

Cursus

Gedragsbiologie

Open Universiteit Nederland
Faculteit Natuurwetenschappen

Cursusteam

dr. J.G. (Johan) van Rhijn, OUNL, *cursusteamleider, auteur*, elektronisch werkboek
drs. A.J. (Annemarie) Cremers, OUNL, *projectcoördinatie*
drs. O.E. (Ommo) Smit, OUNL, *redacteur*
E.B.A. (Evelin) Karsten-Meessen, *grafische tekstverwerking*, OUNL
W.J.M. (Marjo) Rutjens, OUNL, *onderwijstechnoloog*

Voor suggesties, aanmoedigingen en meelesen

prof. dr. J.J. (Johan) Bolhuis, Utrecht Universiteit
drs. J.A.M. (Joanne) van der Borg, DogVision en Wageningen Universiteit
prof. dr. C.J. (Carel) ten Cate, Leiden Universiteit
prof. dr. M. (Marcel) Eens, Universiteit Antwerpen
dr. A.G.G. (Ton) Groothuis, Rijksuniversiteit Groningen
dr. P. (Paul) Koene, Wageningen Universiteit
dr. M. (Menno) Kruk, Leiden Universiteit
dr. L. (Lilian) Lechner, OUNL
drs. A.L. (Annet) Louwerse, Utrecht Universiteit
prof. dr. M. (Mark) Nelissen, Universiteit Antwerpen
drs. L. (Leen) van den Oever, NIBI
drs. A. (Aad) Slootmaker, OUNL
drs. S.T. (Sietze) Tjallingii, Chr. Hogeschool Windesheim
drs. F. (Frank) Zeiss, Hogeschool van Utrecht

Programmaleiding

prof. dr. F. Pérez Salgado, Open Universiteit Nederland

Gedragsbiologie

Productie

Illustratieverantwoording

Open Universiteit Nederland, Heerlen
Jan van de Kam, Griendtsveen: omslagfoto

Basis lay-out

BRS maatschap van vormgevers,
Amsterdam

Omslag

Vivian Rempelberg

Illustraties / Lay-out

Evelin Karsten-Meessen

Grafische productie

Grafisch Centrum, Open Universiteit
Nederland, Heerlen

© 2005 Open Universiteit Nederland,
Heerlen

Behoudens uitzonderingen door de Wet
gesteld mag zonder schriftelijke
toestemming van de rechthebbende(n) op
het auteursrecht niets uit deze uitgave
worden verveelvoudigd en/of openbaar
gemaakt door middel van druk, fotokopie,
microfilm of anderszins, hetgeen ook van
toepassing is op de gehele of gedeeltelijke
bewerking.

Save exceptions stated by the law no part of
this publication may be reproduced in any
form, by print, photoprint, microfilm or
other means, included a complete or partial
transcription, without the prior written
permission of the publisher.

Eerste druk: 2005

Gedragsbiologie

Inhoud van de cursus Gedragsbiologie

Elektronisch werkboek			Cursusboek		Additioneel	Bladzijde
Studie-- taak	SBU*		blok	hoofdstuk		
1	3	Introductie	1 Inleiding tot de gedrags- biologie	1 Woord vooraf Inleiding		7 13
2	8	Oorzaken	2 Veroorzaking van gedrag	2 Fysiologische uitgangspunten 3 Relaties tussen prikkels en handelingen 4 Organisatie van gedrag		35 55 83
3	6	Ontwikkeling	3 Ontwikkeling van gedrag	5 Erfelijkheid van gedrag 6 Leren 7 Aangeboren of aangeleerd?		113 129 147
4	8	Functie	4 Functie en evolutie van gedrag	8 Van proximale naar ultieme factoren 9 Communicatie tussen soortgenoten 10 Relaties tussen soorten		169 205 231
5	4	Sociaal	5 Sociaal gedrag	11 Sociobiologie 12 Seksuele selectie		253 273
6	2	Toepassingen	6 Toepassingen	13 Toepassingen		295
7	3	Humaan	7 Gedrags- biologie van primaten en van de mens	14 Gedragsbiologie van primaten en van de mens		311
8	6	Methoden van gedrags- onderzoek				
9	6	Statistiek				
10	12	Observaties			Diverse video's en geluidsopnames, Spectrogram, The Observer	
11	42	Eindopdracht				
			Glossarium			337
			Register			356

SBU = aanbevolen studietijd in uren

Woord vooraf

Gedragsbiologie richt zich vooral op het gedrag van dieren, maar probeert ook op bescheiden wijze de gevonden principes door te trekken naar de mens. Feeling voor gedragsbiologie krijg je vooral door naar gedrag te kijken, goede vragen te stellen, het gedrag vast te leggen, te analyseren, je te verdiepen in de achtergronden en uiteindelijk je conclusies te trekken. Deze cursus, die bestaat uit dit boek en twee cd-roms, kan worden beschouwd als een gereedschapskist om dat doel enigszins te bereiken.

Dit *cursusboek* levert de theoretische achtergronden: veertien hoofdstukken tekst met extra aandacht voor het begrippenkader.

Het elektronische werkboek loopt parallel aan dit cursusboek en ondersteunt de studie met een tijdschema, leerdoelen, studeeraanwijzingen en opgaven die de theorie koppelen aan de praktijk. Bovendien geeft het achtergrondinformatie en extra illustratie aan de hand van research-artikelen, video's en geluidsopnames. Het elektronische werkboek is te vinden op de bijgeleverde cd in het *Open Universiteit hoesje*. Je opent het werkboek door dubbel te klikken op het bestand *index* dat in de map *gedrag* zit. De cd is te gebruiken op computers met Windows 98 of hoger. Op Macintosh computers draait niet alles probleemloos.

In het elektronische werkboek horen *drie vensters* te verschijnen: rechtsboven het hoofdvenster, rechtsonder het voetnotenvenster en links de inhoud. Soms verschijnen die niet of pas nadat je vragen over de zogeheten actieve inhoud hebt beantwoord. Die vragen kunnen worden omzeild als je onder *extra*, vervolgens *internet opties* en vervolgens *geavanceerd* het hokje *actieve inhoud van cd-roms mag worden uitgevoerd op mijn computer* hebt aangevinkt. In het geval dat je de hele cd-rom op je computer hebt gekopieerd moet ook het hokje *actieve inhoud mag worden uitgevoerd in bestanden op mijn computer* worden aangevinkt. Deze aanpassingen zijn niet altijd voldoende om het venster met de inhoud te krijgen. In dat venster verschijnt dan de mededeling dat de browser niet door java wordt ondersteund. Door een conflict tussen Microsoft en Sun kan dat euvel zich voordoen op computers met recente Windows-XP versies en ook op oudere computers. Om dat probleem te verhelpen moet je de Java plugin installeren. Dat kan via www.java.com/, klik op free download, zoek vervolgens het besturingssysteem van je computer en haal het programmaatje binnen en installeer het. Overigens lukt dat binnenhalen niet als de computer te sterk beveiligd is. Nuttige tips zijn dan te vinden op www.ouh.nl/java/Cursussen/OPmJ/Rondleiding_OPmJ/plugin/plugin.htm.

Op de tweede cd in het *Noldus hoesje* is de *OU studentenversie van The Observer* te vinden. The Observer is een professioneel waarnemingsprogramma dat door veel gedragsbiologen, psychologen en bewegingswetenschappers wordt gebruikt. De studentenversie wordt gebruikt bij het onderdeel *Observaties* dat je in het elektronische werkboek kunt

vinden. Om dat programma te laten draaien heb je een redelijk moderne computer nodig met een Pentium III processor of hoger en Windows 98SE/2000/XP als besturingssysteem (Windows millennium werkt niet). Het gebruik van dit programma staat nader beschreven in het elektronische werkboek.

Het belangrijkste onderdeel van deze cursus is de *eindopdracht*. Die bestaat uit twee onderdelen. Dat is in de eerste plaats (1) een eigen onderzoekje. Aangeraden wordt om daar ongeveer vier dagen (totaal 28 uur) aan te besteden. Als het verslag daarvan voldoende is dien je (2) twee verslagen van onderzoekjes van medestudenten te becommentariëren. Daarvoor zal je ongeveer twee dagen (één dag per verslag) moeten uittrekken (totaal 14 uur). De eindbeoordeling wordt voor tweederde bepaald door het eigen onderzoek en voor éénderde door het commentaar.

Die eindopdracht vergt dus al bijna de helft van de tijd die je geacht wordt aan deze cursus te besteden. Een strakke *tijdsplanning* is dus geen luxe. In het elektronische werkboek zijn elf *studietaken* te vinden.

Studietaak (1), de *inleiding*, vormt één geheel met het eerste blok en eerste hoofdstuk 'Inleiding' uit het cursusboek. Begin, zoals bij alle volgende studietaken, met de leerdoelen en de studeeraanwijzing in het elektronische werkboek, lees vervolgens het hoofdstuk (of de hoofdstukken) uit het boek en sluit af met de opgaven in het elektronische werkboek. Geadviseerde tijdsbesteding: 3 uur.

Studietaak (2) gaat over de *veroorzaking van gedrag* en is gekoppeld aan blok 2 in het cursusboek – de hoofdstukken 2-4: 'Fysiologische uitgangspunten', 'Relaties tussen prikkels en handelingen' en 'Organisatie van gedrag'. Geadviseerde tijdsbesteding voor cursusboek plus werkboek: 8 uur.

Studietaak (3) gaat over de *ontwikkeling van gedrag* en is gekoppeld aan blok 3 in het cursusboek – de hoofdstukken 5-7: 'Erfelijkheid van gedrag', 'Leren' en 'Aangeboren of aangeleerd'. Geadviseerde tijdsbesteding voor cursusboek plus werkboek: 6 uur.

Studietaak (4) gaat over *functie en evolutie van gedrag* en is gekoppeld aan blok 4 in het cursusboek – de hoofdstukken 8-10: 'Ultieme en proximale factoren', 'Communicatie tussen soortgenoten' en 'Relaties tussen soorten'. Geadviseerde tijdsbesteding voor cursusboek plus werkboek: 8 uur.

Studietaak (5) gaat over *sociaal gedrag* en is gekoppeld aan blok 5 in het cursusboek – de hoofdstukken 11 en 12: 'Sociobiologie' en 'Seksuele selectie'. Geadviseerde tijdsbesteding voor cursusboek plus werkboek: 4 uur.

Studietaak (6) gaat over *toepassingen* en is gekoppeld aan blok 6 in het cursusboek – een hoofdstuk met dezelfde naam. Geadviseerde tijdsbesteding voor cursusboek plus werkboek: 2 uur.

Studietaak (7) gaat over primaten en mensen en is gekoppeld aan blok 7 in het cursusboek – het hoofdstuk ‘De gedragsbiologie van primaten en van de mens’. Geadviseerde tijdsbesteding voor cursusboek plus werkboek: 3 uur.

Het cursusboek is daarmee afgesloten. De resterende vier studietaken zijn een voorbereiding op en een beschrijving van de eindopdracht.

Studietaak (8) beschrijft de aanpak van een gedragsbiologisch onderzoek: de methodiek. Het kan nuttig zijn bij het opzetten van je eigen onderzoekje. Geadviseerde tijdsbesteding: 6 uur.

Studietaak (9) bevat een ‘kookboek’ met wat eenvoudige statistische technieken. Het kan nuttig zijn bij de analyse van onderzoeksresultaten. Geadviseerde tijdsbesteding: 6 uur.

Studietaak (10) gaat over het waarnemen zelf. Het geeft achtergronden bij enkele films die je kunt bekijken, vormt een leidraad bij de waarnemings-software (de studentenversie van The Observer) en geeft toelichting bij een programma waarmee geluiden kunnen worden geanalyseerd. Geadviseerde tijdsbesteding: 12 uur.

Studietaak (11), ten slotte, beschrijft wat je moet doen voor de eindopdracht. Voordat je daaraan begint, wordt je verzocht aan te geven met welke onderwerpen je aan de slag wilt gaan. Daarvoor wordt een tiental alternatieven geboden. Daarvan mag je er drie uitkiezen. Eén daarvan krijg je als onderwerp voor je eigen onderzoekje. Een tweede daarvan krijg je als uitgewerkt verslag (door een collega-student) waarop je commentaar moet leveren. Het andere verslag waarop je commentaar moet geven kan over het derde onderwerp gaan, maar zal soms over een ander onderwerp gaan. Dat hangt af van de beschikbaarheid van zo’n verslag en van de mate waarin de aangegeven drie onderwerpen redelijk gespreid zijn over de cursusstof. De studiebegeleider (examinator) bepaalt welk van de onderwerpen het eigen onderzoekje wordt en welke verslagen becommentarieerd moeten worden. Geadviseerde tijdsbesteding: $28 + 2 \times 7 = 42$ uur.

Naast de mensen die in en onder het cursusteam vermeld staan, hebben nog vele anderen een steentje bijgedragen aan het tot stand komen van deze cursus. Tien enthousiaste studenten hebben bijzonder nuttig commentaar geleverd op de proefversie van deze cursus, waarvan dankbaar gebruik is gemaakt. Jan van de Kam maakte de foto’s waarmee Vivian Rempelberg de omslag ontwierp. Bestuur, leidster, stagiaire, peuters en ouders van peuterspeelzaal ‘t Lutje Grut in Noordbroek waren heel bereidwillig bij het opnemen van video.

