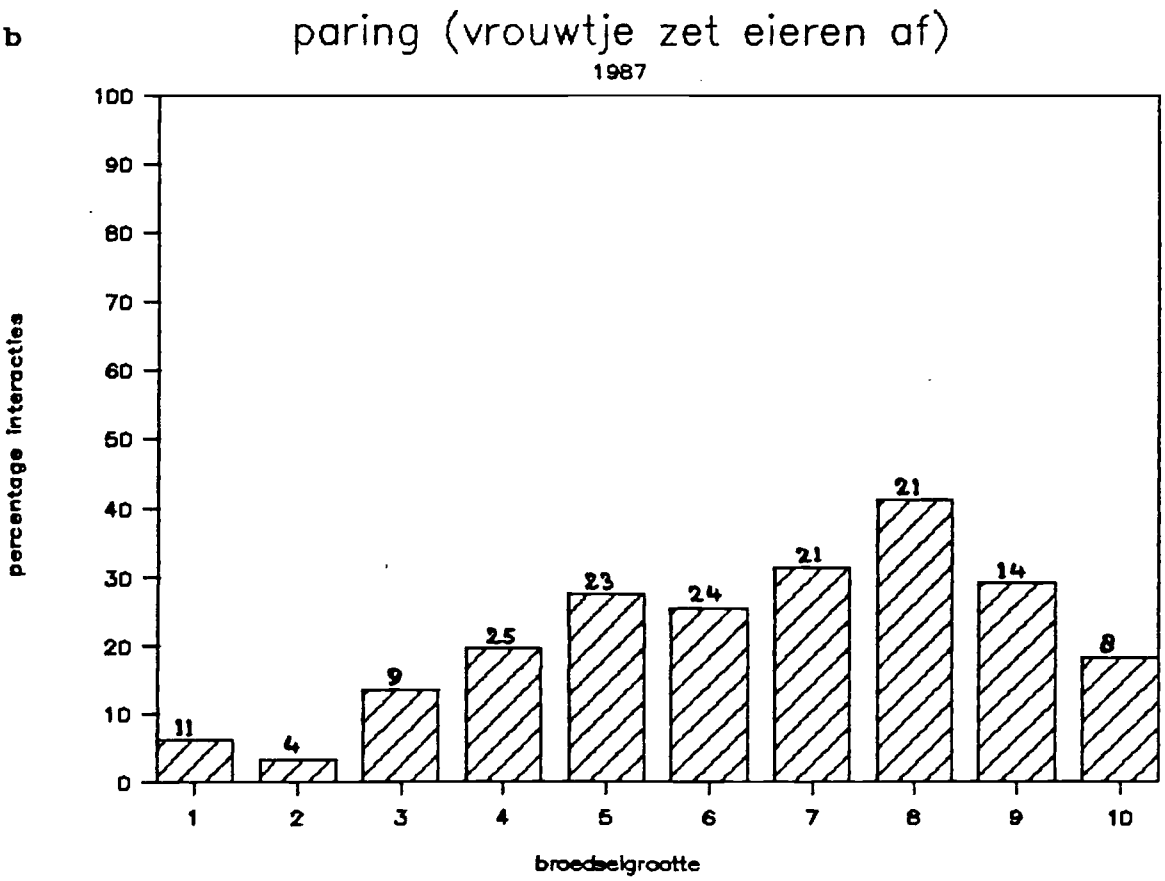
Samenvattend:
Vrouwtjes bezoeken nesten met verschillende broedselgroottes even vaak, misschien nesten met zeer grote broedsels wat minder vaak. Als de vrouwtjes eenmaal in een nest binnengekomen zijn verlaten zij dit vaak zonder eieren af te zetten als het nest weinig eieren bevat. Naarmate het nest meer eieren bevat zetten zij vaker wel eieren af tijdens een holbezoek; misschien verlaten zij nesten met zeer grote broedsels weer iets vaker zonder te paren. Al met al neemt het percentage interacties leidend tot paring toe met toenemende broedselgrootte om weer af te nemen bij de zeer grote broedsels.

figuur 10

a



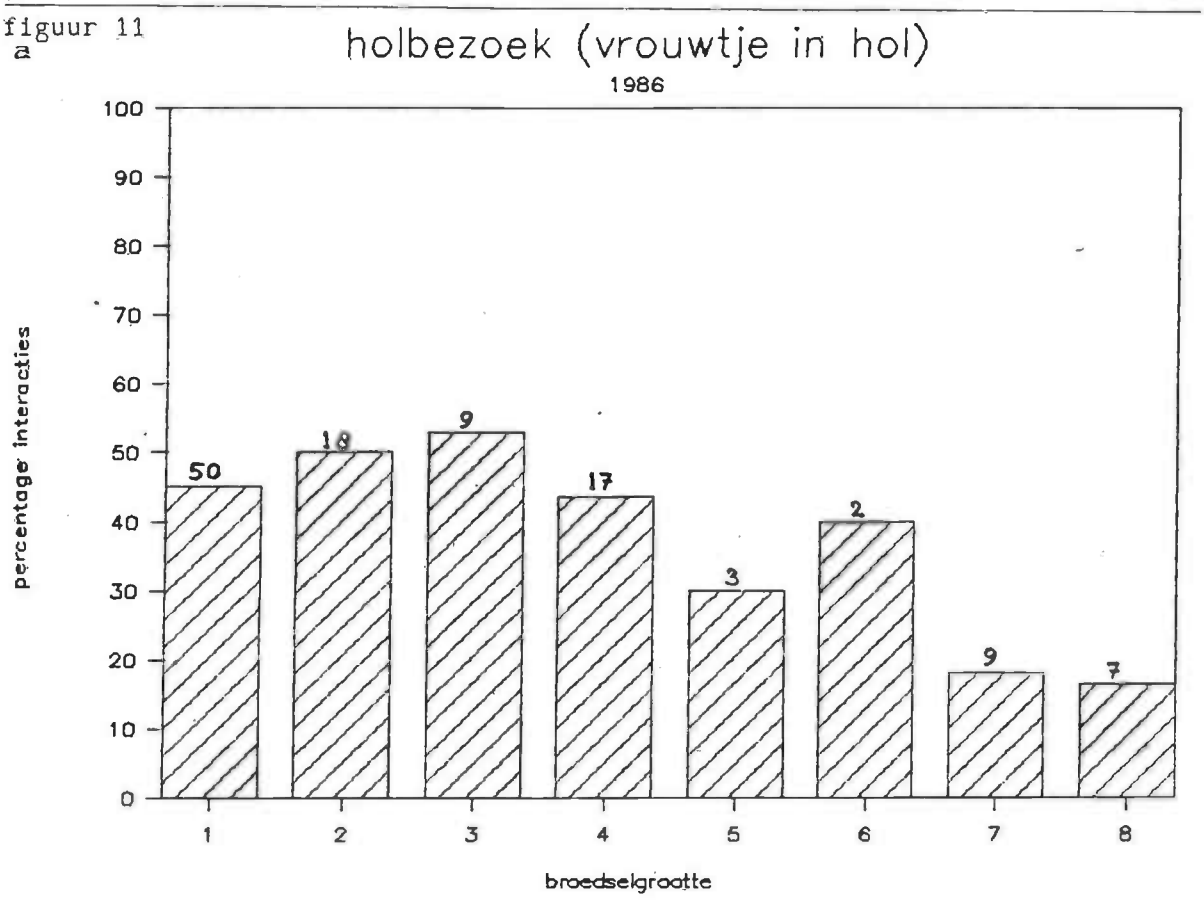
b



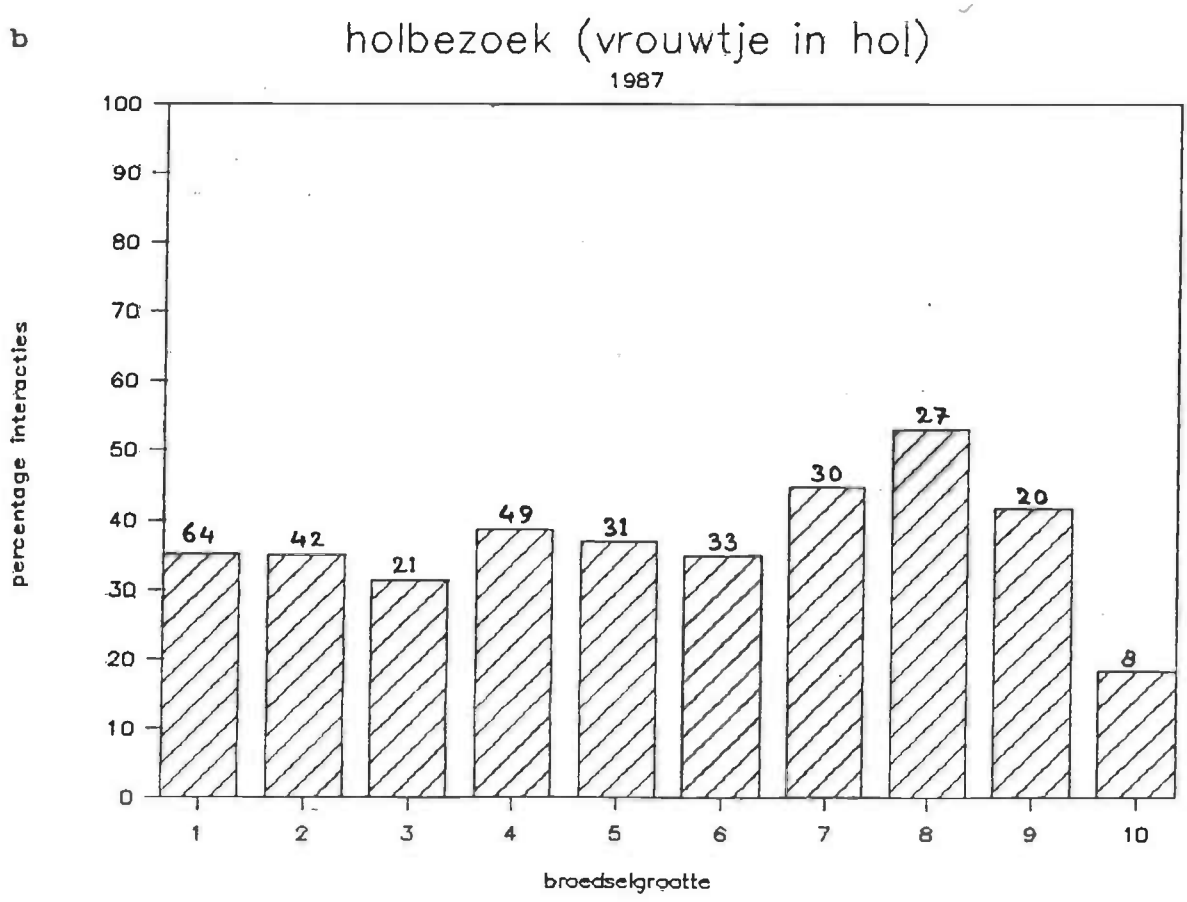
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 11

a



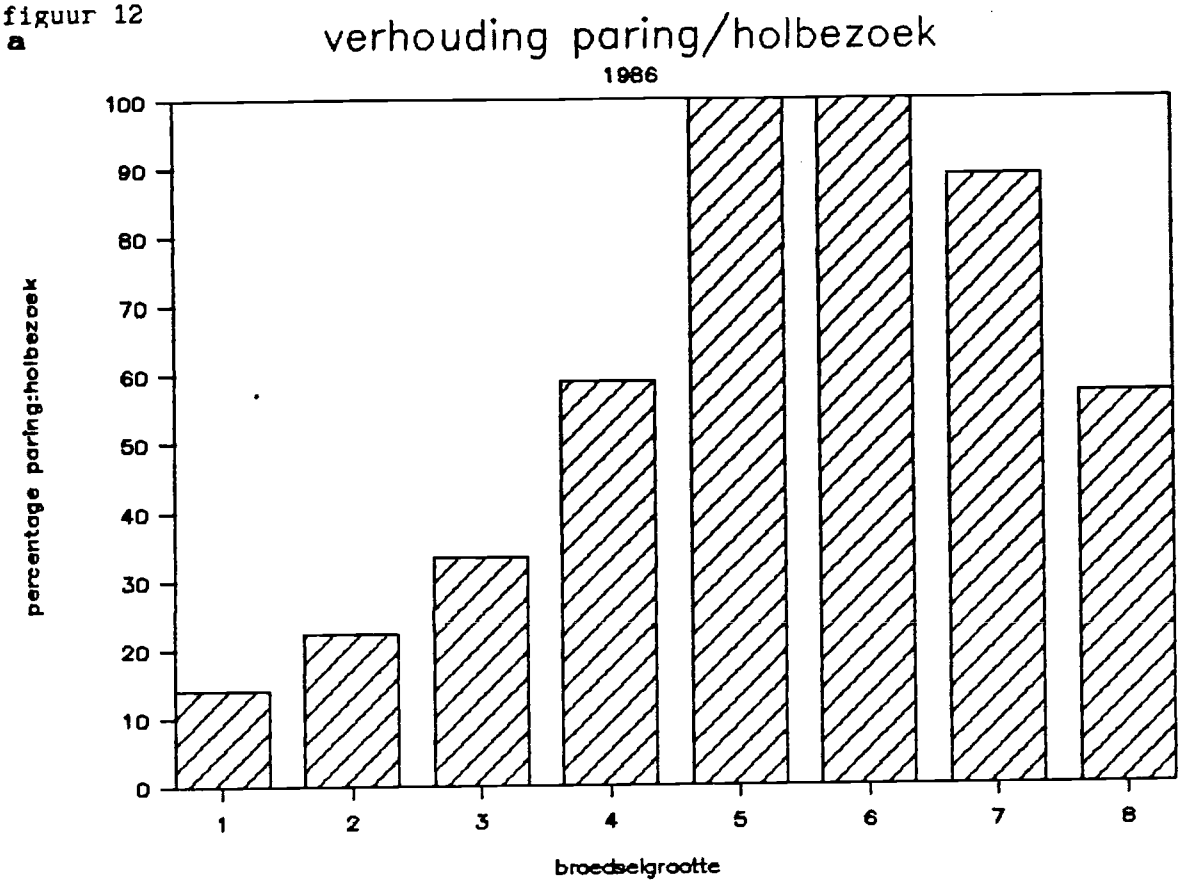
b



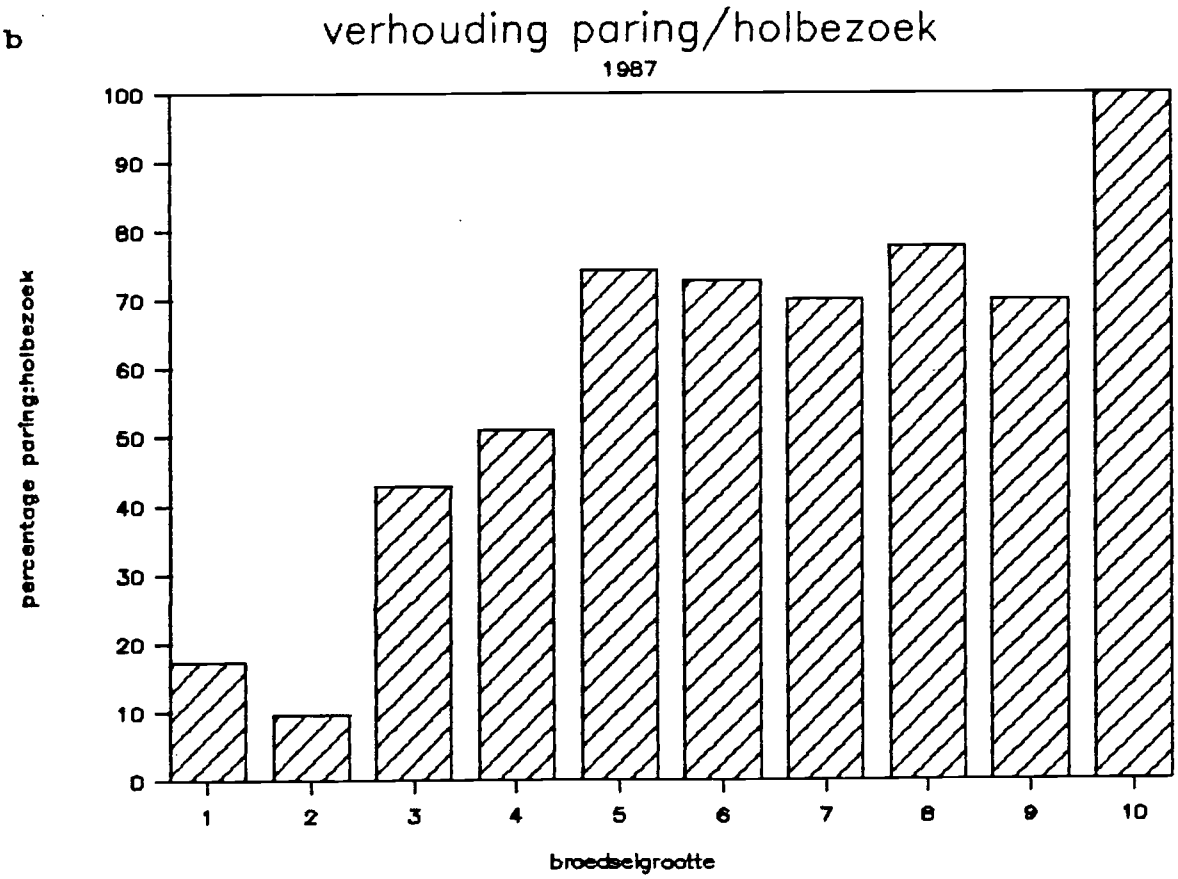
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 12

a



b



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

3.2.6 Gedragen mannetjes en vrouwtjes zich verschillend tijdens interacties bij verschillende broedselgroottes in het betreffende nest?

Om meer inzicht te krijgen in de gevonden trends is het interessant om te kijken hoe de verschillende gedragingen verdeeld zijn over de broedselgroottes. Hierbij is dezelfde procedure toegepast als in de vorige sectie. Het percentage interacties waarbij een bepaalde gedraging voorkwam is uitgezet voor de verschillende categoriën broedselgroottes. Tevens zijn steeds χ^2-toetsen gebruikt, al of niet met samengenomen categoriën broedselgroottes, als ondersteunende test of het al of niet voorkomen van een bepaalde handeling tijdens een interactie afhangt van de broedselgrootte. (Bij de figuren 13a t/m 20a - 1986 - dient opgemerkt te worden dat de aantallen interacties bij de categoriën 1000-2000 en 2000-3000 eieren zeer klein zijn, namelijk resp. 6 en 4.)

Een vrouwtje biedt zich aan een mannetje aan.
De beide figuren 13 a en b laten zien dat het percentage interacties waarbij een vrouwtje zich met haar buik naar het mannetje gericht op enkele cm's van het hol aanbood toeneemt met het toenemen van de broedselgrootte. In beide gevallen was het wel of niet aanbieden significant afhankelijk van de broedselgrootte.

Voor de χ^2-toets zijn bij de gegevens van 1986 de broedselgroottes van 100-3000 eieren samengenomen. Dit leverde op $p<<0,05\%$. De gegevens van 1987 bleven in tien categoriën opgesplitst en de toets leverde ook hier $p<<0,05\%$ op.

Het feit dat vrouwtjes zich vaker aanbieden aan mannetjes met grotere broedsels bevestigt het idee dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor mannetjes met meer eieren in het nest.

Een mannetje zet zijn dorsale vin stijf en/of een mannetje kopknikt.
In figuur 14a van 1986 is een dalende trend te zien. In figuur 14b van 1987 is een minder duidelijke dalende trend te zien en een sterke daling zet pas bij zeer grote broedsels in. In beide jaren zetten mannetjes minder vaak hun dorsale vin stijf tijdens interacties wanneer zij zeer veel eieren in hun nest hadden. In de figuren 15 a en b zijn ook weer dalende trends te zien vergelijkbaar met die van figuren 14 a en b. In beide jaren kopknikten mannetjes minder vaak wanneer zij zeer grote broedsels hadden. Het wel of niet voorkomen van beide gedragingen tijdens interacties bleek in beide jaren significant van de broedselgrootte af te hangen.

Voor de χ^2-toets zijn bij de gegevens van 1986 de broedselgroottes van 100-3000 eieren samengenomen. Dit leverde op $p<<0,05\%$. De gegevens van 1987 bleven in tien categoriën opgesplitst en de toets leverde ook hier $p<<0,05\%$ op.

Het stijf zetten van de dorsale vin en het kopknikken zijn handelingen van vertoon, wellicht bedoeld om vrouwtjes aan te trekken. Mannetjes doen minder vaak aan vertoon tijdens interacties wanneer zij veel eieren in het nest hebben. Vrouwtjes schijnen echter een voorkeur te hebben om met mannetjes te paren met meer eieren in het nest. Het feit dat mannetjes minder aan vertoon doen bij grotere broedsels zou twee dingen kunnen betekenen. Ofwel mannetjes hebben minder belang bij paren naarmate zij grotere broedsels hebben, ofwel mannetjes ondervinden niet meer de noodzaak vrouwtjes aan te trekken omdat de vrouwtjes zich vaker zelf aanbieden naarmate er meer eieren in het nest zijn.

Een mannetje siddert.
In figuur 16a is te zien dat in 1986 mannetjes met kleine broedsels vaker sidderden tijdens interacties dan mannetjes met grote broedsels; de trend

is echter zeker niet zuiver dalend. Het al of niet sidderen bleek significant afhankelijk te zijn van de broedselgrootte. Figuur 16b laat een zeer zwak dalende trend zien: in 1987 sidderden mannetjes met weinig eieren nauwelijks vaker dan mannetjes met veel eieren. Er is geen significant verband tussen sidderen en broedselgrootte in 1987.

Voor de χ^2-toets zijn bij de gegevens van 1986 de broedselgroottes van 1-100 eieren en die van 100-3000 eieren samengenomen. Dit leverde op $p<<0,05\%$. De gegevens van 1987 bleven in tien categoriën opgesplitst en de toets leverde hier $p>5\%$ op.

Wat de functie is van het sidderen is niet duidelijk. Mijns inziens behoort het niet tot het vertoon. Het sidderen valt op grote afstand niet op, en mannetjes sidderen pas als een vrouwtje tot op minder dan 5cm (meestal 1cm) het nest genaderd is. Het sidderen werd bijna altijd direct gevolgd door het uit het nest gaan van het mannetje, waarna het vrouwtje al of niet het nest binnenging. Het sidderen zou een uiting kunnen zijn van de bereidheid tot paren van het mannetje.

Een mannetje pikt naar een naderend vrouwtje.

In de figuren 17 a en b zijn geen trends te zien. In beide jaren pikten mannetjes bij alle broedselgroottes even vaak naar vrouwtjes tijdens interacties. Er is geen significante relatie tussen pikken en broedselgrootte, noch in 1986, noch in 1987.

Voor de χ^2-toets zijn bij de gegevens van 1986 de broedselgroottes van 1-100 eieren en die van 100-3000 eieren samengenomen. Dit leverde op $p>5\%$. Bij de gegevens van 1987 zijn de broedselgroottes van 4000-7020 eieren samengenomen. Ook hier $p>5\%$.

Ik denk niet dat het pikken bedoeld is om het vrouwtje te stimuleren. Eerder denk ik dat het een soort oversprong-gedrag is en de nadering van een vrouwtje een conflict in het mannetje veroorzaakt: ieder naderend individu is een potentiële ei-predator en moet weggejaagd worden; een naderend vrouwtje is echter ook een potentiële sexuele partner en moet in het nest binnengelaten worden.

Een mannetje cirkelt om zijn hol waar een vrouwtje inzit.

Figuur 18a laat zien dat in 1986 mannetjes met kleine broedsels tijdens interacties vaker om hun hol cirkelden als er een vrouwtje in zat dan mannetjes met grote broedsels. Er is geen puur dalende trend. In figuur 18b is een zwak dalende trend te zien. In 1987 cirkelden mannetjes minder vaak om het hol naarmate er meer eieren inzaten en bij hele grote broedsels helemaal niet. In beide jaren was het wel of niet cirkelen tijdens een interactie significant afhankelijk van broedselgrootte.

Voor de χ^2-toets zijn bij de gegevens van 1986 de broedselgroottes van 0-100 eieren en die van 100-5270 eieren samengenomen. Dit leverde op $p<0,05\%$. Bij de gegevens van 1987 zijn de broedselgroottes van 4000-7020 eieren samengenomen en de toets leverde ook hier $p<0,05\%$ op.

Het cirkelen ging vaak gepaard met pikken naar het vrouwtje als zij haar gezicht in de holopening stak.

Een vrouwtje probeert langs het mannetje heen in het nest te komen.

In de figuren 19 a en b zijn nauwelijks trends te zien; zowel in 1986 als in 1987 lijkt het erop dat vrouwtjes tijdens interacties met mannetjes met grotere broedsels iets vaker proberen in het nest te komen (terwijl het mannetje zelf geen plaats maakt). In beide jaren was het proberen in het nest te komen significant afhankelijk van broedselgrootte.

Voor de χ^2-toets zijn bij de gegevens van 1986 de broedselgroottes van 0-100 eieren en die van 100-5270 eieren samengenomen. Dit leverde $p<1\%$ op. Bij de gegevens van 1987 zijn de broedselgroottes van 4000-7020 eieren samengenomen en de toets leverde ook hier $p<1\%$ op.

Het feit dat vrouwtjes tijdens interacties vaker langs een mannetje heen in het nest proberen te komen wanneer het nest meer eieren bevat stemt overeen met het idee dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor mannetjes met grotere broedsels.

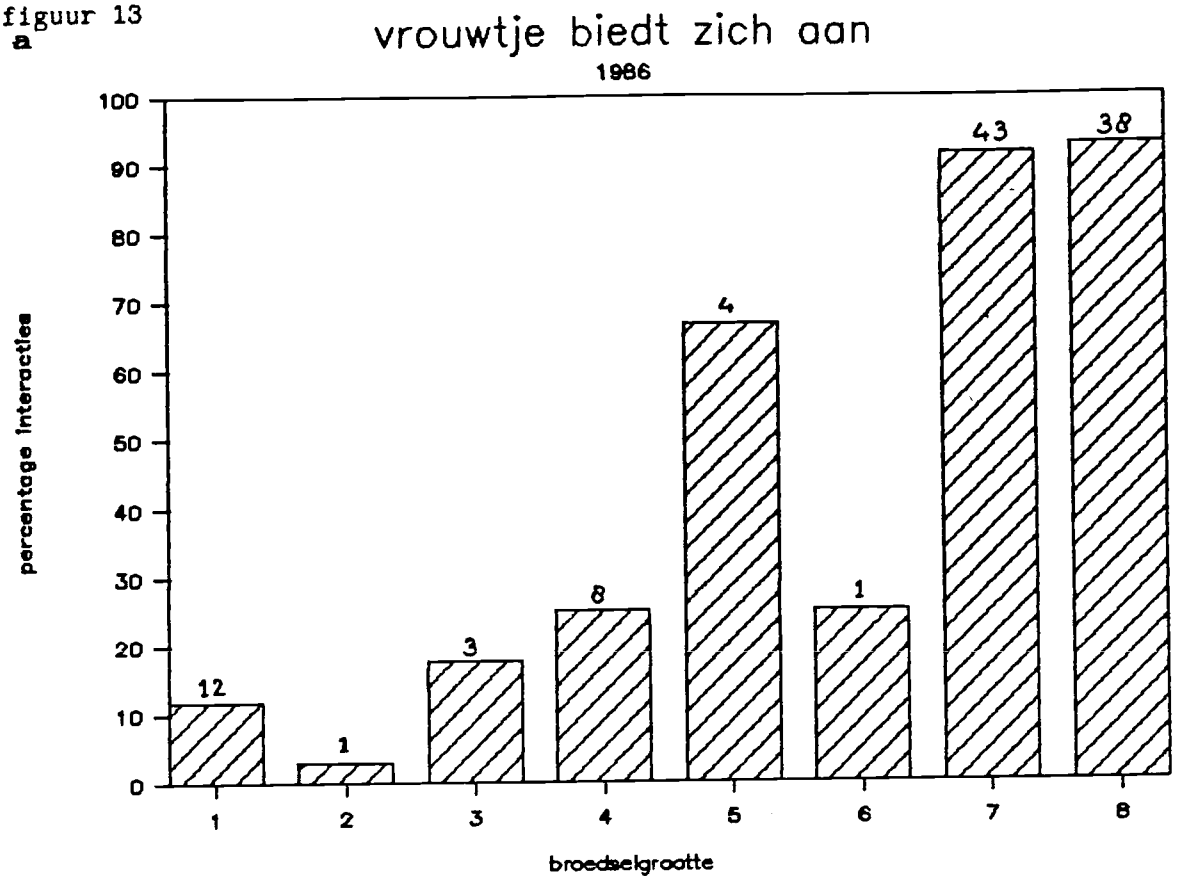
Een mannetje verspert de ingang van het nest als een vrouwtje probeert erin te komen.
Ook in de figuren 20 a en b valt nauwelijks van echte trends te spreken want de aantallen zijn zeer klein. Het lijkt er op dat in beide jaren mannetjes met grotere broedsels vaker de ingang van het nest versperren tijdens interacties. In 1986 was het al of niet versperren afhankelijk van de broedselgrootte. Over 1987 valt wat dat betreft niets te zeggen omdat het versperren niet vaak genoeg voorkwam.
Voor de χ^2-toets zijn bij de gegevens van 1986 de broedselgroottes van 0-100 eieren en die van 100-5270 eieren samengenomen. Dit leverde $p<1\%$ op. Op de gegevens van 1987 kon de toets niet toegepast worden wegens te kleine aantallen.
Het feit dat mannetjes met grotere broedsels tijdens interacties vaker de ingang van het nest voor een vrouwtje proberen te versperren stemt overeen met het idee dat zojuist bij de bespreking van de gedragingen van vertoon geopperd is: mannetjes met grotere broedsels hebben misschien zelf minder vaak belang bij een paring. Van de 20 keer dat versperren is waargenomen gebeurde dat 7 keer bij een broedselgrootte die groter was dan 90% van de maximale broedselgrootte van het betreffende mannetje. Op grond hiervan wil ik bovengenoemd idee noch ondersteunen, noch verwerpen. Van de 20 keer versperren was 6 keer het mannetje tijdens de interactie al met een ander vrouwtje aan het paren. In drie van deze gevallen kwam het vrouwtje alsnog binnen en paarde het mannetje vervolgens met twee vrouwtjes tegelijk. Van de andere drie gevallen was er twee keer sprake van een broedselgrootte >90% van de maximale broedselgrootte van het betreffende mannetje.

Twee vrouwtjes vechten terwijl zij zich aan een mannetje aanbieden.
In totaal is 12 keer waargenomen dat een vrouwtje een ander vrouwtje wegpikt terwijl zij beiden op minder dan 5cm afstand van het hol zich aan een mannetje aanbieden. Deze gegevens zijn niet voor een grafiek of een toets gebruikt omdat het vechten van vrouwtjes niet vaak genoeg voorkwam. Dit gebeurde 4 keer bij mannetje 4 (1987), 2 keer bij 93% en 2 keer bij 66% van zijn maximale broedselgrootte. Het gebeurde 4 keer bij mannetje o (1986) bij 97% van zijn maximale broedselgrootte. Het kwam 3 keer voor bij mannetje 12 (1987) met een leeg nest op de tweede dag nadat zijn broedsel van maximale grootte was weggenomen. Het gebeurde 1 keer bij mannetje 9 (1987) met een leeg nest op de derde dag nadat zijn broedsel van maximale grootte was weggenomen. Daar dit gedrag bij alle broedselgroottes voorkwam weerspiegelt het niet de voorkeur van vrouwtjes voor mannetjes met grotere broedsels, waarbij de vrouwtjes met elkaar zouden concurreren om in het nest toegelaten te worden.

