



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Evolution of complex life cycles

ten Brink, J.A.

Publication date

2018

Document Version

Other version

License

Other

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

ten Brink, J. A. (2018). *Evolution of complex life cycles*. [Thesis, fully internal, Universiteit van Amsterdam].

General rights

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

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

BIBLIOGRAPHY

- Aguirre, J. D., M. W. Blows, and D. J. Marshall. 2014. The genetic covariance between life cycle stages separated by metamorphosis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 281:20141091.
- Andersson, J. 2003. Effects of diet-induced resource polymorphism on performance in arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Evolutionary Ecology Research* 5:213–228.
- Ashley-Ross, M. A., S. T. Hsieh, A. C. Gibb, and R. W. Blob. 2013. Vertebrate land invasions—past, present, and future: An introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology* 53:192–196.
- Bergman, E., and L. A. Greenberg. 1994. Competition between a planktivore, a benthivore, and a species with ontogenetic diet shifts. *Ecology* 75:1233–1245.
- Bonett, R. M., M. A. Steffen, S. M. Lambert, J. J. Wiens, and P. T. Chippindale. 2014a. Evolution of paedomorphosis in plethodontid salamanders: Ecological correlates and re-evolution of metamorphosis. *Evolution* 68:466–482.
- Bonett, R. M., M. A. Steffen, and G. A. Robison. 2014b. Heterochrony repolarized: a phylogenetic analysis of developmental timing in plethodontid salamanders. *Evodevo* 5:5–27.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Brown, V. K. 1977. Metamorphosis: a morphometric description. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 6:221–223.
- Callery, E., H. Fang, and R. Elinson. 2001. Frogs without polliwogs: Evolution of anuran direct development. *Bioessays* 23:233–241.
- Carroll, R. 2001. The origin and early radiation of terrestrial vertebrates. *Journal of Paleontology* 75:1202–1213.
- Clack, J. 2012. *Gaining ground: the origin and evolution of tetrapods*. Indiana University Press.
- Claessen, D., and U. Dieckmann. 2002. Ontogenetic niche shifts and evolutionary branching in size-structured populations. *Evolutionary Ecology Research* 4:189–217.
- Cooper, W., and L. Vitt. 2002. Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of zoology* 257:487–517.
- Crean, A. J., K. Monro, and D. J. Marshall. 2011. Fitness consequences of larval traits persist across the metamorphic boundary. *Evolution* 65:3079–3089.
- de Roos, A. 2008. Demographic analysis of continuous-time life-history models. *Ecology Letters* 11:1–15.
- . 2016. PSPManalysis: A package for numerical analysis of physiologically structured population models. <https://staff.fnwi.uva.nl/a.m.deroos/pspmanalysis/index.html>.

- de Roos, A., K. Leonardsson, L. Persson, and G. Mittelbach. 2002. Ontogenetic niche shifts and flexible behavior in size-structured populations. *Ecological Monographs* 72:271–292.
- de Roos, A., J. A. J. Metz, E. Evers, and A. Leipoldt. 1990. A size dependent predator-prey interaction: Who pursues whom? *Journal of mathematical biology* 28:609–643.
- de Roos, A., and L. Persson. 2001. Physiologically structured models - from versatile technique to ecological theory. *Oikos* 94:51–71.
- . 2002. Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:12907–12912.
- . 2003. Competition in size-structured populations: mechanisms inducing cohort formation and population cycles. *Theoretical population biology* 63:1–16.
- de Roos, A. M. 1997. A gentle introduction to physiologically structured population models. Pages 119–204 *in* S. Tuljapurkar and H. Caswell, eds. *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Springer US, Boston, MA.
- de Roos, A. M., O. Diekmann, and J. A. J. Metz. 1992. Studying the dynamics of structured population models: A versatile technique and its application to daphnia. *The American Naturalist* 139:123–147.
- de Roos, A. M., and L. Persson. 2013. *Population and community ecology of ontogenetic development*. Princeton University Press.
- de Roos, A. M., T. Schellekens, T. V. Kooten, K. E. van de Wolfshaar, D. Claessen, and L. Persson. 2008. Simplifying a physiologically structured population model to a stage-structured biomass model. *Theoretical Population Biology* 73:47–62.
- de Roos, A. M., T. Schellekens, T. van Kooten, K. E. van de Wolfshaar, D. Claessen, and L. Persson. 2007. Food-dependent growth leads to overcompensation in stage-specific biomass when mortality increases: the influence of maturation versus reproduction regulation. *The American Naturalist* 170:E59–E76.
- Denöel, M., and P. Joly. 2001. Adaptive significance of facultative paedomorphosis in *Triturus alpestris* (amphibia, caudata): resource partitioning in an alpine lake. *Freshwater Biology* 46:1387–1396.
- Denöel, M., P. Joly, and H. Whiteman. 2005. Evolutionary ecology of facultative paedomorphosis in newts and salamanders. *Biological Reviews* 80:663–671.
- Dieckmann, U., and R. Ferriere. 2004. Adaptive dynamics and evolving biodiversity. Pages 188–224 *in* R. Ferriere, U. Dieckmann, and D. Couvet, eds. *Evolutionary Conservation Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Dieckmann, U., and R. Law. 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology* 34:579–612.
- Diekmann, O., M. Gyllenberg, and J. A. J. Metz. 2003. Steady-state analysis of structured population models. *Theoretical population biology* 63:309–338.
- Downie, J. R., R. Bryce, and J. Smith. 2004. Metamorphic duration: an under-studied variable in frog life histories. *Biological Journal of the Linnean Society* 83:261–272.
- Downie, J. R., K. Sams, and P. T. Walsh. 2009. The paradoxical frog *Pseudis paradoxa*: larval anatomical characteristics, including gonadal maturation. *Herpetological Journal* 19:1–10.