Blok 1

Inleiding tot de gedragsbiologie

Inleiding

1	Historische wortels van het biologische gedragsonderzoek	14
1.1	Franse invloeden	15
1.2	Britse ontwikkelingen	16
1.3	Wortels van het gedragsonderzoek in Noord-Amerika	17
1.4	Het ontstaan van een nieuwe wetenschapsrichting	17
1.5	Naoorlogse gebeurtenissen	20
1.6	Trends van de afgelopen jaren	22
2	De natuurwetenschappelijke benadering van gedrag	24
2.1	Directe veroorzaking	24
2.2	Ontwikkelingsprocessen	25
2.3	Overlevingswaarde	25
2.4	Fylogenie	26
2.5	Software-verklaringen	26
3	Relaties met andere disciplines	26
3.1	Ecologie	27
3.2	Fysiologie, endocrinologie en farmacologie	27
3.3	Genetica	28
3.4	Psychologie en psychiatrie	28
3.5	Archeologie en antropologie	30
3.6	Toepassingen	30
4	Samenvatting	31

Literatuur	32
------------	----

Hoofdstuk 1

Inleiding

‘Gedraag je’ liet mijn moeder menigmaal horen, vooral als er visite kwam, of als ik bij welopgevoede familieleden ging logeren. Het hield in dat je met twee woorden sprak, met mes en vork at, geen boeren liet, en vooral dat je je ouders niet te schande maakte. ‘Gedragen’ was eigenlijk niet leuk en met biologie leek het al helemaal niets te maken te hebben. Gedrag van mensen was een product van hun ‘opvoeding’. Gedrag van dieren, ja, dat hoorde misschien tot het terrein van de biologie. Gedrag van dieren dat was pas vet cool: ongemanierd, ongegeneerd, onzedig, ongeremd en onvriendelijk. Denk bijvoorbeeld eens aan je hond die bij een eerste kennismaking meteen uitgebreid het kruis inspecteert van een andere hond, of nog erger, dat van je baas die voor het eerst op bezoek komt. Denk eens aan de eendenmannen in het park die met z’n drieën een eendenvrouw proberen te pakken, te verkrachten en daarbij ook nog te verzuipen. Denk eens aan de bloedige gevechten in het kippenhok als je een groep kuikens hebt laten opgroeien zonder de overvloedige hanen weg te halen. Gedrag van mensen is anders, of niet soms?

Maar, waarom schijnen onze hoogste bouwbazen met hun klanten, ondanks hun legitieme verbintenissen, notoire hoerenlopers te zijn? Waarom staat een minister een beetje te liegen in de Kamer? Waarom worden mensen soms zomaar in elkaar geslagen op straat? Waarom zijn veel mensen niet erg blij met nog meer vreemdelingen in ons land? Zo zijn we toch niet opgevoed? Of wèl soms? Is het gedrag van mensen werkelijk zo fundamenteel anders als dat van dieren? Mensen zijn toch opgebouwd uit dezelfde elementen als andere zoogdieren, als vogels, reptielen, amfibieën en vissen? We bezitten allemaal huid, zintuigen, skelet, spieren, zenuwen, organen, dikwijls met verrassend grote overeenkomsten. Onze architectuur (dat is de *morfologie*) en de apparatuur die ons in leven houdt (dat is de *fysiologie*), sluiten nauw aan bij die van de dieren. Voor ons gedrag geldt hetzelfde, ondanks (wellicht zelfs mede dankzij) die vermaledijde opvoeding. Onderzoek aan de architectuur en de apparatuur van dieren leert ons ook iets over onszelf. Dat geldt ook voor onderzoek aan het gedrag van dieren.

Tòch werden de eerste gedragsbiologen zeker niet gedreven door nobele bedoelingen om het gedrag van de mens beter te leren begrijpen. Ze vonden het gewoon leuk om naar beesten te kijken en probeerden alleen voor dat gedrag verklaringen te vinden. Ze noemden zichzelf *ethologen* en hun vakgebied de *ethologie*. Het woord ethologie is afgeleid van het Griekse ‘ethos’, dat ‘karakter’ betekent en kon betrekking hebben op datgene wat karakteristiek is voor bepaalde mensen of dieren, maar ook op morele eigenschappen. Het woord *ethiek*, ook afgeleid van ethos, verwijst naar deze laatste betekenis. In 1859 gebruikte de Fransman Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire het woord ethologie voor het eerst in een betekenis die redelijk overeenkomt met de huidige, namelijk voor de studie van dieren in hun natuurlijke omgeving. Daarmee sloot hij de moderne *dier-ecologie* niet uit, maar wèl het experimentele gedrags-onderzoek in het laboratorium. Het woord ethologie in deze betekenis

Morfologie
Fysiologie

morphê = vorm
phusis = natuur
logos = wetenschap

Ethologen
Ethologie

Ethiek

Dier-ecologie

Gedragsbiologie

leidde aanvankelijk een wat sluimerend bestaan tot het rond 1930 door de Duitser Oskar Heinroth werd herontdekt. Deze perkte de betekenis in tot alleen het gedrag, en wel vooral de erfelijke aspecten.

Konrad Lorenz en Niko Tinbergen maakten rond 1940 een volwassen wetenschap van de ethologie. Rond 1990 werd de naam van het vakgebied door velen geleidelijk veranderd in *gedragsbiologie*. Daarmee wilde men de experimentele aspecten onderstrepen en het biologische principe van éénheid in ontwerp van dier en mens.

Vier keer waarom

Waarvoor:
machinerie

Waarlangs:
ontwikkeling

Waarvoor:
functie

Waaruit:
oorsprong

De gedragsbiologie zoekt naar verklaringen voor gedrag. Daarbij wordt gebruik gemaakt van zo objectief mogelijke waarnemingen en van experimenten, zowel in de directe leefomgeving van de betreffende diersoort, als in het laboratorium. Niko Tinbergen, één van de belangrijkste grondleggers van de gedragsbiologie, maakte duidelijk dat de vraag *waarom* dieren (en mensen) zich op een bepaalde manier gedragen op vier verschillende manieren kan worden gesteld. Met de vraag *waarvoor* richt men zich op de machinerie (de fysiologie) die nodig is voor het uitvoeren van gedrag. De vraag *waarlangs* heeft betrekking op de ontwikkelingsprocessen die het gedrag tijdens het leven van een individu ondergaat. De vraag *waartoe* heeft te maken met de functie van het gedrag, of wel het doel waarvoor het gedrag tijdens de evolutie van populatie of soort door natuurlijke selectie is ontworpen. Tenslotte, ook de vraag *waaruit* verwijst naar het evolutieproces, maar dan vooral naar het gedrag van voorouders en naar de overeenkomsten en verschillen in het gedrag tussen verwante soorten. Al deze vier aspecten komen aan de orde in de gedragsbiologie. Ze worden in dit boek eerst afzonderlijk behandeld, maar bij 'sociaal gedrag' is ook aandacht voor hun onderlinge samenhang. In de afsluiting wordt nader ingegaan op de maatschappelijke betekenis van het vakgebied: de toepassingen en de relevantie voor de mens.

1 Historische wortels van het biologische gedragsonderzoek

Mensen hebben vanaf hun vroegste ontstaansgeschiedenis pogingen ondernomen om inzicht te krijgen in het gedrag van sommige dieren. Dat waren vooral de dieren waarvan zij in hun bestaan afhankelijk waren. Op de wanden van kalksteengrotten in Zuid-Europa zijn restanten van dat inzicht al ongeveer 15000 jaar lang bewaard gebleven in de vorm van tekeningen. Bekendheid met het gedrag van een aantal dieren blijkt ook uit prehistorische kunstvoorwerpen uit het Midden-Oosten, het oude Egypte en diverse indianenculturen.

Aristoteles

De langst bewaarde uitgebreide geschriften over diergedrag zijn van de hand van *Aristoteles* (384-322 v. Chr.). In zijn 'Historia perit zōa' (Inlichtingen over dieren) beschreef hij maar liefst 540 diersoorten. Daarbij maakte Aristoteles geen wezenlijk onderscheid tussen mensen en dieren, maar hij zette de mens wel op de bovenste trede van zijn 'levensladder'.

Franciscus van
Assisi

Van het begin van onze jaartelling is vrijwel niets bewaard gebleven waaruit men een betrokkenheid met de natuur zou kunnen afleiden. Pas omstreeks de tijd van *Franciscus van Assisi* (1181-1226) kwamen dieren weer volop in de belangstelling te staan. De Roomse keizer Frederik II von Hohenstaufen (1194-1250) schreef als valkenier een omvangrijk werk

over ornithologie met gedetailleerde gedragsobservaties. Albertus Magnus (*circa* 1200-1280) en Thomas van Aquino (1224-1274) vestigden opnieuw de aandacht op het werk van Aristoteles. De invloed daarvan bleef gedurende de Renaissance bestaan.

Descartes

Daarna was het vooral onder invloed van *René Descartes* (1596-1650) dat mensen (met rede) en dieren (met onredelijke instincten) als wezenlijk verschillend werden beschouwd. Het eerste systematische gedragsonderzoek begon aan het eind van de zeventiende eeuw op gang te komen. In Duitsland experimenteerde Johann Pernaer von Rosenau (1660-1731) met allerlei vogels die in gevangenschap werden gehouden. In Frankrijk werden uitgebreide gedragsstudies gemaakt van insecten, in het bijzonder mieren, door René Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757), die vooral bekend werd door zijn thermometer.

1.1 FRANSE INVLOEDEN

In de achttiende en negentiende eeuw speelde het wetenschappelijke klimaat in Frankrijk een belangrijke rol bij de eerste ontwikkelingen van het gedragsonderzoek. Eén van de voortrekkers daarbij was George Buffon (1707-1788). Hij legde in zijn omvangrijke 'Histoire naturelle' een basis voor de studie van de natuur. Een tweede was Abbé de Condillac (1715-1780), die stelling nam tegen de door Descartes benadrukte scheiding tussen mensen en dieren. De ideeën van Condillac hadden veel invloed en werden ondermeer overgenomen door de schrijvers Voltaire en Rousseau. Zowel Buffon als Condillac gaven richting aan het werk van C.G. Leroy (1723-1789), gedragsonderzoeker van het eerste uur en rentmeester aan het hof van Lodewijk XV. Leroy schreef treffende gedragsbeschrijvingen van in het wild levende dieren. Dat deed hij, merkwaardig genoeg, in de vorm van brieven aan een intieme vriendin.

Lamarck

zoölogie =
dierkunde

Transformatisme

Cuvier

Catastrofentheorie

In dezelfde periode merkte P.J. Canabis (1757-1809) de nauwe samenhang op tussen gedrag en morfologische structuren. Canabis had een grote invloed op *Jean-Baptiste Lamarck* (1744-1829), de grondlegger van de theorie van erfelijkheid van verworven eigenschappen. Lamarck was de eerste *zoöloog* die veronderstelde dat soorten geleidelijk kunnen veranderen. Hoewel de ideeën over de oorzaak van die veranderingen onjuist (in feite grotendeels onjuist) waren, was zijn concept van 'transformatisme' revolutionair voor die tijd. Hij ontketende een felle reactie onder de belangrijkste Franse zoölogen, vooral bij *Georges Cuvier* (1769-1832), de hoogste man van de Académie des Sciences in Parijs. Cuvier stelde dat soorten onveranderlijk zijn. De verschillen tussen fossielen in boven elkaar liggende geologische afzettingen schreef hij toe aan steeds complexere scheppingen. In deze *catastrofentheorie* zouden die scheppingen telkens zijn afgewisseld door enorme rampen waardoor elk (of bijna elk) leven op aarde werd vernietigd.

In de Académie des Sciences werd het gezichtspunt van Lamarck verdedigd door Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire (1772-1844). Geoffroy-Saint-Hilaire legde de nadruk op de eenheid van ontwerp binnen het dierenrijk en pleitte daarnaast voor onderzoek in het natuurlijke milieu van de dieren. Cuvier daarentegen, bleef erop hameren dat wetenschappelijk onderzoek uitsluitend in het laboratorium diende plaats te vinden. Verspreiding van de ideeën van Geoffroy-Saint-Hilaire werd tegengehouden door de veel machtiger Cuvier. De controverse bleef bestaan

tussen de zoon van Geoffroy-Saint-Hilaire, Isidore (1805-1861) en de pupil van Cuvier, Pierre Flourens. In de voortgezette polemiek gebruikte Isidore voor het eerst het woord ethologie in een betekenis die vergelijkbaar is met de huidige. Flourens legde met een aanval op Darwin in zijn 'Psychologie comparée' (1861) de basis voor de vergelijkende psychologie.

1.2 BRITSE ONTWIKKELINGEN

Op de Britse eilanden vonden ontwikkelingen plaats die vergelijkbaar waren met die in Frankrijk. Net als Abbé de Condillac zette David Hume (1711-1776) zich af tegen de ideeën van Descartes in zijn 'Treatise of human nature' (1740). Ook Hume was ervan overtuigd dat er geen wezenlijk onderscheid te maken was tussen mensen en dieren. De predikant Gilbert White (1720-1793) werd één van de eersten in een lange traditie van gedragsonderzoek aan in het wild levende vogels. White maakte gedetailleerde gedragsbeschrijvingen van de vogels die in zijn pastorietaan in Hampshire voorkwamen.

Erasmus Darwin

De grootvader van Charles Darwin, *Erasmus Darwin* (1731-1802), verzette zich sterk tegen het idee van Aristoteles van starre instincten en benadrukte het belang van leren bij dieren. De bijdrage van zijn kleinzoon Charles Darwin (1809-1882) aan het moderne gedragsonderzoek staat enigszins in de schaduw van diens rol als grondlegger van de evolutietheorie, maar is niettemin opmerkelijk. Vooral in zijn latere werken 'Sexual selection and the descent of man' (1871) en 'Expressions of the emotions in man and animals' (1872) speelt gedrag een belangrijke rol. De daarin naar voren gebrachte ideeën vormen nog steeds een belangrijke inspiratiebron voor het gedragsonderzoek.

Charles Darwin

ontogenie =
individuele
ontwikkeling

evertrebraten =
ongewervelde
dieren

vertebraten =
gewervelde dieren

Zeer belangrijk was het op gang komen van experimenteel onderzoek naar de ontwikkeling van gedrag in de tweede helft van de negentiende en het begin van de twintigste eeuw. De autodidact D.A. Spalding (circa 1840-1877) verrichtte kunstgrepen met kuikens die nog niet eens uit het ei waren gekomen. De waarde van zijn werk is lange tijd onopgemerkt gebleven. Toch kan hij beschouwd worden als de grondlegger van de studie van de embryologie, de *ontogenie* van gedrag, én van de verfijnde experimentele technieken. Spalding had invloed op het werk van de vergelijkend fysioloog G.J. Romanes (1848-1894) en dat van de psycholoog C.L. Morgan (1852-1936). Romanes was een vriend van Darwin en maakte vooral studie van het zenuwstelsel van *evertrebraten*. Morgan had ernstige kritiek op Romanes' gebrekkige methodiek. Morgan's verdienste ligt vooral in het stellen van de juiste vragen en het uitdenken van de meest kritische experimenten om die vragen te beantwoorden. Hij moet als één van de belangrijkste grondleggers van de experimentele gedragsstudie worden beschouwd.