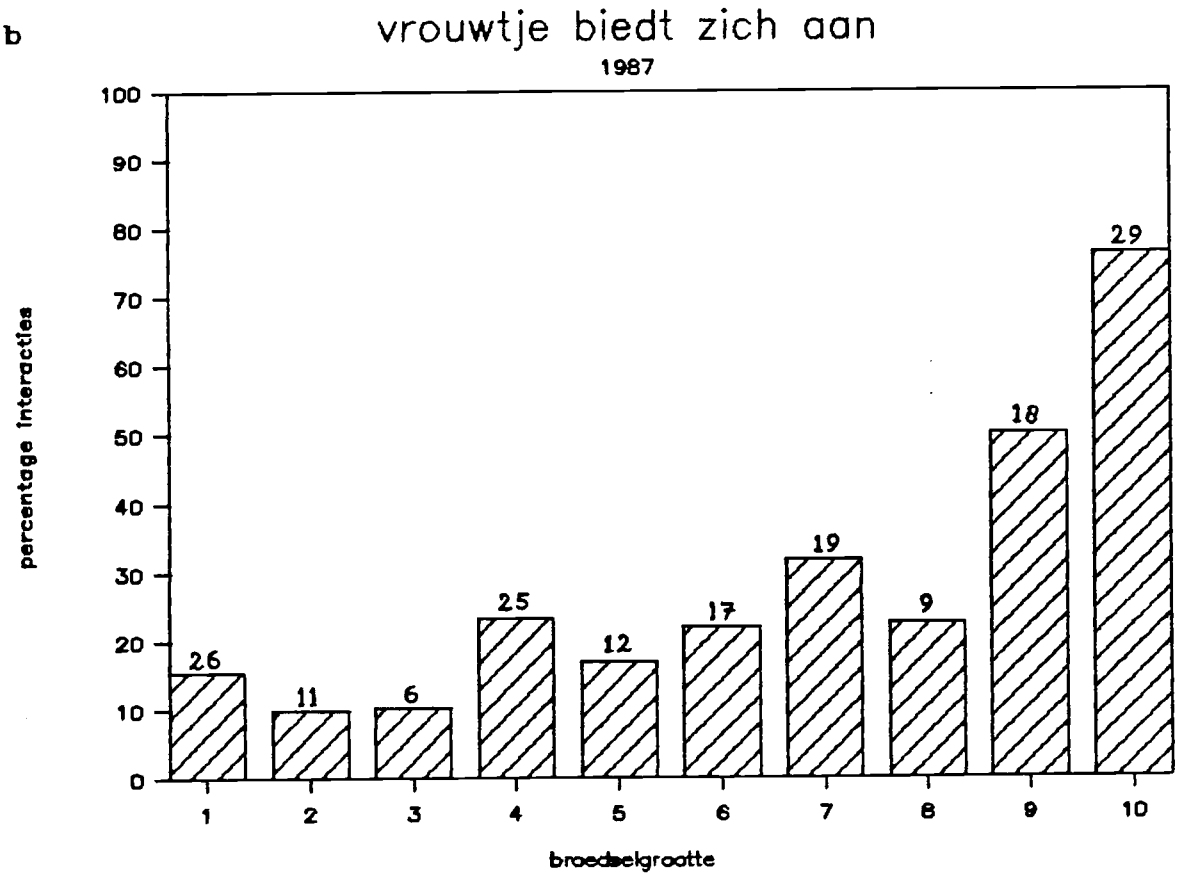
Samenvattend:
De twee opvallendste trends zijn het zich vaker aanbieden van vrouwtjes naarmate de mannetjes grotere broedsels hebben, en het minder vaak doen aan vertoon van mannetjes wanneer zij grote broedsels hebben. De eertse trend weerspiegelt de voorkeur van vrouwtjes voor mannetjes met grotere broedsels. De tweede trend suggereert dat mannetjes met grote broedsels minder vaak vrouwtjes proberen aan te trekken.

figuur 13

a



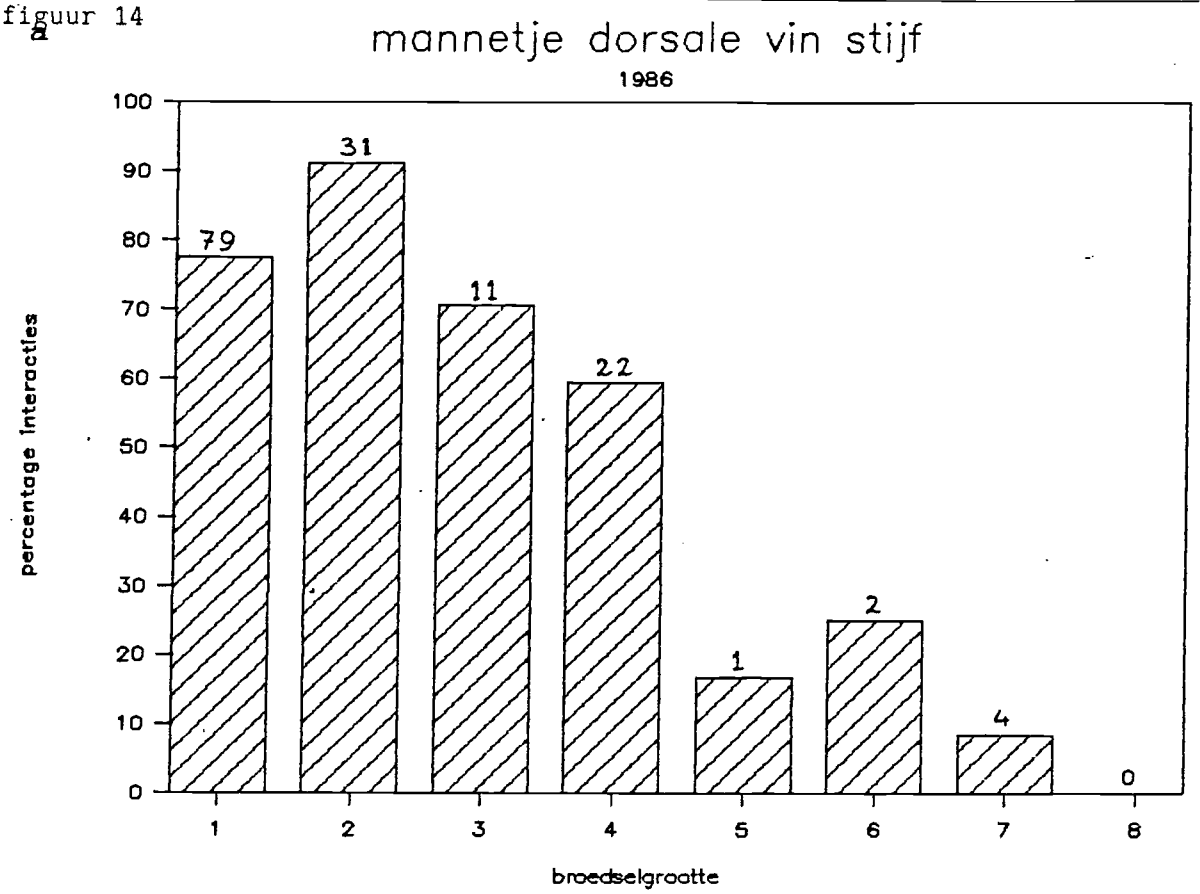
b



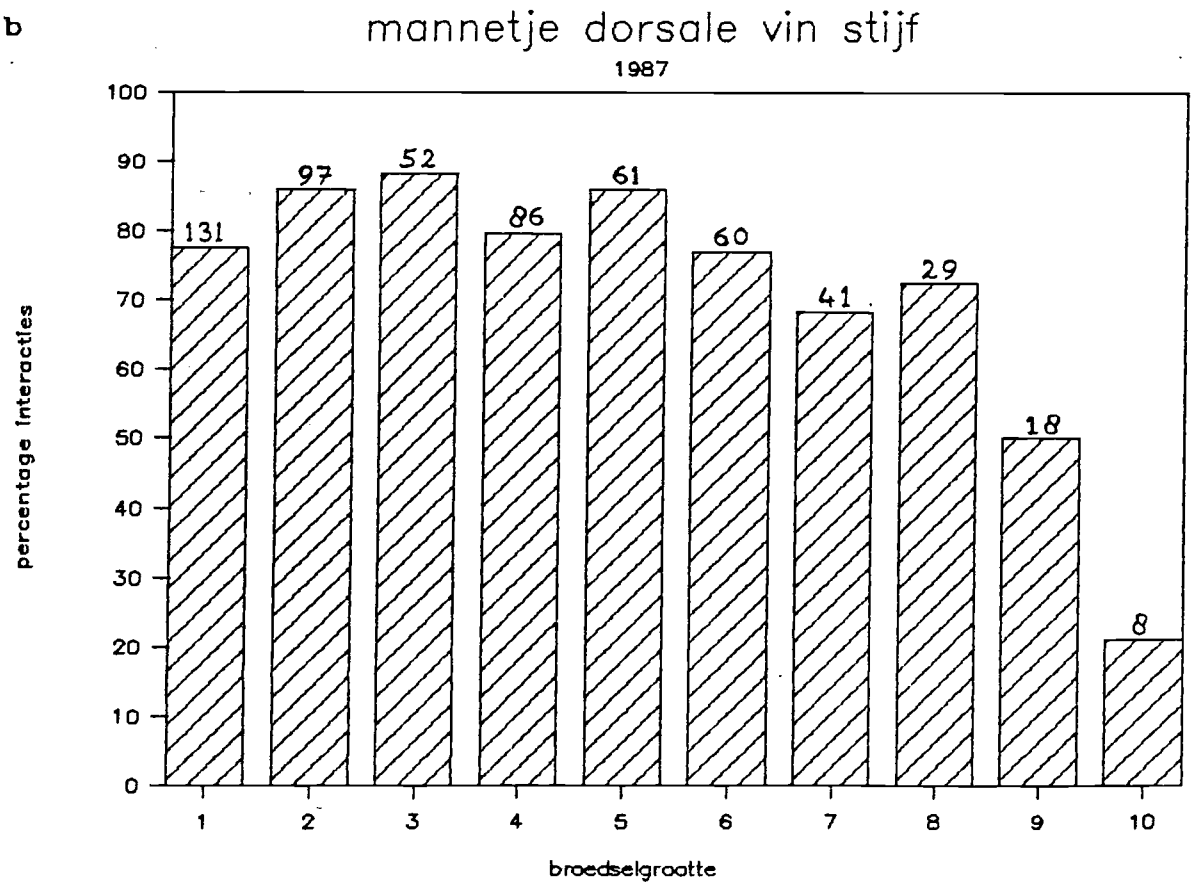
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgrootes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 14

a



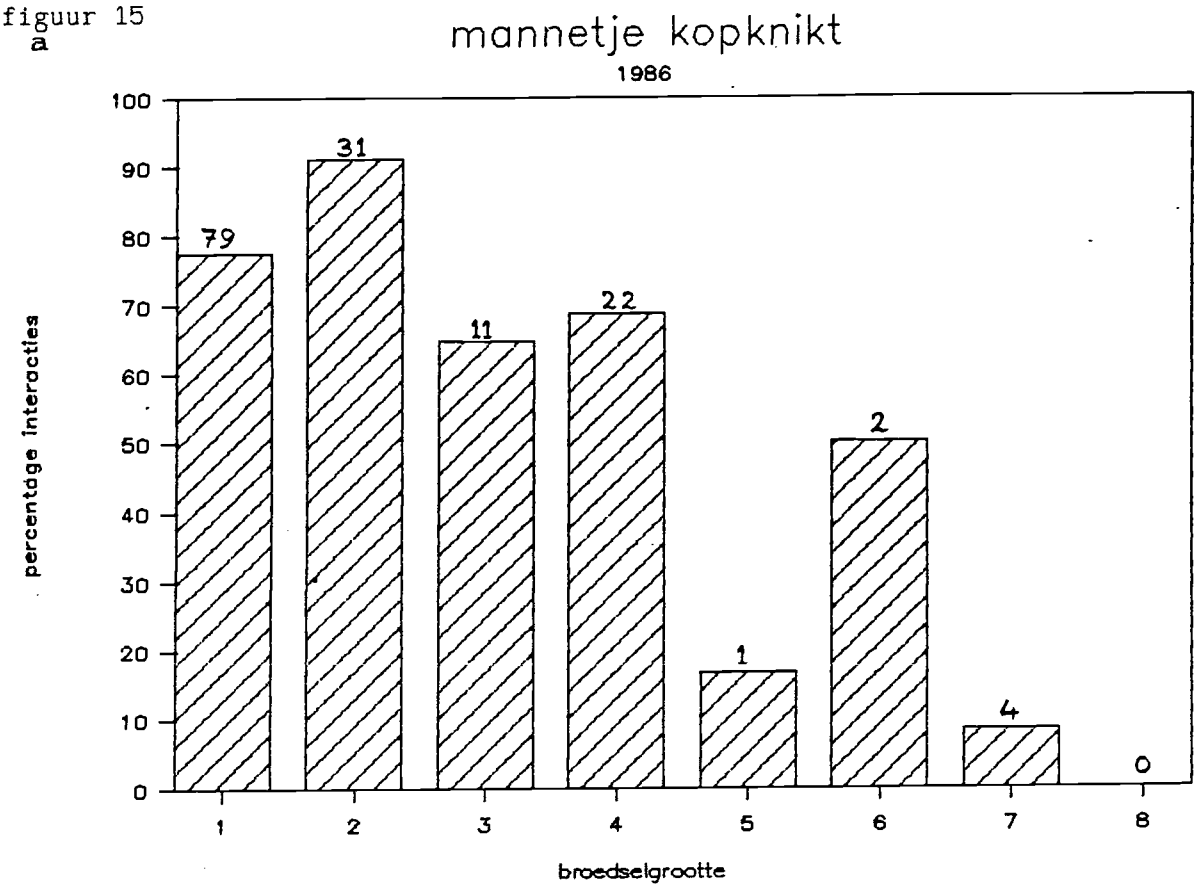
b



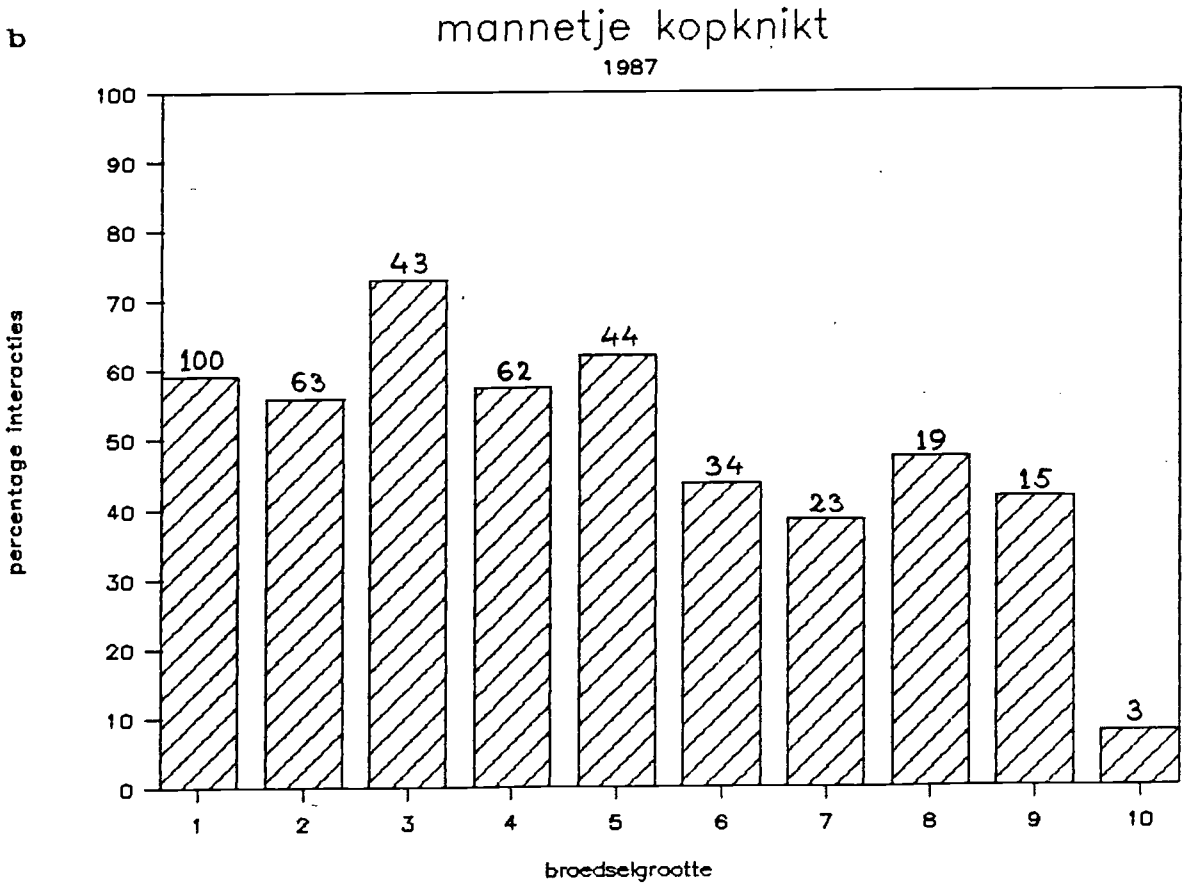
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 15

a



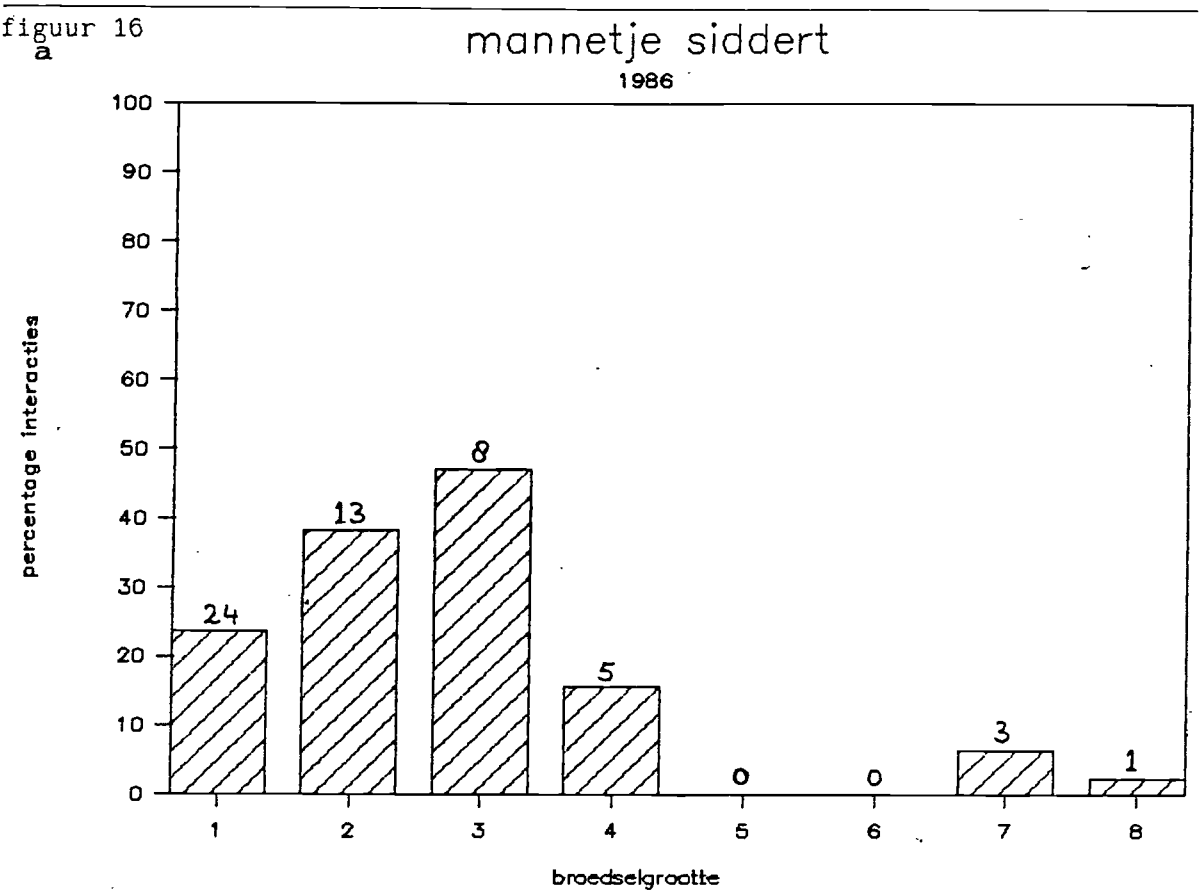
b



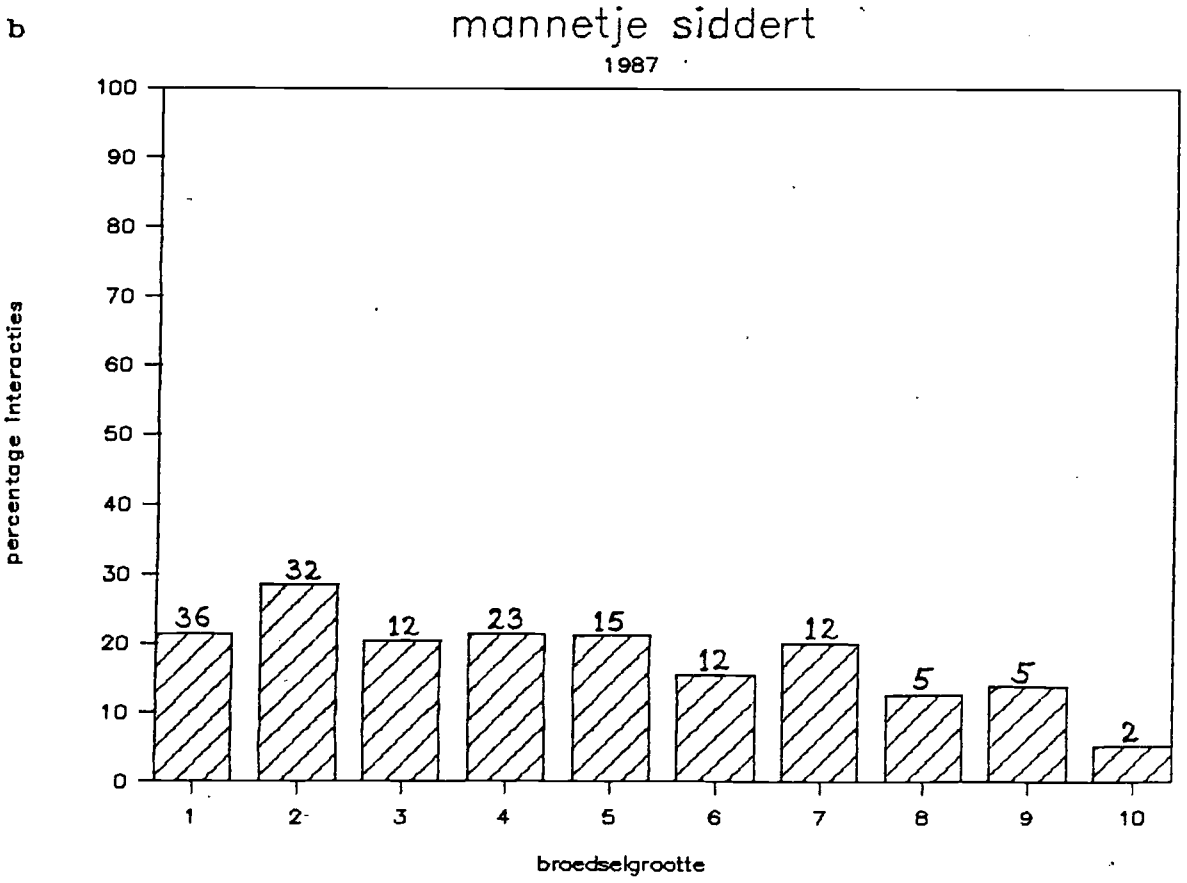
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 16

a



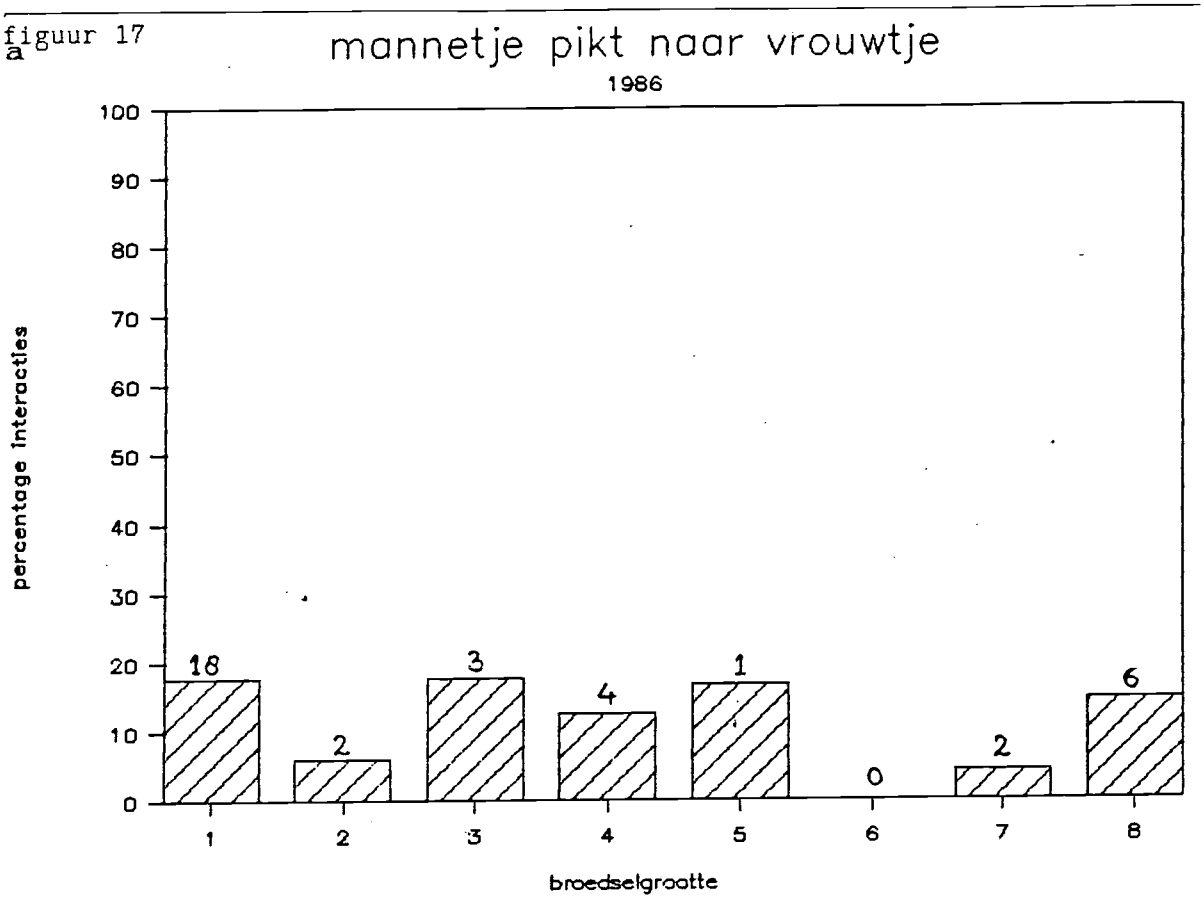
b



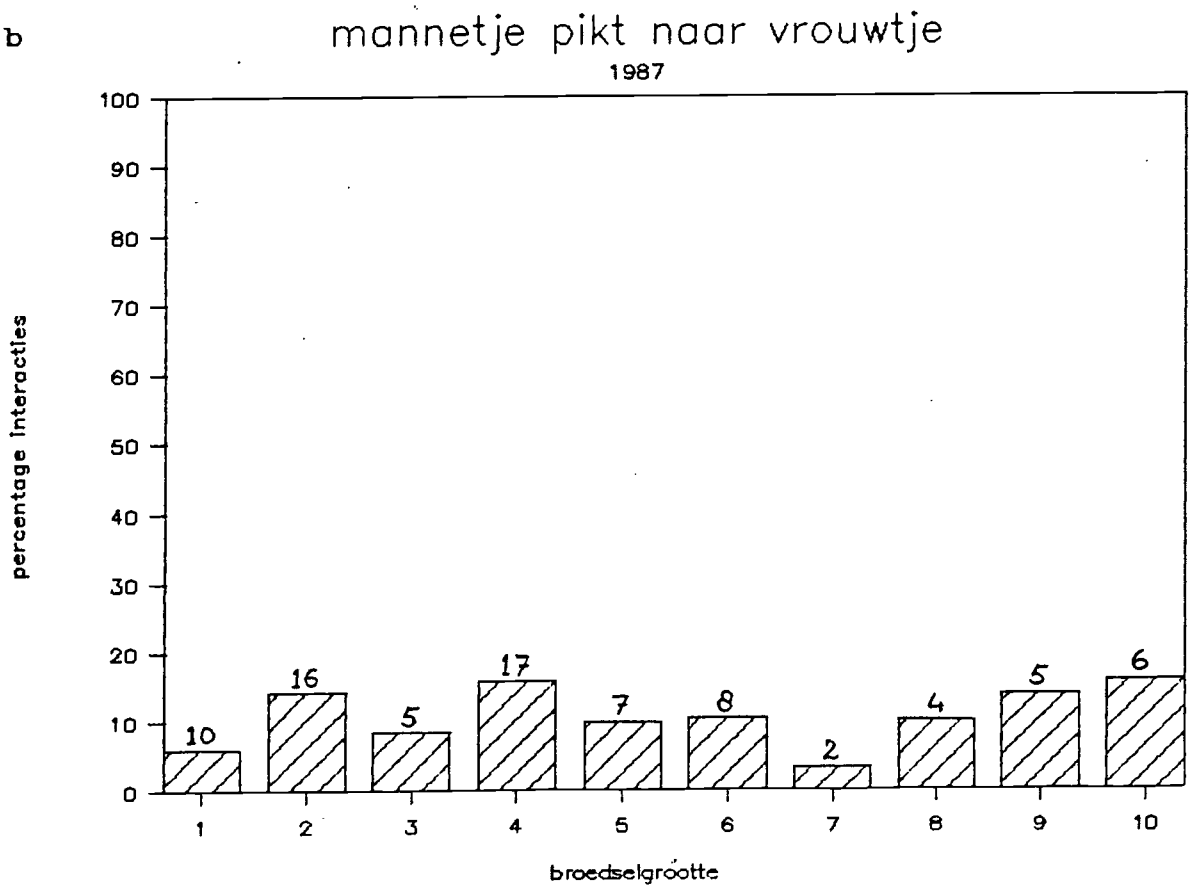
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes: 1: 0 eieren; 2: 1-10 eieren; 3: 10-100 eieren; 4: 100-1000 eieren; 5: 1000-2000 eieren; 6: 2000-3000 eieren; 7: 3000-4000 eieren; 8: 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9: 5000-6000 eieren; 10: 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 17

a



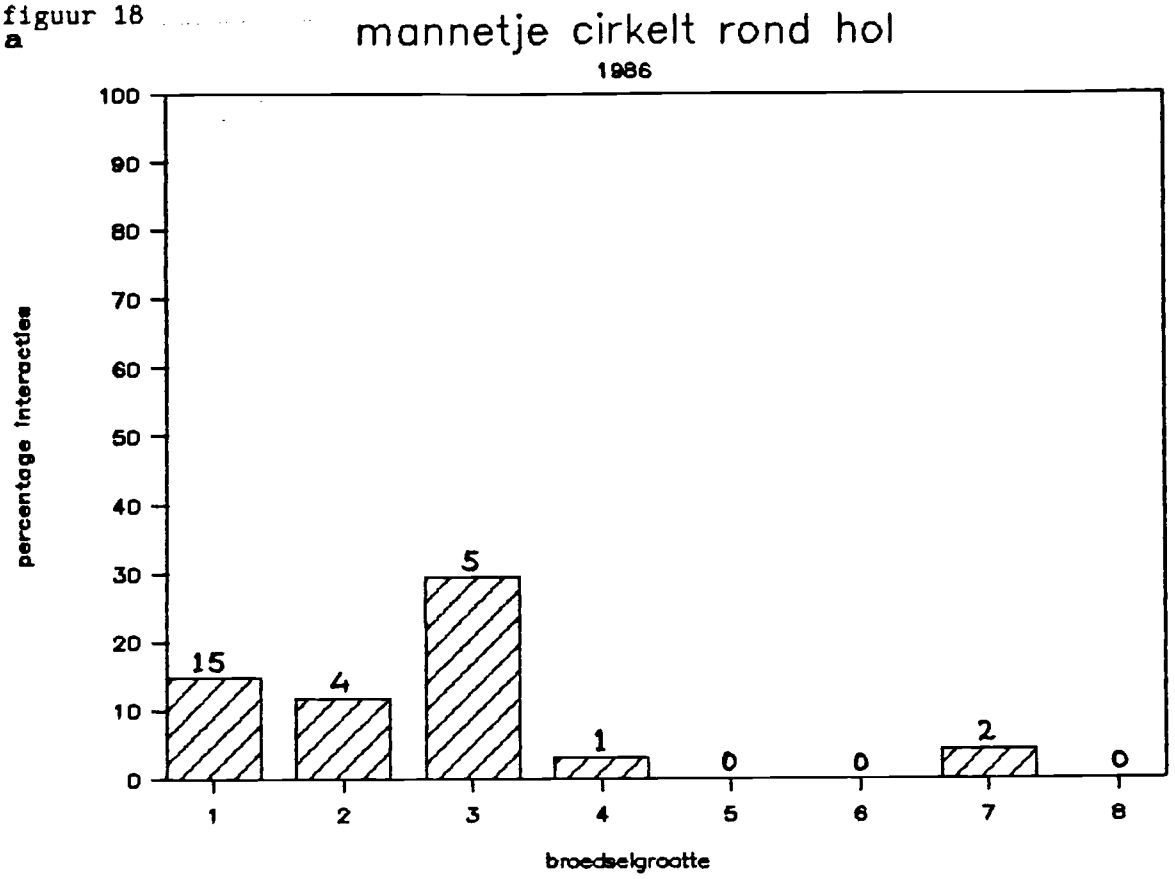
b



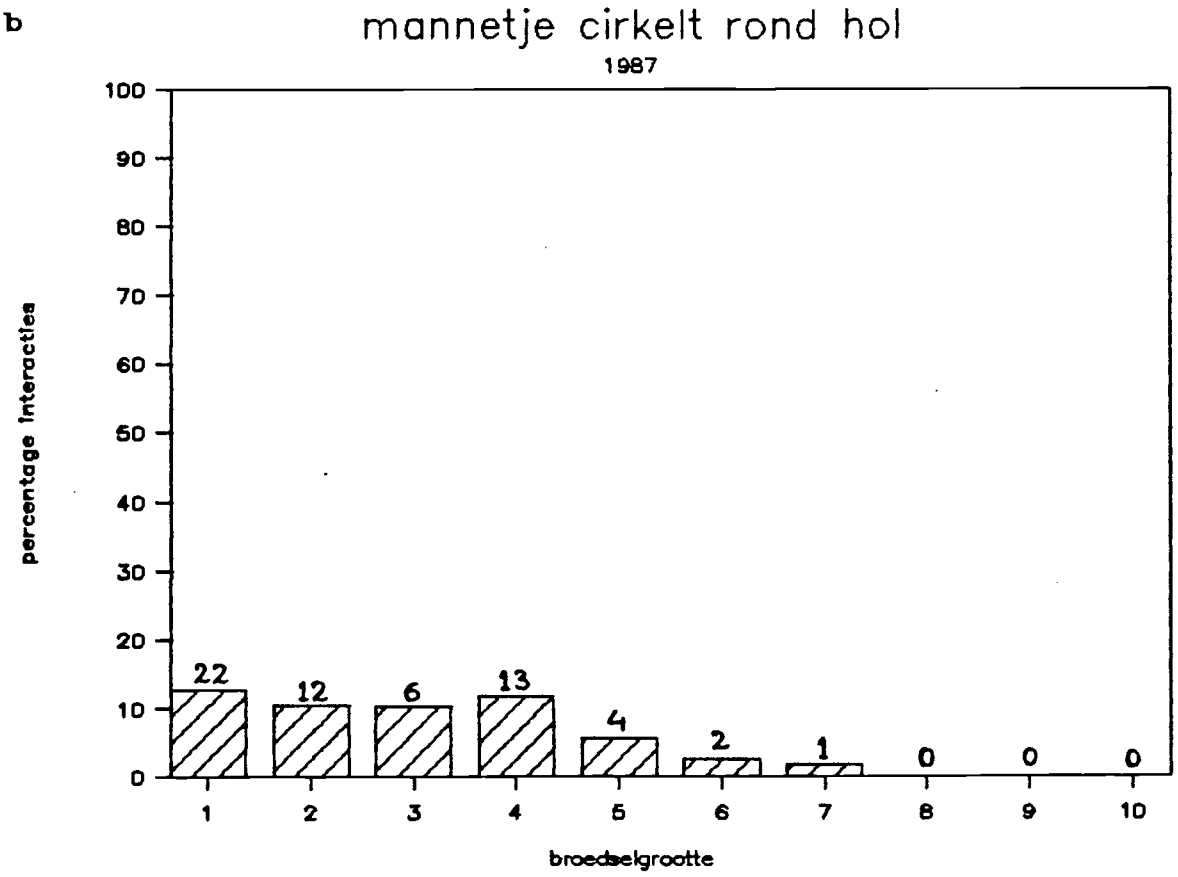
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 18