- Durinx, M., J. A. J. H. Metz, and G. Meszèna. 2008. Adaptive dynamics for physiologically structured population models. *Journal of mathematical biology* 56:673–742.
- Durtsche, R. D. 2004. Ontogenetic variation in digestion by the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:459–470.
- Ebenman, B. 1992. Evolution in organisms that change their niches during the life-cycle. *The American Naturalist* 139:990–1021.
- Egas, M., U. Dieckmann, and M. W. Sabelis. 2004. Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists: the role of trade-off structure. *The American Naturalist* 163:518–531.
- Elinson, R. P., and E. M. del Pino. 2012. Developmental diversity of amphibians. *Wiley Interdisciplinary Reviews Developmental Biology* 1:345–369.
- Fellous, S., and B. P. Lazzaro. 2011. Potential for evolutionary coupling and decoupling of larval and adult immune gene expression. *Molecular Ecology* 20:1558–1567.
- Ferriere, R., and S. Legendre. 2013. Eco-evolutionary feedbacks, adaptive dynamics and evolutionary rescue theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 368:20120081.
- Geffen, A. J., H. W. van der Veer, and R. D. M. Nash. 2007. The cost of metamorphosis in flatfishes. *Journal of Sea Research* 58:35–45.
- Geritz, S. A. H., E. Kisdi, G. Meszèna, and J. A. J. Metz. 1998. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12:35–57.
- Gillooly, J., J. Brown, G. West, V. Savage, and E. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248–2251.
- Gower, C. M., and J. P. Webster. 2004. Fitness of indirectly transmitted pathogens: restraint and constraint. *Evolution* 58:1178–1184.
- Guill, C. 2009. Alternative dynamical states in stage-structured consumer populations. *Theoretical population biology* 76:168–178.
- Hadfield, M. G. 2000. Why and how marine-invertebrate larvae metamorphose so fast. *Seminars in Cell & Developmental biology* 11:437–443.
- Hampton, J. 2000. Natural mortality rates in tropical tunas: size really does matter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:1002–1010.
- Hanken, J. 1999. Larvae in amphibian development and evolution. Pages 61–108 *in* B. Hall and M. Wake, eds. *The Origin and Evolution of Larval Forms*. Academic Press, San Diego.
- Hansen, P. J., P. K. Bjørnsen, and B. W. Hansen. 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2–2,000- μm body size range. *Limnology and Oceanography* 42:687–704.
- Haug, J., and C. Haug. 2013. An unusual fossil larva, the ontogeny of achelatan lobsters, and the evolution of metamorphosis. *Bulletin of Geosciences* 88:195–206.
- Hendriks, A. J., and C. Mulder. 2008. Scaling of offspring number and mass to plant and animal size: model and meta-analysis. *Oecologia* 155:705–716.

- Hjelm, J., L. Persson, and B. Christensen. 2000. Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* 122:190–199.
- Hjelm, J., G. H. van de Weerd, and F. A. Sibbing. 2003. Functional link between foraging performance, functional morphology, and diet shift in roach (*Rutilus rutilus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:700–709.
- Holstein, T. W., and V. Laudet. 2014. Life-history evolution: At the origins of metamorphosis. *Current Biology* 24:R159–R161.
- Hoyle, A., R. G. Bowers, and A. White. 2011. Evolutionary behaviour, trade-offs and cyclic and chaotic population dynamics. *Bulletin of mathematical biology* 73:1154–1169.
- Istock, C. A. 1967. The evolution of complex life cycle phenomena : An ecological perspective. *Evolution* 21:592–605.
- Jägersten, G. 1972. Evolution of the metazoan life cycle: a comprehensive theory. Academic Press, London New York.
- Jones, A. W., E. P. Palkovacs, and D. M. Post. 2013. Recent parallel divergence in body shape and diet source of alewife life history forms. *Evolutionary Ecology* 27:1175–1187.
- Kirkilionis, M. A., O. Diekmann, B. Lissner, M. Nool, B. Sommeiller, and A. M. de Roos. 2001. Numerical continuation of equilibria of physiologically structured population models I: theory. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences* 11:1101–1127.
- Kisdi, E. 2001. Long-term adaptive diversity in levene-type models. *Evolutionary Ecology Research* 3:721–727.
- Klembara, J., D. S. Berman, A. C. Henrici, A. Cernansky, R. Werneburg, and T. Martens. 2007. First description of skull of lower permian seymouria sanjuanensis (seymouriamorpha : Seymouriidae) at an early juvenile growth stage. *Annals of Carnegie Museum* 76:53–72.
- Kooijman, S. A. L. M., and J. A. J. Metz. 1984. On the dynamics of chemically stressed populations - the deduction of population consequences from effects on individuals. *Ecotoxicology and environmental safety* 8:254–274.
- Labandeira, C., and J. Sepkoski. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261:310–315.
- Laudet, V. 2011. The origins and evolution of vertebrate metamorphosis. *Current Biology* 21:R726–R737.
- Leimar, O. 2009. Multidimensional convergence stability. *Evolutionary Ecology Research* 11:191–208.
- Long, J., and M. Gordon. 2004. The greatest step in vertebrate history: A paleobiological review of the fish-tetrapod transition. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:700–719.
- Marshall, D. J., P. J. Krug, E. K. Kupriyanova, M. Byrne, and R. B. Emler. 2012. The biogeography of marine invertebrate life histories. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 43 43:97–114.
- McCann, K. S., J. B. Rasmussen, and J. Umbanhowar. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters* 8:513–23.
- McEdward, L. 2000. Adaptive evolution of larvae and life cycles. *Seminars in cell and developmental biology* 11:403–409.

- McMahon, D. P., and A. Hayward. 2016. Why grow up? a perspective on insect strategies to avoid metamorphosis. *Ecological Entomology* 41:505–515.
- McMenamin, S. K., and D. M. Parichy. 2013. Metamorphosis in teleosts. *Current Topics in Developmental Biology* 103:127–165.
- Meade, A., and M. Pagel. 2017. Bayestraits v3.0. <http://www.evolution.rdg.ac.uk/bayestraits.html>.
- Metz, J. A. J., R. M. Nisbet, and S. A. H. Geritz. 1992. How should we define fitness for general ecological scenarios? *Trends in Ecology & Evolution* 7:198–202.
- Meyer, A. 1989. Cost of morphological specialization: Feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. *Oecologia* 80:431–436.
- Mittelbach, G. G., and L. Persson. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1454–1465.
- Moran, N. A. 1994. Adaptation and constraint in the complex life-cycles of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:573–600.
- Murdoch, W., B. Kendall, R. Nisbet, C. Briggs, E. McCauley, and R. Bolser. 2002. Single-species models for many-species food webs. *Nature* 417:541–543.
- Mylius, S. D., and O. Diekmann. 1995. On evolutionarily stable life histories, optimization and the need to be specific about density dependence. *Oikos* 74:218–224.
- Nielsen, C. 1998. Origin and evolution of animal life cycles. *Biological Reviews* 73:125–155.
- . 2013. Life cycle evolution: was the eumetazoan ancestor a holopelagic, planktotrophic gastraea? *Bmc Evolutionary Biology* 13:171.
- Nurmi, T., and K. Parvinen. 2013. Evolution of specialization under non-equilibrium population dynamics. *Journal of theoretical biology* 321:63–77.
- Oliveira, B. E., V. A. Sao-Pedro, G. Santos-Barrera, C. Penone, and G. C. Costa. 2017. Data descriptor: Amphibio, a global database for amphibian ecological traits. *Scientific Data* 4:170123.
- Olori, J. C. 2015. Skeletal morphogenesis of microbrachis and hyloplesion (tetrapoda: Lepospondyli), and implications for the developmental patterns of extinct, early tetrapods. *Plos One* 10:e0128333.
- Ord, T. J., T. C. Summers, M. M. Noble, and C. J. Fulton. 2017. Ecological release from aquatic predation is associated with the emergence of marine blenny fishes onto land. *The American Naturalist* 189:570–579.
- Osenberg, C. W., G. G. Mittelbach, and P. C. Wainwright. 1992. 2-stage life histories in fish - the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecology* 73:255–267.
- Page, L. R. 2009. Molluscan larvae: Pelagic juveniles or slowly metamorphosing larvae? *Biological Bulletin* 216:216–225.
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 255:37–45.
- Parichy, D. M. 1998. Experimental analysis of character coupling across a complex life cycle: pigment pattern metamorphosis in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum tigrinum*. *Journal of Morphology* 237:53–67.