Seksuele selectie

Aan het begin van de twintigste eeuw ontstond nog meer belangstelling voor gedragsonderzoek aan in het wild levende vogels. Aanstichter van dit alles was Edmond Selous (1858-1934), die, vooral vanuit schuilhutten observerend, probeerde Darwin's theorieën over *seksuele selectie* te onderbouwen. Hoewel zijn publicaties bijna letterlijke waarnemingsverslagen werden, en daardoor soms bijna onleesbaar, slaagde hij er toch in om anderen enthousiast te krijgen. Daaronder was ondermeer Sir Julian Huxley (1887-1975), een vermaard evolutiebioloog en broer van de schrijver Aldous Huxley.

1.3 WORTELS VAN HET GEDRAGSONDERZOEK IN NOORD-AMERIKA

Vooraf C.O. Whitman (1842-1910) gaf richting aan het biologische gedragsonderzoek in Noord-Amerika. Deze marien bioloog verrichtte, in de tijd die hem overbleef, diepgaand onderzoek naar het gedrag van duiven en insecten. In zijn duivenwerk kwam vooral de benadering van het gedrag van individuen naar voren. In feite leefde Whitman tussen zijn duiven, die hem van standplaats naar standplaats bleven vergezellen. Het duivenwerk werd voortgezet door zijn leerling W. Craig (1876-1954). Een andere leerling van Whitman, W.M. Wheeler (1865-1937) specialiseerde zich in het gedrag van insecten, met name mieren. Hij herontdekte het werk van de Fransman de Réaumur en ijverde voor de erkenning van de ethologie als wetenschapsrichting.

Een geheel andere ontwikkeling vond plaats in de groep onderzoekers die vooral in menselijk gedrag geïnteresseerd waren. De meest in het oog springende richting daarbij was het *behaviorisme*, die in 1912 door J.B. Watson (1878-1958) werd gesticht. Watson veronderstelde dat *alleen leren* van belang is bij de ontwikkeling van het gedrag. Hij ontwikkelde een *mechanistische visie* op gedrag, dat werd beschouwd als een reeks van reflexen. Daarin was hij sterk beïnvloed door het werk van de Rus *Ivan Pavlov* (1849-1936), dat rond 1900 in West-Europa en de Verenigde Staten bekend werd. Behalve Watson waren E.C. Tolman (1886-1959) en B.F. Skinner (1904-1990) de meest uitgesproken vertegenwoordigers van het behaviorisme. Hun experimenten beperkten zich tot de studie van leren bij ratten en duiven in het laboratorium. R.M. Yerkes (1876-1906) onderscheidde zich van de meeste behavioristen door zijn interesse in veel meer diersoorten, van ongewervelden tot aapachtigen, met inbegrip van de mens. Zijn opvolger, K.S. Lashley (1890-1958), verzette zich nog sterker tegen de beperktheid van het door zijn vroegere studievriend Watson ontwikkelde behaviorisme.

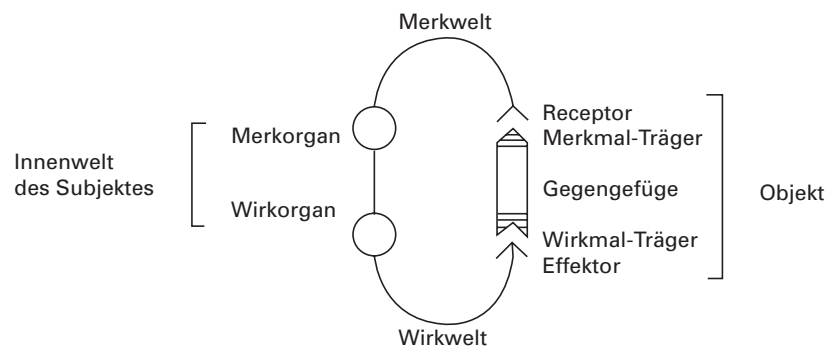
Behaviorisme
Watson
Nadruk op leren
Mechanistische visie
Pavlov

1.4 HET ONTSTAAN VAN EEN NIEUWE WETENSCHAPSRICHTING

De gedragsbiologie begon zich in het begin van de twintigste eeuw te ontplooiën in Centraal-Europa en Nederland. De fysioloog *Jakob von Uexküll* (1864-1944) zorgde daarbij voor een theoretisch uitgangspunt met zijn beschrijving van de relaties tussen zintuigen, *effectoren*, gedrag en de omgeving van het dier. Dit basismodel voor terugkoppelingen werd opgenomen in de latere fysiologische en ethologische modellen (figuur 1.1).

Von Uexküll

effector = spier of ander uitvoerend orgaan dat reageert op signalen uit het lichaam



FIGUUR 1.1 Funktionskreis van Von Uexküll

Naar: Heymer, A., *Ethologisches Wörterbuch*, Berlin, Verlag Paul Parey, blz. 71

Heinroth

Dierpsychologie

Bij het ontstaan van de moderne gedragsbiologie is ook *Oskar Heinroth* (1871-1945) van grote betekenis geweest. Als dierentuinbeheerder had hij een enorme kennis opgebouwd over het gedrag, de wijze van houden en het grootbrengen van allerlei dieren, vooral vogels. De snelgroeende populariteit van de ethologie (onderzoek in de natuurlijke omgeving) en *dierpsychologie* (onderzoek in het laboratorium) in de Duits sprekende landen moet vooral toegeschreven worden aan het werk van Heinroth.

Buytendijk

Bierens de Haan

Mechanisme

Vitalisme

De belangstelling voor de natuur, met inbegrip van diergedrag, werd in Nederland gestimuleerd door de uitgave van de Verkade-albums. De onderwijzer Jac. P. Thijssen (1865-1945) en de Artis-directeur A.F.J. Portielje (1886-1965) kunnen daarbij als sleutelfiguren worden beschouwd. Het echte onderzoek aan diergedrag werd rond 1920 geïntroduceerd door de fysioloog *F.J.J. Buytendijk* (1887-1974) aan de Vrije Universiteit in Amsterdam. Dat was (ook in de opvatting van Buytendijk) dierpsychologisch onderzoek, waarbij het accent lag op leren. Buytendijk kreeg echter vrij spoedig een grotere belangstelling voor de menselijke psyche. Zijn werk aan dieren werd rond 1930 voortgezet aan de Universiteit van Amsterdam door *J.A. Bierens de Haan* (1883-1958), een leerling en generatiegenoot. Deze zette zich scherp af tegen de *mechanistische visie* op gedrag door de behavioristen. In navolging van Buytendijk probeerde hij het dier als één groot geheel te beschouwen. In deze *vitalistische richting* in het gedragsonderzoek stonden 'instincten' centraal, maar bleef een verdere analyse daarvan buiten beschouwing. Portielje was ook een aanhanger van deze richting. Sommige ideeën van Buytendijk, Bierens de Haan en Portielje vonden navolging bij de veldornithologen E.J.W. Verwey en G.F. Makkink, en iets later bij Adriaan Kortlandt, die als student op een zeer vernieuwende wijze het gedrag van aalscholvers documenteerde met erg veel aandacht voor het individu.



FIGUUR 1.2 Von Frisch

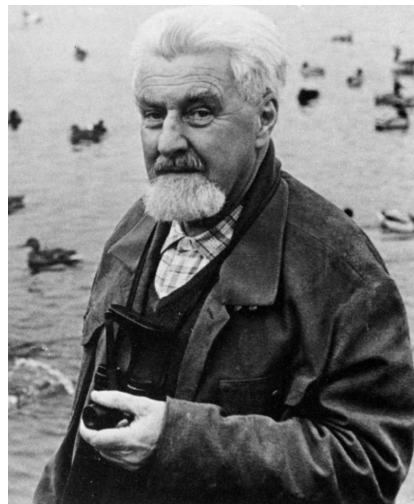
Von Frisch

De Oostenrijker *Karl Von Frisch* (1886-1982, figuur 1.2) heeft grote invloed gehad op de gedragsbiologie, hoewel hij zichzelf steeds tamelijk afzijdig heeft gehouden. Hij specialiseerde zich aanvankelijk in de zintuigfysiologie bij vissen. Al vroeg in zijn loopbaan raakte hij in een wetenschappelijk conflict met een bekend oogheekundige die beweerde dat alle

vissen en evertibraten volledig kleurenblind moesten zijn. De jonge Von Frisch verzette zich terecht tegen deze opvatting. Dat verzet moet als een belangrijke impuls worden beschouwd voor het bijenonderzoek dat hij tijdens zijn vakanties in Brunnwinkl verrichtte. Zijn belangstelling ging uit naar het gezichtsvermogen van honingbijen, maar zijn latere bekendheid berust vooral op het verfijnde communicatiesysteem tussen de werksters in het bijenvolk.

Lorenz

De eveneens uit Oostenrijk afkomstige *Konrad Lorenz* (1903-1989, figuur 1.3) speelde een nog grotere rol bij de ontwikkeling van de gedragsbiologie tot een volwassen wetenschap. Lorenz begon al op jonge leeftijd met het houden, fokken en bestuderen van dieren. Toen moest hij al sterk beïnvloed zijn geweest door het werk van Heinroth. Later werd hij ook door het werk van Von Uexküll geïnspireerd. De ideeën van Sigmund Freud hebben tijdens zijn medicijnenstudie in Wenen hun sporen nagelaten. Lorenz klom na zijn studie op tot docent in de vergelijkende anatomie en dierpsychologie. Thuis bleef hij veel tijd besteden aan het observeren van de dieren die hij hield. Daaruit verschenen verscheidene belangrijke publicaties, die niet alleen uit gedragsbeschrijvingen bestonden, maar die ook een theoretisch raamwerk boden voor het verdere gedragsonderzoek. In 1940 werd Lorenz benoemd op de leerstoel van de filosoof Kant in Königsberg (Kaliningrad). Enkele jaren later werd hij gemobiliseerd en als psychiater ingelijfd in het oostfront-leger van Hitler. In 1944 werd hij door de Russen gevangen genomen. Pas in 1948 keerde Lorenz terug naar zijn familieverblijf in het Oostenrijkse Altenberg.



FIGUUR 1.3 Lorenz

Tinbergen

Minstens even belangrijk is de Nederlander *Niko Tinbergen* (1907-1988, figuur 1.4, blz. 20) als grondlegger van de gedragsbiologie. Zijn belangstelling voor diergedrag werd gewekt door de eerder vermelde ontwikkelingen in Nederland en door zijn lidmaatschap van de Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie. Ook de begeleiding die hij tijdens zijn biologiestudie in Leiden van Verwey kreeg, is belangrijk geweest voor zijn verdere loopbaan. Tinbergen begon zijn eerste grote onderzoek bij Hulshorst op de Veluwe, waar hij als kind met zijn familie de vakantie doorbracht.



FIGUUR 1.4 Tinbergen

Dat onderzoek had betrekking op het oriëntatievermogen van de bijenwolf (*Philanthus triangulum*), een wesp die z'n larven voedt met bijen. In dat werk zijn de invloeden te bespeuren van Franse entomologen, zoals J.H. Fabre en de Oostenrijkse zintuigfysioloog Karl von Frisch. Zijn proefschrift werd in een hoog tempo afgerond, omdat hij een aanbod kreeg om gedurende een jaar onderzoek in Groenland te doen. Daar werkte hij met zijn vrouw aan het gedrag van vogels (sneeuwgorzen en grauwe franjepoten), eskimohonden en eskimo's. Na zijn terugkeer vatte hij niet alleen het werk met de bijenwolf weer op, maar startte hij ook allerlei nieuwe activiteiten. Daaronder was het werk met stekelbaarzen dat hij samen met J.J. ter Pelkwijk verrichtte, en het werk met meeuwen en sterns in het vroegere natuurreserveaat De Beer en in de Wassenaarse duinen. Tinbergen viel op als een vaardig experimentator. Rond die tijd begonnen er ook contacten met Heinroth en Lorenz te ontstaan. In 1937 bracht Tinbergen drie maanden door bij Lorenz in Altenberg.

Zie hoofdstuk 3.

Gezamenlijk werkten zij daar aan een theorie over de wisselwerking tussen *instincthandelingen* en *oriëntatiereflexen*. Tijdens de oorlog, in 1942, werd Tinbergen samen met andere docenten van de Leidse universiteit door de Duitse bezetters gevangen genomen omdat zij zich gekeerd hadden tegen het ontslag van de joodse hoogleraren. Tinbergen werd tot aan de bevrijding in een concentratiekamp ondergebracht. Enkele jaren na de oorlog accepteerde hij een aanbod om in Oxford te komen om het gedragsonderzoek in Engeland te helpen opbouwen.

Von Holst

Ook de Duitser *Erich von Holst* (1908-1962) kan als een pionier in de gedragsbiologie genoemd worden beschouwd. Deze briljante gedragsfysioloog werd beïnvloed door het werk van Heinroth, Von Uexküll en Lorenz. Von Holst maakte aannemelijk dat spontane interne activiteit van het centrale zenuwstelsel een belangrijke invloed kan hebben op gedrag.