a



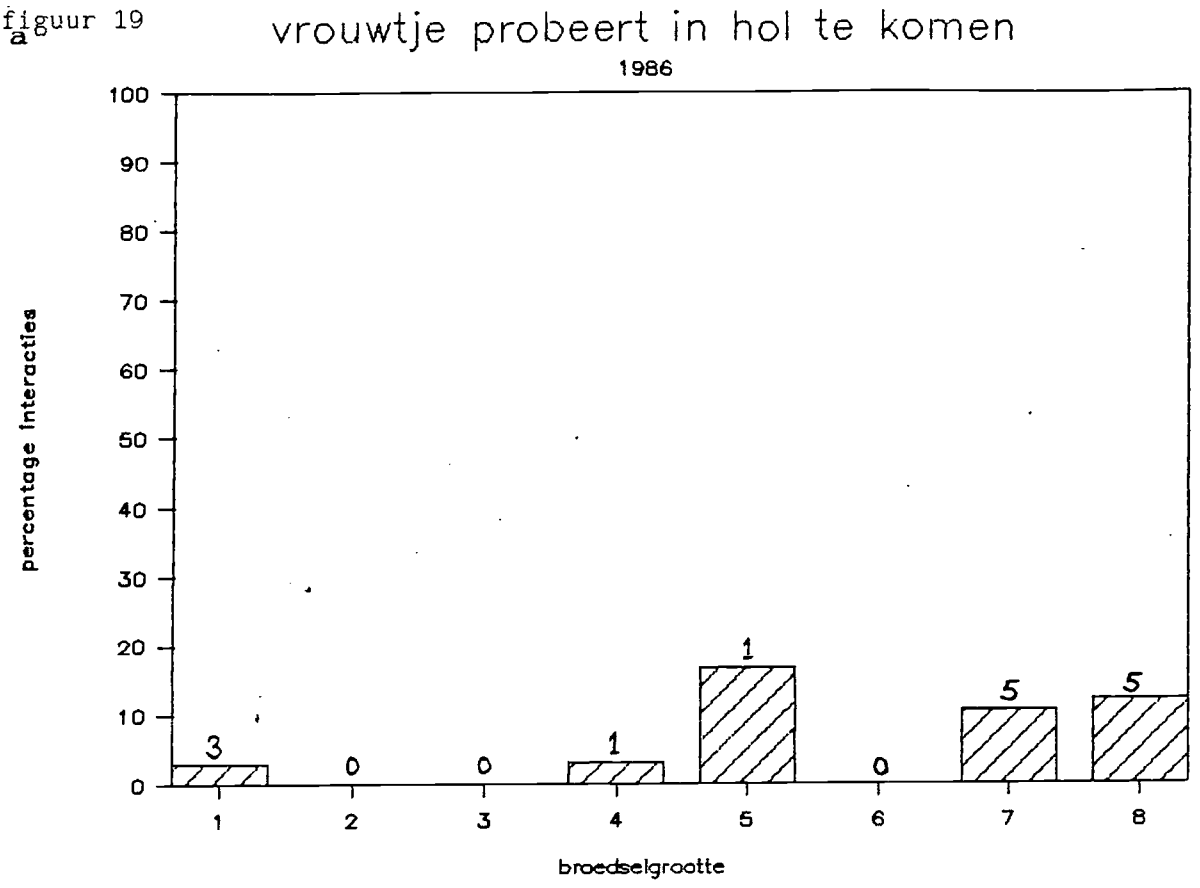
b



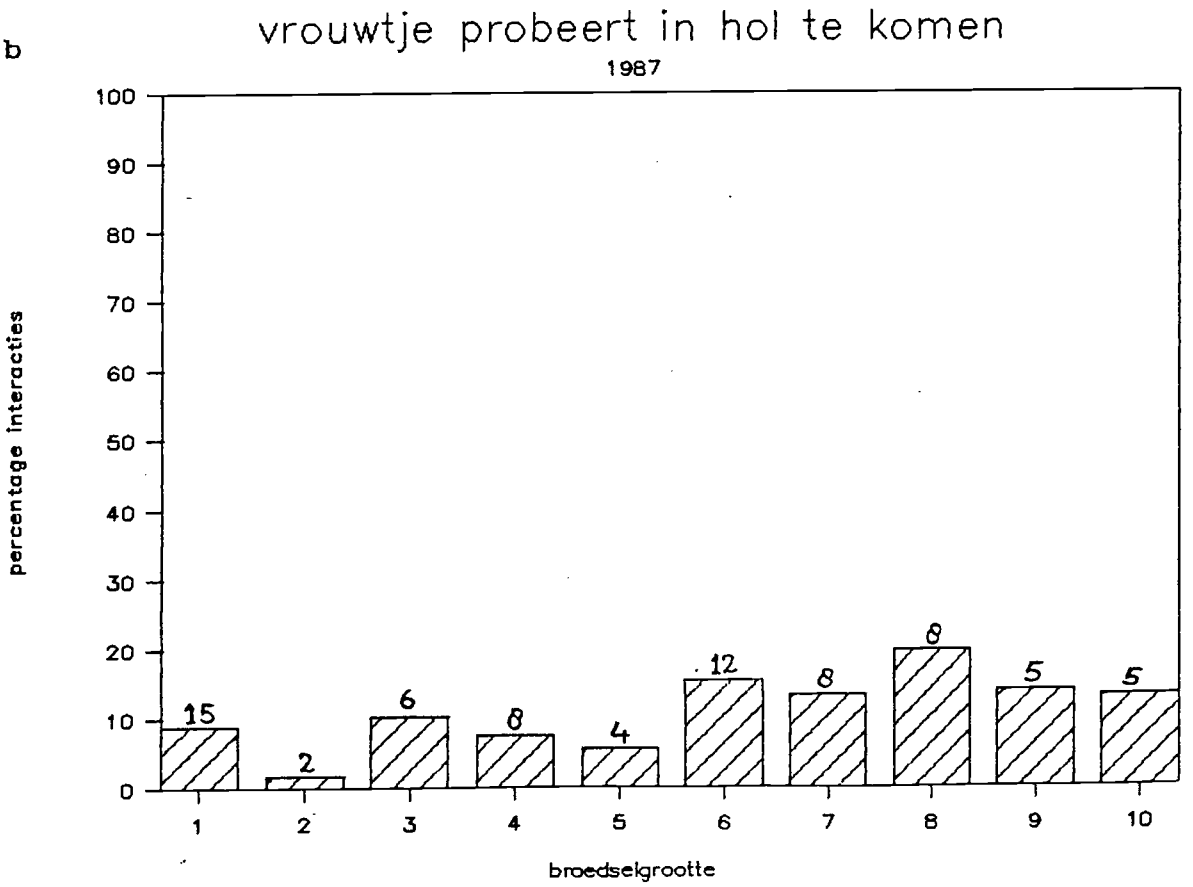
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes: 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 19

a



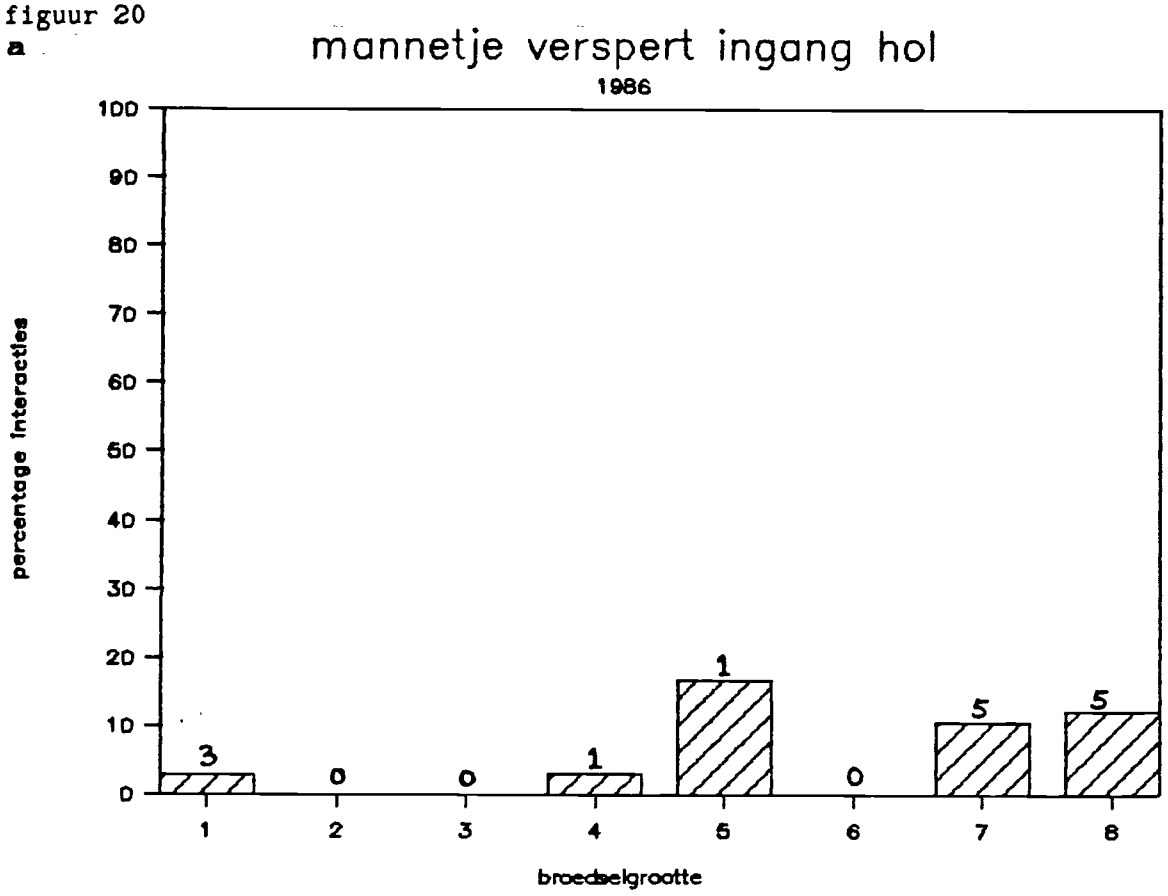
b



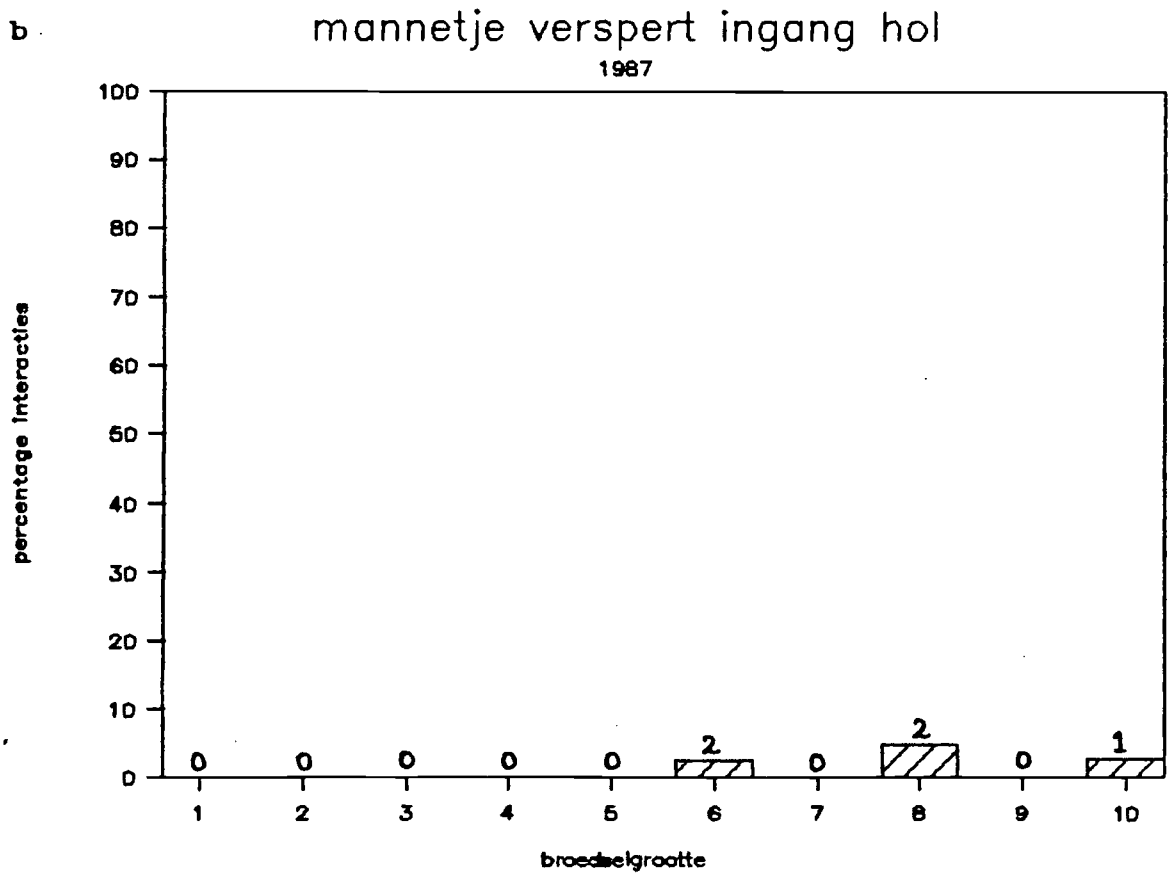
De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

figuur 20

a



b



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren (-5270 voor 1986); 9; 5000-6000 eieren; 10; 6000-7020 eieren. Op de y-as staan de percentages en boven de balkjes de absolute aantallen interacties waarbij het betreffende gedrag is waargenomen.

3.2.7 Komen bepaalde gedragingen tijdens een interactie vaker samen of juist niet samen voor?

Om meer inzicht te krijgen in wat er tijdens interacties gebeurt is onderzocht of het al of niet voorkomen van een bepaalde gedraging af hangt van het al of niet voorkomen van een andere gedraging.

Van twee gedragingen zijn steeds de aantallen interacties waarbij beiden voorkwamen, waarbij de ene wel en de andere niet voorkwam, waarbij de ene niet en de andere wel voorkwam, en waarbij geen van beide gedragingen voorkwam in een kruistabel gezet. Vervolgens werd dan de χ^2-toets toegepast om te testen of de ene gedraging al of niet significant vaker voorkwam als de andere gedraging voorkwam, of juist niet voorkwam. (Hier worden geen causale verbanden mee bewezen!)

In onderstaande tabellen zijn de betreffende aantallen te zien met daarnaast steeds de uitslag van de χ^2-toets. De tabellen bevatten de gegevens van beide jaren samen. In de tabellen staat het teken '+' voor het wel voorkomen van de betreffende gedraging en het teken '-' voor het niet voorkomen daavan. Voor de combinaties dorsale vin stijf-paring en kopknikken-paring verwijs ik naar sectie 3.2.4. Sommige tabellen gaan over alle interacties, sommigen alleen over interacties waarbij sprake was van holbezoek.

Tabel 9: aanbieden-holbezoek

		aanbieden +	aanbieden -	
holbezoek	+	97	227	p>5%, niet significant
	-	189	592	

Tabel 10: aanbieden-paring, bij holbezoek

		aanbieden +	aanbieden -	
paring	+	34	69	p>5%, niet significant
	-	63	159	

Aanbieden-holbezoek en aanbieden-paring, tabellen 9 en 10
Er bestaat geen significant verband tussen het al of niet aanbieden van een vrouwtje tijdens een interactie en het al of niet in het hol komen. Er bestaat ook geen significant verband tussen het aanbieden van een vrouwtje tijdens een interactie en het al of niet tot paring komen als het vrouwtje eenmaal in het hol is. Waarschijnlijk laat het mannetje zijn beslissing om al of niet een vrouwtje in zijn hol toe te laten niet beïnvloeden door het feit of een vrouwtje zich aanbiedt of niet. Bovendien blijkt dat het vrouwtje tijdens het aanbieden nog niet beslist heeft of zij eieren zal afzetten, en dat zij dit pas doet als zij in het hol gekeken heeft.

Tabel 11: proberen-holbezoek

		holbezoek +	holbezoek -	
proberen	+	72	16	p<<0.05%, ++ en -- komen vaker voor
	-	252	764	

Tabel 12: proberen-paring, bij holbezoek

		paring +	paring -	
proberen	+	29	43	p>5%, niet significant
	-	74	179	

Proberen-holbezoek en proberen-paring, tabellen 11 en 12
Als een vrouwtje tijdens een interactie probeerde in het nest te komen kwam het relatief vaker voor dat het ook tot een holbezoek kwam dan wanneer zij dit niet probeerde. Kennelijk heeft dit proberen vaak het gewenste effect. Echter als het vrouwtje eenmaal in het nest was kwam het niet vaker tot paring wanneer zij geprobeerd had in het nest te komen dan wanneer zij dit niet geprobeerd had. Hieruit blijkt weer dat het vrouwtje haar beslissing om eieren af te zetten pas neemt als zij in het hol gekeken heeft.

Tabel 13: sidderen-holbezoek

		sidderen +	sidderen -	
holbezoek	+	199	125	p<0.05%, ++ en -- komen vaker voor
	-	25	755	

Tabel 14: sidderen-paring

		sidderen +	sidderen -	
paring	+	58	46	p<0.05%, ++ en -- komen vaker voor
	-	167	835	

Tabel 15: sidderen-paring, bij holbezoek

		sidderen +	sidderen -	
paring	+	58	46	p>5%, niet significant
	-	142	80	

Sidderen-holbezoek en sidderen-paring, tabellen 13, 14, en 15
Als een mannetje sidderde tijdens een interactie kwam het vrouwtje relatief vaker in het hol (tabel 13) en paarde relatief vaker met het mannetje (tabel 14) dan wanneer een mannetje niet sidderde. Het tweede is een gevolg van het eerste blijkens het feit dat als een vrouwtje eenmaal in het hol was zij niet significant vaker paarde wanneer het mannetje gesidderd had (tabel 15). Dit stemt overeen met het idee dat sidderen een uiting is van de bereidheid van het mannetje om een vrouwtje in zijn nest toe te laten om te paren. Als het vrouwtje eenmaal in het hol is laat zij haar beslissing echter niet beïnvloeden door het feit of het mannetje gesidderd heeft.

Tabel 16: sidderen-proberen

		sidderen +	sidderen -	
proberen	+	24	65	p>5%, niet significant
	-	201	816	

Tabel 17: aanbieden-sidderen

		aanbieden +	aanbieden -	
sidderen	+	42	183	p>5%, niet significant
	-	244	812	

Sidderen-proberen en sidderen-aanbieden, tabellen 16 en 17
Er is geen significant verband tussen het sidderen van een mannetje en het aanbieden of het proberen van een vrouwtje tijdens een interactie. Kennelijk stimuleert het sidderen het vrouwtje niet om zich aan te bieden, of te proberen in het hol te komen.

Tabel 18: aanbieden-proberen

		aanbieden +	**aanbieden -**	
proberen	**+**	**67**	**22**	**p<0.05%, ++ en -- komen vaker voor**
	-	**218**	**798**	

Aanbieden-proberen, tabel 18
Als een vrouwtje zich tijdens een interactie aanbood kwam het relatief vaker voor dat zij probeerde in het nest te komen dan wanneer zij zich niet aanbood. Dit is natuurlijk zo omdat beide gedragingen betekenen dat het vrouwtje graag in het hol wil komen.

Tabel 19: kopknikken-holbezoek

		kopknikken +	kopknikken -	
holbezoek	+	193	131	p<2.5%, ++ en -- komen vaker voor
	-	401	379	

Tabel 20: rugvin stijf-holbezoek

		rugvin stijf +	rugvin stijf -	
holbezoek	+	223	101	p>5%, niet significant
	-	542	238	

Tabel 21: kopknikken-paring, bij holbezoek

		kopknikken +	kopknikken -	
paring	+	55	48	p>5%, niet significant
	-	139	83	

Tabel 22: rugvin stijf-paring, bij holbezoek

		rugvin stijf +	rugvin stijf -	
paring	+	66	37	p>5%, niet significant
	-	158	64	

Vertoon-holbezoek en vertoon-paring, tabellen 19 t/m 22
Als een mannetje kopknikte tijdens een interactie kwam een vrouwtje relatief vaker in het hol dan wanneer een mannetje niet kopknikte. Dit geldt niet voor het stijf zetten van de rugvin door het mannetje. Zowel voor kopknikken als voor de rugvin stijf zetten geldt dat als een vrouwtje eenmaal in het hol was dit geen invloed had op de kans tot paren. Kennelijk stimuleert het kopknikken het vrouwtje wel om in het hol te komen, maar het stijf zetten van de rugvin niet. Het kan zijn dat het kopknikken het vrouwtje niet stimuleert, maar dat het aangeeft dat het mannetje bereid is het vrouwtje in het nest toe te laten. In ieder geval beslist een vrouwtje niet op grond van vertoon of zij eieren af zal zetten. (N.B. Dat statistiek van gebrekkige waarde is blijkt uit het volgende. De relatie kopknikken-holbezoek is positief; de relatie kopknikken-paring indien holbezoek is neutraal; dan moet de relatie kopknikken-paring positief zijn; deze is echter neutraal, zie sectie 3.2.4.)

Tabel 23: kopknikken-proberen

	kopknikken +	kopknikken -	
proberen +	21	67	$p<0.05\%$, +- en -+ komen vaker voor
proberen -	574	443	

Tabel 24: rugvin stijf-proberen

	rugvin stijf +	rugvin stijf -	
proberen +	30	59	$p<0.05\%$, +- en -+ komen vaker voor
proberen -	736	281	

Tabel 25: kopknikken-aanbieden

		kopknikken +	kopknikken -	
aanbieden	+	31	255	p<0.05%, +- en -+ komen vaker voor
	-	563	256	

Tabel 26: rugvin stijf-aanbieden

		rugvin stijf +	rugvin stijf -	
aanbieden	+	52	234	p<0.05%, +- en -+ komen vaker voor
	-	713	106	

Vertoon-proberen en vertoon-aanbieden, tabellen 23 t/m 26
Als een mannetje tijdens een interactie aan vertoon doet komt het relatief minder vaak voor dat een vrouwtje zich aanbiedt of in het nest probeert te komen dan wanneer een mannetje niet aan vertoon doet. Het proberen langs het mannetje heen het nest binnen te gaan komt minder vaak voor omdat een mannetje dat aan vertoon doet vaak zelf uit het nest gaat als het vrouwtje dichterbij komt. Het is waarschijnlijk niet nodig voor een vrouwtje om zich aan te bieden als een mannetje aan vertoon doet omdat een mannetje hiermee reeds blijk geeft van zijn bereidheid tot paren.

3.3 De experimenten

3.3.1 De manipulaties in het veld

1986

Op 9 juni 1986 hadden de vijf mannetjes die een blok-nest bewoonden allemaal meer dan 3000 eieren in hun nest (zie bijlage 3, figuur 23). Tot die tijd paarden zij regelmatig en werden er dagelijks tot enkele honderden eieren in hun nesten gelegd. Op 15 juni verving ik alle nest-buizen door lege buizen. Vanaf dat moment tot het eind van mijn verblijf werden er zeer weinig eieren gelegd in de blok-nesten (zie figuur 24 in bijlage 3) en werden er weinig paringen (in totaal 15) waargenomen, die bovendien meestal zeer kort duurden (11 paringen duurden korter dan 1½ minuut). Bij deze korte paringen werden slechts enkele eieren afgezet. Dit alles wijst er weer op dat lege nesten niet erg aantrekkelijk zijn voor vrouwtjes. Overigens verdwenen alle eieren steeds voordat ze uit konden komen, vaak de dag nadat ze gelegd waren al. Bovendien waren de mannetjes steeds minder vaak in hun nest aanwezig. In de periode vanaf 16 juni zijn nog een aantal manipulaties met de buizen uitgevoerd om het een en ander uit te proberen.

Expriment 1.
Op 23 juni van 8.00 tot 9.00 uur en daarna vanaf 13.00 uur verving ik buis 6 van mannetje 39 - waarin tot dan toe slechts 4 eieren gelegd waren - door een buis met 3944 *P. incognitus* eieren. Op dezelfde dag al om 17.00 uur waren er 208 eieren in dit nest bij gelegd. De daaropvolgende 6 dagen werden er resp. 277, 412, 110, 100, 400, en 180 eieren in dit nest (nog steeds bewoond door mannetje 39) gelegd, totdat het nest op 28 juni 1000 'eigen' eieren naast het inmiddels tot 3000 verminderde aantal *P. incognitus* eieren bevatte (bijlage 3,figuur 24a). Ook is er een paring van ruim een half uur met mannetje 39 waargenomen. Naast mannetje 30 was dit het enige mannetje op het blok dat na de grootscheepse manipulatie meer dan 100 eieren in het nest heeft gehad. De voorkeur van vrouwtjes voor nesten met (veel) eieren kan dit verklaren, waarbij vrouwtjes kennelijk geen verschil maken tussen *P. sphinx* eieren en *P. incognitus* eieren. Echter op 1 juni lieten alle eieren van de buis-wand los en verdwenen. Hiervoor heb ik geen verklaring. Later werd er nog enkele malen in dit nest gelegd, tot een broedselgrootte van 130 eieren. Deze legsels verdwenen echter steeds gauw weer.

Experiment 2.
Op 27 juni om 9.00 uur verving ik buis 8 van mannetje 34 - waarin tot dan toe slecht 4 eieren gelegd waren - door een buis met 2000 *P. incognitus* eieren. Op 27 juni om 17.00 uur en op 28 juni om 8.00 uur waren er geen eieren in dit nest bij gelegd en op 28 juni om 18.00 uur bleken alle eieren verdwenen te zijn.

Experiment 3.
Mannetje 34 in hol 8 had op 7 juli om 9.00 uur 16 eieren in zijn nest, maar om 17.45 uur nog maar 1 ei. Om 18.00 uur plakte ik met vaseline 30 eieren in zijn buis. Op 8 juli om 10.00 uur waren deze echter al verdwenen. Om 17.00 uur waren er 3 eieren in het nest gelegd die echter enkele dagen later dood waren en waarna er nooit meer eieren in dit nest gelegd werden.

Experiment 4.
Mannetje o in hol 4 had al vanaf 4 juli geen eieren meer in het nest, en bevond zich vaak buiten het nest. Op 9 juli om 8.00 uur plakte ik met vaseline 4 eieren in zijn buis. Mannetje o verliet het nest en kwam gedurende het hele waarnemingsuur niet terug. Om 14.00 uur waren de 4 eieren verdwenen en er werden sindsdien geen eieren meer in dit nest gelegd.

Experiment 5.
Op 12 juli om 10.00 uur verving ik buis 4 van mannetje o door een buis met vele *F. incognitus* eieren. Op 13 juli om 18.00 uur waren deze bijna allemaal verdwenen. Sindsdien was mannetje o vaak weg en werden er nooit meer eieren in dit nest gelegd.

In figuur 24c van bijlage 3 is te zien dat mannetje 30 in hol 7 een uitzonderlijk geval was omdat er in dit nest wel veel eieren gelegd werden. In drie dagen tijd nam de broedselgrootte toe van 3 eieren tot 1000 eieren, waarna deze eieren echter weer verdwenen zonder uitgekomen te zijn. Dit mannetje was het vaakst in zijn nest aanwezig.

Samenvattend:
Door het wegnemen van de broedsels waren de mannetjes van het blok sinds 16 juni kennelijk niet aantrekkelijk meer voor de vrouwtjes om hun eieren bij af te zetten. Ook lijkt het gedrag van de mannetjes zelf hierdoor beïnvloed te zijn: zij waren steeds minder vaak in hun nest aanwezig en lieten de eieren steeds opgegeten worden of deden dit zelf. Het gedrag van de vrouwtjes kan het gevolg zijn van het gedrag van de mannetjes of andersom of beide verschijnselen zijn onafhankelijk.
Bovengenoemde verschijnselen worden niet veroorzaakt door het ten einde lopen van het voortplantings-seizoen. Volgens de Graaf (1982) duurt dit voort tot in september. Zelf heb ik vanaf 16 juni tot het eind van mijn verblijf, 27 juli, nog vele lange paringen waargenomen in natuurlijke holletjes die zich boven het blok bevonden, en ook in 1987 bleef de sexuele activiteit voortduren tot het eind van mijn verblijf, 8 augustus.
Het met vaseline vastplakken van eieren werkt niet. De experimenten 2 en 5 bevestigen het resultaat van experiment 1 niet. De conclusie uit experiment 1 kan echter juist zijn - vrouwtjes hebben een voorkeur voor nesten met eieren, ook al zijn het eieren van een andere soort. De mannetjes in de experimenten 2 en 5 hebben om welke reden dan ook de eieren niet lang genoeg in hun nest laten zitten (deze hebben ze ofwel zelf opgegeten ofwel niet goed beschermd tegen predatie door een ander), zodat de voorkeur van vrouwtjes hier niet meer van toepassing kon zijn.

1987

In 1987 zijn gedurende de hele onderzoeksperiode experimenten uitgevoerd met blok-nesten. Twee types manipulaties zijn te onderscheiden: 'volle' buizen werden vervangen door 'lege' buizen, en 'lege' buizen werden vervangen door 'volle' buizen. In tabellen 27 en 28staan de betreffende broedselgroottes, en de aantallen eieren die op de drie dagen voorafgaand aan de manipulatie en op de drie dagen na de manipulatie in het betreffende nest gelegd werden. (drie dagen omdat één dag niet representatief is, zie tabellen.)

tabel 27 'volle' buizen worden door lege vervangen. (m.=manipulatie)

broedsel-grootte voor m.	broedsel-grootte na m.	aantal eieren gelegd op 3 dagen voor m.	aantal eieren gelegd op 3 dagen na m.	opmerkingen
1269	0	0, 0, 616	0, 200, n.v.t.	3de dag weer m
3068	0	675, 852, 449	215, n.v.t.,n.v.t.	2de dag weer m
200	0	n.v.t., 0, 200	3, 0, 0	zie bovenste m
215	0	n.v.t.,n.v.t.,215	1, 300, 482	zie tweede m.
4970	1	391, 379, 504	0, 0, 0	
6178	0	1184, 264, 152	0, 0, 0	
6573	0	715, 372, 110	3, 4, 712	
6838	0	351, 424, 0	0, 0, 0,	
6103	0	169, 48, 191	0, 26, 0	
6067	0	0, 196, 250	0, 0, 0	
5896	0	333, 176, 355	0, 0, 0	
5834	0	250, 10, 373	0, 0, 0	
2970	0	606, 291, 351	0, 0, 0	
1756	0	135, 230, 72	0, 0, 25	
1754	0	600, 264, 549	0, 0, 0	
4200	0	329, 209, 0	0, 270, 322	
951	0	646, 123, 204	0, 0, 36	
1073	0	270, 0, 803	15, 19, 0	

Van zowel kolom drie als kolom vier is het gemiddelde uitgerekend, het gemiddeld aantal eieren dat gedurende de drie dagen voor een manipulatie per dag gelegd werd en het gemiddeld aantal eieren dat per dag op de drie dagen na een manipulatie gelegd werd. Bovendien werden standaarddeviatie (SD), standard error of mean (SEM) en 95% betrouwbaarheidsinterval van het gemiddelde uitgerekend.

voor manipulatie		na manipulatie	
gemiddeld:	311 eieren	gemiddeld:	52 eieren
SD:	256	SD:	139
n:	51	n:	51
SEM:	36	SEM:	19
95% betrouwbaarheids-interval van het gemiddelde:	239-383	95% betrouwbaarheids-interval van het gemiddelde:	14-90

De 95% betrouwbaarheids-intervallen van de gemiddeldes overlappen elkaar niet, zodat geconcludeerd kan worden dat de beide gemiddeldes significant van elkaar verschillen. Er worden gemiddeld meer eieren gelegd bij mannetjes als zij (grote) broedsels hebben dan bij dezelfde mannetjes nadat hun broedsels zijn weggenomen.

Op het 'cursus-blok' is ook tien keer een dergelijke manipulatie uitgevoerd, echter zonder de eieren exact te tellen of te tekenen. (6 keer is een broedsel van ± 1000 eieren weggenomen, 1 keer ± 3500 eieren, 1 keer ± 500 eieren, 1 keer ± 5000 eieren en 1 keer 236 eieren.) Slechts in één geval (± 1000 eieren weggenomen) werden er in de week daarna geen eieren in het betreffende nest gelegd. In een tweede geval (± 500 eieren weggenomen) werden er de dag erna 4 eieren en nog een dag later 100 eieren gelegd. In de andere acht gevallen werden de volgende dag meteen ruim 100, soms wel 600, eieren gelegd. Hoeveel eieren er van te voren gelegd werden is niet bekend. Deze gevallen komen volstrekt niet overeen met het idee dat er minder eieren gelegd worden bij mannetjes die hun broedsel verloren hebben. Natuurlijk moet men dit statistisch zien, maar zulke grote uitzonderingen geven toch te denken. Als ik de - niet exacte, maar geschatte - aantallen eieren die gedurende drie dagen na deze manipulatie gelegd zijn meeneem in de berekeningen van gemiddelde, SD, SEM, en 95% betrouwbaarheidsinterval blijkt het volgende: gemiddelde: 110 eieren

SD: 202
n: 71
SEM: 24,

het 95% betrouwbaarheids-interval van het gemiddelde, 62-158, overlapt nog steeds niet met dat van kolom drie, het gemiddeld aantal eieren dat voor een manipulatie gelegd werd. Statistisch gezien is alles dus nog in orde; het idee dat er minder eieren gelegd worden bij een mannetje nadat zijn broedsel is weggenomen kan overeind blijven staan. Ik heb dit alles echter op deze manier hier vermeld en niet tot de discussie bewaard omdat ik dit een belangrijk resultaat vind; het laat zien dat tendensen slechts statistisch zijn en dat er zich individuele gevallen kunnen voordoen die zeer sterk tegen de tendensen in gaan.

tabel 28 'lege' buizen worden door 'volle' vervangen (m.=manipulatie)

broedsel-grootte voor m.	broedsel-grootte na m.	aantal eieren gelegd 3 dagen voor m.	aantal eieren gelegd 3 dagen na m.	opmerkingen
0	1372	0, 1, 0	0, 675, 852	
0	1269	0, 0, 0	160, 597, 466	man wordt 'nest-trouw'
0	3068	0, 0, 0	194, 9, 148	man wordt 'nest-trouw'
1	4970	0, 0, 0	294, 414, 0	
1	60'oude'	0, 0, 0	0, n.v.t.,n.v.t.	'oude' eieren missch. dood
1	98	0, 0, 0	7, 12, 81	herhaling (zie boven)
0	280	0, 0, 0	1, 0, n.v.t.	na 2 dagen eieren verdwenen
0	347	0, 1, 0	0, 0, n.v.t.	eieren na 2 dagen verdwenen
0	2659	0, 0, 0	0, 0, n.v.t.	idem, andere man in nest
0	3810	0, 0, 0	0, 0, 0	idem, andere man in nest
0	2970	0, 0, 0	533, 0, 0	na 2 dagen is 90% uitgekomen
0	1	0, 0, 0	0, 0, 9	na 1 dag ei verdwenen

In de gevallen waarbij niet de verkregen eieren snel weer verdwenen en/of een ander mannetje het hol overnam, komt duidelijk naar voren dat bij mannetjes bij wie geen eieren in hun lege nesten gelegd werden wel eieren gelegd werden nadat zij een buis met broedsel hadden ontvangen. Wederom zijn met de aantallen in kolom drie en vier de volgende berekeningen uitgevoerd.

voor manipulatie		na manipulatie	
gemiddeld:	0.06 ei	gemiddeld:	144 eieren
SD:	0.23	SD:	242
n:	36	n:	31
SEM:	0.04	SEM:	40

De 95% betrouwbaarheids-intervallen van de gemiddeldes zijn resp. 0-0.14 en 64-224: er werden gemiddeld meer eieren gelegd bij mannetjes wiens lege nesten door nesten met broedsels vervangen waren dan er daarvoor bij diezelfde mannetjes gelegd werden.