- Parker, G., J. Chubb, M. Ball, and G. Roberts. 2003. Evolution of complex life cycles in helminth parasites. *Nature* 425:480–484.
- Pechenik, J. 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* 177:269–297.
- Persson, L. 1988. Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. Pages 60–81 *in* B. Ebenman and L. Persson, eds. *Size-structured populations: ecology and evolution*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Persson, L., K. Leonardsson, A. M. de Roos, M. Gyllenberg, and B. Christensen. 1998. Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. *Theoretical Population Biology* 54:270–93.
- Peters, R. 1986. *The ecological implications of body size*. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press.
- Pyron, R. A., and J. J. Wiens. 2013. Large-scale phylogenetic analyses reveal the causes of high tropical amphibian diversity. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 280:20131622.
- Raff, R. A. 2008. Origins of the other metazoan body plans: the evolution of larval forms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 363:1473–1479.
- Ravnigné, V., U. Dieckmann, and I. Olivieri. 2009. Live where you thrive: Joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. *The American Naturalist* 174:E141–E169.
- Rötzer, M., and J. Haug. 2015. Larval development of the european lobster and how small heterochronic shifts lead to a more pronounced metamorphosis. *International Journal of Zoology* 2015:Article ID 345172.
- Rudolf, V. H. W., and K. D. Lafferty. 2011. Stage structure alters how complexity affects stability of ecological networks. *Ecology Letters* 14:75–79.
- Saenko, S. V., M. A. Jeronimo, and P. Beldade. 2012. Genetic basis of stage-specific melanism: a putative role for a cysteine sulfinic acid decarboxylase in insect pigmentation. *Heredity* 108:594–601.
- Sanchez, S., J. Klembara, J. Castanet, and J. S. Steyer. 2008. Salamander-like development in a seymouriamorph revealed by palaeohistology. *Biology Letters* 4:411–414.
- Schluter, D., T. D. Price, and L. Rowe. 1991. Conflicting selection pressures and life history trade-offs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 246:11–17.
- Schoch, R. 2001. Can metamorphosis be recognised in palaeozoic amphibians? *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie-Abhandlungen* 220:335–367.
- Schoch, R. R. 2009. Evolution of life cycles in early amphibians. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37:135–162.
- . 2010. Heterochrony: the interplay between development and ecology exemplified by a paleozoic amphibian clade. *Paleobiology* 36:318–334.
- Schreiber, S., and V. H. W. Rudolf. 2008. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology Letters* 11:576–587.

- Schweiger, S., B. Naumann, J. G. Larson, L. Moeckel, and H. Mueller. 2017. Direct development in african squeaker frogs (anura: Arthroleptidae: Arthroleptis) reveals a mosaic of derived and plesiomorphic characters. *Organisms Diversity and Evolution* 17:693–707.
- Sehnal, F., P. Svacha, and J. Zrzavy. 1996. Evolution of insect metamorphosis. Pages 3–58 in L. I. Gilbert, R. Tata, and B. G. Atkinson, eds. *Metamorphosis: postembryonic reprogramming of gene expression in amphibian and insect cells*. Academic Press.
- Shedd, K. R., F. A. von Hippel, J. J. Willacker, T. R. Hamon, O. L. Schlei, J. K. Wenburg, J. L. Miller, and S. A. Pavey. 2015. Ecological release leads to novel ontogenetic diet shift in kokanee (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72:1718–1730.
- Sheridan, M. A., and Y. H. Kao. 1998. Regulation of metamorphosis-associated changes in the lipid metabolism of selected vertebrates. *American Zoologist* 38:350–368.
- Slagsvold, T., and K. L. Wiebe. 2007. Learning the ecological niche. *Proceedings of the Royal Society* 274:19–23.
- Sly, B., M. Snoke, and R. Raff. 2003. Who came first - larvae or adults? origins of bilaterian metazoan larvae. *International Journal of Developmental Biology* 47:623–632.
- Smith, C., and R. J. Wootton. 1995. The costs of parental care in teleost fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5:7–22.
- Sogard, S. M. 1997. Size selective mortality in the juvenile stages of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Science* 60:1129–1157.
- Soudijn, F. H., and A. M. de Roos. 2017. Predator persistence through variability of resource productivity in tritrophic systems. *The American Naturalist* 190:844–853.
- Strathmann, R. R. 1993. Hypotheses on the origins of marine larvae. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:89–117.
- Summers, K., C. McKeon, and H. Heying. 2006. The evolution of parental care and egg size: a comparative analysis in frogs. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:687–692.
- Svanback, R., and P. Eklov. 2003. Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological specialization? *Oikos* 102:273–284.
- Thiyagarajan, V., T. Harder, J. W. Qiu, and P. Y. Qian. 2003. Energy content at metamorphosis and growth rate of the early juvenile barnacle *Balanus amphitrite*. *Marine Biology* 143:543–554.
- Thompson, D. B. 1992. Consumption rates and the evolution of diet-induced plasticity in the head morphology of *Melanoplus femurrubrum* (orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 89:204–213.
- Turner, M. 1979. Diet and feeding phenology of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (araneae: Oxyopidae). *The Journal of Arachnology* 7:149–154.
- Vincent, S. E., B. R. Moon, A. Herre, and N. J. Key. 2007. Are ontogenetic shifts in diet linked to shifts in feeding mechanics? Scaling of the feeding apparatus in the banded watersnake *Nerodia fasciata*. *Journal of Experimental Biology* 210:2057–2069.
- Wake, D., and J. Hanken. 1996. Direct development in the lungless salamanders: What are the consequences for developmental biology, evolution and phylogenesis? *International Journal of Developmental Biology* 40:859–869.