1.5 NAOORLOGSE GEBEURTENISSEN

Rond 1950 werd het gedragsonderzoek sterk beïnvloed door felle discussies met aan de ene kant Lorenz plus volgelingen, in het bijzonder Irenäus Eibl-Eibesfeldt, en aan de andere kant Amerikaanse

*Discussies
angeboren of
aangeleerd?*

vergelijkende psychologen, waarvan T.C. Schneirla en Daniel S. Lehrman zich het heftigst roerden. De *discussies* hadden betrekking op de vraag of gedrag *aangeboren of aangeleerd* was, een thema dat sterk verwant was aan de eerdere tegenstellingen tussen vitalisten en mechanisten. Lorenz hamerde daarbij op de erfelijke aspecten en de Amerikanen verdedigden de rol van leerprocessen. Uiteindelijk leidde deze confrontatie tot de opvatting dat gedrag, zoals ieder levenskenmerk, een fenotypisch verschijnsel is, dat zich ontwikkelt door interactie tussen erfelijke aanleg en uitwendig milieu. Genen én omgeving leveren beiden onmiskenbare bijdragen aan het eindproduct en de onderdelen daarvan.

Centraal Europa

Aanvankelijk hadden ethologie en dierpsychologie de meeste beoefenaren in *Centraal-Europa*. Lorenz kreeg na zijn terugkeer uit Russische krijgsgevangenschap van het Max Planck Gesellschaft onderzoeksfaciliteiten bij de universiteit van Münster en vanaf 1958 in Seewiesen bij München. Met een groeiend aantal medewerkers en leerlingen onderzocht hij het gedrag van eend-achtigen en vissen. Na het vroege overlijden van Von Holst in 1962, werd Lorenz de directeur van het instituut in Seewiesen.

Nederland

Na het vertrek van Tinbergen naar Oxford, werd zijn werk in *Nederland* voortgezet door zijn leerlingen Gerard Baerends en Jan van Iersel. Deze laatste werd Tinbergen's opvolger in Leiden. Hij zette het onderzoek aan de bijenwolf voort en ook dat aan de stekelbaarzen. Baerends doorliep een bliksemcarrière. Na een indrukwekkend promotieonderzoek en een kort (maar invloedrijk) intermezzo als visserijbioloog, werd hij al op dertigjarige leeftijd benoemd tot hoogleraar algemene dierkunde in Groningen. Daar speelde hij een leidende rol bij het ontstaan van een onderzoeksgroep, die vanuit het centrale thema 'gedrag' uitwaaiert over een breed spectrum. Baerends probeerde greep te krijgen op de vraag hoe gedrag beïnvloed wordt door zintuigen, het (centrale) zenuwstelsel, hormonen, ontwikkelingsprocessen en erfelijkheid. Hij bracht daarvoor met succes onderzoekers van zeer verschillende pluimages bijeen.

Britse eilanden

Op de *Britse eilanden* werden Oxford en Cambridge de belangrijkste ethologische centra, van waaruit het wetenschapsgebied zich verder verspreidde. In Oxford was het Niko Tinbergen die het onderzoek aan het sociale gedrag bij meeuwen uitbouwde en die experts in uiteenlopende richtingen opleidde. Aubrey Manning, bijvoorbeeld, legde met anderen een basis voor het moderne gedragsgenetische onderzoek. Desmond Morris, werd als tv-maker een meester in het populariseren en in het beschouwen van mensen als zich gedragende wezens. David McFarland en aanvankelijk ook Richard Dawkins probeerden meer inzicht te krijgen in de directe oorzaak van gedrag, ondermeer aan de hand van modellen. Tenslotte bewerkstelligden Tinbergen en zijn vrouw met een studie over autisme (1972) dat het vakgebied een brede maatschappelijke erkenning kreeg, die leidde tot de toekenning van de Nobelprijs voor de geneeskunde aan Von Frisch, Lorenz en Tinbergen in 1973.

In Cambridge was, onder leiding van Thorpe, de zang van vogels aanvankelijk het belangrijkste onderwerp van gedragsstudie. Thorpe had Lorenz willen aantrekken als beheerder van zijn veldstation in Madingley, maar slaagde daar niet in omdat het Max Planck Gesellschaft hem voor was. Niettemin leverde ook deze groep verscheidene top-onderzoekers af, waaronder Hinde, Marler, Andrew en Bateson.

*Uitwisseling tussen
Europa en Noord-
Amerika*

De discussie met Lorenz had grote gevolgen voor de vergelijkende psychologie in Noord-Amerika. Tussen de ethologische groepen in *Europa* en de psychologische in *Noord-Amerika* werden steeds vaker onderzoekers *uitgewisseld*. Daardoor werden ook ethologische groepen gesticht in Noord-Amerika en vervaagde geleidelijk het onderscheid met de vergelijkende psychologie.

1.6 TRENDS VAN DE AFGELOPEN JAREN

Zie hoofdstuk 11.

Nature – nurture

Behavioral ecology

Seksuele selectie

Zie hoofdstuk 12.

Rond 1970 begon er steeds meer aandacht te ontstaan voor de functionele aspecten van gedrag. Daarbij stond natuurlijke selectie centraal en vormden *seksuele voortplanting* en *'altruïstisch' gedrag* de heetste hangijzers waarvoor een toereikende verklaring moest worden gevonden. De Brit William Hamilton ontwikkelde een geheel nieuwe visie op sociaal gedrag die grote invloed had op het werk van zijn landgenoten John Maynard Smith en Richard Dawkins en van de Amerikanen Robert Trivers en Edward Wilson. Deze speelden een sleutelrol bij de hoge vlucht die de sociobiologie en de gedragsecologie (behavioral ecology) zouden nemen. Omdat daarbij het belang van de erfelijkheid van gedrag op de voorgrond lag, ontstond er een sterke tegenreactie die de aangeboren-aangeleerd-discussie (*nature – nurture*) weer deed oplaaien. Dat gebeurde vooral na de publicatie van Wilson's boek 'Sociobiology, the new synthesis' in 1975. Het begrip sociobiologie kreeg door die discussie een negatieve lading, maar *behavioral ecology* (gedragsecologie), een richting waarin vrijwel dezelfde problemen centraal stonden, werd razend populair, vooral door de bijdragen van John Krebs en Nick Davies. Eén van de belangrijkste kwesties daarbij werd de keuze van een voortplantingspartner (*seksuele selectie*). Uiterlijke kenmerken bleken niet alleen de gezondheid van dit moment te onthullen, maar ook sporen van trauma's uit het verleden en van tal van erfelijke eigenschappen. Zelfs parasieten en immuunsystemen bleken een rol te spelen bij de keuze van een partner. Het onderzoek naar het voortplantingssucces van individuen kon zo'n grote vlucht nemen door de moderne DNA-technieken waarmee bloedverwantschap kan worden aangetoond.

Primatenonderzoek

Frans de Waal

De opkomst van de sociobiologie en de gedragsecologie leidde tot een nog grotere belangstelling voor het gedrag van *primaten*: apen, mensapen en ook de mens. Dit onderzoek aan primaten sloot vrijwel naadloos aan bij een traditie die was gevestigd door de Zwitser Hans Kummer, de Brit Robert Hinde (die de supervisie had over het veldonderzoek van Jane Goodall aan chimpansees), en de Nederlander Jan van Hooff. In dat onderzoek ontstonden diverse richtingen. Eén daarvan was het begrijpen van het sociale gedrag aan de hand van de ecologische omstandigheden die gelden voor de betreffende populatie of soort. Dat onderzoek, dat vrijwel alleen in het veld kan plaatsvinden, leverde tal van verklaringen voor: de sociale structuren binnen groepen, de wisselwerkingen tussen groepen en het fenomeen dat nieuwe leiders soms de aanwezige baby's doden. Een tweede richting in het primatenonderzoek richt zich veel meer op de wisselwerkingen tussen individuen. Dat onderzoek speelt zich voor een belangrijk deel af in kolonies apen die in gevangenschap leven en waar individuen vrijwel continu geobserveerd kunnen worden. Het onderzoek dat *Frans de Waal* deed in de chimpanseekolonie van het Burgers dierenpark in Arnhem kan worden beschouwd als een belangrijk startpunt van deze richting. Kenmerkend is dat men als het ware

probeert in de huid van de betrokken individuen te kruipen om ideeën op te doen. De vraag is dan hoe het dier zou moeten handelen om optimaal profijt te trekken uit die situatie. De ideeën die daaruit ontstaan worden gebruikt als uitgangspunt voor zorgvuldige waarnemingen, zo mogelijk experimenten. Op die manier zijn tal van processen zichtbaar gemaakt, variërend van het uitspelen van individuen tegen elkaar, via de verzoening na een ruzie, tot het hebben van een ‘moraal’.

Het verzet tegen de sociobiologie en de behavioural ecology was niet helemaal voorbij na de hernieuwde nature-nurture discussie. Ook de centrale gedachte dat vrijwel alle gedrag aangepast is door natuurlijke selectie kwam onder vuur te staan. Met name Stephen Jay Gould keerde zich tegen slecht onderbouwde verhalen waarin bijna elk gedrag als een *adaptatie* werd beschouwd. Gould wees erop dat diverse kenmerken van organismen als bijproduct van andere ontwikkelingen zijn ontstaan tijdens de evolutie.

Adaptaties

Causale gedragsanalyse

causaal =
oorzakelijk

In de behavioural ecology ging het vooral om de functie van gedrag. Tijdens de stormachtige opkomst van deze richting in het gedragsonderzoek, omstreeks 1980, kreeg de *causale gedragsanalyse* veel minder aandacht. Wetenschappelijk gezien, zitten er veel meer voetangels en klemmen aan de functionele benadering van gedrag, dan aan een studie van de directe oorzaken. Immers, de processen die geleid hebben tot adaptatie van gedrag aan een bepaalde functie hebben in het verleden plaatsgevonden. Er kan daarom alleen gebrekkig worden geëxperimenteerd. De directe oorzaken kunnen wel goed aan de hand van experimenten worden opgespoord. De technische mogelijkheden voor het causale-gedragsonderzoek zijn de laatste tijd enorm gegroeid, waarbij zelfs relaties kunnen worden gelegd met moleculaire processen in de hersenen. Daardoor is de causale benadering weer sterk in de belangstelling komen te staan, soms enigszins ten koste van de gedragsecologie.

Dierenwelzijn

Eén aspect van het causale-gedragsonderzoek kwam al eerder (rond 1980) in de belangstelling, toen de maatschappelijke weerstand groeide tegen de moderne bio-industrie. Er diende wetenschappelijke duidelijkheid te komen over het *welzijn van dieren* afhankelijk van hun huisvesting. Hoewel het begrip ‘welzijn’ zich nauwelijks leent voor een natuurwetenschappelijke benadering, verwachtte men dat ethologen een zinvolle bijdrage konden leveren. Die verwachting is uitgekomen. In tal van landen verschenen ethologen in landbouwkundige instituten. In Nederland was de gedragsfysioloog-etholoog P.R. Wiepkema de eerste die de leerstoel ethologie in Wageningen bezette.

Coping strategies

to cope =
opgewassen zijn
tegen

Deels uit welzijnsonderzoek, deels uit fundamenteel gedragsgenetisch, gedragsfysiologisch en gedragsecologisch onderzoek, is vrij recent een richting ontstaan waarin individuele gedragsstrategieën centraal staan. Binnen populaties blijken verschillende individuen op verschillende wijze te reageren op hun omgeving, bijvoorbeeld hoe ze ‘opgewassen zijn’ tegen bedreiging en stress. Daarom worden die strategieën gewoonlijk aangeduid met ‘*coping strategies*’. Ze blijken bij veel – vooral sociale – soorten voor te komen. Verschillen in coping strategy tussen individuen blijken vaak te berusten op erfelijke verschillen en gaan gepaard met tal van fysiologische verschillen.

2 De natuurwetenschappelijke benadering van gedrag

In de gedragsbiologie staat de natuurwetenschappelijke methodiek voorop. Daarbij wordt gezocht naar oorzaak-gevolgrelaties die op grond van waarnemingen worden verondersteld en na experimentele toetsing kunnen worden vastgesteld. In de richting die zich ontwikkelde onder invloed van Von Uexküll en Von Holst gebeurde dat door uitbreiding van kennis van de fysiologie van zintuigen en van fysiologische mechanismen die de ontvangen informatie verder verwerken en die betrokken zijn bij de productie van gedrag. Dat gebeurt nog steeds in de fysiologische psychologie. De volgelingen van Pavlov en de Amerikaanse behavioristen deden dat door het fysiologisch best bekende en meest eenvoudige gedragsmechanisme, de reflex, als basiselement te beschouwen van ingewikkeld gedrag. De richting die vooral onder invloed van Tinbergen ontwikkeld werd, verbreedde de invalshoek door naast de fysiologische oorzaak-gevolgrelaties ook evolutionaire processen te betrekken. Daarbij werd natuurlijke selectie als oorzaak beschouwd en adaptaties, ook in het gedrag, als daarvan afgeleide gevolgen. Bij Tinbergens aanpak spelen vier principieel verschillende vragen een rol, namelijk:

- Wat zijn de directe oorzaken van gedrag? (waardoor?)
- Hoe heeft het gedrag zich ontwikkeld in de loop van het leven van een individu? (waarlangs?)
- Wat is de functie of overlevingswaarde van het gedrag? (waartoe?)
- Op welke wijze heeft het gedrag in de loop van de evolutie zijn vorm gekregen? (waaruit?)

Het is niet alleen belangrijk om deze vier verschillende vragen te *onderscheiden*, maar ook om ze *gescheiden* te gebruiken. Vermenging kan leiden tot cirkelredeneringen waarbij oorzaak en gevolg niet meer helder uit elkaar worden gehouden. Sommigen vinden dan ook dat onderzoeksprojecten alleen zinnig zijn wanneer ze uitdrukkelijk vanuit slechts één van de vier mogelijke invalshoeken worden uitgevoerd. Anderen vinden dat ook een geïntegreerde aanpak nuttig kan zijn, zeker wanneer het ingewikkelde vormen van gedrag betreft. In dit boek zal bij de behandeling van sociaal gedrag zo'n geïntegreerde aanpak worden gevolgd.

2.1 DIRECTE VEROORZAKING

Zie de hoofdstukken 2 tot en met 4.