Samenvattend:
Uit deze resultaten blijkt dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor nesten met eieren, ongeacht welke mannetjes de nesten bewonen.

3.3.2 De aquarium-experimenten

Experiment 1, 1986, Stareso
In het aquarium bevonden zich 1 mannetje (1, 67 mm) met een leeg nest (nest a) en 1 vrouwtje.
-Het vrouwtje legde in nest a 99 eieren.
Er werd nog een mannetje (2, 58 mm) met een leeg nest (nest b) in het aquarium geplaatst. De verwachting was dat het vrouwtje bij mannetje 1 in nest a eieren zou blijven leggen, daar alleen nest a eieren bevatte.
-Het vrouwtje legde 6 keer achter elkaar alleen in nest a eieren.
Na 16 dagen werden beide nestbuizen verwisseld: nest a bevatte 1877 eieren en kreeg een lege buis, nest b was leeg en kreeg nu een broedsel van 1877 eieren. De mannetjes bleven in hun eigen nesten (1 in a, 2 in b). De verwachting was dat het vrouwtje vervolgens bij mannetje 2 in nest b eieren zou gaan leggen, daar nu alleen nest b eieren bevatte.
-Het vrouwtje legde 3 keer achter elkaar alleen eieren in nest b.
Vervolgens verdween 60% van de eieren uit nest b (grootste deel kwam uit) én mannetje 2 werd dood aangetroffen.
-Het vrouwtje legde 1 keer eieren in nest a. Einde experiment.
Het vrouwtje heeft 6+3=9 keer achterelkaar in het volle nest, volgens de verwachting, eieren gelegd. Onder de nulhypothese dat het vrouwtje at random zou leggen, is de kans op deze gebeurtenis $\frac{1}{2}^{9}$=0.2%. De nulhypothese kan dus verworpen worden.

Experiment 2, 1987, Stareso.
In het aquarium bevonden zich 1 vrouwtje, 2 mannetjes (1 en 2, beide 59 mm) resp. in nest a met 8 eieren en nest b zonder eieren. De verwachting was dat het vrouwtje bij mannetje 1 in nest a met de eieren zou leggen.
-Het vrouwtje legde 5 keer achter elkaar alleen eieren in nest a.
Na 12 dagen werden de nestbuizen met resp. 1061 en 0 eieren verwisseld. De mannetjes bleven elk in hun eigen nest. De verwachting was dat het vrouwtje nu bij mannetje 2 in nest b zou leggen.
- Het vrouwtje legde 1 keer eieren in nest b. Drie dagen later was het vrouwtje verdwenen. Einde experiment.
Het vrouwtje heeft 5+1=6 keer achterelkaar in het nest met eieren gelegd. Onder de nulhypothese dat het vrouwtje at random zou leggen is de kans hierop $\frac{1}{2}^{6}$=1.6%. De nulhypothese wordt verworpen.

Experiment 3, 1987, Stareso.
In het aquarium bevonden zich 1 vrouwtje, 2 mannetjes(1, 59 mm en 2, 64 mm) die resp. nest a en nest b, beide leeg, bewoonden.
-Het vrouwtje legde 160 eieren bij mannetje 1 in nest a.
De verwachting was dat het vrouwtje alleen eieren in nest a zou blijven leggen.
-Drie dagen later legde het vrouwtje 20 eieren in nest a waarin inmiddels nog maar 14 eieren overgebleven waren én op dezelfde dag 150 eieren bij mannetje 2 in nest b.
Vervolgens verdwenen alle eieren uit nest a. De verwachting was dat het vrouwtje nu alleen eieren in nest b zou leggen.
-Het vrouwtje legde 4 keer alleen eieren in nest b.
Na 15 dagen werden de buizen met resp. 0 en 1500 eieren verwisseld. De mannetjes bleven elk in hun eigen nest. De verwachting was dat het vrouwtje vervolgens alleen eieren in nest a zou leggen.
-Het vrouwtje legde 5 keer achter elkaar alleen eieren in nest a.

Einde experiment.
Het vrouwtje heeft eenmaal niet aan de verwachting voldaan toen zij op dezelfde dag in beide nesten eieren legde. Echter omdat in nest a bijna alle eieren verdwenen waren was de verwachting misschien niet juist. In dit geval bleek dat een vrouwtje ook 'op twee paarden kan wedden'. Daarna legde het vrouwtje 4+5=9 keer achterelkaar in het nest met eieren. Dus ook hier is de kans te klein (0.2%) om aan te nemen dat zij at random legt.

Experiment 4, 1987, Stareso.
In het aquarium bevonden 1 vrouwtje, 2 mannetjes (1 en 2, beiden 70 mm) in twee lege nesten resp. a en b.
-Het vrouwtje legde op dezelfde dag 2 eieren in a én 60 eieren in b.
De voorzichtige verwachting was dat het vrouwtje vervolgens in het nest met de meeste eieren, dus in nest b zou leggen.
-Het vrouwtje legde vervolgens 3 keer alleen eieren in nest b.
Na 9 dagen werden de buizen met resp. 0 en 2451 eieren verwisseld. (De 2 eieren waren inmiddels uit nest a verdwenen.) De mannetjes bleven elk in hun eigen nest. De verwachting was dat het vrouwtje nu alleen eieren in nest a zou leggen.
-Het vrouwtje legde vervolgens 3 keer eieren in nest a.
Bijna alle eieren die zich in nest a bevonden kwamen inmiddels uit en de rest werd opgegeten. Nest a was dus nu weer leeg, evenals nest b.
-Het vrouwtje legde vervolgens 2 keer eieren in nest b.
Einde experiment.
Waarom het vrouwtje om te beginnen 2 eieren in het ene en 60 eieren in het andere nest legde is onduidelijk. Vervolgens legde het vrouwtje 3+3=6 keer achterelkaar in het nest met (de meeste) eieren. Onder de nulhypothese dat het vrouwtje at random zou leggen is de kans hierop 1.6%. De nulhypothese wordt verworpen. De laatste twee legsels suggereren dat het vrouwtje niet meer wilde leggen in het nest waaruit alle eieren verdwenen waren en daarom in het andere (ook lege) nest eieren afzette.

Experiment 5, 1987, Stareso.
In het aquarium bevonden zich 1 vrouwtje, 2 mannetjes(1, 64 mm en 2, 56 mm) en twee lege nesten resp. a en b.
-Het vrouwtje legde eieren in nest a.
De verwachting was dat het vrouwtje nu voortaan steeds in nest a zou leggen, omdat alleen nest a eieren bevatte.
-Het vrouwtje legde vervolgens 4 keer alleen eieren in nest a.
Na 11 dagen werden de buizen met resp. 953 en 0 eieren verwisseld. De mannetjes bleven elk in hun eigen nest. De verwachting was dat het vrouwtje vervolgens alleen eieren in nest b zou leggen.
-Het vrouwtje legde 1 keer eieren in nest b.
Einde experiment.
Het vrouwtje heeft 4+1=5 keer achterelkaar in het nest met de eieren gelegd. Onder de nulhypothese dat het vrouwtje at random legt is de kans dat dit gebeurt $\frac{1}{2}^5$=3.1%. De nulhypothese wordt verworpen.

Experiment 6, 1987, Stareso.
In het aquarium bevonden zich 1 vrouwtje, 2 mannetjes(1, 64 mm en 2, 70 mm) en twee lege nesten resp. a en b.
-Het vrouwtje legde op dezelfde dag 7 eieren in nest a én 453 eieren in nest b. De volgende dag waren de 7 eieren uit nest a verdwenen. De

verwachting was dat het vrouwtje vervolgens alleen eieren in nest b zou leggen omdat alleen dit nest eieren bevatte.
-Het vrouwtje legde 4 keer eieren in nest b.
Na 9 dagen werden de buizen met resp. 0 en 893 eieren verwisseld. De mannetjes bleven elk in hun eigen nest. De verwachting was dat het vrouwtje nu in nest a zou gaan leggen.
-Het vrouwtje legde vervolgens op de zelfde dag 48 eieren in nest a én 224 eieren in nest b; mannetje 1 van nest a werd dood aangetroffen.
Einde experiment.
Het vrouwtje heeft 4 keer volgens verwachting in het nest met eieren gelegd. Maar omdat dit vóór de buiswissel was kunnen we niet weten of het vrouwtje inderdaad een voorkeur voor het nest met eieren vertoonde of een voorkeur vertoonde voor mannetje 2. Waarom het vrouwtje de laatste dag in beide nesten legde blijft onduidelijk omdat we niet weten op welk moment mannetje 1 gestorven is.

Samenvattend:
De experimenten 1 t/m 5 hebben aangetoond dat als vrouwtjes de keuze tussen twee nesten hebben, zij steeds het nest met (de meeste) eieren kiezen om haar eieren in af te zetten, ongeacht welk mannetje dat nest met eieren bewoont. De aanwezigheid van eieren in het nest blijkt een belangrijker criterium te zijn voor de partnerkeuze door de vrouwtjes dan eigenschappen die de mannetjes zelf vertonen, zoals hun lengte.

Overige waarnemingen in de aquaria.

In de aquaria hebben zich een aantal interessante gevallen voorgedaan die het waard zijn om vermeld te worden, omdat zij leuke suggesties, of juist meer raadsels oproepen.

Geval 1, 1986, Stareso.
In het aquarium bevonden zich 1 vrouwtje en 2 mannetjes (1 en 2) en 2 lege nesten a en b.
-Terwijl alleen mannetje 1 in nest a aanwezig was legde het vrouwtje 3 eieren in nest a en de volgende dag nog eens 2 eieren in nest a.
Na 2 dagen werden beide buizen met resp. 5 en 0 eieren verwisseld. Mannetje 2 nam nu het lege nest a in bezit. Mannetje 1 bleef zonder nest.
-Het vrouwtje legde 5 eieren in nest a met mannetje 2.
Beide nesten bevatten nu 5 eieren. Vervolgens bleef steeds alleen mannetje 2 nest a bewonen.
-Het vrouwtje legde nog 6 keer eieren (veel) in nest a.
Einde.
Dit geval is interessant omdat het vrouwtje hier in eerste instantie kennelijk zeer voorzichtig, zeer zuinig, met haar te leggen eieren omsprong.

Geval 2, 1986, Stareso.
In het aquarium bevonden zich 1 vrouwtje (47 mm) en 1 mannetje (64 mm) en een leeg nest.
-Het vrouwtje legde 7 keer eieren, in totaal 1895, in het nest.

Na 15 dagen werd het mannetje vervangen door twee nieuwe mannetjes (55 mm en 54 mm) en er werd een leeg nest (b) bijgeplaatst; het andere nest (a) bevatte inmiddels nog maar 400 eieren.
-Het vrouwtje legde 10 dagen lang geen eieren in welk nest dan ook.
Na 7 dagen waren inmiddels alle eieren uit nest a verdwenen. De mannetjes werden vaak niet in de nesten aangetroffen.
Vervolgens werden de mannetjes vervangen door twee grotere mannetjes, nl. het eerste mannetje (1) weer van 64 mm en een mannetje (2) van 67 mm. De twee nesten waren leeg.
-De volgende dag legde het vrouwtje 759 eieren (veel!) bij mannetje 1.
Einde.
De suggestie bestaat dat een vrouwtje zich tijdelijk kan onthouden van eileggen als de beschikbare mannetjes haar niet bevallen bijv. omdat ze te klein zijn of omdat ze niet vaak in hun nest aanwezig zijn. Als dan weer een 'geschikt' mannetje beschikbaar is legt het vrouwtje extra veel eieren. Dit zou betekenen dat niet alleen aanwezigheid van eieren in het nest een rol speelt bij de partnerkeuze door de vrouwtjes.

Geval 3, 1986, Haren.
In het aquarium bevonden zich een vrouwtje en twee mannetjes in lege nesten a en b.
-Het vrouwtje legde 543 eieren in nest b.
Drie dagen later waren er nog maar 69 eieren over.
-Het vrouwtje legde toen 294 eieren in nest a.
Twee dagen later waren er nog maar 77 eieren over in nest a en 7 in nest b en weer twee dagen later waren beide mannetjes dood.
Einde.
Misschien zette het vrouwtje de tweede keer in nest a eieren af, terwijl alleen nest b eieren bevatte, omdat nest b teveel eieren verloren had.

Geval 4, 1986, Haren.
In het aquarium bevonden zich een vrouwtje, twee mannetjes (31 en 3)en twee lege nesten a en b. Op het waarnemingstijdstip bevond mannetje 31 zich in nest a en zat mannetje 3 los in het aquarium.
-Het vrouwtje legde 215 eieren in nest b.
De volgende dag zat in nest a geen mannetje en in nest b mannetje 31. De eieren waren inmiddels uit nest b verdwenen.
-Het vrouwtje legde 79 eieren in nest a én op dezelfde dag 50 eieren in nest b.
Twee dagen later zat mannetje 3 in nest a en mannetje 31 in nest b. Beide nesten waren inmiddels weer leeg.
-Het vrouwtje legde 365 eieren in nest a.
Vervolgens zat steeds mannetje 31 in nest a en mannetje 3 in nest b.
-Het vrouwtje legde achtereenvolgens 207, 430 en 350 eieren in nest a.
Inmiddels zaten er nu 1175 eieren in nest a.
-Het vrouwtje legde vervolgens 242 eieren in nest a én op dezelfde dag 314 eieren in nest b.
Drie dagen later waren er ruim 500 eieren uitgekomen in nest a.
-Het vrouwtje legde toen 290 eieren in nest b.
Twee dagen later waren er nog eens 300 eieren uitgekomen in nest a.
-Het vrouwtje legde toen op dezelfde dag 20 eieren in nest a én 502 eieren in nest b.
Drie dagen later lieten ruim 200 eieren in nest b van de wand los en waren alle eieren uit nest a verdwenen. Mannetje 3 bevond zich niet in nest b.

-Het vrouwtje legde toen 222 eieren in nest a.
Einde.
In dit geval is het onduidelijk waarom in eerste instantie mannetje 31 een paar keer van nest wisselde en waarom in het begin de eieren steeds meteen opgegeten werden. Ook is het volstrekt onduidelijk waarom het vrouwtje op een bepaald moment zowel in het nest met 1175 eieren als in het lege nest haar eieren afzette. Deze waarneming komt niet overeen met de conclusie dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor nesten met eieren.

Geval 5, 1987, Stareso.
In het aquarium bevonden zich een vrouwtje en twee mannetjes in twee lege nesten a en b.
-Het vrouwtje legde 150 eieren in nest b.
De volgende dag waren alle eieren uit nest b weer verdwenen.
-Het vrouwtje legde vervolgens 175 eieren in nest a.
Vijf dagen later waren er nog maar 16 eieren over in nest a.
-Het vrouwtje legde toen 128 eieren in nest b.
De volgende dag waren alle eieren uit beide nesten verdwenen.
-Het vrouwtje legde vervolgens 200 eieren in nest a.
Einde.
Het is interessant dat het vrouwtje steeds alternerend in beide nesten haar eieren afzette, als het nest waarin ze daarvoor gelegd had (bijna) alle eieren verloren had. De suggestie bestaat een vrouwtje niet alleen haar keuze baseert op de aanwezigheid van eieren in een nest maar ook op het feit of een nest onlangs (een deel van) het broedsel verloren heeft.

Geval 6, 1987, Stareso.
In het aquarium bevonden zich een vrouwtje en twee mannetjes in twee lege nesten a en b.
-Het vrouwtje legde 192 eieren in nest a.
De volgende dag waren alle eieren uit nest a verdwenen.
-Het vrouwtje legde vervolgens 159 eieren in nest a én op dezelfde dag 1 ei in nest b.
De volgende dag waren er in nest a nog maar 5 eieren over en was nest b weer leeg.
-Het vrouwtje legde toen 8 eieren in nest a.
-De volgende dag legde het vrouwtje 105 eieren in nest a én op dezelfde dag 10 eieren nest b.
Eind.
Het is vreemd dat, in tegenstelling met geval 5, het vrouwtje wederom in nest a legde nadat alle eieren hieruit verdwenen waren. Echter op dezelfde dag legde het vrouwtje ook 1 ei in nest b, misschien om het betreffende mannetje op broedzorg-capaciteiten te 'testen'. Nadat nest a wederom bijna het gehele broedsel verloren had, werd het vrouwtje zuinig met haar eieren. Toen de volgende dag bleek dat nest a de eieren niet verloren had bleef het vrouwtje toch 'op twee paarden wedden'. Het vrouwtje baseert haar keuze misschien op een subtiele combinatie van criteria, waarvan de aanwezigheid van eieren het belangrijkste is.

Samenvattend:
Uit bovenstaande gevallen blijkt dat de partnerkeuze door de vrouwtjes niet op één criterium gebaseerd is. Naast de aanwezigheid van eieren in het nest schijnen ook van belang te zijn of in een nest eerdere legsels verdwenen zijn (gevallen 3 en 5), en waarschijnlijk ook kenmerken die direct aan de

mannetjes zelf af te lezen zijn (geval 2), plus nog onbekende factoren (gevallen 4 en 6, in deze gevallen zou ook willekeur een rol gespeeld kunnen hebben). Bovendien kunnen vrouwtjes niet alleen beslissen in welk nest zij haar eieren afzetten, maar ook wanneer ze eieren afzetten (geval 2) en hoeveel eieren ze leggen (gevallen 1, 2 en 6). Tevens kunnen ze beslissen om de eieren die ze op een bepaalde dag afzetten over meerdere nesten te verdelen (gevallen 4 en 6). Dit alles wijst er op dat de vrouwtjes op subtiele wijze kunnen beslissen hoe ze hun eieren moeten leggen opdat deze een zo groot mogelijke overlevingskans hebben.

3.4 Overige gegevens

3.4.1 Verzorgen mannetjes nesten met grote broedsels beter dan nesten met kleine broedsels?

De kunstmatige holen in 1986.
Tijdens de periode van settlement aan het begin van het voortplantingsseizoen, wisselden de mannetjes veelvuldig van hol alvorens zich permanent in een bepaald hol te vestigen. In deze periode ontvingen de mannetjes weinig of geen eieren; in zeven gevallen hoogstens 1 legsel. Ook in die zeven gevallen werd dit nest weer verlaten en vestigde het mannetje zich later in een ander nest. Na de periode van settlement waren de mannetjes over het algemeen zeer trouw aan hun eigen nest en kwamen er zelden nestwisselingen voor. Slechts in de volgende gevallen.
(1) Na de grootscheepse manipulatie waarbij alle nesten met bijna maximale broedselgrootte werden vervangen door lege nesten zijn vier van de vijf mannetjes van nest gewisseld.
(2) In de periode na genoemde manipulatie wisselden de mannetjes regelmatig van nest (17 keer in totaal, waarvan 3 keer niet naar een blok-nest) als hun nest leeg was.
(3) Na het wegnemen van een broedsel van 35 eieren (manipulatie) is mannetje 56 een dag naar een ander leeg nest verhuisd. Die dag kwam mannetje 38 het eerste nest bezetten en ontving daar 9 eieren. De volgende dag nam mannetje 56 dit nest weer over.
(4) Mannetje 39 verwisselde hol 6 met 24 eieren gedurende een dag voor een leeg nest. Later toen hol 6 2 eieren bevatte verwisselde mannetje 39 dit nest gedurende twee dagen voor een leeg nest.
Samenvattend kan men zeggen dat de mannetjes alleen maar van nest wisselden als hun nesten geen of zeer weinig eieren bevatten. Als de mannetjes grote broedsels hadden waren zij zeer trouw aan hun eigen nest.

Kunstmatige holen in 1987.
Ook in 1987 kwamen veel nest-wisselingen voor in de periode van settlement, en werden de mannetjes daarna zeer nest-trouw. Er kwamen na de periode van settlement nest-wisselingen voor wanneer mannetjes hun broedsel verloren hadden (als gevolg van manipulatie of als de meeste of alle eieren in het nest uitgekomen waren).
Soms werden mannetjes uit hun nest verdreven door een ander mannetje:
Mannetje 13 (61mm) verliet het eigen nest, nadat ik de buis met 6838 eieren door een lege vervangen had en nam gedurende een dag het nest van mannetje 16 (66mm) met 573 eieren in beslag.
Mannetje 12 (67mm) verruilde zijn nest met 1800 eieren voor een onbewoond nest met 2000 eieren; zijn hol werd overgenomen door mannetje 16 (66mm) die al dagen lang naast het nest lag.
Mannetje 9 (66mm) verdedigde eerst gedurende een week twee holen tegelijk, hol 1 en hol 2. In hol 2 kreeg hij slechts 2 eieren. Toen hol 1 958 eieren bevatte werd mannetje 9 uit dit hol verdreven door mannetje 14 (70mm) en ging vervolgens hol 2 en hol 3 verdedigen. Nadat de 2 eieren uit hol 2 verdwenen waren en de lege buis 3 door een buis met 1269 eieren vervangen was legde mannetje 9 zich exclusief op de verdediging van hol 3 toe. Later is de buis met broedsel weer door een lege vervangen. Toen hol 3 inmiddels weer 104 eieren bevatte verruilde mannetje 9 dit hol voor het lege hol 9; waarschijnlijk was mannetje 9 (66mm) verdreven door mannetje 18 (70mm) die

vervolgens hol 3 bezette. Hol 9 bleef lange tijd zonder broedsel totdat de lege buis vervangen werd door een buis met 2970 eieren. Hiervan was echter de helft de volgende dag uitgekomen en de dag daarop waren er nog maar 346 eieren over. Toen verliet mannetje 9 het hol en vestigde hij zich in een natuurlijk hol alwaar regelmatig paringen met hem zijn waargenomen.
Een vreemd geval is mannetje 15 die zijn nest met 2332 eieren (waarin hij de dag ervoor nog 1220 eieren ontvangen had) verruilde voor een leeg nest; hier waren geen aanwijzingen voor verdrijving door een ander mannetje.
Mannetje 18 heeft hol 2 met 9 eieren verlaten, nadat drie keer een door manipulatie verkregen broedsel uit zijn nest verdwenen is (uitgekomen, vooral opgegeten!) en vestigde zich in een ander (leeg) hol.
Twee waarnemingen, genoemd in tabel 28 bij 'opmekingen', wijzen er op dat de aanwezigheid van een broedsel een rol speelt in het 'nest-trouw' worden van een mannetje. Het ging hier om twee mannetjes die zich nog niet permanent in een hol gevestigd hadden. Vrijwel onmiddellijk nadat hun lege hol d.m.v. manipulatie een broedsel verkregen had legden deze mannetjes zich exclusief toe op het verdedigen van het betreffende hol.

Samenvattend:
Mannetjes verlaten hun nesten minder vaak wanneer zij een broedsel verzorgen dan wanneer het nest leeg is. Als mannetjes een nest met veel eieren verruilden voor een leeg nest, was dat meestal als gevolg van verdrijving door een ander mannetje. Twee keer werd een kleiner mannetje door een groter mannetje verdreven en twee keer een groter mannetje door een kleiner mannetje.
Het is niet zeker of de aanwezigheid van een broedsel de oorzaak van het trouwer bewaken van het eigen nest is. Het zou immers kunnen zijn dat in de periode van settlement de mannetjes nog niet zo 'gemotiveerd' zijn om zich permanent in een nest te vestigen omdat het voortplantings-seizoen dan nog maar net op gang is. En het nest-wisselen op het blok na de periode van settlement zou een artefact kunnen zijn veroorzaakt door de manipulaties. Dat dit niet zo is blijkt uit de waargenomen nest-wisselingen in natuurlijke holen.

Natuurlijke holen in 1986.
Mannetje 31 werd op 2/5 in de blok-nesten 9 en 10 aangetroffen, en op 10/5 in de blok-nesten 2 en 9. Daarna werd deze op 14/5 in natuurlijk hol mb boven het blok en op 6/6 in natuurlijk hol rbb boven het blok aangetroffen. Op 17/6 bevond dit mannetje zich weer in een blok-nest, hol 6. Op 4/7 werd hij aangetroffen in een natuurlijk hol op ± 15 m afstand van het blok. Op 5/7 verdreef mannetje 31 na een langdurig en hevig gevecht mannetje 57 uit natuurlijk hol rbb, en bewoonde dit hol vervolgens t/m 22/7.
Mannetje 57 (54mm), dat op 8/6 en 9/6 in hol 4 van het blok werd aangetroffen, bewoonde vanaf 25/6 t/m 4/7 natuurlijk hol rbb, waarna hij verdreven werd door mannetje 31(50mm).
In de natuurlijke holen rbo en mb, boven het blok, zaten soms ongemerkte *F. sphinx* mannetjes, soms niemand en soms mannetjes van een andere soort. Het verdwijnen van een mannetje uit een bepaald hol hoeft niet het gevolg van nest-wisseling te zijn: op 10/7 heb ik een *F. sphinx* mannetje uit hol mb zien komen dat direct opgegeten werd door de roofvis *Serranus scriba*.

Natuurlijke holen in 1987.

Ik heb vijf gevallen waargenomen dat natuurlijke holen in de haven gedurende een bepaalde periode bewoond werden door ongemerkte *P. sphinx* mannetjes en daarna onbewoond waren of door een andere soort bewoond werden.

Mannetje 6 is op 5/6, 6/6, 7/6 en 10/6 in twee verschillende holletjes in de cursus-blokken, 50-60 m van het gewone blok vandaan, aangetroffen. Dit mannetje werd vanaf 15/7 t/m 19/7 in een natuurlijk hol 20 cm links van het blok aangetroffen. Op 21/7 zwom hij rond op 10 m afstand van het blok. Vanaf 25/7 t/m 4/8 bewoonde mannetje 6 wederom het natuurlijke hol links van het blok. Op 7/8 zat mannetje 6 in een natuurlijk hol op ± 40 m afstand van het blok.

Tot nu toe is gebleken dat mannetjes over het algemeen vaker van nest wisselen als zij geen of weinig eieren in hun nest hebben dan wanneer zij grotere broedsels verzorgen. Hoe zit het met de tijd die aan broedzorg besteed wordt? Volgens de Graaf (1982) besteedt een mannetje gemiddeld 96.5% van zijn tijd in het hol, en gaat over het algemeen niet verder dan enkele tientallen cm van het hol vandaan.

Tijdens de periode van settlement was dit duidelijk minder; de mannetjes wisselden vaak van hol en brachten veel tijd buiten de holen door. Ook na de grootscheepse manipulatie van 15/6 1986, toen de meeste nesten vaak leeg waren en hoogstens gedurende enkele dagen enkele tientallen eieren bevatten, zijn er niet alleen veel nest-wisselingen waargenomen, maar ook kwamen de mannetjes zeer vaak langere tijd uit hun hol en werden ze vaak op een tiental meters van het blok rondzwemmend waargenomen.

In de volgende tabellen zijn de percentages in het nest doorgebrachte tijd van verschillende mannetjes in de verschillende periodes te zien, berekend uit de tijdsprotocollen, gemaakt in 1986.

Tabel 29: periode 5/5-9/6, mannetjes met broedsels van >500eieren.

mannetje 34	95.5% in nest	
	100.0% in nest	
	100.0% in nest,	mannetje 34 gemiddeld 98.6% SD=2.4
mannetje 39	88.7% in nest	
	91.6% in nest	
	100.0% in nest	
mannetje 30	99.5% in nest	
gemiddeld:	96.5% SD=4.7	

Tabel 30: periode van settlement, mannetjes zonder broedsel of met enkele eieren die weer verdwenen.

mannetje 34	99.0% in nest	
mannetje 46	68.5% in nest,	) hebben nooit een broedsel tot
mannetje 42	93.2% in nest,	) uitkomen gebracht
	69.7% in nest,	(7 eieren)
	75.8% in nest	
	78.1% in nest,	(33 eieren)
mannetje rw	65.8% in nest	
mannetje o	73.9% in nest	
	91.0% in nest	
gemiddeld (1):	82.4% SD=15.2 ,	van mannetjes 34, rw en o.
gemiddeld (2):	79.4% SD=12.0 ,	van alle mannetjes

Tabel 31: periode na manipulatie (15/6-22/7), mannetjes met <150 eieren

mannetje 34	61.7% in nest	
	73.3% in nest	
	61.7% in nest	
	52.0% in nest	
	40.0% in nest	
	70.0% in nest	
	82.2% in nest	
	71.1% in nest	
	98.3% in nest	
	98.3% in nest	
	80.0% in nest	
	61.7% in nest	
	55.8% in nest	
	50.0% in nest	, mannetje 34 gemiddeld 69.7% SD=18.3
mannetje o	81.7% in nest	
	100.0% in nest	
	98.5% in nest	
	100.0% in nest	
	64.3% in nest	
	73.0% in nest	
	11.7% in nest	
	55.6% in nest	
	53.3% in nest	
	0.0% in nest	
	38.3% in nest	
	93.3% in nest	
	1.7% in nest	
	46.7% in nest	
	44.3% in nest	
mannetje rw	81.7% in nest	
	100.0% in nest	
	46.7% in nest	
	98.3% in nest	
	94.3% in nest	
	33.0% in nest	
	20.0% in nest	
	0.0% in nest	
mannetje 39	65.0% in nest	, (vóór het krijgen van het broedsel)
	93.3% in nest	, mannetje 39 gemiddeld 79.1% SD=20.0
gemiddeld:	62.8% SD=29.6	

Vooral in deze periode, bij mannetjes met <150 eieren, is de variatie in percentage in het nest doorgebrachtte tijd zeer groot.

Tabel 32: periode 23/6-1/7, mannetjes 30 en 39 met broedsel >150 eieren

mannetje 30	99.2%	in nest
	100.0%	in nest
	99.3%	in nest
	100.0%	in nest
mannetje 39	86.8%	in nest
	98.3%	in nest
	100.0%	in nest
	100.0%	in nest, mannetje 39 gemiddeld 96.3% SD=6.4
gemiddeld:	97.5%	in nest

Om te mogen toetsen of gemiddeldes significant van elkaar verschillen moet eerst getest worden of de varianties niet significant van elkaar verschillen. Slechts in de volgende gevallen waren de varianties gelijk ($p>5\%$) en heb ik de Student t-toets gebruikt.
(1) Het gemiddelde percentage van in het hol doorgebrachte tijd van mannetjes met broedsel in de periode 5/5-9/6 (tabel 29) verschilt niet van dat van mannetjes met broedsel in de periode 15/6-22/7 (tabel 32) ($t_{18}=0.42$, $p>>5\%$).
(2) Het gemiddelde percentage tijd dat mannetje 39 in het nest doorbracht in de periode 15/6-22/7 vóórdat hij een broedsel had (tabel 31) verschilt niet van dat van terwijl hij een broedsel had (tabel 32) ($t_4=1.24$, $p>5\%$) Verder kon er niets getoetst worden. De cijfers in de tabellen spreken echter duidelijke taal: mannetjes met broedsel zijn inderdaad gemiddeld 96.5% (of meer) van de tijd in het nest aanwezig, mannetjes zonder broedsel gemiddeld minder (vaak veel minder).

De waarnemingen aan mannetjes 30 en 39 maken aannemelijk dat inderdaad de afwezigheid van eieren, en niet de ingreep van de manipulatie de oorzaak is van het veel tijd buiten het nest doorbrengen. Aan de andere kant, het feit dat bij mannetje 39 in de periode na de grootscheepse manipulatie het percentage zonder broedsel niet significant verschilt van het percentage met broedsel, suggereert dat de hoeveelheid in het nest doórgebrachtte tijd misschien een vaste eigenschap van het mannetje zelf zou zijn, en niet beïnvloed wordt door manipulaties dan wel het hebben van een broedsel. Het aantal waarnemingen hiervoor was echter gering en vergelijking van mannetje 34 in tabel 29 met tabel 31 doet wel anders denken.

Samenvattend:
Vooral de percentages in het nest doorgebrachte tijd door mannetjes met geen of weinig eieren in het nest zijn zeer variabel. De cijfers laten zien dat mannetjes met een groot broedsel (tabellen 29 en 32) meer tijd in het nest doorbrengen dan mannetjes met <150 eieren in het nest (tabellen 30 en 31). De noodzaak van het waaieren brengt dit met zich mee. Echter nesten met weinig eieren staan dus aan een hoger predatie-risico bloot (en de eieren worden misschien te weinig bewaaierd ook).

3.4.2 Waarom leggen vrouwtjes soms maar enkele eieren in een nest?

We hebben reeds gezien dat vrouwtjes soms maar enkele eieren in een nest afzetten. Bij welke broedselgroottes wordt dit gedaan? Het beantwworden van deze vraag is problematisch, want bij grote broedsels kan ik niet met zekerheid zeggen hoeveel eieren er gelegd zijn (zie sectie 2.3). Grote broedsels (>500 eieren) komen dan ook niet voor in onderstaande tabellen. In deze tabellen komen alleen getelde, en niet aan de hand van ei-plaatjes berekende, aantallen eieren voor. Dit geeft natuurlijk een vertekend beeld en er moet nu niet gedacht worden dat alleen bij kleine broedselgroottes enkele eieren gelegd werden.