- Wassersug, R. J. 1975. Adaptive significance of tadpole stage with comments on maintenance of complex life-cycles in anurans. *American Zoologist* 15:405–417.
- Wassersug, R. J., and K. Hoff. 1982. Developmental changes in the orientation of the anuran jaw suspension - a preliminary exploration into the evolution of anuran metamorphosis. *Evolutionary Biology* 15:223–246.
- Wassersug, R. J., and D. G. Sperry. 1977. The relationships of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (anura: Hylidae). *Ecology* 58:830–839.
- Werner, E., and D. Hall. 1988. Ontogenetic habitat shifts in bluegill : The foraging rate-predation risk trade-off. *Ecology* 69:1352–1366.
- Werner, E. E. 1977. Species packing and niche complementarity in 3 sunfishes. *The American Naturalist* 111:553–578.
- . 1988. Size, scaling, and the evolution of complex life cycles. Pages 60–81 *in* B. Ebenman and L. Persson, eds. *Size-structured populations: ecology and evolution*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Werner, E. E., and J. F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:393–425.
- White, A., J. Greenman, T. Benton, and M. Boots. 2006. Evolutionary behaviour in ecological systems with trade-offs and non-equilibrium population dynamics. *Evolutionary Ecology Research* 8:387–398.
- Whiteman, H. H. 1994. Evolution of facultative paedomorphosis in salamanders. *Quarterly Review of Biology* 69:205–221.
- Whiteman, H. H., S. A. Wissinger, M. Denöel, C. J. Mecklin, N. M. Gerlanc, and J. J. Gutrich. 2012. Larval growth in polyphenic salamanders: making the best of a bad lot. *Oecologia* 168:109–118.
- Wilbur, H. M. 1980. Complex life-cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:67–93.
- Wilbur, H. M., and J. P. Collins. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182:1305–1315.
- Wolfe, J. M. 2017. Metamorphosis is ancestral for crown euarthropods, and evolved in the cambrian or earlier. *Integrative and Comparative Biology* 57:499–509.
- Xie, W., P. O. Lewis, Y. Fan, L. Kuo, and M.-H. Chen. 2011. Improving marginal likelihood estimation for bayesian phylogenetic model selection. *Systematic Biology* 60:150–160.
- Yodzis, P., and S. Innes. 1992. Body size and consumer-resource dynamics. *The American Naturalist* 139:1151–1175.

SUMMARY

Evolution of complex life cycles

Frogs are born as tadpoles and butterflies as caterpillars. These animals have a complex life cycle. Somewhere during their lives, the larval form transforms abruptly into the adult form in a process known as metamorphosis. Not only frogs and butterflies have such complex life cycles, also ladybugs, flatfish, lobsters, salmon, eel, and many other species drastically change their body form during their life. In fact, the majority of animal species have a metamorphosis. Yet, fossil evidence suggests that metamorphosis only evolved a few times in evolutionary history. Why then is metamorphosis so commonly seen in nature? A few species have lost the ability to metamorphose over evolutionary time. One such example is the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). In contrast to its evolutionary ancestor, this salamander species retains the larval morphology over its lifetime and does not metamorphose. Why did the axolotl and other species lose metamorphosis while others did not?

During metamorphosis the animal body is transformed and rebuilt. This can be advantageous, because it allows species to efficiently exploit different niches during their life. Butterflies, for example, feed on nectar. However, they start their lives as caterpillars, built for nibbling on juicy leaves. To be able to feed on nectar, butterflies need a feeding straw, which caterpillars do not have. Metamorphosis allows the leaf-eating caterpillar to transform into a nectar-consuming butterfly. While metamorphosis can be beneficial for species that change their niche during their development, the process itself is very costly. The energetic costs of rebuilding the body are high and individuals are vulnerable to predation during metamorphosis. Furthermore, individuals that metamorphose are often dependent on two or more habitats for their growth, survival, and reproduction. If the conditions in just one of these habitats deteriorate too much, a metamorphosing species can go extinct.

Not all species that change niches during development have a metamorphosis. Some species, e.g. many fish species, only change their diet during their life, without drastic changes in morphology. It is thought that such ontogenetic niche shifts, have been the first steps in evolutionary history towards complex life cycles where individuals undergo metamorphosis. Consequently, to understand why complex life cycles have evolved and why they are so successful, it is necessary to understand how and why ontogenetic niche shifts have evolved. The aim of this thesis is to understand under which ecological conditions niche shifts and metamorphosis may have

evolved. Niche shifts and metamorphosis are life-history strategies that evolved millions of years ago. Little is however known about the ecological conditions that promoted their evolution. To better understand why metamorphosis and niche shifts are so ubiquitous in the animal kingdom, it is therefore useful to study the evolution of these life-history strategies with an evolutionary model.

Chapter 2 and 3 describe the conditions under which species switch their diet during development, and whether they evolve a morphology specialized in feeding on the food source used early or later in life. Large individuals are assumed to have access to two different types of food, the primary and secondary. Newborn individuals are considered too small to eat the secondary food source and can only feed upon the primary. The two food types are substantially different from each other, such that a morphology that is efficient for feeding on one type of food, is not very useful in exploiting the other food type.

The results in chapter 2 show that, under equilibrium conditions, it is beneficial for individuals to switch diets during their development when this increases their food intake. Even though large individuals then forage mainly on the secondary food source, they cannot evolve a morphology specialized for exploiting this type of food. The mechanisms that prevent specialization on a food source used later in life is studied in detail in chapter 3. Shifting diets increases the food intake of adults, which results in a higher reproduction rate. Because adults produce many offspring, competition for food is very strong among the smallest individuals. It is therefore of crucial importance for small individuals to be very effective at feeding on the scarce, primary food source. Individuals with a morphology that is slightly maladapted in feeding on this food type, are outcompeted by better adapted individuals. As a result, specialization on a secondary food source stands no chance.