In een deel van het gedragsbiologische onderzoek worden technieken gebruikt waarmee inwendige invloeden tot stand kunnen worden gebracht of waarmee ze kunnen worden afgeleid. Voor het zenuwstelsel zijn dat elektrofysiologische, farmacologische en andere chemische technieken waardoor zenuwweefsel lokaal beschadigd, geprikkeld of afgeleid kan worden. Veelbelovend daarbij zijn technieken waarmee kan worden gevolgd in welke delen van de hersenen activiteit optreedt. Het endocriene stelsel wordt gemanipuleerd door het verwijderen van hormoonproducerende organen, het toedienen van hormonen of de directe meting van hormoonspiegels in het bloed.

In veel gedragsbiologisch onderzoek, echter, wordt met intacte dieren gewerkt waaraan geen fysiologische metingen worden verricht. Een waarnemer beschikt dan over gedragsgegevens van het dier en over gegevens van de uitwendige prikkels die kunnen inwerken op het dier. In veel theorieën over de directe veroorzaking van gedrag gaat het om de relaties tussen die gegevens, dus relaties tussen prikkels en gedrag en

relaties tussen handelingen onderling. Zo zou het plassen van een hond een reactie kunnen zijn op een ontmoeting met een soortgenoot. Het plassen en het daaropvolgende krabben met de achterpoten en achteruitschoppen van zand zouden kunnen worden opgevat als handelingen met een deels identieke veroorzaking.

2.2 ONTWIKKELINGSPROCESSEN

Zie de hoofdstukken 5 tot en met 7.

Zie par. 1.5.

Eén van de meest omstreden punten in de ontstaansgeschiedenis van de gedragsbiologie was de vraag of gedrag *aangeboren of aangeleerd* was. Die vraag is thans niet meer relevant voor de meesten door het inzicht dat gedrag, net zoals morfologische kenmerken, een fenotypisch verschijnsel is. Dergelijke kenmerken ontwikkelen zich immers in een wisselwerking tussen de erfelijke aanleg en het uitwendige milieu. Beide componenten zijn essentieel. Dat neemt niet weg dat de ontwikkeling van sommige gedragskenmerken sterker gekanaliseerd kan zijn dan die van andere. In andere woorden: bij de ontwikkeling van sommige gedragskenmerken spelen variaties in de uitwendige omstandigheden nauwelijks een rol. Zo trekken mensen uit vrijwel alle culturen bij een ontmoeting met een ander (onbewust) even de wenkbrauwen op. Omgekeerd zullen andere kenmerken zich alleen onder zeer specifieke omstandigheden ontwikkelen. Bijvoorbeeld, alleen mensen uit bepaalde culturen geven elkaar een hand bij een ontmoeting.

Het onderzoek naar de ontwikkeling van gedrag heeft betrekking op de wisselwerking tussen aanleg en omgeving. Daarbij kan wel degelijk de vraag worden gesteld wat de invloed van genen is. In dat geval wordt het gedrag vergeleken van genetisch verschillende dieren die in vergelijkbare uitwendige situaties zijn opgegroeid. Ook de invloed van ervaring kan worden onderzocht. In dat geval vergelijkt men het gedrag van dieren met verschillende ervaringen maar met een vergelijkbare genetische achtergrond. Dikwijls probeert men er dan achter te komen welke ervaring (minimaal) noodzakelijk is om op latere leeftijd een bepaald gedrag te kunnen uitvoeren en wanneer die ervaring precies moet plaatsvinden. Denk bijvoorbeeld aan de hoeveelheid zang die een vink moet hebben gehoord om als volwassen mannetje een normaal vinkenlied te kunnen zingen.

2.3 OVERLEVINGSWAARDE

Zie de hoofdstukken 8 en 9.

Ieder individu wordt onderworpen aan natuurlijke selectie. In de loop van de evolutie heeft dat ertoe geleid dat ook de gedragskenmerken van een diersoort optimaal zijn aangepast aan de omstandigheden waaronder die soort leeft. Denk bijvoorbeeld aan de verschillen in zintuiggebruik tussen zoogdieren en vogels. Zoogdieren zijn overwegend nachtactief en leven in een tweedimensionale ruimte. Vogels zijn overwegend dagactief en leven in een driedimensionale ruimte. Zoogdieren hebben een niet bijzonder goed ontwikkeld gezichtsvermogen, maar kunnen wel goed ruiken en goed horen. Vogels hebben een niet bijzonder goed ontwikkeld reukvermogen, maar kunnen wel goed zien en goed horen. Zoogdieren laten veel geursignalen achter in hun tweedimensionale ruimte voor soortgenoten, bijvoorbeeld het plasje van de hond. Vogels zijn zelf dikwijls uitgedost met diverse optische signalen die bijvoorbeeld tijdens de paarvorming worden gebruikt. In de schemering en in het donker ligt bij vogels het accent op geluidssignalen.

Een bepaald kenmerk kan in verband staan met één of meer aspecten van de omgeving van de soort. Zo'n verband wijst dan op een functie of overlevingswaarde van het kenmerk. Bijvoorbeeld, direct na het uitkomen van hun jongen brengen de oudermeeuwen de lege eischaal ver weg van hun nest. Nesten waarbij lege eischalen blijven liggen worden dikwijls leeggehaald door kraaien of andere rovers uit de omgeving. Het weghalen van de eischalen lijkt dus de functie van nestbescherming tegen rovers te hebben.

2.4 FYLOGENIE

Zie de hoofdstukken 8 en 10.

fylogenie = afstammingsgeschiedenis

taxon, mv. taxa =
soort of groep
verwante soorten

Op de laatste vraag over de evolutie van gedrag (waaruit?) kan alleen een antwoord gevonden worden door vergelijkingen tussen de gedragsrepertoires van verschillende soorten. Men kan vanuit twee verschillende invalhoeken aan zo'n vergelijking beginnen.

1 Gedragsgegevens kunnen uitkomst bieden wanneer de *fylogenetische verwantschappen* tussen soorten onduidelijk zijn. Ze kunnen dan van pas komen bij de reconstructie van de fylogenie. In de meeste gevallen echter, kunnen gedragsgegevens slechts een kleine bijdrage leveren. Veel bruikbaar daarvoor zijn moleculaire technieken, zoals DNA-DNA-hybridisatie, waarbij kan worden vastgesteld welk deel van het DNA van twee soorten identiek aan elkaar is.

2 In veel sterkere mate kunnen gedragsvergelijkingen tussen soorten inzichten verschaffen omtrent de fylogenie van het gedrag zelf. Dat geldt vooral wanneer onafhankelijke gegevens over de verwantschappen tussen de soorten beschikbaar zijn. Op die manier kunnen ideeën worden gevormd over de oervormen van gedragspatronen die bij verschillende *taxa* in verschillende richtingen geëvolueerd zijn.

2.5 SOFTWARE-VERKLARINGEN

De aanpak en de aard van de uitkomsten van de in de voorafgaande paragrafen behandelde vragen zijn verschillend. Zo zijn ideeën over veroorzaking en ontwikkeling in veel gevallen redelijk toetsbaar, omdat ze betrekking hebben op herhaalbare processen. Ideeën over functie en evolutie zijn meestal veel moeilijker toetsbaar, omdat de processen zich in het verleden hebben afgespeeld en omdat het onmogelijk is om een volledig inzicht in zo'n proces te krijgen. Niettemin leveren de vier vragen een bijdrage aan de kennis over wat men wel de programmatuur zou kunnen noemen waarover een individu moet beschikken om passend gedrag te vertonen in een voor dat individu soorteigen omgeving. In feite vormt deze analyse van de software voor gedrag het centrale thema van de gedragsbiologie. Vragen omtrent de hardware liggen op het gebied van de fysiologie, celbiologie en de genetica.

3 Relaties met andere disciplines

In het historische overzicht van het ontstaan van de gedragsbiologie is naar voren gebracht dat er wisselwerkingen hebben plaatsgevonden met een groot aantal verschillende wetenschapsrichtingen. De gedragsbiologie wordt nog steeds door heel wat andere disciplines beïnvloed. Omgekeerd worden die weer beïnvloed vanuit de gedragsbiologie.

3.1 ECOLOGIE

Vanaf ongeveer 1950 bestaan er nauwe betrekkingen met de ecologie, vooral door het contact tussen Niko Tinbergen en de ornitholoog en ecooloog David Lack. Ze werkten beiden in Oxford. Het werk van Lack had veel raakvlakken met het ethologisch onderzoek. Zijn interesse ging in de eerste plaats uit naar de functie van legselgrootte bij vogels en daarbij kwam hij telkens in aanraking met gedragsaspecten. Lack legde als eerste een verband tussen het voortplantingssysteem en de ecologie van een soort.

Rond de jaren vijftig en zestig bestonden er diverse belangrijke theorieën over de regulatie van populatiegrootte. Eén daarvan, die door David Lack en later ook door George Williams werd verdedigd, was gebaseerd op het idee dat natuurlijke selectie in eerste instantie inwerkt op individuen. Deze visie houdt ook in dat hoe meer individuen een gebied met beperkte mogelijkheden moeten delen, des te zwaarder de competitie tussen die dieren zal zijn. Een andere theorie, verdedigd door V.C. Wynne-Edwards, hield in dat natuurlijke selectie juist op het niveau van populaties werkzaam was en stond daarmee lijnrecht tegenover die van Lack. Wynne-Edwards veronderstelde dat individuen zich zodanig zouden verspreiden en voortplanten dat een optimale populatiegrootte gehandhaafd zou blijven. De eerste theorie veronderstelt dat de regulatie van populatiegrootte (mede) afhankelijk is van de dichtheid van die populatie. De argumenten voor de eerste theorie bleken uiteindelijk het sterkste. De tegenstellingen tussen de visies waren vooral gebaseerd op verschillende opvattingen over de rol van sociaal gedrag. Deze controverses hebben nogal wat invloed gehad op de theorievorming over sociaal gedrag en hebben mede geleid tot het ontstaan van de sociobiologie en de behavioural ecology. De *gedragsecologie* is nog steeds een belangrijke richting op het grensgebied van gedragsbiologie en ecologie.

Gedragsecologie

3.2 FYSIOLOGIE, ENDOCRINOLOGIE EN FARMACOLOGIE

Endocrinologie

endo = inwendig
krinein =
(af)scheiden

vertebraten =
gewervelde dieren:
zoogdieren, vogels,
reptielen, amfibieën
en vissen

In het onderzoek naar de effecten van hormonen, de *endocrinologie*, werd al spoedig ingezien dat nauwkeurige gedragsregistraties onontbeerlijk zijn. De Amerikaan Frank Beach was de eerste die deze visie in de praktijk bracht. Meer en meer wordt onderkend dat hormonen een grote invloed op gedrag hebben. De wisselwerking tussen hormonen en gedrag is ingewikkeld en vindt plaats in beide richtingen. Rond de geboorte spelen bij veel *vertebraten* de geslachtshormonen een belangrijke rol bij de seksuele differentiatie van het zenuwstelsel. Daarmee wordt de basis gelegd voor het latere mannelijke en vrouwelijke seksuele gedrag en in sommige gevallen ook voor de weerbaarheid van het individu. De hormonen die daarbij betrokken zijn hoeven niet alleen afkomstig te zijn van het jonge dier zelf. Ook hormonen van de moeder (via de baarmoeder of bij vogels via het ei) of van worpgenoten (via de baarmoeder) kunnen een invloed hebben. De timing van het voortplantingsgedrag wordt ook in belangrijke mate gestuurd door hormonen.

Neurofysiologie

neurofysiologie =
fysiologie van het
zenuwstelsel

De band tussen gedragsonderzoek en de *neurofysiologie* dateert van de tijd van Romanes in Engeland, Lashley in de Verenigde Staten en Von Uexküll in Centraal-Europa. Van een samenwerking tussen de twee richtingen werd veel verwacht rond 1950. De ethologen hadden hoog-

<i>Farmacologie</i>	farmacologie = leer van de geneesmiddelen neurotransmitter = chemische stof die bewerkstelligt dat zenuwimpulsen van de ene naar de andere cel worden doorgegeven	gespannen verwachtingen over de invloed van 'spontane' impulsen uit het centrale zenuwstelsel op het gedrag. Erich von Holst en de Amerikaan Kenneth Roeder hadden daarvoor overtuigende bewijzen gepresenteerd. Door het steeds gecompliceerder worden van beide richtingen zijn ze aanvankelijk nogal uit elkaar gegroeid. De laatste tijd is daar verandering in gekomen. Vanuit de gedragsbiologie is er een hernieuwde belangstelling voor de neurofysiologie en de <i>farmacologie</i>. Dat komt door een aantal ontwikkelingen, waaronder (1) nieuwe technieken die het mogelijk maken om bij een intact dier te volgen waar activiteit in het zenuwstelsel optreedt, (2) de grote kennis die is opgebouwd over <i>neurotransmitters</i>, (3) de gebleken samenhang tussen leerprocessen en proteïnesynthese in bepaalde hersendelen, en (4) de invloed die door diverse oscillatoren in het centrale zenuwstelsel wordt uitgeoefend op gedrag.
		3.3 GENETICA
<i>Gedragsgenetica</i>	Zie par. 1.6.	<i>Gedragsgenetica</i> ontstond doordat de Amerikaanse vergelijkend psycholoog Warren W. Tryon ratten ging selecteren die snel hun weg in een doolhof leerden vinden en ratten die dat niet of erg langzaam deden. Pas omstreeks 1950 begon er belangstelling voor de erfelijkheid van gedrag te ontstaan vanuit de ethologie, met name door leerlingen van Tinbergen, en vanuit de genetica, met name door onderzoekers die geïnteresseerd waren in mechanismen waardoor voortplantingspogingen tussen soorten worden verhinderd (isolerende mechanismen). De gedragsgenetica is nog steeds een wetenschap op het grensgebied van de vergelijkende psychologie, de ethologie en de genetica. De aandachtgebieden zijn divers van aard. Tamelijk recent is ook vanuit deze invalshoek de belangstelling voor de erfelijkheid van de eerder genoemde '<i>coping strategies</i>'.
<i>Populatiegenetica</i>		De <i>populatiegenetica</i> heeft een grote invloed gehad op de ontwikkeling van de sociobiologie en de gedragsecologie. Het boek 'The selfish gene' (1976) van Richard Dawkins is daar een sprekend voorbeeld van. Diverse theoretici die de basisideeën voor de sociobiologie leverden, zoals William Hamilton en John Maynard Smith, waren van huis uit populatiegenetici.
<i>Moleculaire genetica</i>	fitness = voortplantingsvermogen van een individu	De <i>moleculaire genetica</i> heeft een revolutie teweeg gebracht in het onderzoek over het voortplantingssucces van individuen. Dat was in de gedragsbiologie van belang bij het onderzoek naar de relatie tussen gedrag en <i>fitness</i>, vooral om seksuele selectie in natuurlijke populaties te bestuderen. Dankzij moderne DNA-technieken kunnen de verwantschapsrelaties nu feilloos worden vastgesteld.
		3.4 PSYCHOLOGIE EN PSYCHIATRIE
<i>Vergelijkende psychologie</i>		In de <i>vergelijkende psychologie</i> ontstond de belangstelling voor diergedrag, vooral omdat men via die weg inzicht in menselijk gedrag wilde krijgen. De tegenstellingen tussen de ethologie en de vergelijkende psychologie waren aanvankelijk groot, maar zijn nu grotendeels vervaagd. In Angelsaksische landen bestaat vrijwel geen verschil meer tussen onderzoekers vanuit de psychologie en de biologie die zich met diergedrag bezig houden.