Tabel 33: aantallen eieren <25 die gelegd werden tijdens een waargenomen bezoek van een vrouwtje, blok 1986 en 1987 (m.=manipulatie)

jaar	broedsel-grootte	aantal eieren gelegd	bijzonderheden
1986	0	2	5 dagen eerder broedsel verloren door m.
	1	1	
	9	2	
	54	20	
1987	0	1	begin seizoen, ongemanipuleerd nest
	0	1	avond ervoor broedsel verloren door m.
	53	10	
	24	5	
	6	22	
	0	9	12 dagen eerder broedsel verloren door m
	0	5	2 dagen eerder alle eieren uitgekomen

Van deze 11 gevallen is met zekerheid bekend dat het vrouwtje inderdaad maar enkele eieren gelegd heeft omdat het aantal eieren in het nest direct voor haar bezoek en direct na haar bezoek geteld is. In 5 gevallen betrof het een leeg nest.

Uit de dagelijkse tellingen zijn 88 gevallen naar voren gekomen waarbij in de loop van een dag er slechts enkele eieren in het nest bijgekomen waren; deze kunnen door meerdere vrouwtjes gelegd zijn. De mogelijkheid bestaat dat er veel meer eieren in het nest gelegd waren en dat deze op dezelfde dag ook weer bijna allemaal verdwenen. Een keer is waargenomen dat een nestbuis om 16.00 uur leeg was, om 16.45 15 eieren bevatte en om 19.00 uur nog maar 7 eieren bevatte.

Tabel 34: aantallen eieren <25 die er in de loop van een dag in nest bijgekomen zijn, blok 1986 en 1987

broedsel-grootte	aantal eieren erbij	broedsel-grootte	aantal eieren erbij
0	4	0	1
1	19	0	1
4	1	0	2
0	1	2	3
1	1	5	11
2	2	62	2
1	3	0	4
4	2	0	1
6	1	0	1
0	1	1	1
0	1	3	21
0	1	0	1
0	1	0	1
0	11	1	2
0	3	0	4
53	14	0	6
1	3	6	3
54	18	6	10
70	24	0	1
94	6	1	14
3	6	15	20
0	3	0	9
3	4	9	2
0	23	8	3
23	3	0	2
24	5	133	27
102	1	74 *	1
0	9	349 *	1
6	22	0	8
28	21	0	1
0	25	0	16
0	14	0	3
0	2	0	2
2	4	2	5
0	2	0	5
4	1	0	2
0	4	2	5
0	6	0	1
36	18	0	2
250	1	0	1
0	1	2	1
88	12	0	1
0	15	7	19
0	4	0	3

*:51 resp. 349 eieren verdwenen; onbekend of dit voor of na het leggen was

Het kwam 44 keer voor dat er <25 eieren in een leeg nest bij gekomen waren, en vaak in nesten met zeer kleine aantallen eieren. Slechts 4 van de 88 keer betrof het broedsels van meer dan 100 eieren.

Samenvattend:
Regelmatig leggen vrouwtjes minder dan 25 eieren in lege nesten of in nesten met zeer weinig eieren. Of vrouwtjes dit ook doen in nesten met meer dan 500 eieren is niet bekend.

Leggen vrouwtje enkele 'test-eieren' in een (bijna) leeg nest om uit te proberen of het betreffende mannetje de eieren zal verzorgen?

Er is nooit waargenomen dat een bepaald vrouwtje eerst enkele eieren in een leeg nest afzette en later naar hetzelfde mannetje terugkeerde om meer eieren te leggen indien de eerste eieren niet verdwenen waren. Deze gebeurtenissen zouden echter gemakkelijk aan mijn aandacht ontsnapt kunnen zijn omdat ik maar een of twee uur per dag waarnam. De aannemelijkheid van dit idee kan wel getest worden. Nagegaan kan worden of de enkele eieren (<25) die er op een bepaalde dag in een leeg nest bijgekomen waren de volgende dag nog steeds in het nest aanwezig waren, en of er binnen twee dagen (veel) meer eieren in het nest gelegd werden. In onderstaande tabel is te zien hoe vaak elke situatie voorkwam.

tabel 35: 'test-eieren', blok 1986 en 1987

		'test- eieren' volgende dag aanwezig	
		ja	nee
binnen twee dagen eieren erbij	ja	15	5
	nee	4	10

Bij deze 34 gevallen zit één (ja-nee-)situatie waarbij het 'test-ei' niet gelegd is maar verkregen is doordat een buis met 4970 eieren vervangen is door een buis met 1 ei. In één (ja-ja-)situatie waren er 6 'test-eieren' afgezet in een nest dat reeds 3 eieren bevatte. In alle andere gevallen waren er steeds enkele (<25) eieren in een leeg nest gelegd.
Een χ^2-toets heeft duidelijk gemaakt dat er significant ($p<2.5\%$) vaker eieren in een nest gelegd worden waaruit de 'test-eieren' niet zijn verdwenen dan in een nest waar de 'test-eieren' opgegeten zijn. Het idee van de 'test-eieren' is nu erg aannemelijk.

Samenvattend:
De suggestie bestaat dat vrouwtjes soms enkele eieren in een leeg nest leggen om het betreffende mannetje uit te testen en daarbij niet het risico te lopen een groot aantal eieren te verliezen. Als het mannetje deze eieren kwijtraakt is er minder kans dat er de volgende dagen eieren in zijn nest gelegd worden.

3.4.3 De tijdsbesteding en home-ranges van de vrouwtjes.

Zowel de tijdsbesteding als de home-ranges van vrouwtjes zijn van belang om te weten wat de mogelijkheden van de vrouwtjes zijn om tussen verschillende partners te kunnen kiezen.

In de periode van 21/4-8/5 1986 zijn van acht verschillende vrouwtjes gedragsprotocollen gemaakt gedurende resp. 16min., 60min., 60min., 60min., 26min.50sec., 21min.43sec., en 200sec. De resultaten waren zeer variabel. In totaal zijn er 15617 'vrouw-seconden' oftewel 4 uur 20 min. en 47sec. waargenomen. In onderstaande tabel zijn de resultaten hiervan weergegeven.

Tabel 36

	gemiddeld per uur	range(omgerekend per uur)
zwemafstand	27.5 m	8-150 m
aantal zwembouten	81	12-390
aantal happen	31	2-295
aantal interacties	3	0-15

Zowel een zwembout als een hap als een interactie duurden meestal korter dan 1 seconde; de tijdsduur van de verschillende activiteiten is dan ook moeilijk te bepalen. Het resterende deel van de tijd werd doorgebracht met stilzitten. De grootste zwemafstand was 40 m in 16 min. (omgerekend 150 m per uur).

Vrouwtjes zijn in staat om in een uur tientallen meters te zwemmen.

In 1987 werden 19 van de 35 gemerkte vrouwtjes vaker dan drie keer in de haven aangetroffen. Deze vrouwtjes hadden kennelijk een home-range; ze zwommen niet kilometers langs de kust om nooit meer op dezelfde plek terug te komen. Het feit dat sommige vrouwtjes nooit meer werden teruggezien kan veroorzaakt zijn doordat deze vrouwtjes ofwel geen home-range hadden ofwel gestorven waren ofwel hun home-range buiten mijn onderzoeksterrein hadden en tijdens een 'uitstapje' door mij gevangen waren. Een mogelijke oorzaak van het feit dat ik de meeste vrouwtjes niet dagelijks terugzag kan zijn dat deze vrouwtjes een home-range hadden die gedeeltelijk buiten mijn onderzoeksterrein viel. Verder wil ik niet uitsluiten dat ik ze soms over het hoofd zag, omdat ze ofwel verborgen tussen de begroeiing, ofwel in een holletje, ofwel dieper dan ±1 m diep zaten. Bovendien waren de vakken 5 t/m 8 vaak onbereikbaar voor mij als de boot daar lag.

In de figuren 20.1 a t/m e zijn de home-ranges van gemerkte vrouwtjes die vaker dan drie keer werden teruggezien in resp. 1986 en 1987 te zien (zie ook figuur 1). In 1986 werden de vrouwtjes 37, 45, 47, 53, en 55 elk 1x en de laatste zelfs 2x 0-10m links van vak 17 aangetroffen en vrouwtjes 49 en 58 ±20 resp. ±15 m links van vak 17. Deze gebieden werden niet systematisch afgezocht; zodoende zou het kunnen dat sommige vrouwtjes zich daar veel vaker ophielden. In 1987 werden vrouwtje 31 4x en vrouwtje 32 1x op het cursusblok aangetroffen, 10-15 m links van vak 17.

3.4.5 Peepshow-waarnemingen.

25/7/'86
Om 7.00 uur begon ik met waarnemen. Er zat een vrouwtje in het nest, maar geen mannetje. Het vrouwtje had een dikke rode legpapil waarmee ze langs de wand van de buis schoof. Ze schoof heen en weer en draaide rond in het hol zich afzettend met borst- en buikvinnen. Ik heb haar met de papil 1 ei tegen de wand zien plakken, tegen een groepje eieren aan. Om 7.14 uur kwam het mannetje in het hol. Het mannetje sidderde enkele malen in het hol, maar ik zag geen spermawolk. Om 7.20 uur ging het vrouwtje langs het mannetje heen het hol uit. Ik heb noch het mannetje noch het vrouwtje eieren zien eten.

26/7/'86
Om 6.22 uur begon ik met waarnemen. Het was nog schemerachtig donker. Reeds vanaf het begin zat er een vrouwtje in het hol, samen met het mannetje. Beiden zaten onbewegelijk. Zou het vrouwtje de nacht in het hol hebben doorgebracht? Na enkele minuten begonnen ze wat bewegelijker te worden. Steeds als het vrouwtje, dat achter het mannetje in het hol zat, langs het mannetje naar voren wilde, versperde het mannetje de uitgang. Het mannetje maakte steeds happende bewegingen met de mond langs de wand van het nest, ook waar eieren zaten, maar ik heb hem geen eieren zien opeten. Misschien was dit het schoonmaken van de eieren of de nestwand, d.w.z. het verwijderen van ongewenste deeltjes, schimmels e.d. Om 7.27 uur kwam het vrouwtje uit het hol. Ik heb haar geen eieren zien afzetten. Ik nam de buis eruit en vergeleek het broedsel met het ei-plaatje van de avond ervoor, dat om 24.00 uur getekend was. Er bleken sinds die tijd ruim honderd eieren te zijn bijgekomen en een kleine honderd eieren te zijn verdwenen (opgegeten en/of uitgekomen). De eieren moeten tussen 24.00 uur en 6.22 uur gelegd zijn, door dit of een ander vrouwtje (er bevonden zich nog vier vrouwtjes in het aquarium). Het vrouwtje is dus 'snachts in het hol binnengekomen.

HOOFDSTUK 4 DISCUSSIE

4.1 De voorkeur van vrouwtjes voor nesten die meer eieren bevatten.

We hebben gezien dat er meer eieren gelegd worden in nesten naarmate zij meer eieren bevatten en dat er meer paringen plaatsvinden met mannetjes die meer eieren in hun nest hebben. In beide gevallen zette het stijgende verband niet door bij zeer grote broedsels; in nesten met zeer grote broedsels werden weer minder eieren afgezet en minder paringen waargenomen. De experimenten in het veld en in de aquaria bevestigden dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor mannetjes met eieren in het nest. Deze experimenten lieten zien dat dezelfde mannetjes aantrekkelijk of minder aantrekkelijk voor vrouwtjes zijn al naar gelang zij eieren in het nest hebben. De aanwezigheid van eieren in het nest lijkt het belangrijkste criterium te zijn waarop vrouwtjes hun partner-keuze baseren.

Rohwer (1978) geeft een theoretisch kader waarbinnen deze voorkeur van de vrouwtjes gemakkelijk te begrijpen is. De essentie van zijn theorie is een sexueel conflict waarbij nest-bewakende mannetjes hun netto voortplantings-succes maximaliseren door een deel van hun eigen nakomelingen op te eten als investering in toekomstige voortplantings-inspanningen ("filial cannibalism"). Mannetjes worden door hun broedsel-verzorgende activiteiten beperkt om te fourageren en kunnen door een deel van hun broedsel op te eten de fourageer-activiteiten van de vrouwtjes exploiteren. Deze theorie lijkt mij van toepassing op *P. sphinx*. De predatie van *P. sphinx*-eieren moet voor een groot deel aan de bewakende mannetjes zelf toegeschreven worden omdat het zeer zelden voorkwam dat anderen dan *P. sphinx* vrouwtjes het nest bezochten (op de nestwisselingen na heb ik één keer waargenomen dat een *P. sphinx* mannetje een nest bezocht waarvan hij niet de eigenaar was; andere diersoorten heb ik nooit een tijdens een onbewaakt ogenblik een *P. sphinx* nest binnen zien gaan). Natuurlijk zijn de vrouwtjes ook volop in de gelegenheid om eieren te prederen. Het relatieve aandeel van ei-predatie door mannetjes en vrouwtjes heb ik niet vast kunnen stellen, maar wel het feit dat eieren door het bewakende mannetje gepredeerd werden, namelijk in een aquarium waarin de enige bewoner het mannetje zelf was. *P. sphinx* mannetjes die een broedsel verzorgen brengen gemiddeld 96.5% van de tijd in het nest door en zijn dus waarschijnlijk beperkt in fourageer-activiteit. Ik heb geen gegevens over de energiekosten die de broedzorg met zich meebrengt. DeMartini (1987) vond bij *Oxylebius pictus*, een vis met een vergelijkbaar voortplantings-systeem en waarbij ook "filial cannibalism" waargenomen is, een afname van het somatisch gewicht van mannetjes in de loop van het voortplantings-seizoen gecorreleerd aan de tijd die de mannetjes besteed hadden aan het bewaken van een broedsel. Dit zou ook bij *P. sphinx* onderzocht moeten worden.

Volgens de theorie van Rohwer kunnen vrouwtjes de kans dat haar eieren opgegeten worden minimaliseren, door mannetjes te kiezen die al eieren in het nest hebben. Als het aantal eieren dat een mannetje eet onafhankelijk is van het aantal eieren dat hij verzorgt, neemt de kans dat de eieren van een individueel vrouwtje het slachtoffer zullen zijn af naarmate het totale broedsel groter is. Rohwer's theorie voorspelt ook dat als er een groot aantal eieren in het nest uitgekomen zijn het voor een mannetje meer voordeel oplevert het kleine aantal overgebleven eieren op te eten dan ze nog te bewaken tot ze uitkomen. Dit is dan ook precies wat Van der Leest (1987) gevonden heeft voor *P. sphinx*.

Verder voorspelt Rohwer dat problemen bij de zuurstof-voorziening van de eieren mannetjes beperken tot een maximale broedselgrootte, een idee dat door dit onderzoek en dat van Van der Leest (1987) bevestigd werd voor *P.*

sphinx. Van der Leest liet zien dat de waaieractiviteit van een mannetje toeneemt met toenemende broedselgrootte (wegens toenemende zuurstof-behoefte) en suggereert dat de mannetjes een maximale waaier-capaciteit hebben. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat de maximale waaier-capaciteit afhangt van de afmetingen van het mannetje, omdat de maximaal te ontwikkelen spier-arbeid waarschijnlijk correleert met de (spier-)massa van het mannetje. Dit verklaart de correlatie tussen lichaamslengte en maximale broedselgrootte van mannetjes.

Wanneer mannetjes deze maximale broedselgrootte bereikt hebben zouden ze geen sexuele interesse meer hebben en zelfs aggressief tegen vrouwtjes moeten zijn omdat vrouwtjes potentiële ei-predatoren zijn. Een toename van aggressie door mannetjes met maximale broedselgrootte heb ik niet gevonden en het versperren van de ingang van het nest is een te klein aantal keren waargenomen om conclusies op te baseren. Wel kan het feit dat mannetjes met zeer grote broedsels minder aan vertoon doen verklaard worden door een gebrek aan sexuele interesse.

Volgens de theorie zouden vrouwtjes zelf minder graag eieren leggen in nesten met maximale broedselgrootte, zeker als het nest voornamelijk ver ontwikkelde eieren bevat, omdat het risico dat haar eieren opgegeten worden dan groter is. Echter omdat *P. sphinx* in tegenstelling tot het door Rohwer bedoelde voortplantings-systeem geen discrete broedcycli vertoont zou de optimale broedselgrootte voor vrouwtjes om bij te leggen gelijk aan de maximale broedselgrootte van het mannetje kunnen zijn.

Het aanbieden van vrouwtjes vertoonde een puur stijgende lijn met toenemende broedselgrootte, maar er was geen verband tussen het al of niet afzetten van eieren wanneer een vrouwtje eenmaal in het hol was en of zij zich al of niet aangeboden had. Waarschijnlijk tonen de vrouwtjes met het aanbieden een voorkeur voor mannetjes bij wie zij een groot broedsel verwachten, maar maken zij de uiteindelijke beslissing pas als zij het nest geïnspecteerd hebben. De afname van het aantal holbezoeken bij zeer grote broedsels zou dan de beslissing van het mannetje zijn; vrouwtjes worden minder vaak in het hol toegelaten. Bij welke broedselgrootte de verhouding paring/holbezoek het grootst was verschilde voor de jaren 1986 en 1987. Of de afname van het aantal paringen en het aantal gelegde eieren in nesten met zeer grote broedsels verklaard moet worden door afwijzing door het mannetje of het vrouwtje of door beide is daardoor moeilijk na te gaan. Een aanwijzing dat de oorzaak bij de mannetjes ligt, is de waarneming dat de neergaande trend van het aantal gelegde eieren in 1986 en 1987 bij verschillende broedselgroottes inzet; dit schijnt door de verschillen in maximale broedselgroottes bepaald te worden. Aangezien het onaannemelijk is dat de vrouwtjes de maximale broedselgrootte van de mannetjes in kunnen schatten, zijn het waarschijnlijk niet de vrouwtjes die beslissen om bij grotere broedsels minder eieren af te zetten.

Het zou interessant zijn om na te gaan welke broedselgrootte voor het vrouwtje optimaal is om haar eieren bij af te zetten, d.w.z. bij welke broedselgrootte het predatie-risico voor háár eieren minimaal is. Dit kan nagegaan worden door bij elke broedselgrootte het percentage opgegeten eieren te bepalen en zonodig ook te kijken in welk ontwikkelings-stadium de opgegeten eieren zijn. Ook zou nagegaan kunnen worden bij welke broedselgrootte het voor mannetjes nadelig wordt om vrouwtjes in zijn nest toe te laten. Aan de ene kant kan een mannetje de fourageer-activiteiten van een vrouwtje zelfs zodanig exploiteren dat hij bij maximale broedselgrootte alle nieuw gelegde eieren steeds opeet; aan de andere kant kunnen vrouwtjes die in het nest toegelaten worden eieren prederen die in

een ver ontwikkelings-stadium zijn. Het aandeel van de ei-predatie door de vrouwtjes zou dan vastgesteld moeten worden. Omdat het voortplantings-succes van mannetjes op het moment dat zij een maximale broedselgrootte hebben wel door hun ouderlijke investering beperkt wordt, en niet door de mogelijkheid om vrouwtjes aan te trekken, kunnen de mannetjes dan kieskeurig zijn.

Rohwer baseert zijn theorie voornamelijk op aangehaalde onderzoeken aan de driedoornige stekelbaars, maar sindsdien is zijn theorie door andere onderzoekers bevestigd. Ridley en Rechten (1981) hebben in het laboratorium gevonden dat bij de driedoornige stekelbaars de vrouwtjes een voorkeur hadden voor mannetjes met eieren boven mannetjes zonder eieren; naar aantallen eieren in het nest hebben zij niet gekeken. Zij verklaren het gevonden resultaat met de theorie van Rohwer en voegen hier nog twee verklaringen aan toe. Zij zeggen dat het 'verdunnings-effect' bij een groter broedsel niet alleen de kans op predatie van de eieren van een individueel vrouwtje door het mannetje zelf vermindert ("filial cannibalism") maar ook de kans op predatie door anderen die slechts een deel van het broedsel opeten ("hetero-cannibalism"). Daarnaast denken zij dat het predatie-risico afneemt bij grotere broedsels omdat een mannetje dat na het ontvangen van enkele legsels van de 'courtship phase' naar de 'parental phase' overgaat, een betere bewaker van eieren is omdat hij in de 'parental phase' geen andere vissen bij zijn nest toelaat. Dit laatste argument is niet van toepassing op *P. sphinx*, omdat hier geen discrete broedcycli met 'courtship phase' en 'parental phase' voorkomen.

Marconato en Rasotto (1983) vonden in het veld, en Marconato (1985) en Marconato en Bisazza (1986) in het laboratorium naast een voorkeur van vrouwtjes *Cottus gobio* voor grotere mannetjes een voorkeur voor mannetjes die reeds eieren in hun nest hadden. Tevens vond Marconato (1985) dat het uitkomst-percentage van de eieren toenam met toenemend aantal legsels in het nest. Ook was er een correlatie tussen aantal legsels en dagen die het mannetje in het nest doorbracht. Petersen (1987) vond in het veld dat vrouwtjes *Axoclinus carminalis* een voorkeur vertoonden voor mannetjes die die dag al gepaard hadden. Ook hij noemt het 'verdunnings-effect' en het feit dat mannetjes met grotere broedels zich meer inspanning zouden geven bij het verdedigen daarvan als mogelijke verklaringen. Beide sluiten elkaar niet uit en elk effect is voldoende om de gevonden voorkeur van vrouwtjes te verklaren. Ridley (1978) noemt twee redenen voor een voorkeur van vrouwtjes voor mannetjes die al eieren in het nest hebben: (1) deze mannetjes hebben getoond in staat te zijn andere vrouwtjes te verleiden en zullen daarom verleidelijke zonen opleveren ('goede genen' voordeel) en (2) deze mannetjes hebben getoond dat zij bereid zijn voor eieren te zorgen en ze niet te verlaten ('goede ouder' voordeel). Het eerste argument ligt op het nivo van de sexuele selectie modellen van Fisher (1930) en anderen (Bateson 1983), hier zal ik verder niet op in gaan. Het tweede argument kan van toepassing zijn op *P. sphinx* omdat, zoals ik gevonden heb, mannetjes met eieren meer tijd in het nest doorbrengen en minder gauw geneigd zijn het nest te verlaten (van nest wisselen) dan mannetjes zonder eieren. Het feit dat een vrouwtje bij voorkeur geen eieren afzet bij een mannetje dat (een deel van) zijn broedsel verloren heeft, zoals bleek uit aquarium-gevallen 3 en 5 (sectie 3.3.2.), sluit hierbij aan. Een dergelijk mannetje heeft getoond niet goed voor de eieren gezorgd te hebben en een vrouwtje zou het risico lopen dat ook haar eieren niet goed verzorgd worden.

De voorkeur van vrouwtjes voor nesten met meer eieren is op te vatten als een voorkeur gebaseerd op vaderzorg kwaliteit, i.e. het vermogen om zoveel mogelijk van haar(!) eieren tot uitkomen te brengen. Terwijl de genoemde onderzoekers slechts een voorkeur van vrouwtjes voor nesten met eieren boven nesten zonder eieren vastgesteld hebben, is de verdienste van dit onderzoek dat er een correlatie is aangetoond tussen de voorkeur van vrouwtjes en de *hoeveelheid* eieren in het nest, in overeenstemming met de theorie, en maakt dit onderzoek hard dat een zelfde mannetje de voorkeur van de vrouwtjes kan winnen en verliezen, al naar gelang hij eieren heeft.

4.2 Waarom vertonen vrouwtjes *P. sphinx* geen voorkeur voor grotere mannetjes?

Thompson (1986) brengt ter sprake dat verschillende onderzoeken naar partnerkeuze door vrouwtjes bij vissen waarvan het mannetje de broedzorg vertoont, verschillend resultaat gaven wat betreft het relatieve belang van eigenschappen van het mannetje zelf en eigenschappen van het territorium dan wel het nest van het mannetje als criteria voor partnerkeuze door vrouwtjes. Ik meen dat het relatieve belang van beide bepaald wordt door de soort-specifieke details van het gedrags-repertoir. Als eigenschap van het nest als mogelijk criterium voor partnerkeuze heb ik mij gericht op de aanwezigheid van eieren in het nest. Doordat ik met kunstmatige nesten gewerkt heb, die allen dezelfde afmetingen en vorm hadden, heb ik eventuele voorkeur voor eigenschappen van het nest zelf, niet zichtbaar kunnen maken terwijl die mogelijkerwijs wel een rol zouden kunnen spelen bij *P. sphinx*. (Bij andere soorten vonden Thompson (1986) en Warner (1987) dat territorium-kwaliteit belangrijk was en Hastings (1988) vond dat nest-kwaliteit belangrijk was).

Als eigenschap van de mannetjes zelf als mogelijk criterium voor partnerkeuze heb ik mij gericht op de lengte van mannetjes. We hebben gezien dat er geen correlatie was tussen de lengte van mannetjes en het aantal paringen of het aantal eieren dat mannetjes verkregen. Bij de aquarium-experimenten zagen we dat vrouwtjes ongeacht de lengte van mannetjes een voorkeur hadden voor mannetjes met eieren in hun nest. In vele onderzoeken naar partnerkeuze door vrouwtjes bij vissen is een voorkeur voor grotere mannetjes gevonden (o.a. Schmale 1981 en Noonan 1983). Downhower en Brown (1980), Brown (1981) en Downhower en Brown (1983) vonden in het veld een voorkeur van vrouwtjes *Cottus bairdi* voor grotere mannetjes. Zij geven hiervoor als verklaring het feit dat grote mannetjes minder vaak het nest verlaten om te fouragerenen en het nest beter kunnen verdedigen tegen predatoren dan kleine mannetjes. Zij hebben geen aanwijzingen voor het op grote schaal voorkomen van "filial cannibalism". Marconato en Rasotto (1983) en Marconato (1985) vonden naast een voorkeur van vrouwtjes voor mannetjes met eieren in het nest een voorkeur voor grotere mannetjes en verklaarden dit door te veronderstellen dat grotere mannetjes een betere broedzorg vertonen. Ook Thompson (1986) en Hastings (1988) noemen dit als verklaring voor de voorkeur van *Forsterygion varium* resp. *Corralliozetus angelica* vrouwtjes voor grotere mannetjes (naast een voorkeur gebaseerd op territorium-kwaliteit resp. nest-kwaliteit).

Grotere mannetjes zouden het nest beter verdedigen tegen predatoren omdat zij in aggressieve interacties vaker zouden winnen. In *P. sphinx* lijkt dit niet relevant omdat holbezittende mannetjes niet vaak fysiek belaagd werden door anderen (soortgenoten dan wel andere soorten); als er al sprake was van aggressie, en dat was na de periode van settlement niet vaak, bleef het meestal bij dreigend vertoon op afstand (eigen waarneming). Zoals reeds vermeld, ik heb niet vaker dan één keer een individu een ander hol dan zijn eigen zien binnen gaan (naast de nestwisselingen). Bovendien, in drie van de vijf gevallen waarin een *P. sphinx* mannetje door een ander *P. sphinx* mannetje uit zijn hol verdreven werd was de 'winnaar' het grotere mannetje van de twee; in één van die gevallen was ik getuige van een hevig gevecht dat een half uur duurde (een dergelijk gevecht heb ik slechts twee keer waargenomen). Het verdedigen van het broedsel is meer een kwestie van aanwezig zijn in het hol dan van agressieve interacties met potentiële predatoren. Bij intimidatie door dreigend vertoon speelt afmeting geen rol,

waarschijnlijk omdat mannetjes vanuit hun hol dreigen en daardoor niet geheel te zien zijn.

Tegen ei-predatie door *P. sphinx* vrouwtjes kunnen mannetjes zich nauwelijks verdedigen omdat zij vrouwtjes in hun hol toe moeten laten voor het afzetten van eieren. Een grote rol van "filial cannibalism" ten opzichte van "heterocannibalism" door anderen dan *P. sphinx vrouwtjes* kan de verklaring zijn voor het feit dat in P. sphinx de vrouwtjes geen voorkeur voor grotere mannetjes vertonen. Dit wil echter niet zeggen dat afmetingen geen rol spelen in het voortplantings-succes van mannetjes: bij het zich vestigen in een geschikt hol zouden grotere mannetjes meer succes kunnen hebben, en de maximale broedselgrootte - dus ook het totaal aantal eieren dat tot uitkomen gebracht kan worden - hangt af van de afmetingen van mannetjes. Voor vrouwtjes zou dit alleen belangrijk kunnen zijn als zij lichaamsgrootte als genetisch voordeel aan hun zonen zouden kunnen doorgeven; ik heb uiteraard geen gegevens over de 'heritability' van lichaamsgrootte.

Volgens Rohwer (1978) zouden vrouwtjes van soorten waar "filial cannibalism" overheerst een voorkeur voor kleine mannetjes moeten hebben, omdat kleine mannetjes vanwege een lagere voedselbehoefte minder eieren zouden eten. Volgens Hastings (1988) hebben grotere, robuustere mannetjes juist minder voedsel nodig omdat deze in betere conditie zijn. Beiden hebben gelijk, maar Rohwer doelt op een genetische component van lichaamsgrootte en Hastings doelt op de omgevings-factoren die hierin een rol spelen. Vrouwtjes kunnen deze verschillende componenten van lichaamsgrootte natuurlijk niet onderscheiden en beide effecten tesamen zorgen er waarschijnlijk voor dat noch een voorkeur voor grotere mannetjes, noch een voorkeur voor kleinere mannetjes de vrouwtjes een selectief voordeel biedt.

4.3 Waarom paren de vrouwtjes relatief evem vaak met mannetjes wanneer deze aan vertoon doen als wanneer deze niet aan vertoon doen?

Over de rol van vertoon door mannetjes tijdens sexuele interacties is veel geschreven. Tinbergen (1953) noemt als functies van parings-gedrag "synchronization, persuasion, orientation, and reproductive isolation". Mayr (1972) noemt als functies van epigame kenmerken van mannetjes (zoals vertoon en opvallende kleuren e.d.): sexe-herkenning, verhoging van de fysiologische bereidheid tot paren van vrouwtjes, het adverteren van de aanwezigheid, synchronisatie, en reproductive isolatie.

Bij *P. sphinx* is het vertoon door mannetjes niet nodig om de vrouwtjes tot paren aan te zetten; de epigame kleuren voldoen kennelijk. Voor synchronisatie en oriëntatie is het voldoende dat mannetje en vrouwtje zich in het nest bevinden; het vrouwtje begint met eieren af te zetten tegen de wand van het nest en eens in de zoveel minuten spuit het mannetje een wolk sperma in het nest. Uit dit onderzoek blijkt dat vrouwtjes een eigen fysiologische bereidheid tot paren kunnen hebben, zonder dat het nodig is dat het mannetje deze opwekt. Voor de soorts-herkenning blijken de soortspecifieke kleuren van het mannetje genoeg te zijn. Overigens heb ik eenmaal waargenomen dat een *P. sphinx* vrouwtje zich aan een *P. incognitus* mannetje aanbood. Sexe-herkenning gebeurt waarschijnlijk op grond van het feit dat alleen mannetjes in holen zitten, eventueel geholpen door de kleurpatronen van het mannetje. Het vertoon van *P. sphinx* mannetjes heeft waarschijnlijk wel de functie van het adverteren van de aanwezigheid, maar kennelijk zien de vrouwtjes de mannetjes ook wel zonder dat ze aan vertoon doen, of weten de vrouwtjes waar zich mannetjes bevinden. Wel was het zo dat vrouwtjes vaker in het hol kwamen als een mannetje kopknikte, maar het kopknikken bepaalde niet of er al of niet gepaard werd. Het vertoon fungeert kennelijk als extra de aandacht op zich vestigen; vandaar dat mannetjes met zeer grote broedsels minder aan vertoon doen, zij hebben immers minder belang bij een paring (zie vorige sectie).

Sinds Darwin (1871) de theorie van sexuele selectie lanceerde, waarin hij veronderstelde dat epigame kenmerken geëvolueerd zijn door intersexuele selectie, d.w.z. door voorkeur van vrouwtjes, is hier veel discussie over geweest (Fisher 1958, Trivers 1972, Mayr 1972, Halliday 1978, Halliday 1983 e.a.). Men gaat er vaak vanuit dat epigame kenmerken door voorkeur van vrouwtjes ontstaan zijn terwijl dat nauwelijks aangetoond is (Halliday 1983). Voor het bekende voorbeeld van de pauwestaart is dit niet aangetoond en het vertoon van de paradijsvogel blijkt slechts een rol te spelen in concurrentie tussen mannetjes (Le Croy geciteerd in Halliday 1983). Van *Drosophila subobscura* is echter wel bekend dat een mannetje dat niet goed baltst door een vrouwtje wordt afgewezen (Maynard Smith 1978) en in de vlinder *Eurema lisa* bleken bepaalde elementen van de balts nodig om tot copulatie te komen (Rutowski 1978).

Hoe kunnen de epigame kenmerken van *P. sphinx* geëvolueerd zijn? Waarschijnlijk is het soortspecifieke kleurenpatroon van de mannetjes wel door de voorkeur van vrouwtjes ontstaan tijdens de soortsvorming als reproductieve isolatie. (Vrouwtjes hebben er meer belang bij om op soort te discrimineren dan mannetjes, vanwege het verschil in kosten (Bateman 1948 en Trivers 1972)).

Hoe kan het vertoon van mannetjes in *P. sphinx* geëvolueerd zijn als de vrouwtjes er geen voorkeur voor vertonen. Om deze vraag te beantwoorden moeten we eerst nagaan waarom vrouwtjes geen voorkeur voor vertoon hebben. Wat zou voor vrouwtjes het selectieve voordeel van een voorkeur voor

vertoon kunnen zijn? Mannetjes zouden door hun vertoon laten zien dat zij gezonde volwassen vruchtbare mannetjes zijn en de voorkeur voor vertoon zou de vrouwtjes garanderen dat zij geen voortplantings-inspanning verspillen aan ongeschikte mannetjes. Vrouwtjes kunnen kennelijk op grond van andere kenmerken inschatten of zij met gezonde, vruchtbare mannetjes te doen hebben, bijvoorbeeld uiterlijk en het feit dat een mannetje een hol bezit; bovendien garandeert de voorkeur voor nesten met eieren dat de vrouwtjes vruchtbare mannetjes kiezen. Het kan zijn dat vrouwtjes aan het begin van het voortplantings-seizoen wel op vertoon afgaan om in te schatten of de mannetjes gezond en vruchtbaar zijn, en dat zij daarna de mannetjes kennen en weten dat zij geschikt zijn. Dit zal dan slechts een eerste selectie van mannetjes door vrouwtjes zijn, want ook bij mannetjes met lege nesten, laten vrouwtjes hun beslissing om eieren af te zetten niet door vertoon beïnvloeden.