Chapter 3 shows that the competition among the smallest individuals is somewhat alleviated when the population exhibits large population fluctuations. When the dominant cohort matures, there is a small timeframe during which less efficient larvae can escape competition and subsequently mature to the larger size class. Since these individuals are more efficient at feeding on the secondary food source as adults, they can produce many offspring. Therefore, specialization on a food source used later in life can evolve in case the population exhibits large population cycles.

Chapter 4 describes under what conditions metamorphosis can evolve as a mechanism to relax the tradeoff between foraging on the primary or secondary food source. Because metamorphosis is costly, it can only evolve when the secondary food source is abundant. Interestingly, as soon as life stages are slightly decoupled by metamorphosis, there is selection to evolve a more pronounced metamorphosis, such that pre- and postmetamorphs become morphologically more distinct from each other. When the conditions change under which metamorphosis initially evolved, metamorphosis

often does not disappear. Metamorphosis is therefore not easy to evolve, but, once evolved, it is hard to lose.

Even though metamorphosis is common in the animal kingdom, some species have lost metamorphosis through the evolution of direct development or paedomorphosis. Direct developers are born with the adult morphology. Paedomorphic individuals, in contrast, retain the larval morphology during their whole life. In chapter 5 it is studied under which conditions metamorphosis can disappear. The results in this chapter show that metamorphosis is most of the time an evolutionary dead end. If the availability of one of the two food sources that metamorphosing species uses deteriorates, the species often goes extinct. When the food source eaten by large individuals becomes scarce, there is an evolutionary response to postpone metamorphosis. This can, under some conditions, lead to the evolution of paedomorphosis, where individuals become mature while having the larval morphology. Vice versa, when the food source eaten by small individuals becomes scarce, it is beneficial to quickly metamorphose such that the secondary food source can be exploited earlier. Larger offspring reach the size at which they can metamorphose earlier, and are therefore selected for when the food source eaten by small individuals becomes scarce. This can sometimes lead to the evolution of direct development, where individuals are born with the adult morphology. The hypothesis that the evolution of direct development was preceded by the evolution of larger eggs was tested among amphibians with the use of a phylogenetic framework. The results of this analysis indeed strongly support the predictions of the evolutionary model.

To summarize, the work in this thesis shows that metamorphosis can be beneficial for species that change niches during their life. Since metamorphosis is costly, it only evolves under very favorable habitat conditions. Once evolved, however, metamorphosis is a robust strategy that does not easily disappear. Metamorphosis allows species to efficiently exploit multiple niches during their lives. While this is beneficial under favorable food conditions, metamorphosing species are vulnerable to habitat degradation since they depend on several food sources for their growth, survival and reproduction. Direct development and paedomorphosis can evolve as a way to deal with deteriorating conditions. The findings in this thesis explain the empirical observation that metamorphosis is ubiquitous in the animal kingdom, despite only a few evolutionary origins.

SAMENVATTING

De evolutie van complexe levenscycli

Kikkers worden geboren als dikkopjes en vlinders worden geboren als rupsen. Deze diersoorten hebben een zogenaamde complexe levenscyclus: ze veranderen op een bepaald moment in hun leven relatief abrupt van gedaante door middel van een metamorfose. Niet alleen kikkers en vlinders hebben een complexe levenscyclus, ook lieveheersbeestjes, platvissen, kreeften, zalm, paling en vele andere diersoorten veranderen radicaal van uiterlijk gedurende hun leven. Op basis van fossielen denken we dat levenscycli met een metamorfose maar een paar keer afzonderlijk van elkaar zijn geëvolueerd. Desondanks ondergaat de meerderheid van alle diersoorten op aarde een metamorfose. Waarom komt metamorfose zo vaak voor in het dierenrijk?

Een aantal soorten is het vermogen tot metamorfose ergens in de evolutionaire geschiedenis kwijtgeraakt. Een voorbeeld is de axolotl (*Ambystoma mexicanum*). Deze salamandersoort blijft gedurende zijn hele leven in het larvale stadium en heeft, in tegenstelling tot zijn evolutionaire voorouder, geen metamorfose. Waarom is de axolotl zijn metamorfose kwijtgeraakt terwijl andere salamandersoorten nog wel van gedaante wisselen?

Tijdens de metamorfose wordt het lijf van een dier omgebouwd. Dit kan voordelig zijn omdat het een individu in staat stelt om gedurende verschillende stadia van zijn leven, op succesvolle wijze, verschillende leefgebieden en voedselbronnen te benutten. Vlinders hebben bijvoorbeeld vaak een lange tong waarmee ze goed nectar uit bloemen kunnen drinken. Maar vlinders worden geboren als rupsen, experts in het vreten van sappige blaadjes. Rupsen hebben zo'n lange tong helemaal niet nodig. Metamorfose zorgt ervoor dat de blaadjes-vretende rups kan veranderen in een nectardrinkende vlinder. Alhoewel metamorfose voordelig kan zijn, is het ondergaan van een metamorfose een energieverblindende en risicovolle aangelegenheid. Het kost een boel energie om een lijf om te bouwen en individuen zijn tijdens de metamorfose gemakkelijke prooien voor hongerige roofdieren. Bovendien zijn soorten met een metamorfose vaak afhankelijk van twee of meerdere leefgebieden en/of voedselbronnen voor hun groei, overleving en voortplanting. Als de omstandigheden in slechts één van die leefgebieden achteruitgaat, kan dit er al toe leiden dat een soort met een metamorfose uitsterft.

Niet alle diersoorten die gedurende hun leven structureel naar een ander leefgebied of voedselbron overstappen, hebben een metamorfose. Sommige soorten voeden

zich in een latere levensfase met een voedselbron die drastisch verschilt van de voedselbron uit eerdere levensstadia, zonder dat hun lichaam veel verandert. Zo eten veel vissen als ze jong zijn zoöplankton en als ze ouder zijn andere vissoorten. We noemen zo'n verandering een 'ontogenetische niche shift'. Een niche shift is een verandering van plek in het ecosysteem, ontogenetisch betekent dat die verandering ergens in de ontwikkeling van het individu plaatsvindt. We denken dat ontogenetische niche shifts, dus het structureel overstappen naar een andere voedselbron, de eerste stap geweest is in de evolutie van complexe levenscycli waarbij individuen een metamorfose hebben. Het is daarom belangrijk om te snappen hoe en waarom deze ontogenetische niche shifts zijn geëvolueerd om te kunnen begrijpen waarom metamorfose is ontstaan.