Experimentele psychologie

De *experimentele psychologie* is ontstaan uit het behaviorisme en houdt zich bezig met de toetsing en ontwikkeling van leertheorieën. Deze theorieën waren gebaseerd op hooguit twee proefdiersoorten (ratten en duiven) in een onnatuurlijke laboratoriumsituatie. Vanuit de ethologie kwam daar kritiek op. Met gedragsbiologische kennis over leergedrag kunnen deze theorieën worden verbeterd. Twee punten zijn daarbij van belang. Ten eerste beschikken gedragsbiologen over gegevens die duidelijk maken dat er soortspecifieke beperkingen zijn aan de mogelijkheden om te leren. In verscheidene gevallen lijken die beperkingen functioneel te zijn en kunnen zij worden verklaard uit de wijze waarop natuurlijke selectie inwerkt op de betreffende diersoort. Ten tweede hebben gedragsbiologen vastgesteld dat bepaalde typen leergedrag dikwijls gekoppeld zijn aan bepaalde levensfasen. Het herkennen van de ouder door jonge nestvliedende vogels is daar een voorbeeld van. Omgekeerd draagt de experimentele psychologie bij aan een verdere ontwikkeling van de gedragsbiologie door de sterke methodische aanpak.

Sociale psychologie

Zie par. 1.6.

Contacten met *sociaal-psychologen en sociologen* zijn beperkt, maar aanknopingspunten zijn er voldoende. Een voorbeeld is het gedragsbiologische onderzoek over niet-verbale communicatie. De Nederlander Jan van Hooff leverde een belangrijke bijdrage met zijn analyse van de evolutie van gelaatsuitdrukkingen bij primaten. Eibl-Eibesfeldt, een leerling van Lorenz, deed dat ook door te laten zien dat diverse basale gebaren en gelaatsuitdrukkingen van mensen overal hetzelfde zijn. Zijn conclusie dat deze gebaren zich vrijwel onafhankelijk van culturele invloeden hebben ontwikkeld, werd aanvankelijk fel aangevochten vanuit de sociale wetenschappen. Toch vindt thans ook daar onderzoek plaats dat wijst op universele gedragspatronen bij de mens. Uitwisseling van ideeën vindt ook plaats over de sociale netwerken die door individuen in stand gehouden worden. Belangrijk daarbij is het al eerder genoemde onderzoek van *Frans de Waal* aan apen, aanvankelijk in Utrecht en Arnhem en later in Madison en Atlanta.

Evolutionaire psychologie

Een geheel nieuwe, maar zich stormachtig ontwikkelende richting is de *evolutionaire psychologie*. Daarin wordt het gedrag van de mens beschouwd als een aanpassing die is ontstaan door natuurlijke selectie. Het theoretische kader binnen deze richting lijkt sterk op dat van de sociobiologie, waartegen psychologen rond 1975 te vuur en te zwaard ten strijde trokken. De methoden van onderzoek komen in belangrijke mate overeen met die in de gedragsbiologie, maar het object van onderzoek is de mens. De nadruk ligt vrij sterk op de selectiekrachten die hebben ingewerkt in de periode dat de mens als jager en verzamelaar aan de kost kwam.

Speltheorie

ESS

kan niet door
andere strategieën
verdrongen worden

Speltheoretische modellen zijn vooral in de economie en krijgskunde ontwikkeld en worden thans ook in de psychologie en sociologie gebruikt om inzicht te krijgen in interacties tussen mensen. Rond 1975 is de speltheorie ook geïntroduceerd binnen de gedragsbiologie door John Maynard Smith. Daarbij ging het om het begrijpen van interacties tussen dieren vanuit een evolutionair perspectief. De speltheorie diende daarbij om de '*Evolutionair Stabiele Strategieën*' (ESSen) te ontdekken en om te begrijpen in hoeverre samenwerken en bedriegen loont. Hoewel deze doelstelling niet geheel overlapt met de invalshoek van psychologen, levert de speltheoretische aanpak wel mogelijkheden voor vruchtbare samenwerking.

Oontwikkelings-
psychologie

Rond 1960 toonde de Amerikaanse psycholoog Harry Harlow aan dat jonge rhesusaapjes zich alleen normaal ontwikkelden wanneer ze een band met een (kunst)moeder konden aangaan en ervaring konden opdoen met leeftijdsgenoten. Hij vermoedde dat zijn conclusies ook van toepassing waren voor de mens. Tien jaar later ontdekte de Londense psychoanalyticus en *ontwikkelingspsycholoog* John Bowlby allerlei parallellen tussen aspecten van de moeder-kindrelaties bij mensen en vroege leerprocessen bij nestvliegender vogels. Bowlby was vooral geïnteresseerd in de vraag hoe en wanneer een binding tussen individuen tot stand komt en in de effecten van een scheiding tussen de individuen tijdens dat bindingsproces. Hij stelde vast dat jonge kinderen die geen goede binding hebben kunnen vormen met een vaste verzorger, er ook op latere leeftijd niet in slagen om sterke relaties met anderen op te bouwen. Bowlby is hevig aangevallen door vakgenoten. Omgekeerd kregen ethologen, zoals Blurton Jones en Montagner, belangstelling voor de ontwikkelingspsychologie met onderzoek aan het sociale gedrag van kinderen op crèches en kleuterscholen.

Psychiatrie

De eerste modellen van gedrag van Lorenz lijken enigszins geïnspireerd door die van Freud. Een directe invloed is echter onwaarschijnlijk. Bowlby beïnvloedde de *psychiatrie* met ethologische ideeën over de ontwikkeling van gedrag. Ook de studie van de Tinbergens (1972) over autisme heeft de aandacht van psychiaters getrokken en de rol van gedragsbiologen in het psychiatrische onderzoek versterkt.

3.5 ARCHEOLOGIE EN ANTROPOLOGIE

antropos = mens
antropobiologie =
fysische
antropologie

De archeoloog Louis Leakey kreeg belangstelling voor diergedrag omdat hij de evolutie van de mens slechts voor een deel kon afleiden uit een vergelijking van skeletten van fossiele en recente primaten. Inzicht in het gedrag van primaten zou extra aanwijzingen kunnen geven. Zo werd op zijn initiatief het onderzoek gestart aan het sociale gedrag van de wilde chimpansees van Gombe door Jane Goodall. Dat werk heeft veel invloed gehad op de gedragsbiologie en de *antropobiologie*, waaronder (vooral in Angelsaksische landen) ook het onderzoek aan primaten wordt gerekend. Het heeft ook geleid tot veel nieuwe onderzoeksprojecten aan apenpopulaties in hun natuurlijke omgeving. Daaruit bleek onder meer dat er culturele overdracht van gedrag plaatsvindt en dat er een nauwe samenhang bestaat tussen sociale organisatie en de ecologische omstandigheden waaronder de verschillende soorten leven.

culturele
antropologie =
volkenkunde

Ook in de *culturele antropologie* wordt steeds meer een gedragsbiologische aanpak gevolgd, zowel in de manier van waarnemen, als in de probleemstelling. Eibl-Eibesfeldt legde vooral nog de nadruk op een objectieve beschrijving van het gedrag en het identificeren van universele gedragspatronen van de mens. Sommige moderne antropologen echter bestuderen natuurvolkeren vanuit een zuiver gedragsecologisch perspectief. Hun aanpak verschilt daarbij nauwelijks van die van hun collega's die apenpopulaties bestuderen.

3.6 TOEPASSINGEN

De gedragsbiologie en de hierboven genoemde disciplines hebben in het algemeen wederzijds van elkaar geprofiteerd. Voor enkele wetenschapsgebieden gaat de invloed slechts in één richting. De gedragsbiologie

speelt daarbij vooral de rol van een technisch hulpmiddel. Dat gebeurt onder meer bij de ontwikkeling van nieuwe geneesmiddelen. Voordat die middelen op de markt worden toegelaten, moeten de giftigheid en de mogelijke bijwerkingen nauwkeurig worden onderzocht. Het onderzoeken van de effecten van een lage dosis op gedrag geeft aanzienlijk meer inzicht dan de klassieke methode, waarbij gezocht wordt naar de (te hoge) dosis die dodelijk is voor de helft van de proefdieren. Ook bij de ontwikkeling van psychofarmaca is de tussenkomst van een gedragsbioloog belangrijk. Deze stoffen moeten namelijk op een zeer specifieke manier ingrijpen op gedrag. Daarom is, sterker dan bij de meeste andere geneesmiddelen, een uiterst verfijnde testprocedure noodzakelijk.

4 Samenvatting

De filosoof Descartes heeft het gedragsonderzoek geen goede dienst bewezen door een fundamenteel onderscheid te maken tussen mens en dier. Tot op heden heeft dat heel wat discussie veroorzaakt. In Frankrijk begon rond 1800, in een kring rond de zoölogen Lamarck en Cuvier, de belangstelling voor diergedrag te ontstaan. Op de Britse eilanden gebeurde dat in dezelfde periode rond Erasmus en Charles Darwin (grootvader en kleinzoon). Dat leidde daar tot experimenteel onderzoek over de ontwikkeling van gedrag en tot een traditie van veldonderzoek aan vogels. In de Verenigde Staten kwam in het begin van de twintigste eeuw het *behaviorisme* op, waarin leren werd beschouwd als de sturende factor voor gedrag. De *ethologie* en *dierpsychologie* (veld en laboratorium), de toenmalige richtingen in het gedragsonderzoek, ontstonden vooral in Centraal Europa en Nederland onder invloed van Von Uexküll, Heinroth, Von Frisch, Lorenz, Tinbergen en Von Holst. De Nederlanders Buytendijk en Bierens de Haan speelden een eigen rol met een *vitalistische* richting die zich afzette tegen de behavioristen. De periode na de tweede wereldoorlog werd gekenmerkt door discussies over de vraag of ingewikkeld gedrag was *aangeboren* (Lorenz) of *aangeleerd* (behaviorisme). Die controverse werd voor velen opgelost door gedrag te beschouwen als een *fenotypisch kenmerk*, dat zich ontwikkelt uit een wisselwerking tussen genen en omgeving.

Het vertrek van Tinbergen naar Oxford had grote invloed op de ontwikkeling van de gedragsbiologie op de Britse eilanden, maar ook in Centraal Europa en in Nederland kwam de gedragsbiologie tot bloei. Rond 1975 kwamen de *sociobiologie* en de *gedragsecologie* nogal stormachtig op, vooral na de publicatie van boeken van Wilson en Dawkins. Omdat daarbij nogal wat nadruk werd gelegd op de erfelijkheid van gedrag, laaide de aangeboren-aangeleerd (*nature-nurture*) discussie opnieuw op. De opkomst van de sociobiologie leidde tot een verhoogde belangstelling voor onderzoek aan het gedrag van primaten, onder andere dat van Frans de Waal. De wat doorgeschoten nadruk die in de sociobiologie werd gelegd op *adaptaties*, riep enig verzet op en verschoof de aandacht weer naar het causale gedragsonderzoek. Door de intensivering van de veehouderij werden rond 1980 gedragsbiologen ingeschakeld bij het onderzoek naar het *welzijn* van dieren. Zowel in dat welzijns-onderzoek als in tal van andere richtingen van de gedragsbiologie is thans veel aandacht voor individuele gedragsstrategieën (*coping strategies*).

De gedragsbiologie zoekt (zoals elke natuurwetenschappelijke discipline) naar oorzaak-gevolgrelaties. Naast de benadering van het behaviorisme (gebaseerd op *reflexen*) en die van de gedragsfysiologen (gebaseerd op verbreding van *fysiologische kennis*) werkte Tinbergen een aanpak uit, waarin vier vragen centraal staan. In de eerste plaats kunnen door middel van experimenten de *directe oorzaken van gedrag* worden beschouwd (de vraag waardoor). Ten dele heeft dat met de fysiologie te maken, ten dele met prikkels uit de buitenwereld. In de tweede plaats kan worden onderzocht *hoe gedrag zich bij een individu ontwikkelt* (de vraag waarlangs). Ook daarbij kan men experimenteel te werk gaan. Ten derde kan de *functie van gedrag* worden onderzocht door gedrag te beschouwen als een adaptatie die door natuurlijke selectie is ontstaan (de vraag waartoe). Experimenten zijn mogelijk, maar in beperkte mate. Tenslotte kan worden onderzocht hoe het gedrag in de loop van de *evolutie* is ontstaan (de vraag waaruit). De belangrijkste manier om daar achter te komen, berust op vergelijkingen tussen soorten.