Trivers (1972) suggereert dat er een correlatie bestaat tussen hevigheid van de balts en sperma-voorraad; hij noemt geen voorbeelden. Halliday (1983) noemt dezelfde correlatie en noemt slechts twee soorten waarvoor die aangetoond is (een watersalamander en een vlinder). Naast localiseerbaarheid en het opwekken van motivatie noemt Halliday deze correlatie als mogelijke oorzaak voor een voorkeur van vrouwtjes voor de hevigste balts. Het is wel duidelijk dat *P. sphinx* mannetjes, ook als zij niet aan vertoon doen over genoeg sperma beschikken om de afgezette eieren te bevruchten.

Halliday (1978) vertelt dat het vertoon dat mannetjes gebruiken om rivalen te intimideren bij het bemachtigen en behouden van een territorium ook vrouwtjes zou kunnen aantrekken. Vrouwtjes zouden een voorkeur hebben voor mannetjes die goed zijn in het intimideren van rivalen, omdat zij zich daarmee verzekeren van goede bescherming van hun eieren. Dit werd reeds gesuggereerd voor *P. sphinx* door Houtman et al. (1983), omdat het vertoon door mannetjes tegen rivalen (o.a. potentiële ei-predatoren) uit dezelfde gedragselementen bestaat als het vertoon door mannetjes tegen potentiële sexuele partners (kopknikken en dorsale vin stijf zetten). Echter, vooral omdat bij *P. sphinx* de voornaamste ei-predatoren het bewakende mannetje zelf én de vrouwtjes zijn, garandeert een vrouwtje met een voorkeur voor heviger vertoon niet een zo klein mogelijke kans dat haar eieren gepredeerd worden. Een vrouwtje kan beter op de hoeveelheid eieren in het nest afgaan.

Blijft open de vraag hoe het vertoon van mannetjes bij nadering van een vrouwtje geëvolueerd is. Omdat er geen duidelijk verschil is tussen vertoon door mannetjes tegen vrouwtjes en vertoon door mannetjes tegen potentiële belagers (eigen waarneming en Houtman 1983), bestaat de suggestie dat het vertoon in beide gevallen dezelfde evolutionaire oorsprong heeft. Mannetjes doen aan vertoon bij nadering van een individu op een afstand van 50-10cm. Belangrijk hierbij is dat het vertoon van mannetjes geen negatief effect had op hun voortplantings-succes (vrouwtjes paren niet selectief met mannetjes die niet aan vertoon doen). Zodoende bestaat er geen selectiedruk op mannetjes om te discrimineren op vrouwtjes wat betreft het al of niet doen aan vertoon en is het voor mannetjes voordelig om bij nadering op afstand van welk individu dan ook aan vertoon te doen. Potentiële belagers worden hierdoor in de meeste gevallen geïntimideerd. Mocht een potentiële belager toch dichterbij komen, dan kan het mannetje, na hem herkend te hebben, altijd nog overgaan op pikken of een gevecht aangaan. Vrouwtjes worden door het vertoon niet geïntimideerd: zij naderen al of niet. Als een vrouwtje eenmaal dichterbij gekomen is en het mannetje haar als vrouwtje herkend heeft, kan hij zijn gedrag daaraan aanpassen.

4.4 Het voortplantings-gedrag van *P. sphinx*.

Zoals we gezien hebben is het voortplantings-gedrag van zowel de mannetjes als de vrouwtjes zeer flexibel; allerlei gedragingen zijn mogelijk maar niet nodig om tot paring te komen. Het kan voorkomen dat zonder enige inleiding een vrouwtje een hol binnengaat en daar eieren afzet. Dit in tegenstelling tot het starre schema van voortplantings-gedrag van de stekelbaars, dat vaak tot voorbeeld heeft gediend om te laten zien dat de verschillende gedragingen van mannetje en vrouwtje niet alleen in een vaste volgorde op elkaar volgen, maar ook in een causale relatie tot elkaar staan (Tinbergen 1953). Doordat alle gedragingen van *P. sphinx* facultatief waren (behalve natuurlijk het binnengaan van het nest) was het zeer moeilijk om achter de functies van de gedragingen te komen.

Over het kopknikken en dorsale vin stijf zetten van het mannetje heb ik het reeds uitgebreid gehad. Beide gedragingen, tesamen met half uit het hol komen dienen om de naderende individuen op de hoogte te stellen van de aanwezigheid van het holbewonende mannetje, maar zijn niet noodzakelijk om het vrouwtje tot paren aan te zetten. Het vertoon van het mannetje is wel een uitdrukking van zijn wens tot paren; het komt immers minder vaak voor wanneer het mannetje een zeer groot broedsel heeft en daarom minder belang bij een paring heeft. Het vrouwtje heeft onafhankelijk van het mannetje een fysiologische bereidheid tot paren.

Ook het aanbieden door het vrouwtje op enkele cm's afstand van het hol met de buik naar het mannetje toegericht is niet noodzakelijk om het mannetje te stimuleren het vrouwtje in het hol toe te laten en hem tot bevruchting van de eieren aan te zetten. Het zich aanbieden van het vrouwtje is waarschijnlijk een uiting van haar wens tot paren. Het vrouwtje toont met het zich aanbieden een voorkeur voor mannetjes met meer eieren in het nest, want het aanbieden komt vaker voor naarmate er meer eieren in het nest zitten. Kennelijk hebben vrouwtjes bij voorbaat een verwachting van het aantal eieren dat in het nest aanwezig is. Zij wachten echter met de uiteindelijke beslissing om eieren af te zetten totdat zij in het hol zijn en de inhoud kunnen inspecteren. Dit laatste is dan ook de meest doeltreffende methode om zekerheid te verkrijgen over hoe gunstig het is om in het betreffende nest eieren af te zetten.

Mijns inziens hebben de vrouwtjes een verwachting van het aantal eieren in een nest op grond van kennis opgedaan tijdens eerdere bezoeken. *P. sphinx* heeft een zeer goed geheugen voor de omgeving (Guitel 1893 en eigen waarneming: de vissen zwemmen altijd feilloos terug naar de plek waar ze weggevangen zijn, ook al worden ze meer dan 100m verderop losgelaten). Dit gegeven maakt het niet onaannemelijk dat de vrouwtjes informatie over de mannetjes en de nesten kunnen opslaan. Een alternatieve verklaring zou zijn dat het gedrag van het mannetje aangeeft dat hij weinig eieren in het nest heeft. Dit is zeer onaannemelijk daar er een sterke selectiedruk tegen een zodanig gedrag zou moeten bestaan als dit het voortplantings-succes van het mannetje vermindert (wat het onvermijdelijk zou doen, vanwege de voorkeur van vrouwtjes voor mannetjes met meer eieren). Een andere verklaring voor het feit dat vrouwtjes bij voorbaat een verwachting schijnen te hebben van het aantal eieren in een nest, is de mogelijkheid dat de vrouwtjes een geur of zuurstof-arm water dat uit het nest gewaaierd wordt kunnen detecteren. Deze mogelijkheid is niet onderzocht. Het lijkt mij echter onaannemelijk omdat de vissen in de brandings-zone leven, waar het water turbulent is. Dit maakt het praktisch onmogelijk om uit te maken uit welk nest het water met de betreffende geur of zuurstof-concentratie komt, vooral als de nesten

zich zeer dicht bij elkaar bevinden (een minimum van 10cm is waargenomen) en de vrouwtjes al op een afstand van 20cm schijnen te beslissen of zij naderbij zullen komen. Bovendien komen vrouwtjes nooit in het verlengde van het nest aanzwemmen, maar loodrecht op de richting van het nest langs de rots- (danwel beton-) wand. Er moet een selectief voordeel zijn voor vrouwtjes om informatie omtrent de inhoud van de nesten op te slaan omdat zij hiermee minder tijd en energie verspillen aan interacties met mannetjes die zij na holinspectie afwijzen. Een vrouwtje 'kent' waarschijnlijk, afgaande op de home-ranges, enkele tot zo'n 18 nesten. De hypothese zou getoetst kunnen worden door vrouwtjes in een onbekend gebied of in ieder geval bij onbekende mannetjes te introduceren, en de relatie tussen het voorkomen van aanbieden en broedselgrootte te onderzoeken.

Als vrouwtjes eenmaal in het nest zijn kunnen zij daar blijkbaar de broedselgrootte inschatten. Deze zouden ze visueel kunnen waarnemen, want uit mijn peepshow-waarneming bleek dat er (althans voor mijn ogen) genoeg licht in het nest binnenvalt door de nestingang. Ook is het mogelijk dat de vrouwtjes de eieren d.m.v. tactiele prikkels waarnemen door met de legpapil langs de wand van het nest te schuiven. Dit is door mij in de peepshow waargenomen. Hiermee kunnen zij ook bepalen waar in het nest zij haar eieren af zullen zetten. Dit gebeurt immers niet willekeurig, maar meestal tegen bestaande clusters eieren aan, en zelfs op vrijgekomen plekjes ter grootte van 1 ei. Misschien kunnen de vrouwtjes ook visueel of tactiel, of eventueel d.m.v geurprikkels, de ontwikkelings-stadia van de eieren waarnemen (Warner, pers. com.). Het idee dat vrouwtjes het nest inspecteren op hoeveelheid eieren en/of een geschikt plekje in het nest moeten vinden, sluit aan bij de interpretatie van figuur 5; de vrouwtjes brengen tijd in het nest door die niet aan ei-leggen besteed wordt.

Het sidderen van mannetjes kan door inter-sexuele selectie gehandhaafd worden, daar mannetjes na gesidderd te hebben een grotere kans hebben dat het vrouwtje het nest binnenkomt en daardoor een grotere kans op paring hebben. Vrouwtjes laten hun uiteindelijke beslissing om eieren af te zetten niet door het sidderen beïnvloeden; het sidderen stimuleert de vrouwtjes slechts om in het hol te komen. Deze stimulatie hebben de vrouwtjes echter niet nodig. Omdat vrouwtjes ook holen binnengaan waarvan de eigenaar niet gesidderd heeft vervult het sidderen niet de in de vorige sectie genoemde functies van vertoon: synchronisatie, oriëntatie, soorts- en sexe-herkenning, en de mogelijkheid om gezondheid, vruchtbaarheid en sperma-voorraad van de mannetjes in te schatten. Het adverteren van de aanwezigheid als functie van het sidderen lijkt onaannemelijk omdat het sidderen pas plaatsvindt als het vrouwtje het nest tot zeer dichtbij benaderd heeft. Het sidderen zou een onwillekeurige spierbeweging van het mannetje bij sexuele opwinding kunnen zijn. Volgens de theorie van sexuele selectie (o.a Fisher 1958 en Arnold 1983) kunnen ook functie-loze kenmerken van mannetjes en functie-loze voorkeuren van vrouwtjes door inter-sexuele selectie ontstaan. Als mannetjes met een neiging tot sidderen meer nakomelingen krijgen als gevolg van het feit dat vrouwtjes hierdoor gestimuleerd worden in het nest te komen, dan kan zowel de neiging tot sidderen van mannetjes als de neiging door sidderen gestimuleerd te worden van vrouwtjes in de populatie toenemen.

Het pikken naar vrouwtjes, dat mannetjes bij alle broedselgroottes even vaak deden is waarschijnlijk een uiting van het interne conflict van het mannetje: een vrouwtje is een potentiële ei-predator.

Het proberen in het nest te komen door het vrouwtje, waarbij het mannetje geen moeite doet om haar erin te laten (ofwel opzij gaan, ofwel eruit gaan)

en het versperren van de ingang van het nest door het mannetje leken vaker voor te komen bij grotere broedsels. Voor het proberen geldt hetzelfde als voor het aanbieden. De 'afwijzing' van het mannetje durf ik niet helemaal toe te schrijven aan het minder belang hebben bij paring als het mannetje zijn maximale broedselgrootte nadert, vanwege het te kleine aantal keren dat het waargenomen is. Ik heb niet onderzocht of dit soort afwijzend gedrag een relatie vertoont met de ontwikkelings-stadia van de eieren in het nest. Een dergelijke relatie zou kunnen bestaan, aannemende dat mannetjes extra kwetsbaar zijn voor ei-predatie als de meeste eieren in het nest ver ontwikkeld zijn. Een mannetje zou dan beter af zijn als hij geen vrouwtjes (potentiële ei-predatoren) in het nest toelaat, maar wacht tot de meeste eieren uigekomen zijn om dan pas weer te proberen nieuwe legsels te verkrijgen. Om dit idee te testen is het ook noodzakelijk te weten hoe groot het aandeel van de vrouwtjes in de ei-predatie is.

De functies van het gedrag van het mannetje als er een vrouwtje in zijn nest zit - cirkelen rond het nest, pikken naar het vrouwtje in de nestingang en kopknikken naast het hol - heb ik niet onderzocht.

Naast het feit dat mannetje en vrouwtje zeer flexibel zijn in hun gedrag tijdens sexuele interacties, is het vrouwtje zeer flexibel wat betreft hoeveel eieren ze afzet, wanneer ze dat doet en over hoeveel verschillende nesten zij haar eieren verdeelt. Het vrouwtje gebruikt vermoedelijk meer informatie om haar keuze op te baseren dan alleen het doorslaggevende criterium van de hoeveelheid eieren in het nest - zoals de aquarium-waarnemingen suggereren: het feit of het nest veel eieren verloren heeft sinds het vorige bezoek, en misschien het uiterlijk en het gedrag van het mannetje. Kennelijk is in *P. sphinx* een zeer subtiel en zeer opportuun af te stellen gedrags-repertoir om het voortplantings-succes te maximaliseren geëvolueerd.

4.5 Waarom leggen de vrouwtjes soms maar enkele eieren ?

P. sphinx vrouwtjes leggen soms enkele eieren, terwijl zij in staat zijn tot het leggen van honderden eieren per keer, in lege of bijna lege nesten en misschien ook wel in vollere nesten. Bovendien kan een vrouwtje de eieren die ze op een bepaalde dag te leggen heeft verdelen over verschillende nesten. Wat betekent dit? Het verdelen van de eieren over verschillende nesten is een vorm van risico-spreiding en het leggen van weinig eieren in een nest is een vorm van risico-vermindering. Als een vrouwtje verschillende mannetjes treft die haar niet voldoende zekerheid kunnen verschaffen (aan de hand van de inhoud van hun nesten) over de veiligheid van haar te leggen eieren, kan zij besluiten het predatie-risico te verkleinen door haar eieren in verschillende nesten af te zetten, of, als zij mannetjes treft bij wie zij een hoog predatie-risico verwacht, kan zij in plaats van het betreffende mannetje geheel af te wijzen, enkele eieren bij hem afzetten. Als gevolg van het 'verdunnings-effect' heeft het zin om in (bijna) lege nesten slechts enkele eieren af te zetten.

Waarom zou een vrouwtje niet geheel afzien van het leggen in lege nesten? Ten eerste is er soms geen andere mogelijkheid, bijvoorbeeld aan het begin van het voortplantings-seizoen. Ten tweede kunnen de alternatieven soms niet veel beter zijn: mannetjes met maximale broedselgroottes, mannetjes met alleen ver ontwikkelde eieren in het nest, mannetjes die zojuist een groot aantal eieren verloren hebben. Ten derde, als het vrouwtje zou afzien van leggen in lege nesten, zou dit tot een selectief nadeel kunnen worden doordat zij potentiëel zeer gunstige partners af kan wijzen. Broedzorg kwaliteit is geen vaste eigenschap van het mannetje, maar wisselt met de nestinhoud.

Bovendien schept dit de mogelijkheid voor vrouwtjes om mannetjes te testen op hun broedzorg kwaliteit. Om niet het risico te lopen een groot deel van haar voortplantings-inspanning te verspillen, moet zij dan slechts enkele eieren leggen. Later kan zij bij hetzelfde mannetje komen controleren of hij de gelegde eieren behouden heeft en daarop vervolgens haar keuze baseren. Directe aanwijzingen die dit idee kunnen bevestigen heb ik niet gevonden, maar wel resultaten die dit idee aannemelijk maken. Nesten waarin de enkele eieren binnen een dag verdwenen waren kregen relatief minder vaak binnen twee dagen eieren dan nesten waarin de enkele eieren niet verdwenen waren. Natuurlijk kan dit resultaat ook verklaard worden door de voorkeur van vrouwtjes voor nesten met eieren. Dan is het niet het individuele vrouwtje dat doelmatig de mannetjes test, maar zorgen de vrouwtjes tesamen voor een test van de broedzorg-kwaliteiten van mannetjes. Uitsluitsel hierover zou gegeven kunnen worden door de waarneming - liefst meerdere - van een gemerkt vrouwtje dat enkele eieren in een leeg nest afzet en vervolgens terugkomt in hetzelfde nest en afhankelijk van het feit of de gelegde eieren nog steeds aanwezig zijn, opnieuw eieren in het nest afzet.

(N.B. Waar ik over broedzorg kwaliteit spreek, ga ik steeds uit van het standpunt van het vrouwtje - het vermogen om zoveel mogelijk van haar eieren tot uitkomen te brengen; broedzorg kwaliteit is namelijk verschillend vanuit de standpunt van de verschillende sexen gezien, vanwege het sexuele conflict.)

Arnold, S.J. 1983. Sexual selection, theory and empiricism. In *Mate Choice*, ed. P.P.G. Bateson, pp. 67-107. Cambridge University Press: New York.

Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, **2**, 349-368.

Bateson, P.P.G. (Ed.). 1983. *Mate Choice*. Cambridge University Press: New York.

Berghe, E.P. van den, & Warner R.R. 1988. The effects of mating system on male mate choice in a coral reef fish. submitted to *Evolution*.

Brown, L. 1981. Patterns of female choice in mottled sculpins (Cottidae, Teleostei). *Anim. Behav.*, **29**, 375-382.

Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Princeton University Press: Princeton.

DeMartini, E.E. 1987. Paternal defence, cannibalism and polygamy: factors influencing the reproductive success of painted greenling (Pisces, Hexagrammidae). *Anim. Behav.*, **35**, 1145-1158.

Downhower, J.F. & Brown, L. 1980. Mate preferences of female mottled sculpins, *Cottus bairdi*. *Anim. Behav.*, **28**, 728-734.

Downhower, J.F. & Brown, L. 1983. Mad River Sculpins: Just Another Fish Story? *Am. Biol. Teach.*, **45**, 320-324.

Fisher, R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover: New York.

Gibson, R.N. 1969. The biology and behaviour of littoral fish. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **7**, 367-410.

Graaf, P. de. 1982. De holkeuze van *Parablennius sphinx*. Doctoraalverslag werkgroep Functionele Morfologie, Zoöl. lab. Rijksuniversiteit Groningen.

Guitel, F. 1893. Observations sur les moeurs de trois Blenniidés *Clinus argentatus*, *Blennius montagui* et *Blennius sphinx*. *Arch. Zool. Exper. Gen.* **1**, serie 3, 325-384.

Halliday, T.R. 1978. Sexual selection and mate choice. In *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, ed. J.R. Krebs & N.B. Davies, pp. 180-213. Blackwell Scientific Publications: Oxford.

Halliday, T.R. 1983. The study of mate choice. In *Mate Choice*, ed. P.P.G. Bateson, pp. 3-32. Cambridge University Press: New York.

Hastings, P.A. 1988. Female choice and male reproductive success in the angel blenny, *Coralliozetus angelica* (Teleostei: Chaenopsidae). *Anim. Behav.*, **36**, 115-124.

Houtman, J., Kraak, S.B.M. & Vries, J. de. 1983. *Parablennius sphinx*. Cursusverslag van de cursus zeefauna, werkgroep Mariene Zoölogie, Rijksuniversiteit Groningen.

Jonge, J. de. 1981. Biologie van Blenniidae, 8 endemische en 4 niet-endemische Middellandse Zee soorten. Doctoraalscriptie werkgroep Functionele Morfologie, Zoöl. lab. Rijksuniversiteit Groningen.

Leest F. van der. 1987. De broedzorg van *Parablennius sphinx*; een slijmvis met een hol als nest. Doctoraalverslag werkgroep Mariene Zoölogie, Rijksuniversiteit Groningen.

Marconato, A. 1985. Reproductive behaviour and mate choice in *Cottus gobio* (Pisces, Cottidae). *Monit. Zool. Ital. (N.S.)*, **19**, 160-161.

Marconato, A. & Bisazza, A. 1986. Males whose nests contain eggs are preferred by female *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). *Anim. Behav.*, **34**, 1580-1582.

Marconato, A. & Rasotto, M. 1983. Mating preferences of the female river bullhead, *Cottus gobio* (Cottidae, Teleostei). *Boll. Zool.*, *50, 51-54.*

Maynard Smith, J. 1978. The Evolution of Sex. Cambridge University Press: Cambridge.

Mayr, E. 1972. Sexual selection and natural selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*, ed. B. Campbell, pp. 87-104. Heinemann: London.

Noonan, K.C. 1983. Female mate choice in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Anim. Behav.*, **31**, 1005-1010.

Petersen, C.W. 1987. Females prefer mated males in the carmine triplefin, *Axoclinus carminalis* (Pisces: Tripterygiidae). Manuscript gekregen via R.R. Warner.

Parker, G.A. 1983. Mate quality and mating decisions. In *Mate Choice*, ed. P.P.G Bateson, pp. 141-164. Cambridge University Press: New York.

Partridge, L. & Halliday, T.R. 1984. Mating patterns and mate choice. In *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 2nd ed., ed. J.R. Krebs & N.B. Davies, pp. 222-250. Blackwell Scientific Publications: Oxford.

Ridley, M. 1978. Paternal care. *Anim. Behav.*, **26**, 904-932.

Ridley, M. & Rechten, C. 1981. Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. *Behaviour*, **76**, 152-161.

Rohwer, S. 1978. Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *Amer. Natur.*, **112**, 429-440.

Rutowski, R.L. 1978. The courtship behaviour of the small sulphur butterfly, *Eurema lisa* (Lepidoptera: Pieridae). *Anim. Behav.*, **26**, 892-903.

Schmale, M.C. 1981. Sexual selection and reproductive success in males of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Pisces: Pomacentridae). *Anim. Behav.*, **29**, 1172-1184.

Thompson, S. 1986. Male spawning success and female choice in the mottled triplefin, *Forsterygion varium* (Pisces: Tripterygiidae). *Anim. Behav.*, **34**, 580-589.

Tinbergen, N. 1953. *Social Behaviour in Animals*. Methuen: London.

Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*, ed. B. Campbell, pp.136-79. Heinemann: London.

Warner, R.R. 1987. Female choice of sites versus mates in a coral reef fish, *Thalassoma bifasciatum*. *Anim. Behav.*, **35**, 1470-1478.

Williams, G.C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press: Princeton.

Wittenberger, J.F. 1981. *Animal Social Behavior*. Duxbury Press: Boston.

Bijlage 1, tabel 37: holbezetting van 2 mei tot 10 juni 1986

datum, tijd	holnummers met daarin gemerkte mannetjes 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2/5, 17.00			34				29		31	31
3/5, 7.00								34		
17.00	?	?		inc.			30			?
5/5, 10.15	inc.	38		38		38	34			30
6/5, 9.00	inc.	inc.	inc.	38,39	39	?	34	inc.	?,30	30
14.00	inc.	39		?		?	34		39	30
7/5 8.10	inc.	39	39	38,?	38	30	34	◻	◻,?	42
13.00	inc.	42,?		38		30	34	◻	42	42
8/5 15.15	inc.	42		42	42	30	34	?	?	39,?
10/5, 10.00	inc.			42	inc.	39	34	30	◻	◻
13.00	inc.	42,31		42	inc.	39	34	30	◻,31	◻
12/5, 12.30	inc.	42		42	inc.	39	34	30	◻	◻
13/5, 9.00	inc.	rw		42	inc.	39	34	30	◻	
14/5, 9.00	inc.	rw	rw	42	inc.	39	34	30	30,?	◻
14.00	inc.	rw	rw	42	inc.	39	34	30	?	◻
15/5, 12.30	inc.		rw	42	inc.	39	34	30	46	◻
16/5, 14.30	inc.	rw	rw	42	inc.	39	34	30	46	◻
17/5, 10.15	inc.	rw	rw	42	inc.	39	34	30	46	◻
19/5, 9.00	inc.		rw	42	inc.	39	34	30	◻	
20/5, 9.45	inc.	?	?	42	inc.	39	34	30	rw	◻
22/5, 13.00	inc.	38	?	42	inc.	39	34	30	rw	◻
23.5, 9.20	inc.	38	56	42	inc.	39	34	30	rw	◻
26/5, 9.15	inc.	38	inc.	42	inc.	39	34	30	rw	◻
1/6 16.30	inc.	42	inc.		inc.	39	34	30	rw	◻
2/6	inc.	42	inc.		inc.	39	34	30	rw	◻
3/6	inc.	42	inc.		inc.	39	34	30	rw	◻
4/6, 9.00	inc.	42	inc.	42	inc.	39	34	30	rw	◻
5/6, 9.00	inc.	42	inc.	?	inc.	39	34	30	rw	◻
6/6, 9.00	inc.	42	inc.	?	inc.	39	34	30	rw	◻
8/6, 8.00	inc.		inc.	57	inc.	39	34	30	rw	◻
9/6, 8.10	inc.	56	inc.	57	inc.	39	34	30	rw	◻

?,* = ongemerkte mannetjes, inc. = mannetjes *P. incognitus*, zvon. = *P. zvonimiri*
( ) = mannetje bevindt zich gedurende observatieperiode sporadisch in hol
" = niet gekeken
gemerkte mannetjes met hun totale lichaamslengtes:
29 - 5.6cm, 30 - 5.7cm, 31 - 5.0cm, 34 - 6.0cm, 38 - 6.0cm, 39 - 6.0cm,
42 - 6.4cm, rw - 5.9cm, ◻ - 6.3cm, 46 - 5.7cm, 56 - 5.3cm, 57 - 5.4cm.

tabel 38 : holbezetting van 15 juni tot 23 juli 1986

datum, tijd	holnummers met daarin gemerkte mannetjes 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
15/6, 17.30	inc.		inc.		inc.					
16/6, 8.15	inc.	39	inc.	o	inc.		30		rw	
17/6, 15.00	inc.	39	inc.	o	inc.	31,56	30	(34)	rw	
18/6, 8.00	inc.	39	inc.	o	inc.	56	30	34	rw	
17.00	inc.	39	inc.	o	inc.		30		rw	
19/6, 8.30	inc.	?,56	inc.	o	inc.	39	30	34	rw	
20/6, 17.00	inc.	38	inc.	o	inc.	39	30	34	rw	
21/6, 9.10	inc.	(38)	inc.	o	inc.	39	30	34	rw	(56)
23/6, 8.10	inc.	38	inc.	o	inc.	39	30	34	rw	56
24/6, 17.00	inc.	inc.		o	inc.	39	30	34	rw	38
25/6, 8.20	inc.	inc.		o	inc.	39	30	34	rw	56
26/6, 8.40	inc.	inc.		o	inc.	39	30	34	rw	56
27/6, 8.10	inc.	inc.		o	inc.	39	30	34	rw	56
28/6, 7.10	inc.	inc.		o	inc.	39	30	34,?	rw,34	56
10.30	inc.	inc.		o	inc.	39	30	34	rw	56
30/6, 8.30	inc.	inc.	inc.	o	inc.	39	30	zvon.	zvon.	zvon
1/7, 17.20	inc.	inc.		o	inc.	39	30	34	rw	inc.
3/7, 17.45	inc.	inc.			inc.	39	30			?
4/7, 8.30	inc.	inc.		(o)	inc.	39	30			inc.
17.00	inc.	inc.			inc.	39	30			inc.
5/7, 17.00	inc.	inc.			inc.	39	30	34		inc.
6/7, 14.10	inc.	inc.	(inc.)	o	inc.	39	30	34		inc.
7/7, 6.06	inc.		inc.	(o)	inc.	39	30	34	(rw)	inc.
9.06	inc.		inc.		inc.	39	30	34		inc.
13.05	inc.		inc.	(o)	inc.	39	30	34		inc.
8/7, 10.10	inc.	?,38	inc.	o	inc.	39	30	(?)	(?)	inc.
17.00	inc.		inc.	o	inc.	39	30	34		inc.
9/7, 8.06	inc.	(38)	inc.	(o)	inc.	39	30	34		inc.
14.00	inc.		inc.	(39)	inc.	39	(34)	34	(34)	inc.
10/7, 8.15	inc.	(38)	inc.	38,o	inc.	39	30			inc.
20.05	inc.		inc.	(o)	inc.	39	(30)	30,34		inc.
11/7, 12.10	inc.		inc.		inc.	39				inc.
12/7, 10.15	inc.		inc.	?,34	inc.	39				inc.
16.20	inc.		inc.	34	inc.	39	(30)	(30)	(30)	inc.
13/7, 6.15	inc.		inc.	34	inc.	39	?		(30)	inc.
15.00	inc.		inc.	34	inc.					inc.
18.00	inc.		inc.	(inc.)	inc.	39				inc.
14/7, 19.00	inc.		inc.	39	inc.	39	(30)			
15/7, 17.00	inc.		inc.	39	inc.				30	
16/7, 8.00	inc.		inc.		inc.	39	inc.		30	
14.00	inc.		inc.		inc.	(39)	inc.		(30)	
16.30	inc.		inc.		inc.	39	inc.		30	
17/7, 14.10	inc.		inc.		inc.	39	inc.		30	
18.20	inc.		inc.		inc.	(39)	inc.		(30)	
18/7, 8.10	inc.		inc.		inc.	39	inc.		(30)	
20.00	inc.		inc.		inc.	39	inc.	34	30	
19/7, 6.20	inc.		inc.,		inc.	39	inc.		30	
14.15	inc.		inc.		inc.	39	inc.		30	
20/7, 8.15			inc.		inc.	inc.	inc.		30	
21/7, 12.30			inc.		inc.	(34)	inc.		30	
22/7, 10.20			inc.		inc.		inc.		(30)	inc.