Het doel van dit proefschrift is om te begrijpen onder welke ecologische omstandigheden ontogenetische niche shifts en metamorfoses kunnen evolueren. Deze strategieën zijn miljoenen jaren geleden ontstaan en we weten maar heel weinig over de ecologische omstandigheden van die tijd. Bovendien is het heel lastig om de evolutie van bijvoorbeeld metamorfose met een experiment te onderzoeken, onder andere omdat evolutie vaak een langzaam proces is. Daarom gebruik ik wiskundige modellen om te onderzoeken welke omstandigheden in theorie leiden tot de evolutie van ontogenetische niche shifts en metamorfoses. Met een model is het mogelijk om meer inzicht te krijgen over de evolutie van deze strategieën. Bovendien kan een model leiden tot nieuwe hypotheses over mogelijke ecologische relaties die belangrijk zijn voor de evolutie van niche shifts en metamorfoses.

In hoofdstuk 2 en 3 kijk ik naar de omstandigheden waarin ontogenetische niche shifts kunnen evolueren. In mijn wiskundige modellen neem ik aan dat grote individuen twee soorten voedsel tot hun beschikking hebben; de eerste en de tweede voedselbron. Individuen die net geboren zijn, zijn te klein om van de tweede voedselbron gebruik te kunnen maken, zij eten dus alleen de eerste voedselbron. De twee voedselbronnen zijn behoorlijk verschillend van elkaar, denk bijvoorbeeld aan planten en insecten. Omdat de voedselbronnen zo van elkaar verschillen, is een lichaam dat goed is voor het eten van de eerste voedselbron minder geschikt voor het eten van de tweede voedselbron en vice versa.

In hoofdstuk 2 laat ik zien dat het evolutionair voordelig is om tijdens het leven van voedselbron te wisselen als dit de voedselinname verhoogt. Dit resultaat is niet echt verrassend, hoe meer voedsel een individu heeft, hoe meer nakomelingen het kan krijgen. Opvallend is dat het niet mogelijk is voor individuen zonder metamorfose om een lichaam te evolueren wat gespecialiseerd is in het eten van de tweede voedselbron, zelfs niet als grote individuen alleen maar dit voedsel eten en de eerste voedselbron links laten liggen. In hoofdstuk 3 kijk ik met een ander type model in detail naar het mechanisme wat er nou voor zorgt dat specialisatie op de tweede voedselbron niet mogelijk is in dieren zonder metamorfose. Dieren veranderen alleen van voedselbron

als dit hun voedselinname verhoogt. Omdat volwassenen hierdoor meer voedsel tot hun beschikking hebben, kunnen ze meer nakomelingen maken. Doordat er vervolgens zoveel nakomelingen zijn, ontstaat onder hen heel veel onderlinge concurrentie voor de eerste voedselbron. Het is daarom van essentieel belang dat pasgeboren individuen heel goed zijn in het eten van deze schaarse eerste voedselbron. Individuen die een uiterlijk hebben wat een klein beetje minder goed is in het eten van dit voedsel, worden door beter aangepaste individuen weggeconcurrerd. Omdat specialisatie op de tweede voedselbron ervoor zorgt dat individuen minder goed worden in het eten van de eerste voedselbron, kan die specialisatie niet evolueren.

In hoofdstuk 2 is de populatie in ecologisch evenwicht. Dit houdt in dat de samenstelling (het aantal individuen in een bepaalde levensfase) en grootte van de populatie niet veel verandert op een ecologische tijdschaal. In hoofdstuk 3 onderzoek ik de evolutie van ontogenetische niche shifts in een populatie die niet in evenwicht is, maar voortdurend fluctueert. Bij een bepaald soort fluctuatie is het wél mogelijk om specialisatie op de tweede voedselbron te evolueren. Bij dit type fluctuatie bestaat de populatie op een zeker tijdstip voornamelijk uit één generatie, bijvoorbeeld pasgeboren individuen of juist alleen maar grote, volwassen dieren. Als individuen van zo'n fluctuerende populatie van voedselbron wisselen als ze groter worden, is specialisatie op die tweede voedselbron wel mogelijk. De reden hiervoor is dat de competitie voor de eerste voedselbron in een fluctuerende populatie niet altijd even sterk is. Als de meeste individuen uit een jonge generatie zijn overgegaan op het eten van de tweede voedselbron, is er heel weinig concurrentie voor de eerste voedselbron. Een mutant die niet zo goed is in het eten van deze voedselbron kan nu ongestoord eten en op die manier toch volwassen worden. Omdat deze individuen juist wél heel goed zijn in het eten van de tweede voedselbron, krijgen ze veel meer nakomelingen dan individuen die juist goed zijn in het eten van de eerste voedselbron. Specialisatie op de tweede voedselbron kan daarom evolueren op het moment dat de populatie grote fluctuaties heeft.

In hoofdstuk 4 onderzoek ik de evolutie van metamorfose. Ik neem in dit hoofdstuk aan dat metamorfose ervoor kan zorgen dat soorten zich zowel op de eerste als op de tweede voedselbron kunnen specialiseren. Omdat metamorfose erg duur is, kan het alleen evolueren als de tweede voedselbron in overvloed aanwezig is. Een opvallend resultaat is dat metamorfose zichzelf versterkt. In eerste instantie verschillen individuen voor en na de metamorfose maar een klein beetje in uiterlijk. Bij de volgende generaties gaan die verschillen steeds meer toenemen. Als de ecologische omstandigheden waaronder metamorfose is geëvolueerd veranderen, verdwijnt metamorfose niet. Het belangrijkste resultaat van hoofdstuk 4 is dat metamorfose niet makkelijk evolueert, maar als het eenmaal geëvolueerd is, verdwijnt het niet als de omstandigheden veranderen.