Gedragsbiologie is een wetenschapsgebied met raakvlakken aan veel andere disciplines. De *ecologie* is daarbij erg belangrijk, vooral waar het gaat om onderzoek naar de functie van gedrag. De gedragsecologie kan worden beschouwd als een compleet geïntegreerde richting in het gedragsonderzoek. Ook de *fysiologie* is van grote betekenis, maar dan voor het onderzoek naar de directe oorzaken van gedrag, waarbij het (centrale) zenuwstelsel en hormonen sleutelrollen vervullen. De *genetica* is van belang voor de ontwikkeling van gedrag (aangeboren-aangeleerd), maar ook voor het theoretisch fundament van de sociobiologie, èn, sinds vrij kort, voor het analyseren van voortplantingssucces van individuen. Met de *psychologie* bestaan tal van raakvlakken die dikwijls geleid hebben tot intensieve samenwerking: met vergelijkende, experimentele, sociale en ontwikkelingspsychologie en ook met de psychiatrie. De *antropologie*, waaronder ook veel onderzoek aan primaten wordt gerekend, raakt intensief verweven met de gedragsecologie. Tenslotte, binnen het *toxicologische onderzoek* is de gedragsbiologie geïntroduceerd als een nuttige methode.

Literatuur

- Hinde, R.A., *Ethology. Its nature and relations with other sciences*. Oxford, Oxford University Press, 1982.
- Roëll, D.R., *De wereld van instict. Niko Tinbergen en het ontstaan van de ethologie in Nederland (1920-1950)*. Rotterdam, Erasmus Publishing, 1996.
- Thorpe, W.H., *The origins and rise of ethology*. London, Heinemann Educational Books Ltd, 1979.
- Tinbergen, E.A. and N. Tinbergen, 'Early childhood autism, an ethological approach'. In: *Adv. Ethology* 10, 1-53, 1972.

Blok 2

Veroorzaking van gedrag

Fysiologische uitgangspunten

1	Basiselementen in de veroorzaking van gedrag	36
1.1	De black box	36
1.2	Spieren	37
1.3	Andere effectoren	38
1.4	Zintuigen	39
1.5	Het centrale zenuwstelsel	40
1.6	Hormonen	41
2	Regelkringen	42
2.1	De reflexboog	42
2.2	Reflexen	43
2.3	Reflexketens	45
2.4	Terugkoppelingen	45
2.5	Invloeden vanuit het centrale zenuwstelsel	47
3	Complexe regelsystemen	48
3.1	Neurotransmitters, hormonen en neuropeptiden	50
3.2	Centra in de hersenen	50
3.3	Coördinaten in de hersenen	52
4	Samenvatting	52

Literatuur	53
------------	----

Hoofdstuk 2

Fysiologische uitgangspunten

Een fascinerend stukje film dat ik van een collega te zien kreeg, toonde een ‘biddende’ torenvalk, opgenomen met een hogesnelheidscamera. De valk was zo’n vijftien meter boven de grond en bleef door een speciale vleugelslag op precies dezelfde plaats tegen de wind in hangen. De filmcamera had vast op een statief gestaan en in het filmbeeld was een dradenkruis geprojecteerd. Het was alsof je door een telescoopvizier keek. Het lichaam van de valk was voortdurend in beweging rond het snijpunt van de kruisdraden, maar het oog van de valk leek wel in dat snijpunt vast te zitten (Videler, 1997). Kennelijk is deze vogel in staat om zijn complexe bewegingen zodanig te sturen dat er een volkomen stilstaand beeld van de aarde – vijftien meter onder hem – op z’n netvlies valt. Dat is natuurlijk erg handig als je heel precies moet duiken naar dat kleine muisje dat zich daar argeloos vertoont.

Een ijsvogel en een reiger doen het vaak anders. Ze kijken boven water en pakken een vis onder water. Ze hebben te maken met de brekings-index op het grensvlak van lucht en water. Daardoor is de exacte richting waar de vis zich bevindt moeilijker te bepalen. Ijsvogels en reigers maken dikwijls gebruik van driehoeksmeting. Als er een geschikte prooi binnen hun bereik komt kijken ze goed, bewegen hun kop naar een andere positie, kijken nog eens goed en duiken of happen dan pas toe.

Zelf sturen we onze bewegingen ook op zo’n manier dat we de dingen die ons interessant toelijken zo statisch mogelijk op ons netvlies krijgen. Vanuit een auto of de trein draaien je ogen mee, bijvoorbeeld met een groepje koeien dat op een Paulus Potter-achtige wijze de schaduw van een boom heeft opgezocht. In het geval dat er in dat groepje ook nog een stier zou zitten met belangstelling voor die koeien, wordt de oogbeweging ongetwijfeld aangevuld met een hoofdbeweging. Vanaf de tribune bij een motorrace, worden niet alleen oog en hoofd bewogen bij het passeren van je favoriet, maar ook je complete lichaam. Meestal gebeurt dat allemaal onbewust.

Homeostase

definitie

Het vasthouden van een relatie tussen het oog en een waargenomen object kan worden opgevat als een vorm van *homeostase*.

Homeostase is – binnen het organisme – het handhaven van een constante toestand die nodig is voor bepaalde levensprocessen.

Andere voorbeelden zijn de regulatie van onze lichaamstemperatuur, ons evenwicht en onze energiereserves. Het lichaam zit barstensvol met fysiologische mechanismen die dit kunnen bewerkstelligen. Heel belangrijk daarbij zijn *terugkoppelingen*. Het moet immers steeds duidelijk zijn of er al voldoende is bijgestuurd. Voor snelle acties levert het *zenuwstelsel* het beste instrumentarium. Voor langdurige of veelomvattende acties zijn hormonen dikwijls geschikter. Zowel het zenuwstelsel als het *endocriene (hormonale) stelsel* hebben talrijke terugkoppelmogelijkheden. Bovendien zijn beide stelsels aan elkaar gekoppeld via het

Terugkoppeling
Zenuwstelsel

Endocriene stelsel

Hypofyse
Hypothalamus

Zie ook figuur 2.4.

hypofyse-hypothalamussysteem in de hersenen. Het zenuwstelsel en het endocriene stelsel zijn beide van essentieel belang in de veroorzaking van gedrag.

1 Basiselementen in de veroorzaking van gedrag

Productie van
gedrag

Ontvangen van
informatie

Inwendige
koppeling tussen
informatie en
gedrag

Gedrag is een eigenschap van een dier waarmee het iets kan veranderen aan zijn relatie tot de omgeving. Het kan bijvoorbeeld een andere positie in de ruimte kiezen of opvallender worden door kleurverandering of geurstoffen. Ontwikkelingsprocessen leiden ook tot een andere relatie met de omgeving, maar verlopen trager dan gedrag. Een eerste vraag die dan opkomt is: *over welke middelen beschikt een dier om gedrag te produceren?* De veranderingen in de relatie tussen dier en omgeving zijn zelden willekeurig. Een dier dreigt bijvoorbeeld alleen wanneer er een rivaal in de buurt is en paart in de regel alleen met een soortgenoot van de andere sekse. Dat betekent dat bij de uitvoering van gedrag gebruik wordt gemaakt van informatie over de uitwendige omgeving. Een tweede vraag die kan worden gesteld is: *over welke middelen beschikt een dier om de nodige informatie uit de buitenwereld te ontvangen?*

De informatie die ontvangen kan worden, is bij veel dieren behoorlijk complex. Het gedrag dat vertoond kan worden, is in veel gevallen ook ingewikkeld. Zo kunnen sommige handelingen in verschillende situaties worden vertoond. Dat betekent dat de schakelingen tussen de middelen om informatie te ontvangen en die om gedrag te produceren ingewikkeld moeten zijn. Daar komt nog bij dat dezelfde informatie bij hetzelfde dier niet altijd hoeft te leiden tot hetzelfde gedrag. Er is geen één op één relatie! Dit suggereert dat gedrag ook nog beïnvloed kan worden door de inwendige toestand van het dier. Daarbij zou men kunnen denken aan eerder ontvangen informatie en aan inwendige periodiciteit. De derde vraag is dan: *over welke middelen beschikt een dier om een inwendige koppeling tot stand te brengen tussen de ontvangen informatie uit de buitenwereld en het gedrag?*

1.1 DE BLACK BOX

De voorgaande drie vragen kunnen worden verduidelijkt aan de hand van figuur 2.1. Het dier wordt daarin voorgesteld als een rechthoek, waarbinnen een gedragsbioloog die met intacte dieren werkt, geen metingen kan verrichten. De rechthoek wordt daarom ook wel de *black box* genoemd. Dat begrip is afkomstig van de Amerikaanse behaviorist Edward Tolman. Deze wilde zo objectief mogelijk te werk gaan door alleen het waarneembare gedrag te onderzoeken, ook in de menselijke psychologie. Gesprekken met proefpersonen vond hij geen betrouwbare basis voor onderzoek. Ze zouden gemakkelijk kunnen leiden tot interpretaties die gekleurd werden door kennis over het eigen geestelijk functioneren. Hij beschouwde de mens als een gesloten doos waarvan de inhoud geraden moest worden op grond van reacties op prikkels uit de omgeving.



FIGUUR 2.1 Black box

Output Effectoren	effector = bewerker chroma = kleur efferent = afleidend	Vanuit de rechterzijde van de black box is een pijl getekend. Dat is de uitvoer (<i>output</i>) ofwel een schematische weergave van gedrag. Dat wordt geproduceerd door de <i>effectoren</i> : vooral spieren, maar ook klieren en pigmentcellen (<i>chromatoforen</i>). De rechterkant van de rechthoek wordt de <i>efferente</i> zijde genoemd.
Input Zintuigen	afferent = aanvoerend	Naar de linkerzijde van de black box loopt ook een pijl. Dat is de invoer (<i>input</i>) ofwel een schematische weergave van de informatie uit de buitenwereld. Een deel van die informatie wordt opgevangen door de <i>zintuigen</i> . De middelen om informatie uit de buitenwereld te ontvangen, zijn dus gelokaliseerd aan de linker of de <i>afferente</i> zijde van de black box.
		Gedragsbiologen kunnen alleen gegevens verzamelen over het <i>voor hen waarneembare gedrag</i> van het dier en over de <i>voor hen waarneembare informatie</i> uit de buitenwereld voor dat dier. De kans is daardoor groot dat een gedragsregistratie <i>onvolledig</i> is en dat de registratie van de informatie uit de buitenwereld <i>onnauwkeurig</i> is omdat deze slechts gedeeltelijk overlapt met de door het dier ontvangen informatie.
		Gedragsbiologen verrichten meestal geen metingen aan de processen die zich binnen de black box afspelen. Toch is hun interesse juist wel op de werking van die black box gericht. Inzicht in die werking proberen zij langs een indirecte weg te krijgen, namelijk door het analyseren van 1 de samenhang tussen verschillende gedragscomponenten en 2 de samenhang tussen prikkels uit de buitenwereld en gedrag. Verder kunnen gedragsbiologen natuurlijk gebruik maken van ideeën en conclusies over de werking van de black box van onderzoekers uit andere wetenschapsrichtingen. Belangrijk daarbij zijn 1 de fysiologische kennis over het centrale zenuwstelsel, 2 de endocrinologische kennis over de werking van hormonen, en 3 de gevoeligheid van de zintuigen.
		1.2 SPIEREN
Bewegings-effectoren		Bewegingen komen tot stand door middel van <i>bewegingseffectoren</i> . Dat zijn structuren die een beweging tot stand brengen. Daardoor kan een dier reageren op veranderingen in zijn uitwendige en inwendige milieu. Het kan ook zelf zo'n verandering bewerkstelligen. Spieren zijn verreweg de belangrijkste bewegingseffectoren. Zij kunnen door middel van samentrekking de houding en de beweging van een organisme regelen.
Dwarsgestreepte spieren		Spieren zijn op grond van microscopische bouw en functie in twee groepen te verdelen: dwarsgestreepte en gladde spieren. <i>Dwarsgestreepte spieren</i> zijn samengesteld uit enkele duizenden spiervezels. De dwarsstreping is een gevolg van de afwisseling van lichte en donkere banden in de vezels. De samentrekking van deze spieren ontstaat onder invloed van impulsen die komen uit <i>axonen</i> van het centrale zenuwstelsel.
Gladde spieren	axon = lange uitloper van zenuwcel autonoom = zelfstandig	Dwarsgestreepte spieren kunnen snel in actie komen en zijn daarom erg geschikt voor goed controleerbare bewegingsfuncties. <i>Gladde spieren</i> zijn veel langzamer, maar hebben een groter uithoudingsvermogen. Zij zijn opgebouwd uit vezels of cellen en missen de dwarsstreping. Samentrekking kan op diverse manieren tot stand komen: (1) <i>autonoom</i> , (2) onder invloed van een zenuwnet dat in veel gladde spieren aanwezig is, (3) rechtstreeks uit het centrale zenuwstelsel, of (4) onder invloed van

stofwisselingsproducten of enkele hormonen. De voor de buitenwereld waarneembare bewegingen van de hogere dieren zijn voor het overgrote deel het gevolg van werking van dwarsgestreepte spieren.

Afzonderlijke gedragselementen zijn vrijwel altijd ingewikkelde combinaties van samentrekkingen en verslappingsen van verschillende spieren. Daarom valt er alleen met kennis over de werking van geïsoleerde spieren nog vrijwel niets te begrijpen over de veroorzaking van gedrag. De gedragsbiologische belangstelling voor spieren is vooral gericht op hun onderlinge coördinatie. De belangrijkste pionier in dat onderzoek was de al eerder genoemde *Von Holst*.

Zie hoofdstuk 1,
par. 1.4.

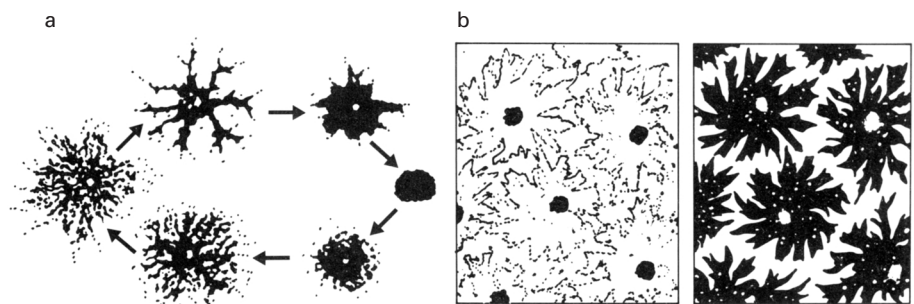
1.3 ANDERE EFFECTOREN.