tabel 39 : holbezetting 23/4-27/5 1987

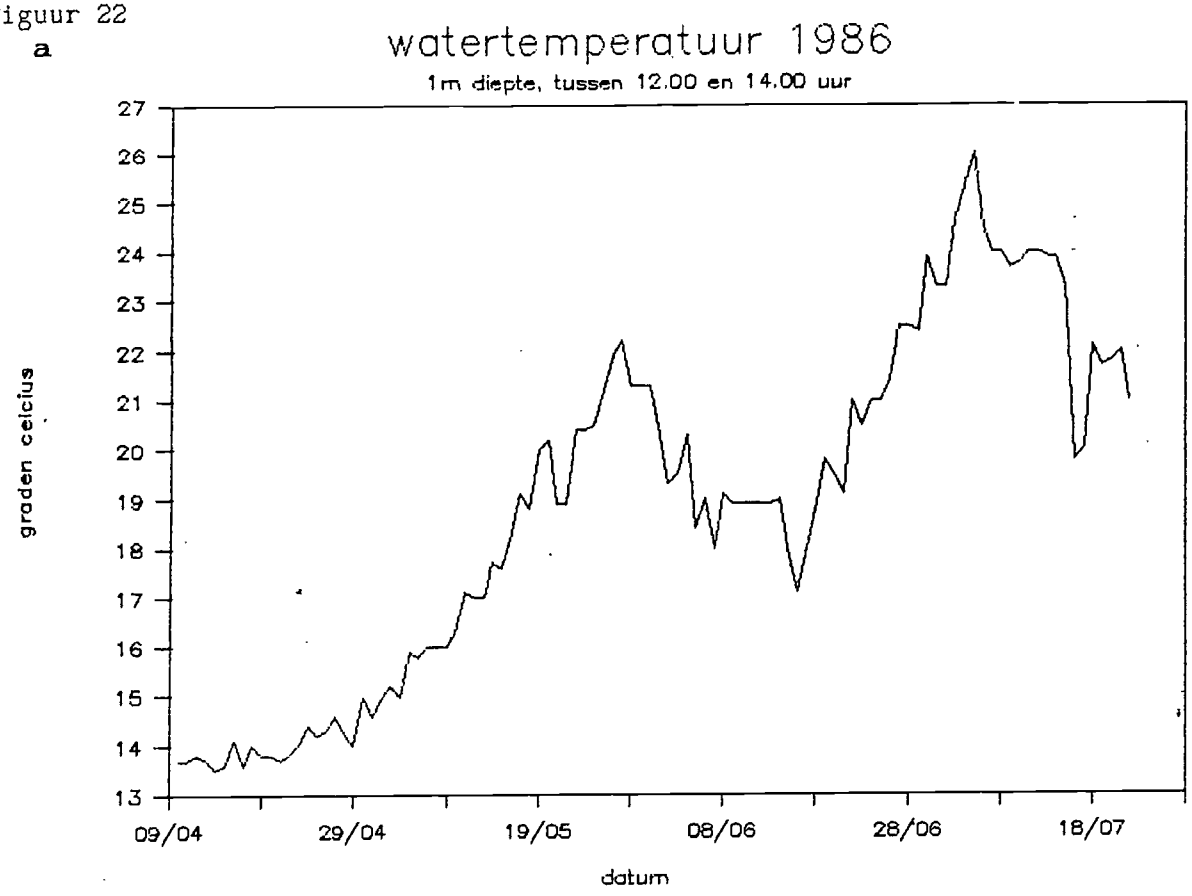
datum, tijd	holnummers met daarin gemerkte mannetjes 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
23/4, 11.00						1				
24/4, 11.00	1									
16.00	2			2		3				
25/4, 10.00	2				3					1
26/4 10.00	4,5		4	4,5	4	6	6	5	5	5
16.00	7			5	5		5		8,4	
27/4, 10.00	5					5				
16.00	5			5	9	4				9,4, 5
28/4, 10.00				5	5					4
29/4, 10.00				5		5,4				4
16.00				5	*,5	4		4		4
30/4, 9.00				5		4		4		4
1/5, 9.00	9		11	5	11	4		4,10		
11.00	9			5	11	4		4		4
16.30	9		11	5	11	4	1	4	1	
2/5, 10.00	9	9	*,*	5	1	*,*		4	11	*
16.00	9	(9)		5	1,11	1	12	4,(1)		4
3/5, 12.00		9		5	13	14	12	1,(*)	11,*	4
17.00		9	(9)	5	*					4
4/5, 17.00	9	(9)	12,(9)	5	13	*	*	14		4
5/5, 10.30	(9)	9	14	5	13	15	inc.	1	(1)	4
16.30	9		14	5	inc.	15	12	1	13	4
6/5, 10.45	9	9	14	5	1	15	(1)	16	12	4
16.23	9	9	14	5	13	15	1	16	12,1	4
7/5, 10.00	9	9	14	5	13	15		1	12	4
16.39		9	14	5	13	15	16	1	12	4
8/5, 11.00	9	9	14	5	*,*	15	16,13	1	16,12, 13	4
12.00	9	9	14	5	16	15	13	1	12	4
16.40	9	9	14	5	16	15	13	1	12	4
10/5, 10.00	14	9	*	5	12	15	13	1	16	4
11/5, 10.52	14	9	9	5	*	15	13	1	12	4
16.21	14	9	9	5	17	15	13	1	12	4
12/5, 10.55	14	9,14	9	5		15	13	1	12	4
13/5, 11.12	14		9	5	17	15	13	1		4
14/5, 11.32	14	(6)	9	5	3	15	13	1	12	4
15/5, 10.06	14	(9,*)	9	5	3	15	13	1	12	4
17/5, 11.05	14		9	5	3,13	15	13,16	1	12	4
18/5, 6.00	14		9	5	3	15	13	1	12	4
11.00	14	(9)	9	5	(3)	15	13	1	12	4
19/5, 6.25	14	*	9	5	3	15	13	1	12	4
11.07	14	*	9	5	3	15	13	1	12	4
20/5, 11.24	14	*	9	5	3	15	13	1	12(16)	4
21/5, 11.05	14	*	9	5	3	15	13	1	12(16)	4
23/5, 11.05	14	18	9	5	3	15	p,13	1	p,12	4
24/5, 11.05	14	18	9	5	3	15	p,13	1	12	4
16.30	"	"	"	"	"	"	19=p	"	"	"
25/5, 6.08	14	18	9	5	3	15	19	1	12	4
7.06	"	"	"	"	"	"	13	"	"	"
11.00	"	"	"	"	"	"	13	"	"	"
26/5, 11.42	14	18	9	5	3	15	13	1	12	4
27/5, 11.02	14	18	9	5	3	15	13	1	12	4

tabel 40: holbezetting 29/5-8/8 1987

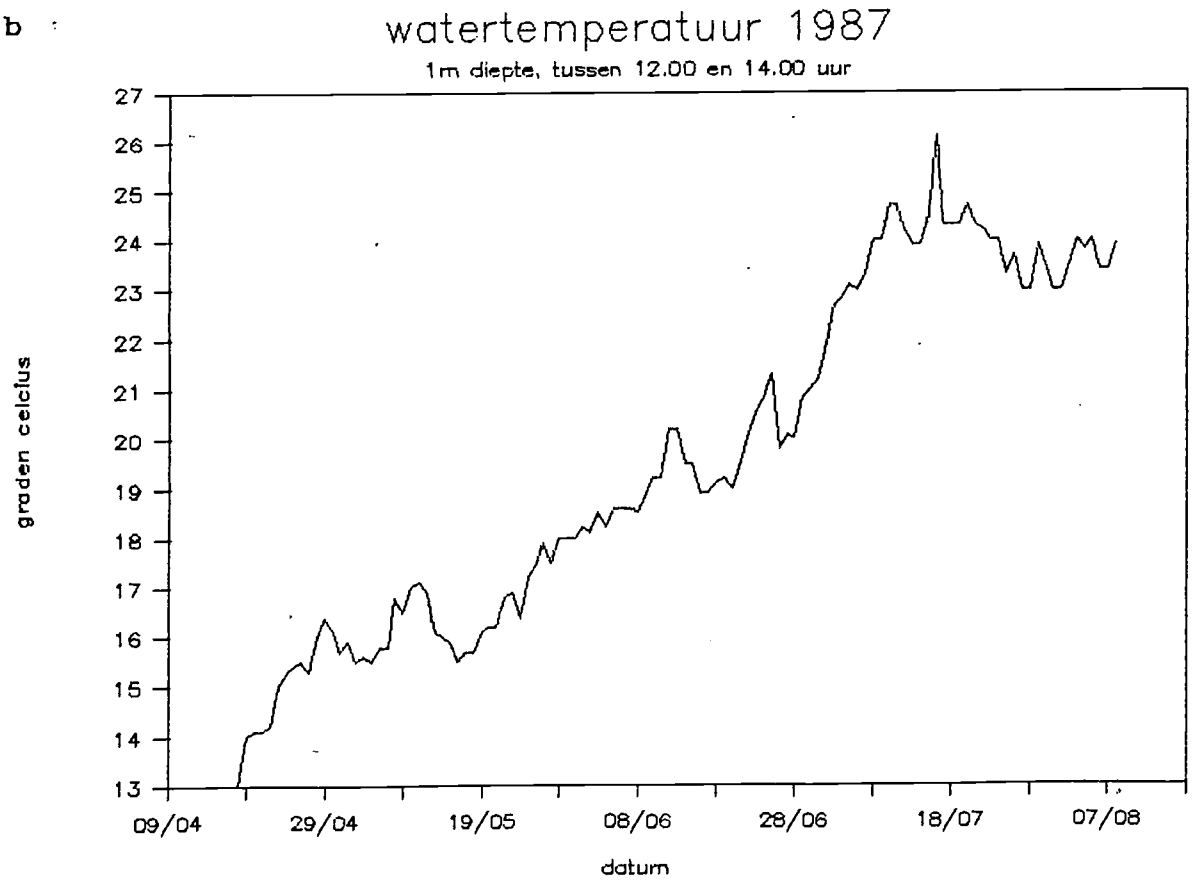
datum, tijd	holnummers met daarin gemerkte mannetjes									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
29/5, 11.34	14	18	9	5	3	15	13	1	16	4
30/5, 11.24	14	18	9	5	3		15	1	16	4
18.30	"	"	"	"	"	"	"	"	13	"
31/5, 11.17	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
1/6, 11.22	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
2/6, 11.00	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
3/6 , 11.35	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
4/6, 11.26	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
5/6, 11.06	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
6/6, 11.17	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
7/6, 9.32	14	18	9	5	3	12	15	1	16	4
8/6, 11.00	14	18	9	5	3	12	15	1		4
9/6, 9.15	18	18,(9)	9	5	3	12	15	1		4
10/6, 6.09		18	9	5	3	12	15	1		4
12/6, 9.30		18	9	5	3	12	15	1		4
14/6, 9.00		18	9	5	3	12	15	1		4
15/6, 9.00		18	9	5	3	12	15	1		4
16/6, 9.00		18	9	5	3	12	15	1		4
17/6, 8.00		18	18	5	3	12	15	1	9	4
18/6, 8.00		18	18	5	3	12	15	1	9	4
4/7, 9.00	inc.	18	18	5	3	(12)	15	1	(9)	4
5/7, 9.00	inc.	18	(18)	5	3		15	1		4
6/7, 8.00	inc.	18	18	5	3		15	1	9	4
7/7, 8.00	inc.	18	(18)	5	3		15	1	9	4
9/7, 8.00	inc.	18	(5)	5	3		15	1	9	4
10/7, 8.00	inc.	inc,18	18,inc	5	3	(12)	15	1	9	4
12/7, 8.00	inc.	1,inc.	1,inc.	5	3	12	15	18		4
13/7, 8.00	inc.	(inc.)	(inc.)	5	3		15	18		4
18.00	"	1	"	"	"	"	"	"	"	"
14/7, 17.00	inc.	1		5	3		15	18		4
15/7, 14.00	inc.			5	3		15	18		4
16/7, 9.00	inc.	(1)	1	5	3		15	18		4
17/7, 8.00	inc.	(5)		5,inc.	3	(5)	15	18		4
19/7, 8.00	inc.	inc,5	inc	inc	3		15	18		4
20/7, 8.00	inc.			inc	5		15	18	(12)	4
21/7, 7.00	inc.				5	(1)	(15)	18	(12)	4
22/7, 7.00	inc.			5			15,12	18		4
23/7, 12.00	inc.			5		(12)		(18)	(15)	4
24/7, 7.00	inc.			(5)			(12)	18		4
25/7, 7.30	inc.			(5)			(12)	18		4
27/7, 8.45	inc.			5			12	18		4
28/7, 17.00	inc.			5			12	18		4
29/7, 17.30	"			"			12	18		"
31/7, 8.00	inc.	1	(1)	5			12	18		*,1
1/8, 8.00	inc.			5	1		12	18		*
3/8, 8.00	inc.	1	3,1	5		(12)	(12)	18		*
4/8, 8.00	inc.	1	3	5		*		18		12,*
5/8, 8.00	inc.	1	3	5		*	*	18		12
6/8, 8.00	inc.	(1)	(3,1)	5		(12)		18		(*)
7/8, 12.00	inc.	1	3	5		12		18		*
8/8, 8.00	inc.	1	3	5		12		18		*

figuur 22

a



b



N.B. de x-assen hebben niet dezelfde schaal

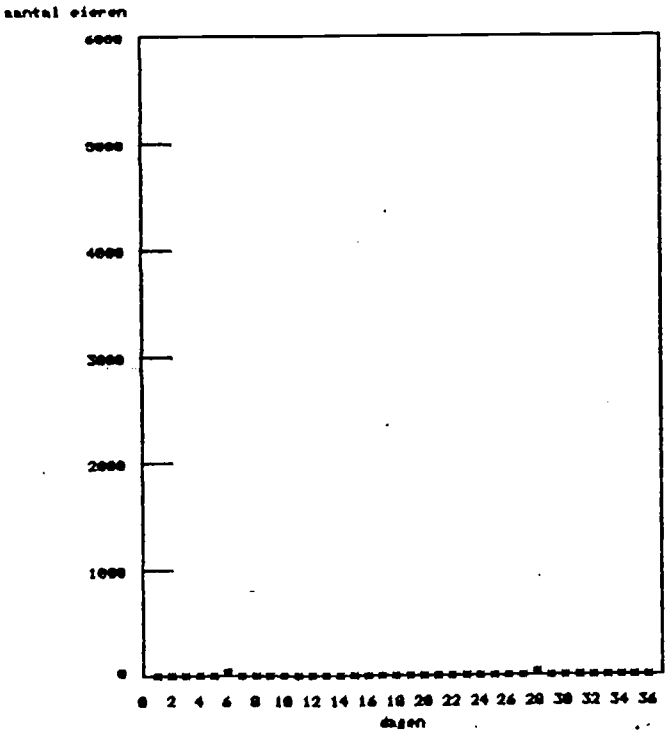
figuur 23

In onderstaande figuren komt dag 1 overeen met 5 mei en dag 36 dienovereenkomstig met 9 juni.1986

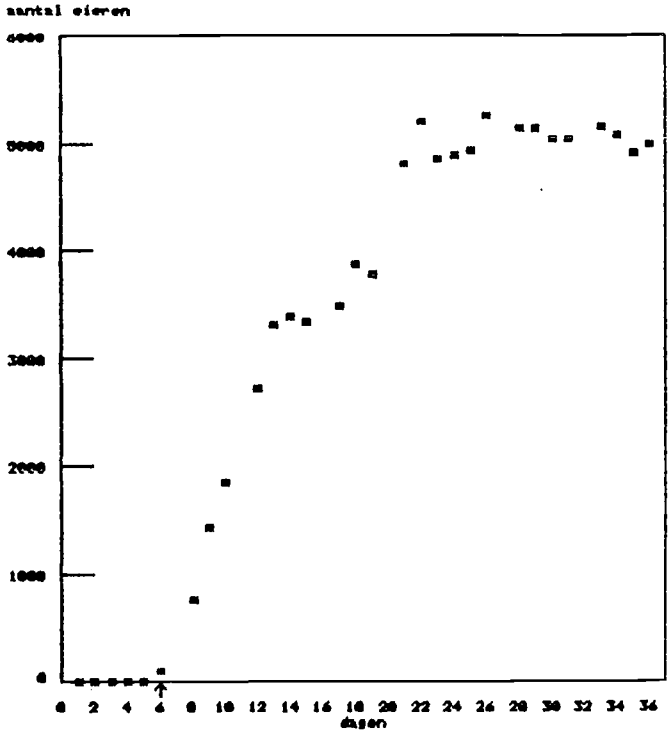
Op de dagen 7, 11, 16, 20, 27 en 32 zijn de aantallen eieren in de buizen niet bepaald.

Een ↑ wil zeggen dat het betreffende mannetje zich vanaf die dag in zijn hol gevestigd had.

a Broedselgrootte per dag
man 42, eerst in hol 4, later in hol

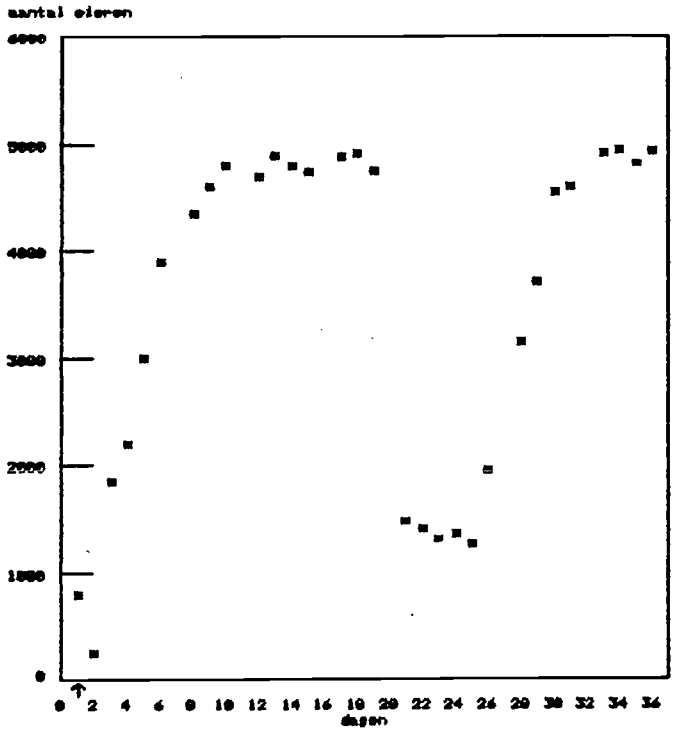


b Broedselgrootte per dag
man 39 in hol 6

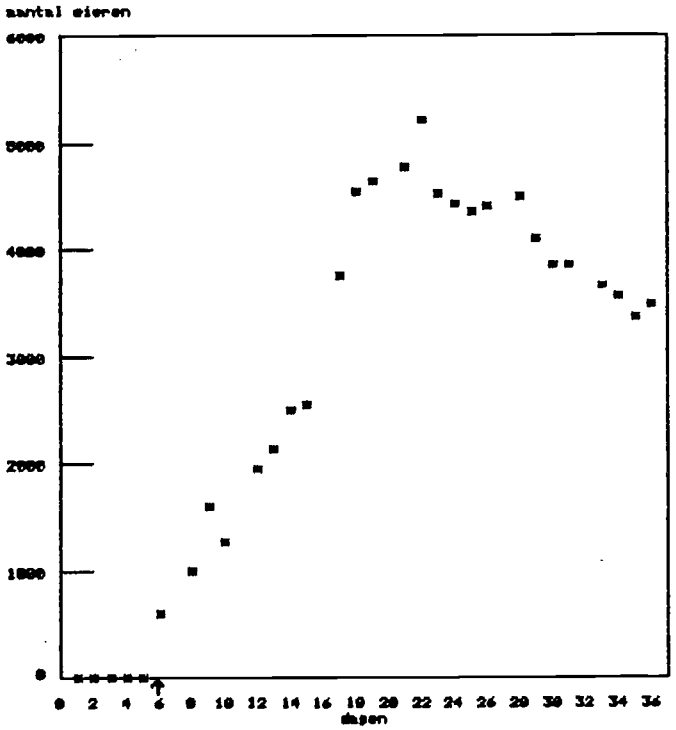


figuur 23

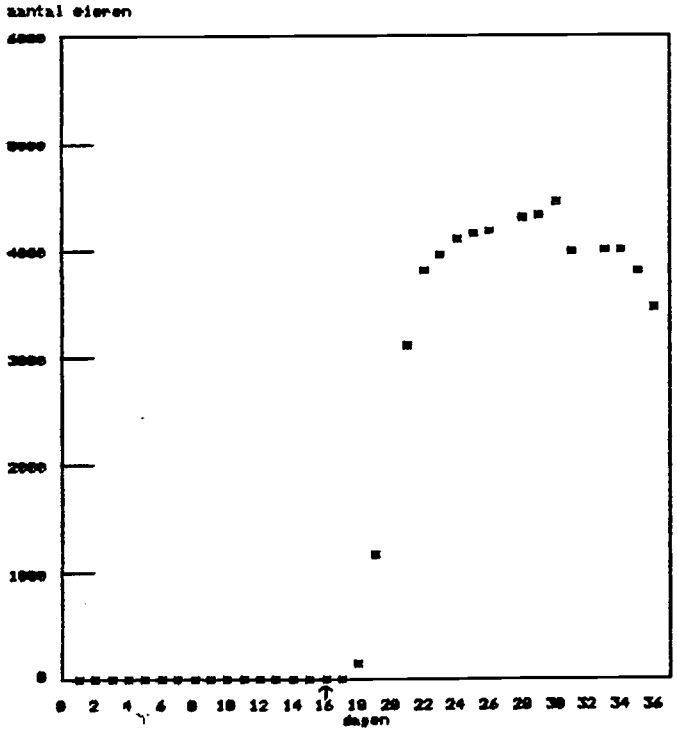
c Broedselgrootte per dag
man 34 in hol 7



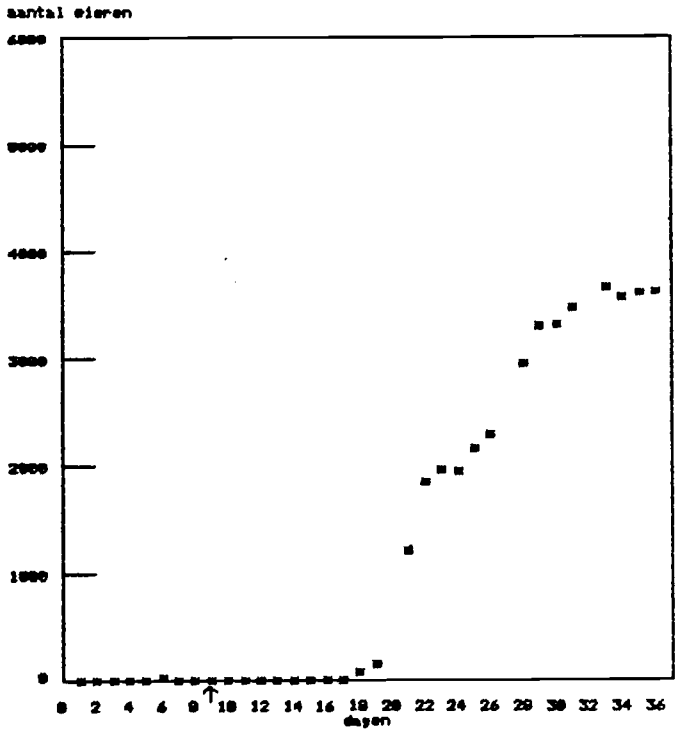
d Broedselgrootte per dag
man 30 in hol 8



e Broedselgrootte per dag
man rw in hol 9



f Broedselgrootte per dag
man o in hol 10



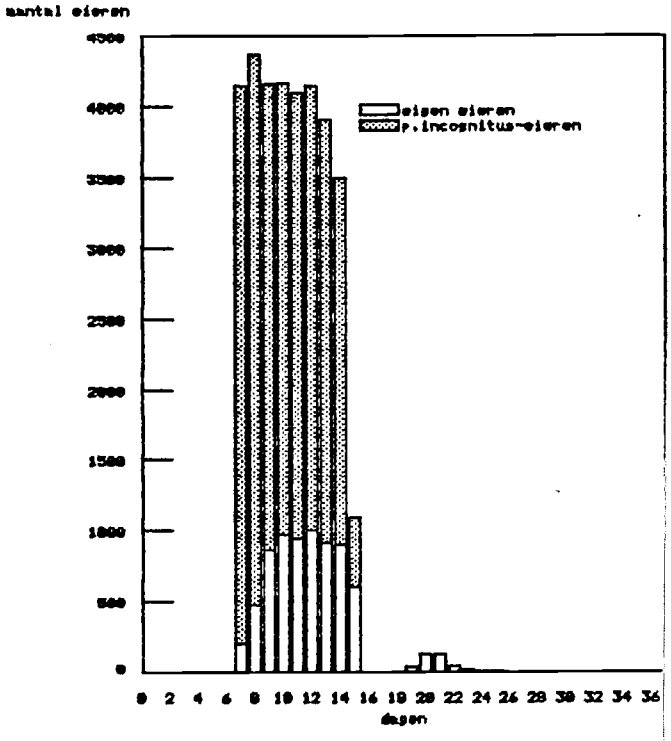
figuur 24

In onderstaande figuren komt dag 1 overeen met 17 juni en dag 36 dienovereenkomstig met 22 juli 1986.

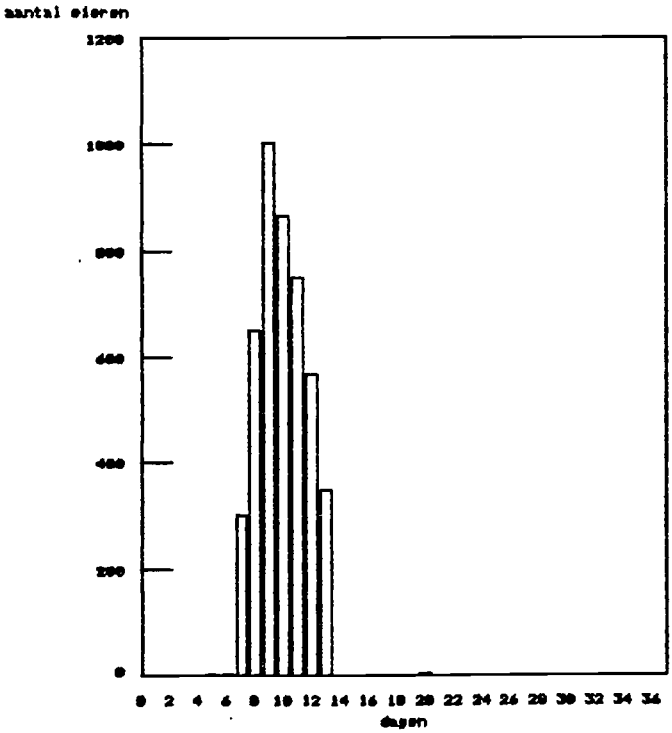
figuren 24 a en b gaan over het zelfde broedsel, maar in figuur b zijn alleen de 'eigen' eieren aangegeven.

N.B. De schalen van de Y-assen verschillen!

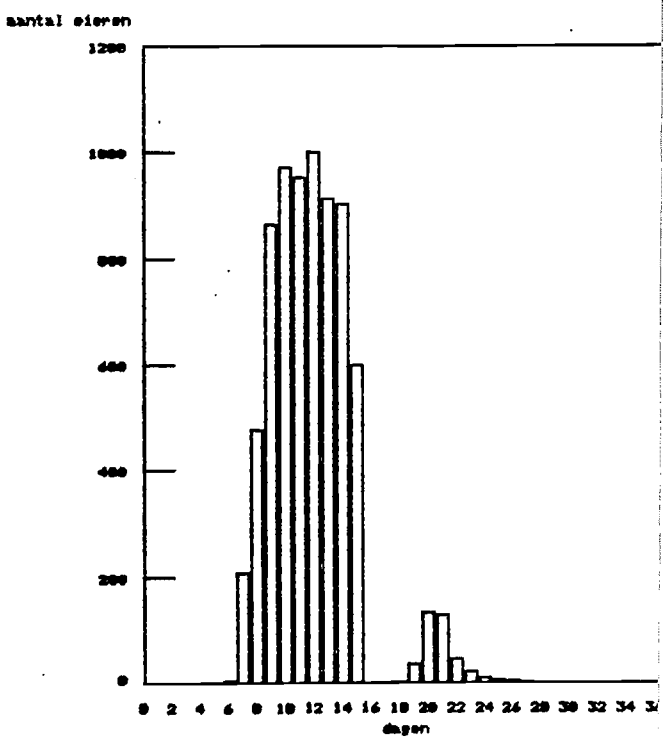
a broedselgrootte per dag
hol 6 met man 39



c Broedselgrootte per dag
hol 7 met man 30

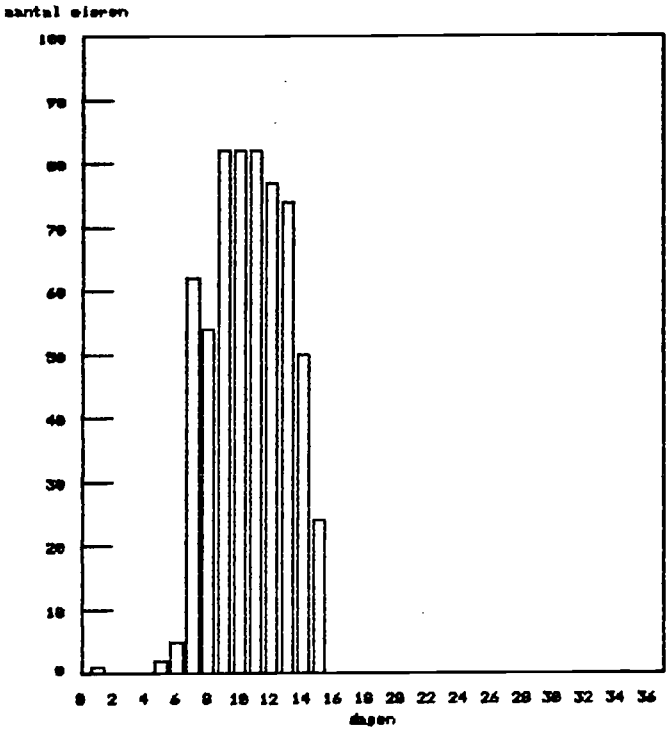


b Broedselgrootte per dag
hol 6 met man 39

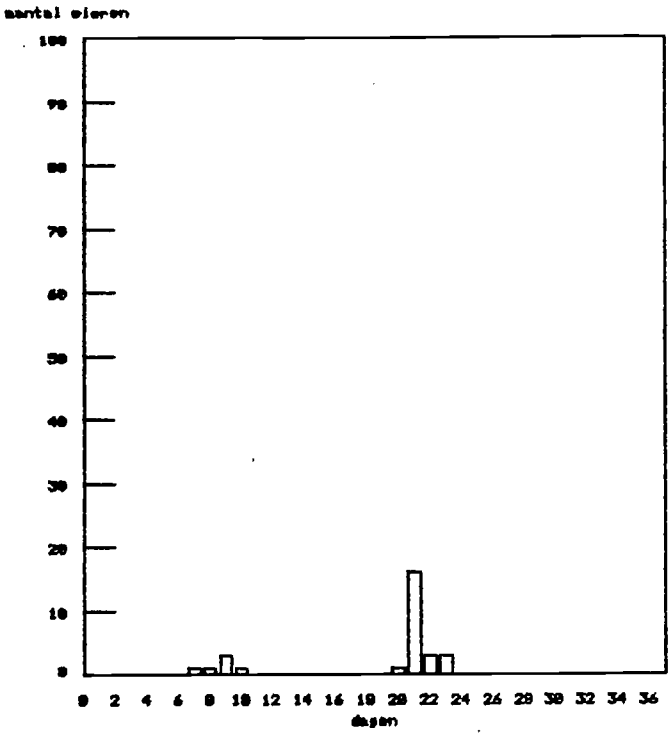


figuur 24

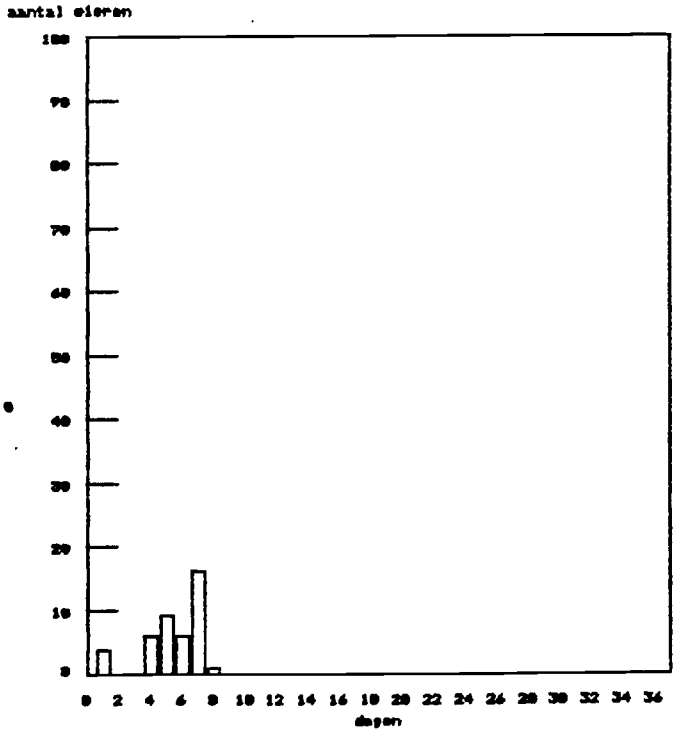
d Broedselgrootte per dag
hol 4 met meestal man 0



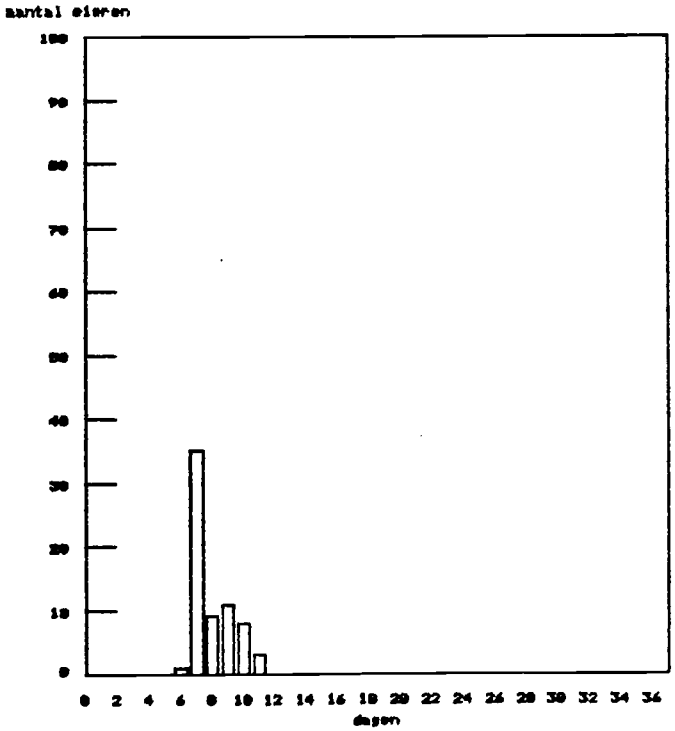
e Broedselgrootte per dag
hol 8 met meestal man 34



f Broedselgrootte per dag
hol 9 met meestal man rw

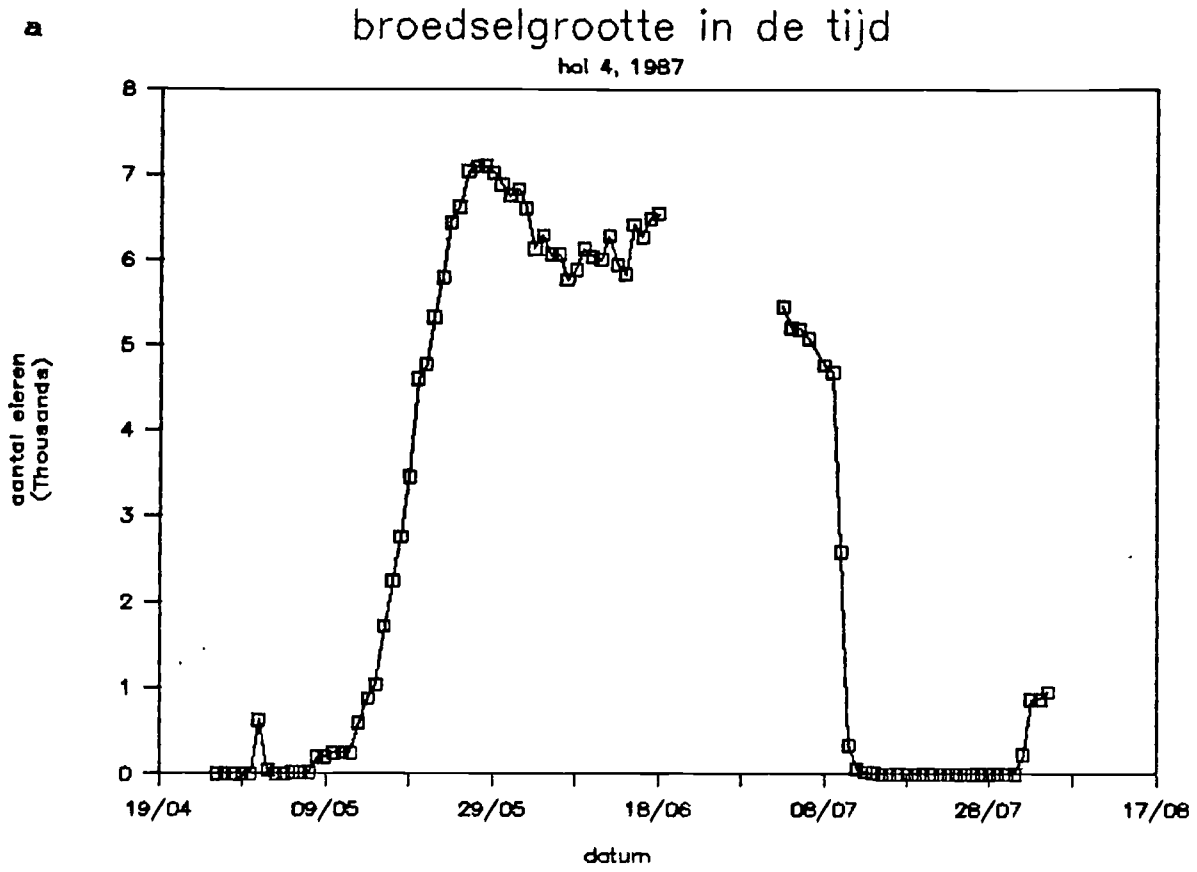


g Broedselgrootte per dag
hol tien met soms man 56 (1x man 3

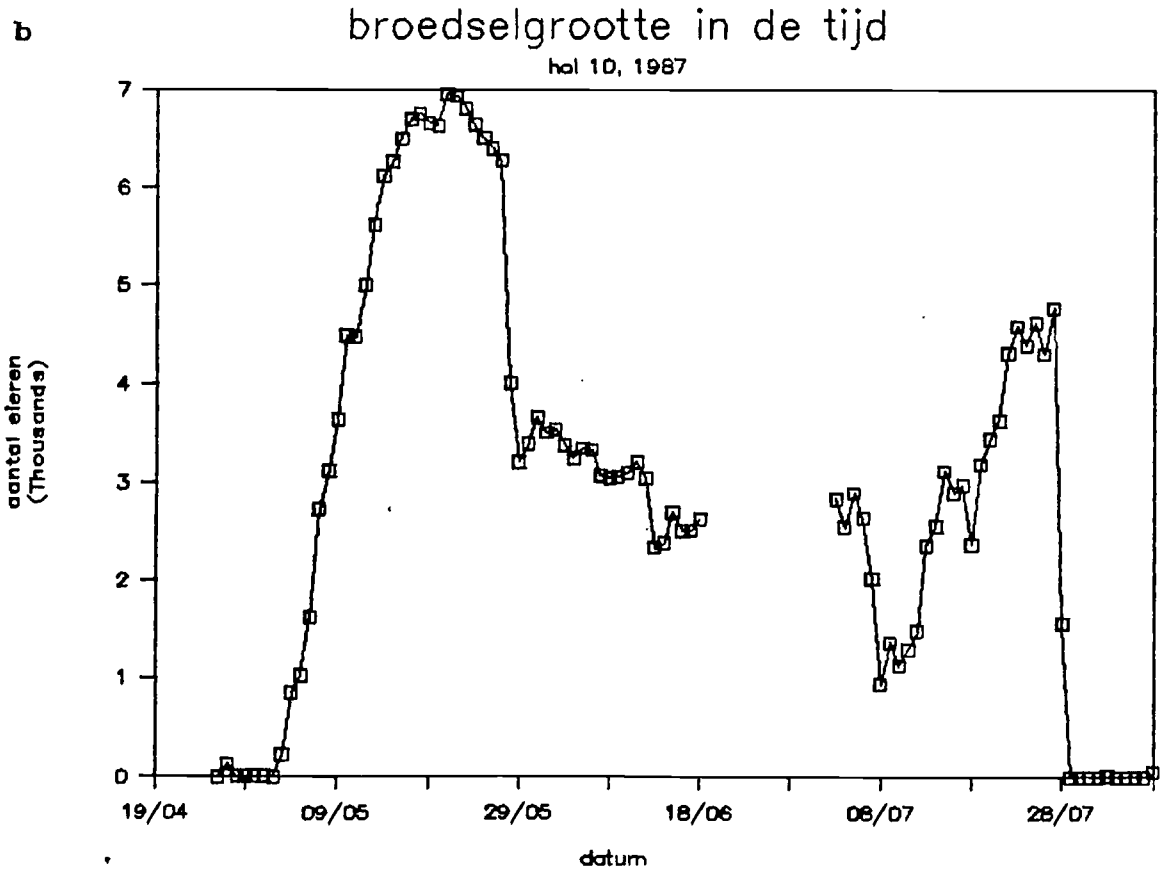


figuur 25

a


broedselgrootte in de tijd
hal 4, 1987
aantal eieren (Thousands)
0
1
2
3
4
5
6
7
8
19/04
09/05
29/05
18/06
08/07
28/07
17/08
datum