In hoofdstuk 5 kijk ik onder welke omstandigheden metamorfose kan verdwijnen. In dit hoofdstuk toon ik aan dat metamorfose bijna altijd een evolutionair doodlopende weg is. Als de beschikbaarheid van slechts één van de twee voedselbronnen schaars wordt, sterft een soort met metamorfose daarom vaak uit. Alleen als de andere voedselbron ruimschoots aanwezig is, kan er een strategie evolueren waardoor de populatie in stand blijft. Een evolutionaire reactie om toch te overleven als de tweede voedselbron, die door grote individuen gegeten wordt, verslechterd, is om pas later in het leven metamorfose te ondergaan. Onder specifieke omstandigheden leidt dit tot de evolutie van “paedomorfose”: individuen worden dan volwassen terwijl ze de larvale morfologie behouden. Omgekeerd, als de eerste voedselbron, die voornamelijk door jonge individuen wordt gegeten, verslechterd, is het evolutionair voordelig om juist eerder in het leven metamorfose te ondergaan. Hierdoor kunnen individuen sneller van de tweede voedselbron eten. Er is bovendien selectie voor het produceren van grotere nakomelingen. Hoe groter je bij je geboorte bent, hoe sneller je de tweede voedselbron kan gaan eten. Deze evolutionaire ontwikkeling leidt soms tot de evolutie van “directe ontwikkeling”: individuen worden geboren met het uiterlijk van volwassenen. De hypothese dat de evolutie van een directe ontwikkeling wordt voorafgegaan door de evolutie van grotere nakomelingen, hebben we getest in de amfibieën met behulp van een fylogenetisch methode. Hierbij hebben we gekeken naar de aanwezigheid van grote eieren en een directe ontwikkeling in de evolutionaire stamboom van de amfibieën. De resultaten van deze analyse ondersteunen de hypothese van het evolutionaire model.

De resultaten in dit proefschrift laten zien dat metamorfose voordelig is voor soorten die van ecologische rol veranderen in hun leven. Omdat metamorfose heel duur is, kan het alleen evolueren onder hele goede ecologische omstandigheden. Zodra het geëvolueerd is, is metamorfose een robuuste strategie die niet snel verdwijnt als omstandigheden veranderen. Metamorfose zorgt ervoor dat soorten in hun leven gebruik kunnen maken van meerdere voedselbronnen. Alhoewel dit voordelig is onder goede omstandigheden, zijn soorten met een metamorfose erg kwetsbaar voor achteruitgang van het leefgebied, juist omdat ze afhankelijk zijn van meerdere voedselbronnen. Directe ontwikkeling en paedomorfose zijn twee strategieën die kunnen evolueren als een manier om met deze verslechterende omstandigheden om te gaan. De resultaten in dit proefschrift kunnen verklaren waarom metamorfose zo vaak voorkomt in het dierenrijk. Metamorfose evolueert zelden, maar als het eenmaal aanwezig is, verdwijnt deze strategie niet snel.

DANKWOORD

Wat heb ik genoten van mijn promotietraject! Alhoewel ik menigmaal al mijn resultaten, modellen, ideeën, en teksten in de prullenbak wilde gooien, ligt hier dan toch een proefschrift waar ik tevreden mee ben. Ik wil heel veel mensen bedanken die dit allemaal mede mogelijk hebben gemaakt.

André, ontzettend bedankt voor de afgelopen jaren. Ik heb veel van je geleerd en genoten van onze discussies. Je wist altijd de grote lijn te vinden als ik mij weer eens in de kleine details verloor. Ik ben erg dankbaar voor je suggestie om de cursus wetenschapsjournalistiek te gaan volgen, het is voor mij een van de meest waardevolle cursussen geweest tijdens mijn promotie. Ik heb bij deze cursus eindelijk plezier in het schrijven gekregen.

To all people in the T(C)E group, thank you so much for making my time at the Science Park amazing! I really felt at home and truly enjoyed being part of the group. Vincent, wat was het fijn om tegelijkertijd aan onze PhD te beginnen! Bedankt dat ik altijd alles aan je mocht vragen, ook als ik zelf niet zo goed wist wat het probleem nu eigenlijk was. Hoe moet ik in hemelsnaam onderzoek doen nu ik niet meer aan jou mijn vragen kwijt kan? Ik ben heel blij dat je mijn paranimf bent. Floor, bedankt dat je mij wegwijst maakte tijdens de eerste periode van mijn promotietraject. Met lichte dwang kreeg je mij bijvoorbeeld zover om in de seminar-commissie plaats te nemen, iets wat ik eigenlijk vreselijk eng vond, maar uiteindelijk hartstikke leuk vond. Bedankt! Louise, thanks for all our relaxing walks outside. I miss your chaotic dynamics in tidy Switzerland. Catalina, thank you for all the Colombian chocolate and our shared dislike for ebt-pips. Lotte, na ons vierdaagse-avontuur stelt die hele promotie natuurlijk niks meer voor. Wat fijn dat we elkaar op moeilijke momenten altijd kunnen herinneren aan die horrorwandeling. Bedankt dat je altijd zoveel regelt in de groep en altijd voor iedereen klaar staat. Greg, thank you for always being willing to help me when I did not understand some math. It was great to do the iceskating course together. Silke, ik moet altijd een beetje lachen om je fanatieke liefhebberij van, in mijn ogen, slechte films (sorry). Desondanks waren onze filmuitjes geslaagd. Chocolate-office, thank you for all the chocolate! I'm not sure if I could have finished my thesis without your sugar-support. Renske, het was leuk om voor het onderzoek in mijn laatste hoofdstuk met je samen te werken. Heel veel success in Duitsland! Everyone else that was there during the past few years, Nienke, Nora, Maria, Zepeng, Christian, Chris, Jody, Morgan,

Elsbeth, Jacques, Tom, Christina, Liesbeth, Zsófia, Kat, Romain, Spencer, Yael, Hal, and Maarten, thank you for all the discussions, coffee, cake, beer, dinners, and inspiration.

There are many others within IBED that I would like to thank. Jan, bedankt voor het meedenken over en het maken van de cover van dit proefschrift, ik ben er erg blij mee! Arne, ik vond het altijd hartstikke leuk om met de tweedejaarscursus populatiedynamica mee te doen. Je enthousiasme voor het lesgeven werkte aanstekelijk. Mary, Tanya, Maria, Pascale en Saskia, bedankt voor alle support. Dear members of our beloved cake-club, thank you for making this club the best club in the world. I am amazed by everyone's (well, except for the parasites...) cake-baking abilities. Special thanks to Lotte, Tom, and Morgan, for being fantastic non-democratic cake-club bosses. Naomi, thank you for the nice spinning-sessions on Monday evening, as a compensation for the Friday cake.

Ulf, thank you for inviting me to IIASA. My time in Vienna has been very valuable for my development. All YSSP-people of 2015 and especially the EEP-group: Celian, Vincent, Mehdi, and Jaideep, thanks for the great summer. Carlijn, wat leuk dat we nog steeds contact hebben na Wenen. Ik ben benieuwd naar je ervaringen buiten de wetenschap.

Ronald, bedankt voor de begeleiding tijdens de cursus wetenschapsjournalistiek. Ik heb veel van je geleerd. Je gaf niet alleen hele goede en bruikbare feedback, maar deed dit ook op een positieve en constructieve manier. Alle medecursisten, het was ontzettend leerzaam om jullie teksten te mogen lezen en om jullie feedback te mogen ontvangen. Het was een intensieve cursus, maar wat heb ik er van genoten.

Lieve vrienden, bedankt dat jullie de afgelopen jaren begrip hadden voor mijn drukte en fijn dat het contact goed is gebleven, ondanks dat ik soms zo weinig tijd had. Lieve Bram, Hedwig en Setareh, studiemaatjes vanaf het eerste uur. Ik hoop dat onze weekendjes weg een jaarlijkse traditie gaan worden. Bedankt voor de leuke tijd tijdens onze studie en erna! Maandag meiden, Juul, Rosa, Lotte, Esther, Setareh, en Hedwig, bedankt voor alle etentjes en de fijne gesprekken. Ik voel mij rijk met zo'n groep lieve meiden om mij heen. En ik hoef dus echt geen cadeautje voor mijn verjaardag, want ik heb jullie al! Geertje, bedankt voor alle roei- en spinsessies. 's Ochtends vroeg, een goed begin van de dag, of juist na het werken om het hoofd weer leeg te maken. Het sporten was altijd een goede tegenhanger van het denkwerk. Ilse, ooit leerde we elkaar kennen als giebelende pubermeisjes in een roeibootje. Ik ben dankbaar dat ik je al zo lang ken en ik verheug mij erop om je kindje te komen bewonderen! Anne, we zien elkaar niet zo vaak, maar wat is het altijd fijn om met jou te praten. Je rationale kijk op het leven is een verademing en ik hoop dat we ook in de toekomst elkaar nog zullen zien. Athena, ik bewonder je om je stoerheid en doorzettingsvermogen. Ik ben zo benieuwd hoe je werk bij de politie gaat bevalen!

Ik wil ook graag mijn hele familie bedanken, voor de warmte, goede gesprekken en de belangstelling voor mijn onderzoek. In het speciaal de Zanddijkers. Clara, René, Judith, Mark en Twan, ondanks dat we geen echte burens meer zijn, voelt het nog steeds wel zo. Bedankt voor alle etentjes op de Zanddijk, het voelt voor mij altijd een beetje als vakantie.

Els, Michiel en Lennart, ik voel mij altijd welkom bij jullie en wat was het fijn dat jullie de laatste weken van mijn promotie zo vaak bijsprongen door te koken en op Alma te passen. Alma komt graag bij jullie over de vloer en geniet erg van jullie gekkigheid. Victor, Karin, Michael en Doro, bedankt voor alle gezelligheid in Breda. Victor, bedankt dat je zo'n leuke opa bent voor Alma en heel fijn dat je zoveel hebt willen oppassen. Alma heeft er van genoten!

Lieve mama, bedankt voor de goede basis die jij samen met papa aan ons hebt gegeven. Je bent een groot voorbeeld voor mij. Niet alleen qua werk, maar ook hoe je in het leven staat. Bedankt dat je altijd voor ons klaarstaat en dat we altijd welkom zijn in Escharen. De laatste weken van mijn promotie waren hectisch, wat fijn dat je zoveel bijsprong. Alma was er ook blij mee!

Lieve papa, ik had dit zo graag met jou willen delen. Bedankt voor het vertrouwen dat je altijd in mij had. Ik mis je.

Lieve Teuni, is dat promoveren van ons nature of toch vooral nurture? Onze gesprekken over wetenschap, onderzoek, en alles wat daar bij komt kijken werken in ieder geval motiverend. Wat ben ik trots op je, mijn kleine zusje, die gewoon drie maanden vóór mij promoveert. Ik ben blij dat je mijn paranime bent en wat ben ik blij dat je mijn zusje bent. Lieve Niels, bedankt dat je bij Teuni hoort en wat fijn dat je in onze familie bent gekomen. Dat we je af en toe proberen te vergifigen met paprika is echt niet expres!!!

Lieve Alma, wat is het leven met jou een feestje. Door jou realiseer ik mij elke dag dat er zoveel meer is dan werk. Bedankt voor al je dikke lachen en kleffe kusjes. Ik ben trots op je.

Lieve Koos, dank je wel dat je er altijd voor mij bent. Dank je wel dat je altijd in mij gelooft, bedankt voor alle ruimte die je mij geeft en dank je wel voor alle liefde van de afgelopen jaren. Ik ben zo blij dat jij in mijn leven bent en ik hoop op nog vele goede jaren samen!

AUTHOR CONTRIBUTIONS

2 A Parent-Offspring Trade-Off Limits the Evolution of an Ontogenetic Niche Shift

Hanna ten Brink and André M. de Roos

HtB and AMdR designed the research. HtB analyzed the model and wrote the first version of chapter. HtB and AMdR contributed to later versions of the chapter.

3 Large amplitude consumer-resource cycles allow for the evolution of ontogenetic niche shifts in consumer life history

Hanna ten Brink and André M. de Roos

HtB and AMdR designed the research. HtB analyzed the model and wrote the first version of chapter. HtB and AMdR contributed to later versions of the chapter.

4 The evolutionary ecology of metamorphosis

Hanna ten Brink, André M. de Roos and Ulf Dieckmann

HtB and UD designed the research. HtB analyzed the model and wrote the first version of chapter. HtB, AMdR, and UD, contributed to later versions of chapter.

5 Metamorphosis, an evolutionary dead end?

Hanna ten Brink, Renske Onstein and André M. de Roos

HtB and AMdR designed the model analysis. RO and HtB designed the phylogenetic analysis. RO analyzed the phylogenetic analysis. HtB analyzed the model and wrote the first version of chapter. HtB and AMdR contributed to later versions of the chapter.

AUTHOR AFFILIATIONS

Hanna ten Brink is at the:

Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam,
P.O. Box 94248, 1090 GE Amsterdam, The Netherlands

André M. de Roos is at the:

Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam,
P.O. Box 94248, 1090 GE Amsterdam, The Netherlands

Ulf Dieckmann is at the:

Evolution and Ecology Program, International Institute for Applied Systems Analysis,
A-2361 Laxenburg, Austria

Renske Onstein is at the:

Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam,
P.O. Box 94248, 1090 GE Amsterdam, The Netherlands