b


broedselgrootte in de tijd
hal 10, 1987
aantal eieren (Thousands)
0
1
2
3
4
5
6
7
19/04
09/05
29/05
18/06
08/07
28/07
datum

tabel 41 : de lengte en het voortplantings-succes van de mannetjes van 1986

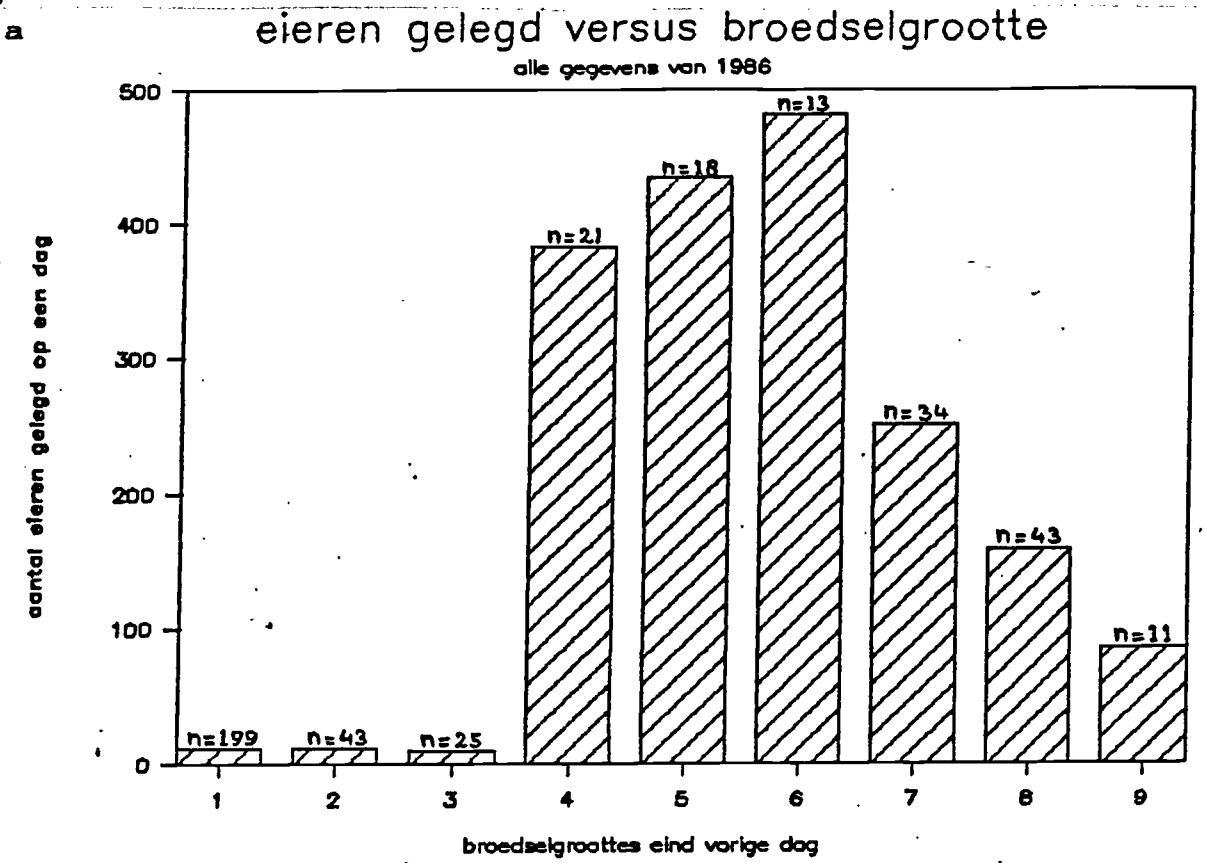
man	lengte	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
34	60 mm	11582	10017	8	6350	4933	8	5448	4600
30	57 mm	8545	7079	7	6725	5354	7	3650	2500
39	60 mm	9338	7075	4	7418	5400	3	4494	3390
42	64 mm	86	0	2	86	0	2	-	-
o	64 mm	4216	4035	5	4216	4035	5	2321	2300
rw	59 mm	5346	5254	5	5346	5254	5	4196	4170
S(Spearman)		51	56	51	56	59	51	-	-
S,zonder 42		22.5	27.5	24	27.5	30.5	24	20.5	23.5

Voor de betekenis van de verschillende kolommen zie tekst van sectie 3.2.3.

Mannetje 38 was uitzonderlijk, met een lengte van 60 mm en voortplantings-succes 0, en is niet in de tabel noch in de toetsen opgenomen. Het moge duidelijk zijn dat er nog minder sprake zal zijn van correlatie als deze wel wordt opgenomen. Omdat mannetje 42 ook uitzonderlijk is vanwege gebrek aan voortplantings-succes is steeds tweemaal een S berekend, nl. met en zonder mannetje 42.
In geen van de gevallen is S klein genoeg om H_0 - geen correlatie - te verwerpen.

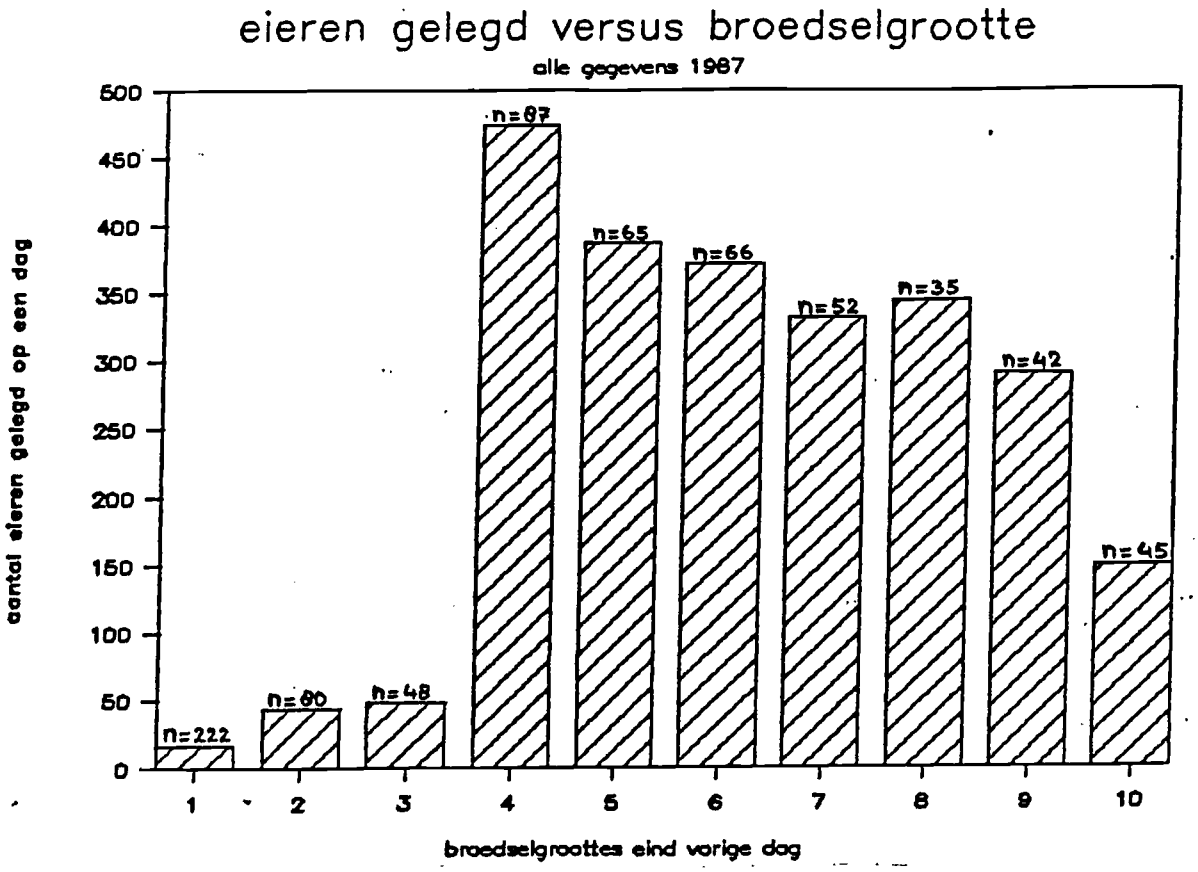
figuur 26

a



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; >5000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

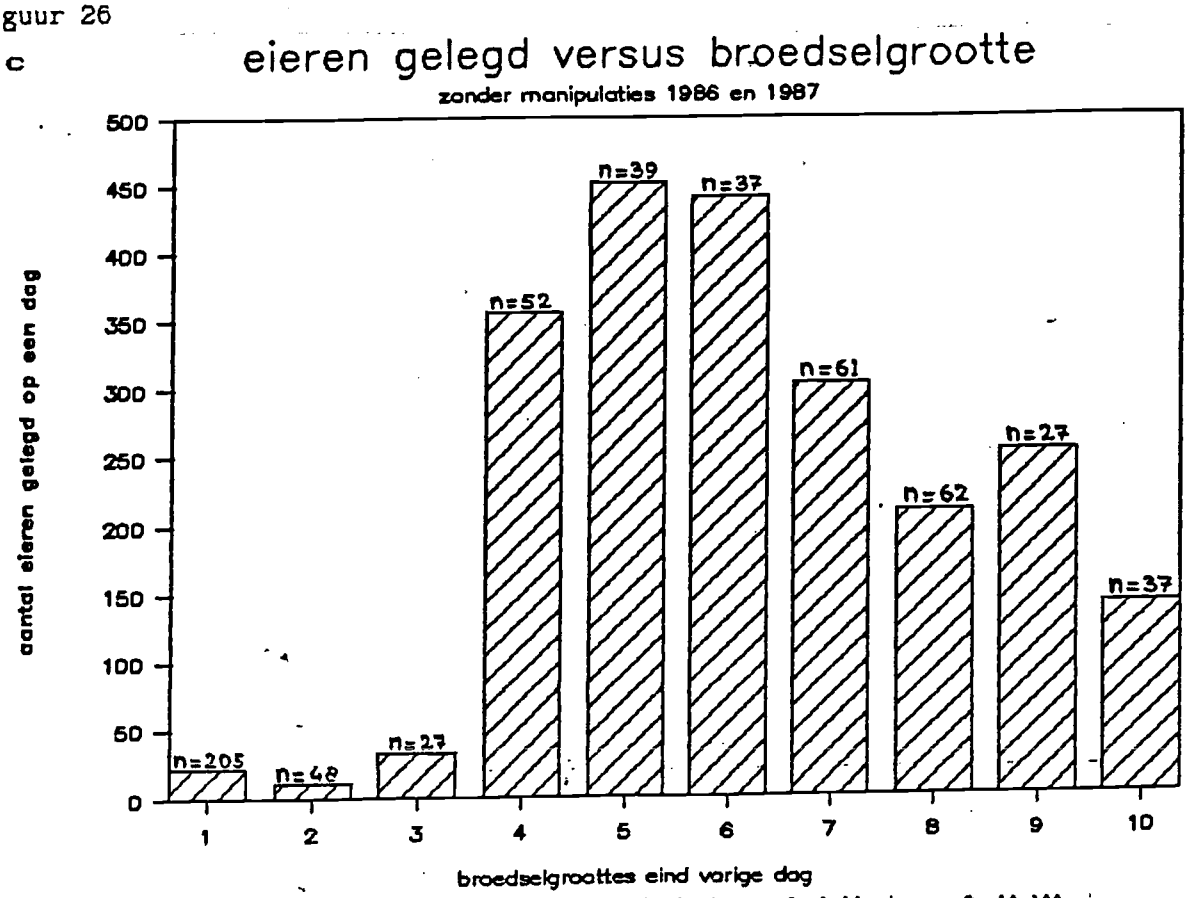
b



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; 5000-6000 eieren; 10; >6000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

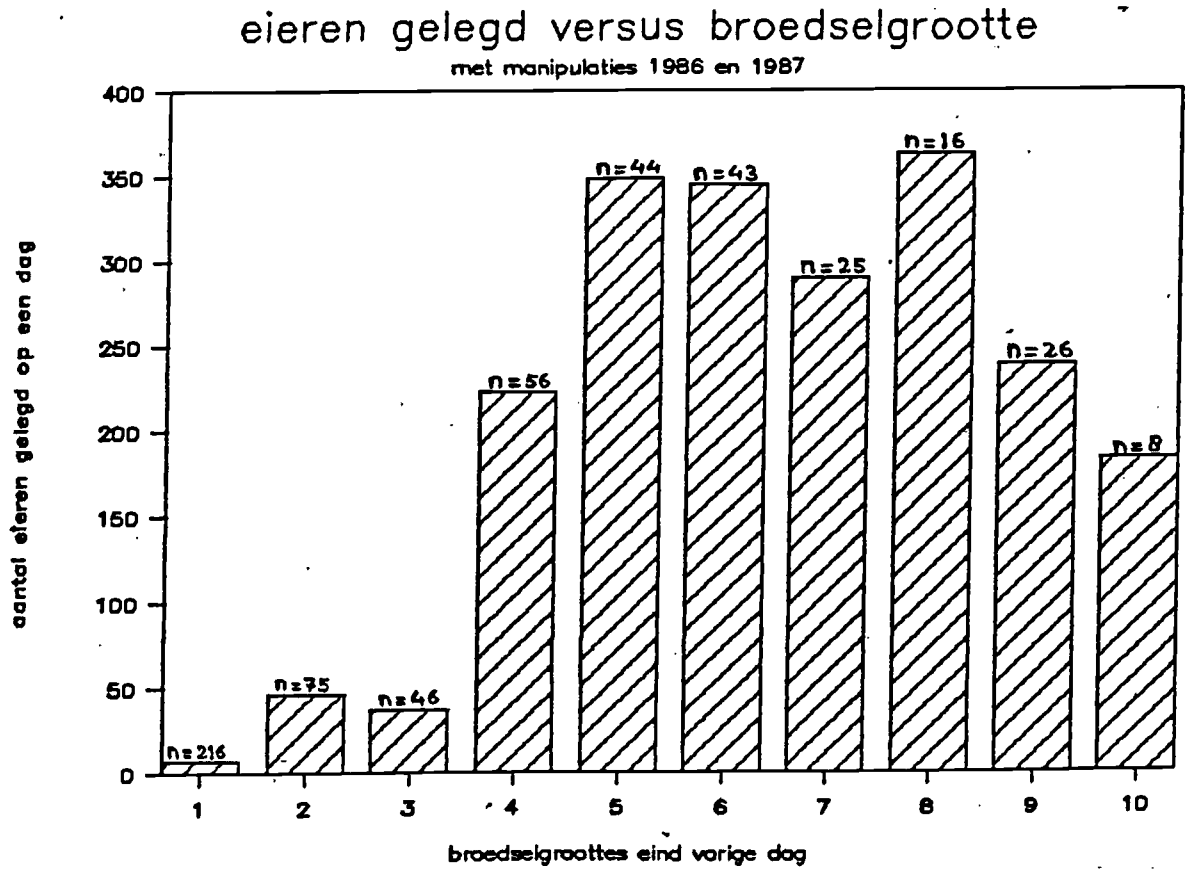
figuur 26

c



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; 5000-6000 eieren; 10; >6000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

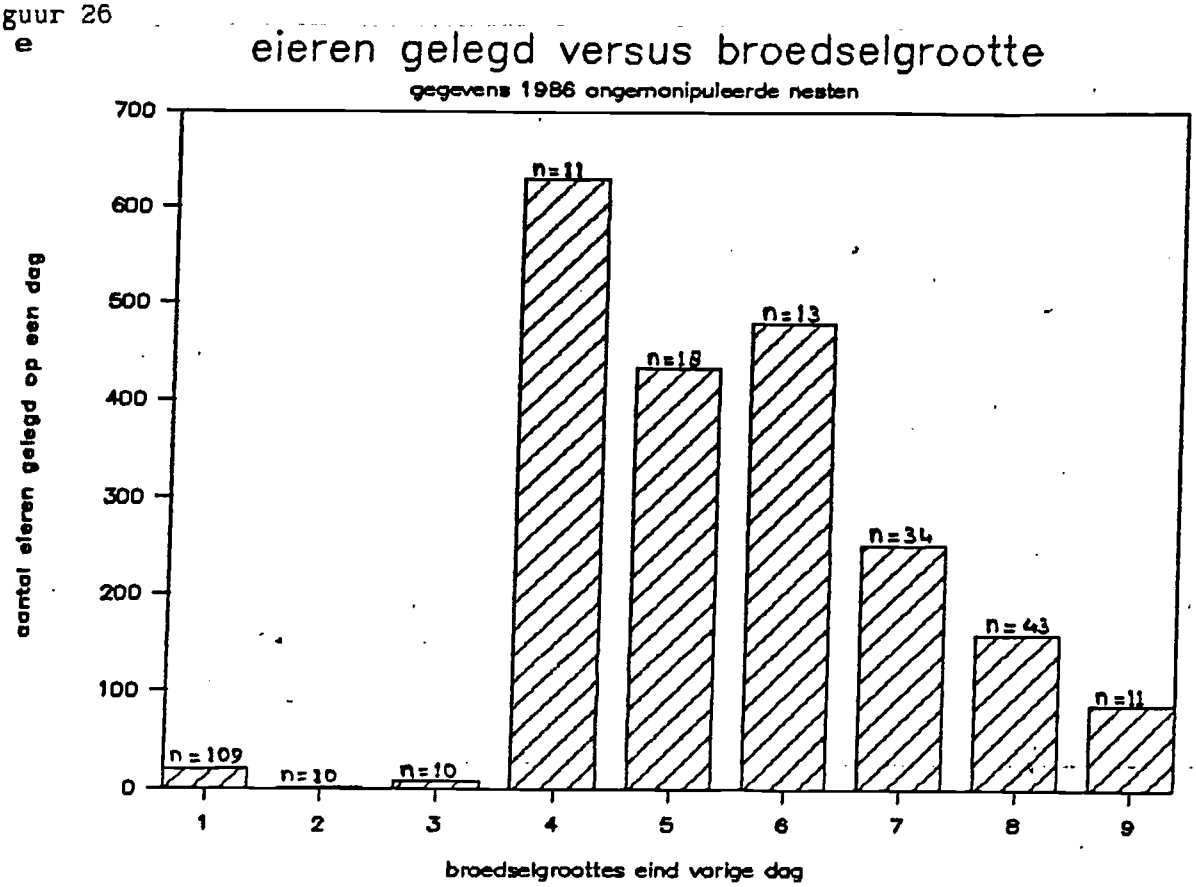
d



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; 5000-6000 eieren; 10; >6000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

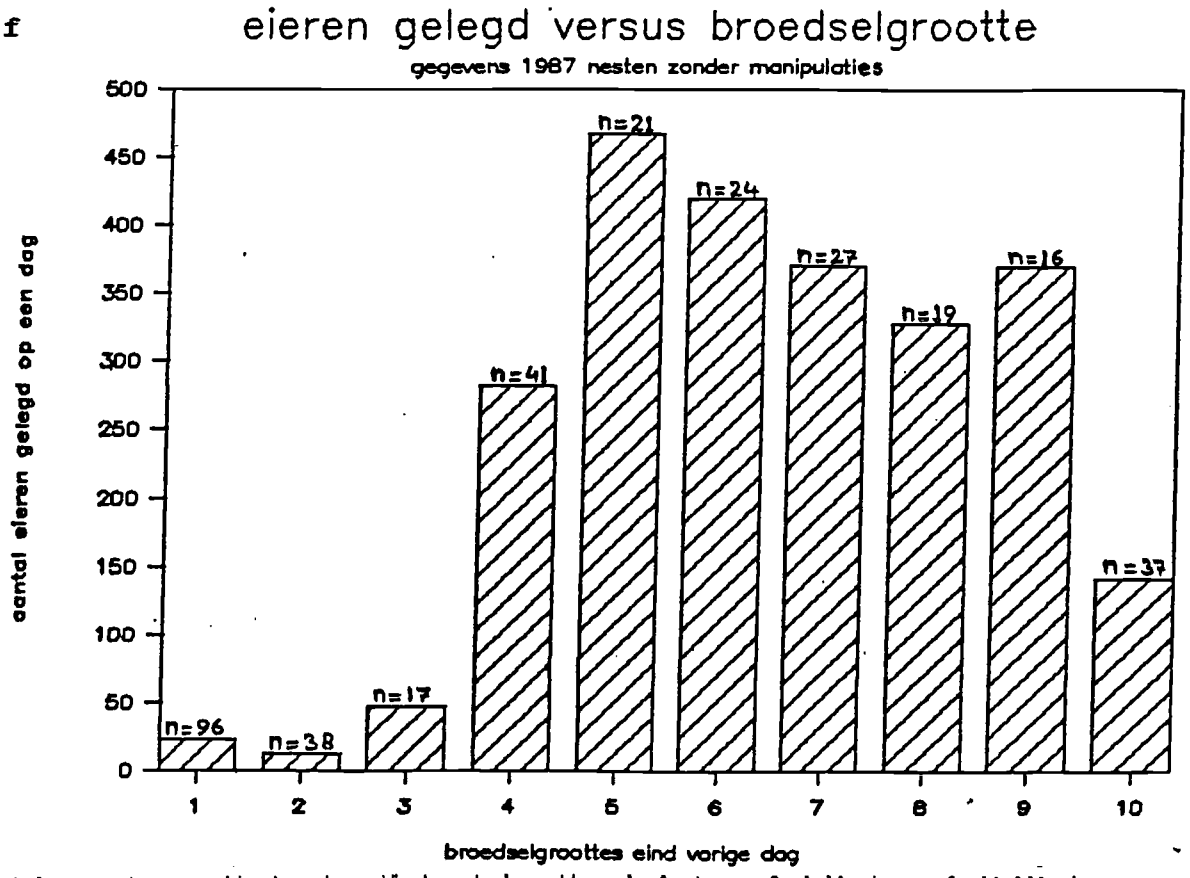
figuur 26

e



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; >5000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

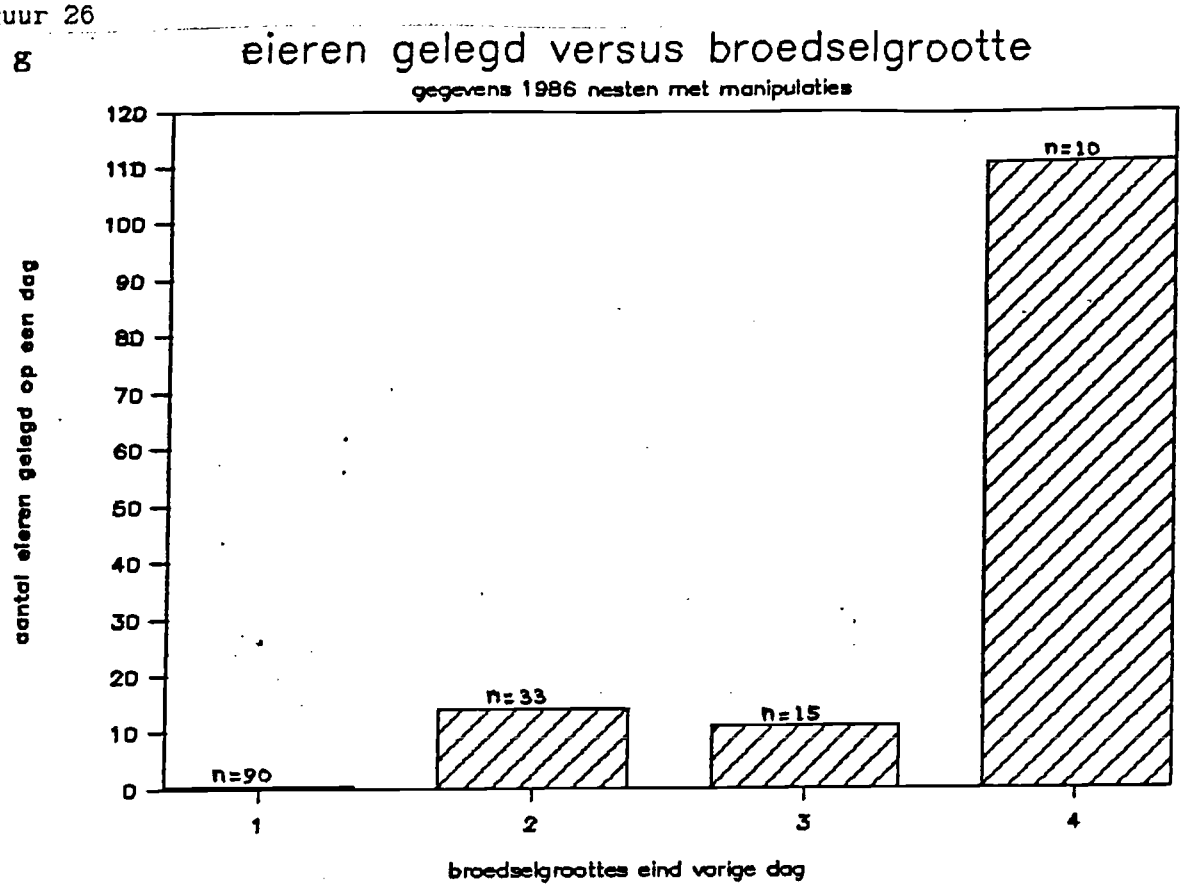
f



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; 5000-6000 eieren; 10; >6000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

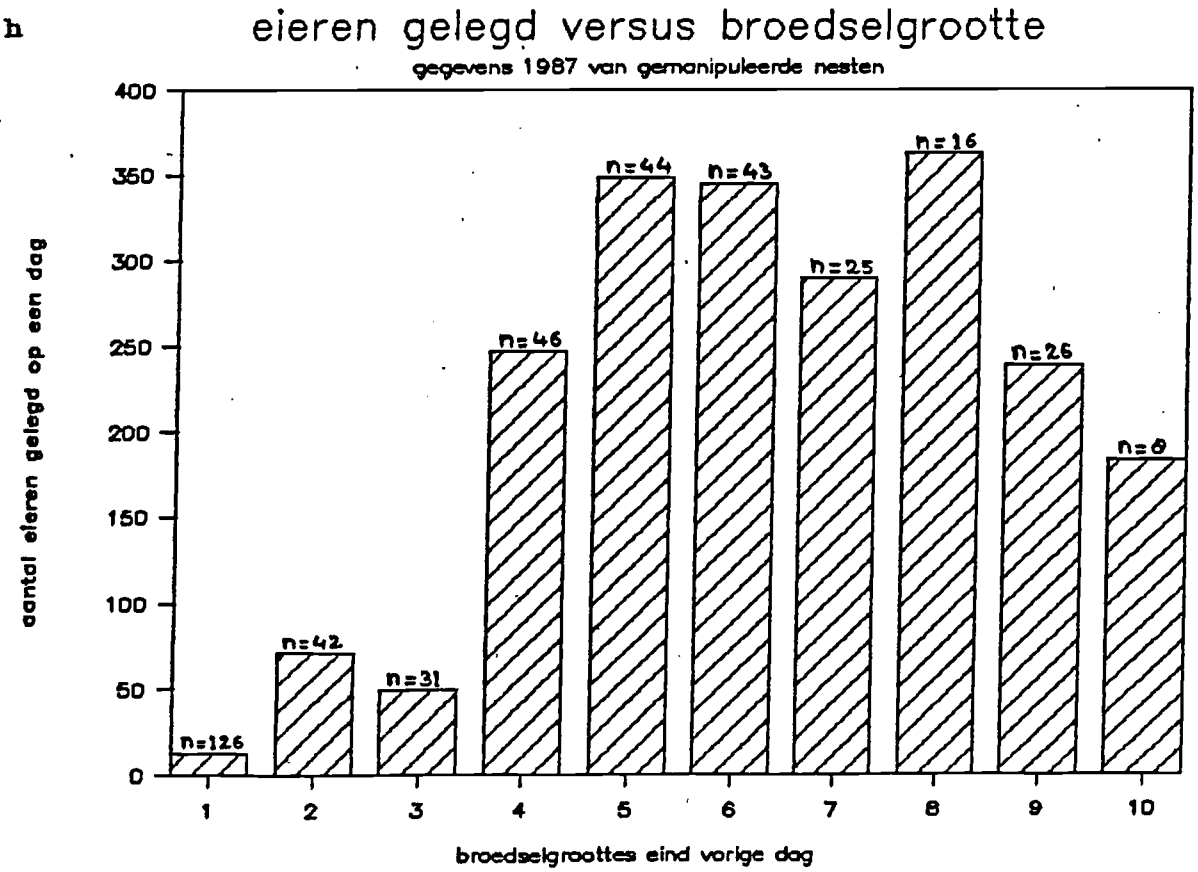
figuur 26

g



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren (buis 6 met het *P. incognitus* broedsel is niet meegerekend). Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

h



De cijfers op de x-as zijn de categoriën broedselgroottes; 1; 0 eieren; 2; 1-10 eieren; 3; 10-100 eieren; 4; 100-1000 eieren; 5; 1000-2000 eieren; 6; 2000-3000 eieren; 7; 3000-4000 eieren; 8; 4000-5000 eieren 9; 5000-6000 eieren; 10; >6000 eieren. Op de y-as staan de gemiddelde aantallen gelegde eieren en boven de balkjes het aantal 'legdagen' waaruit het gemiddelde berekend is.

Op deze plaats wil ik nog twee losstaande waarnemingen vermelden.

Ontwikkelingsduur van de eieren.
Aansluitend op de waarnemingen van van der Leest (1987) heb ik gevonden dat aan het begin van het voortplantings-seizoen, wanneer de watertemperatuur oploopt van ±15°C tot ±19°C, de ontwikkelingsduur van de eieren 14 dagen bedraagt. Ik kan de ontwikkelingsduur van de eieren niet tegen de watertemperatuur uitzetten omdat de watertemperatuur altijd verloopt.

Groei van juvenielen.
Begin juli verschijnen de eerste juvenielen met een lengte van ±20mm in het onderzoeksgebied. Dit zijn waarschijnlijk de jongen die eind april/begin mei verwekt zijn, en vanaf half mei hun larvale stadium pelagisch hebben doorgebracht. Het larvale stadium neemt ruim anderhalve maand in beslag en de larven groeien in die periode van ±2mm tot ±20mm lengte.
In augustus 1987 heb ik twee juveniele mannetjes met een lengte van 21mm gevangen en meegenomen naar Haren (aquarium Biologisch Centrum). Deze mannetjes zijn waarschijnlijk in mei of juni 1987 verwekt en uitgekomen. Beide mannetjes zijn op 3 mei 1988 (toen ze bijna een jaar oud waren) opgemeten. Beide mannetjes verschilden nogal in hun afmetingen: resp. 55mm en 38mm lengte. De steekproef is te klein om dit verschil te kunnen verklaren en om gegronde uitspraken over de groei te doen. Wel is het op grond van deze waarneming aannemelijk dat mannetjes na 1 jaar volwassen kunnen zijn (er zijn volwassen mannetjes van 55mm en kleiner waargenomen); echter er zou ook sprake van een artefact als gevolg van de aquarium-condities kunnen zijn. Deze waarnemingen suggereren dat de mannetjes normaliter meerdere jaren oud kunnen worden, omdat kennelijk in 1 jaar de lengte van 60-80mm (die vele mannetjes in het onderzoeksgebied hadden) nog niet bereikt werd; ook dit zou een artefact kunnen zijn.