Het directe gevolg van een spierbeweging is meestal dat de positie van het dier in zijn uitwendige omgeving verandert. Spierbewegingen kunnen ook andere gevolgen hebben die van invloed zijn op de relatie tussen dier en omgeving. *Geluiden* zijn daarvan een duidelijk voorbeeld. Ze worden bijna altijd door middel van spierbewegingen geproduceerd, maar de bewegingen zijn dikwijls veel minder opvallend dan hun directe gevolgen. Denk aan de zang van een vogel, of aan een gesprek tussen mensen.

Geluiden

De afgifte van allerlei stoffen door dieren kan veroorzaakt worden door spierbewegingen, maar kan ook onafhankelijk daarvan plaatsvinden. Dikwijls zijn die stoffen erg belangrijk voor de relatie tussen dier en omgeving. Soms lijken ze speciaal te zijn ontworpen om bepaalde effecten bij soortgenoten te bewerkstelligen, zoals het opzoeken van de verspreider van de stof (lokstoffen) of juist het vermijden van de plaatsen waar de stof is achtergelaten. Dergelijke gespecialiseerde stoffen worden *feromonen* genoemd. De klieren waarmee ze geproduceerd worden, moeten evenals spieren tot de effectoren worden gerekend.

Feromonen



FIGUUR 2.2 Microscopische opname van chromatoforen van vertebraten

a Melanofoor tijdens de aggregatie- (boven en rechts) en tijdens de dispersiefase (onder en links); de fasen verlopen niet geheel identiek. Naar: Van der Lek.

b Schema van licht- en donkeraanpassing van een stukje vissenhuid.

Chromatoforen

De pigmentcellen of *chromatoforen*, die bij veel lagere vertebraten voorkomen, zijn ook effectoren. Ze hebben een grillige omtrek met veel vertakte uitlopers, maar wel een onveranderlijke vorm. De kleurstofdeeltjes zitten als een *suspensie* in het protoplasma van de cel. Zij kunnen een donkere kleur veroorzaken wanneer ze over de hele cel worden

suspensie =
zwevend in een
vloeistof

dispersie =
verspreiden
aggregatie =
samenklonteren

verspreid (*pigmentdispersie*), maar ook vrijwel onzichtbaar worden wanneer ze op één plek in het protoplasma worden geconcentreerd (*pigmentaggregatie*, zie figuur 2.2). Deze processen worden via het autonome zenuwstelsel of via de hypofysehormonen geregeld. De regeling door zenuwen werkt sneller, de hormonale houdt langer stand.

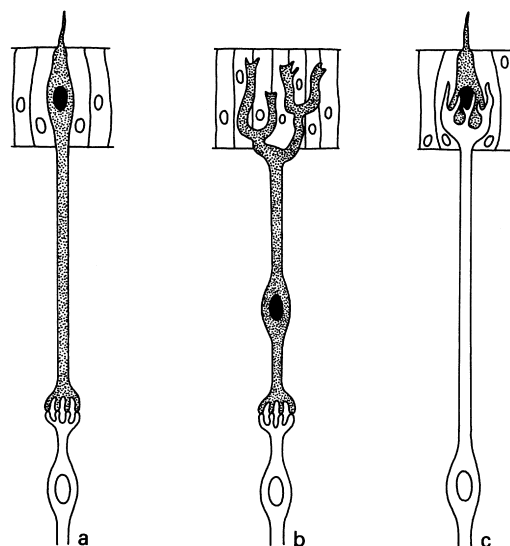
1.4 ZINTUIGEN

Receptoren

receptor =
ontvanger

Zintuigen

De informatie uit de buitenwereld kan door een dier worden ontvangen met behulp van *receptoren*. Dat zijn gespecialiseerde cellen die gevoelig zijn voor bepaalde prikkels. Receptoren kunnen geïsoleerd voorkomen, maar zijn meestal verenigd tot *zintuigen*. Dat zijn meer of minder gecompliceerde organen die bestaan uit een opeenhoping van gelijksoortige zintuigcellen ingebed in ander weefsel. Prikkeling van het zintuig leidt tot een verandering van het aantal pulsjes dat per tijdseenheid door de zenuwcel wordt geproduceerd.



FIGUUR 2.3

Sterk vergrote schematische weergave van zintuigcellen (gestippeld) en de uiteinden van de daarmee verbonden zenuwcellen (wit).

- a primaire zintuigcel
- b bipolaire zintuigcel
- c secundaire zintuigcel

Naar: Kahn

Primaire zintuigcel

Men onderscheidt drie typen receptoren. De *primaire zintuigcel* is een voor prikkelontvangst gespecialiseerde zenuwcel in de opperhuid met een naar binnen gericht axon (figuur 2.3a). Dit type zintuigcel is kenmerkend voor de evertrebraten en komt verder voor in het oog en het reukorgaan van de vertebraten.

Bipolaire zenuwcel

dendriet = korte
vertakte uitlopers
van zenuwcel

De *bipolaire zintuigzenuwcel* (figuur 2.3b) ontvangt prikkels via de uiteinden van *dendrieten* die in de buitenste cellaag zijn doorgedrongen. De cel zelf ligt naar binnen met een nog verder naar binnen gericht axon. Vooral tastzintuigen bestaan uit dit type zintuigcel.

Secundaire zintuigcel

De *secundaire zintuigcel*, ten slotte (figuur 2.3c), bezit geen eigen zenuwuitloper, maar wordt omgeven door vertakkingen van een zenuwcel. Dit laatste type is kenmerkend voor receptoren waarmee de positie in de ruimte (bijvoorbeeld evenwicht) en geluid kan worden waargenomen.

De prestaties van de zintuigen van dieren doen in veel gevallen niet onder voor die van de mens. Dat is een handicap voor gedragsbiologen. Zij zullen zich steeds moeten realiseren dat proefdieren reageren op prikkels die zijzelf niet kunnen waarnemen. Alleen de gevoeligheid voor lichtprikkels is bij de mens goed ontwikkeld en vergelijkbaar met die van vogels. Er zijn maar weinig zoogdiersoorten die dit evenaren. De gevoeligheid voor geluid is bij de mens matig ontwikkeld. De meeste zoogdier- en vogelsoorten leveren betere prestaties: nemen zwakkere geluiden waar, een breder frequentiespectrum, en scheiden kort op elkaar volgende geluiden beter. In vergelijking met de meeste zoogdieren is de gevoeligheid voor chemische prikkels bij de mens erg slecht ontwikkeld. Verder zijn er dieren die elektrische velden kunnen waarnemen en dieren die gevoelig zijn voor andere vormen van magnetisme.

Proprioceptoren

proprius = eigen

Een bijzondere groep van zintuigen wordt gevormd door de *proprioceptoren*, die, gelokaliseerd in spieren en pezen, reageren op veranderingen in rek. Een proprioceptor geeft het dier informatie over de directe gevolgen van de activiteit van zijn effectoren. Ook in spieren die een constante kracht uitoefenen kunnen de signalen uit de proprioceptoren veranderen door de invloed van uitwendige factoren op de belasting van die spier.

1.5 HET CENTRALE ZENUWSTELSEL

Hersenen

Ruggenmerg

Sensorisch

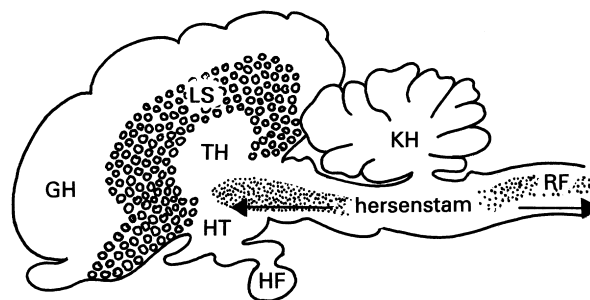
Motorisch

dorsaal = rugzijde

sensus = zintuig

ventraal = buikzijde

Bij de vertebraten bestaat het centrale zenuwstelsel uit de *hersenen* (figuur 2.4) met de kopzenuwen en het *ruggenmerg* met de *dorsale sensorische wortels* en de *ventrale motorische wortels*. De hersenen zijn sterk ontwikkeld bij de hogere vertebraten. De sterkste ontwikkeling heeft in de voorhersenen plaatsgevonden. De kleine hersenen en het ruggenmerg zijn bij alle vertebraten ongeveer even sterk ontwikkeld.



FIGUUR 2.4 Schematische aanduiding van de ligging van enkele anatomische hoofdafdelingen van het centrale zenuwstelsel.

HT: hypothalamus; RF: reticulair formatie; GH: grote hersenen; KH: kleine hersenen; LS: limbisch systeem; TH: thalamus; HF: hypofyse

Naar: De Ruiter, 1973

Bij de bestudering van de functie van het centrale zenuwstelsel zijn onderzoekers uit diverse wetenschapsrichtingen betrokken: anatomie,

<i>Neurobiologie</i>	neuron = zenuw	histologie, fysiologie, farmacologie, gedragsbiologie en biofysica. Samen wordt dit veld <i>neurobiologie</i> genoemd. Doelstelling is het begrijpen van de neurale mechanismen die ten grondslag liggen aan gedrag.
<i>Funcities:</i> <i>Afstellen output op input</i>		Het centrale zenuwstelsel kan beschouwd worden als de belangrijkste schakelkast binnen het dier. Alle informatie die door de zintuigen wordt doorgegeven, komt daar via de zenuwen terecht. Verder komen er vrijwel alle opdrachten naar de effectoren vandaan. Het centrale zenuwstelsel heeft ten minste vier belangrijke <i>funcities</i> : – Het afstellen van de activiteit van de effectoren op de via de zintuigen binnenkomende informatie. De eenvoudigste regelkring tussen zintuig en effector via het zenuwstelsel is de reflexboog.
<i>Coördinatie effectoren</i>	locomotie = voortbeweging	– Coördinatie van de activiteit van verschillende effectoren. Daarbij kan gedacht worden aan ritmische bewegingen zoals <i>locomotie</i> , maar ook aan ingewikkelde houdingen waarbij een groot aantal spieren betrokken is.
<i>Verwerken sensorische input</i>		– Analyse, classificatie en herkenning van de via de zintuigen binnenkomende informatie. Soms kan die informatie enorm ingewikkeld zijn. Denk bijvoorbeeld aan de informatie van visuele beelden. Er zullen hoge eisen aan deze eigenschap gesteld worden wanneer een dier te maken heeft met veel verschillende typen prikkels die allemaal op verschillende manieren moeten worden beantwoord.
<i>Bijstellen inwendige toestand</i>		– Vastleggen van een deel van de via de zintuigen binnengekomen informatie (geheugen) en daarmee bijstellen van een inwendige toestand. Die inwendige toestand kan weer van invloed zijn op de regulatie van de activiteit van de effectoren.

1.6 HORMONEN

<i>Neurohormonen</i>		Het centrale zenuwstelsel geeft niet alleen via de zenuwbaan snelle boodschappen door aan de organen en de effectoren van het lichaam, maar ook (langzamer) via de bloedbaan. De activiteit van bepaalde onderdelen van het lichaam wordt door middel van <i>neurohormonen</i> geregeld. Deze worden bij de vertebraten vooral door het hypothalamus-hypofysesysteem (figuur 2.4) geproduceerd. Hoogstwaarschijnlijk staat de productie van alle hormonen onder invloed van het centrale zenuwstelsel. Toch wordt bij de vertebraten en enkele andere diergroepen slechts een deel van de hormonen door het centrale zenuwstelsel zelf geproduceerd. De activiteit van de meeste buiten de hersenen gelegen <i>endocriene organen</i> wordt gereguleerd door neurohormonen, soms via de tussenkomst van andere endocriene organen.
	endo = binnen krinein = afscheiden	
<i>Hormonen</i>		<i>Hormonen</i> zijn specifieke chemische stoffen die na synthese en afgifte door de cellen in het endocriene orgaan door diffusie in de bloedbaan terechtkomen en door het hele lichaam worden getransporteerd. Zo bereiken hormonen alle organen, maar slechts één of enkele organen (<i>doelorganen</i>) kunnen reageren op de aanwezigheid van een bepaald hormoon. De reactie bestaat uit het starten, versnellen, of afremmen van bepaalde processen in de cellen in het doelorgaan. Dat kunnen ook cellen zijn van effectoren, zintuigen of zenuwstelsel. Via die weg kunnen hormonen enorme effecten hebben op gedrag. Vooral de hormonen van de <i>gonaden</i> (testosteron, oestrogeen en progesteron) en de <i>gonadotrope hormonen</i> van de hypofyse zijn belangrijk in het onderzoek van voortplantingsgedrag en agressie.
<i>Doelorganen</i>		
<i>Gonadotrope hormonen</i>	gonade = geslachtsorgaan gonadotrope hormonen = de gonaden beïnvloedend	

Hormoonmoleculen circuleren vrij in het lichaam en hebben een betrekkelijk lange levensduur. Processen van lange duur, zoals de voortplantingsactiviteit, de lichaamsgroei, de stofwisseling en de water- en ionenhuishouding, worden dan ook vrijwel altijd door hormonen gereguleerd.

2 Regelkringen

Kort na 1900 verscheen een boek van de Brit Sir Charles Sherrington over diens studie aan reflexen. Door dat werk ontstond een visie op gedrag, waarbij dieren als tamelijk eenvoudige automaten werden beschouwd, die op prikkels van buiten konden reageren met een keten van reflexmatige activiteit. Gedrag werd vooral beschouwd als een spieractiviteit die tot stand komt door middel van de directe zenuwverbindingen tussen de spieren onderling en tussen zintuigen en spieren. De coördinerende rol van het centrale zenuwstelsel werd daarbij onvoldoende onderkend.

De inzichten in de rol van het centrale zenuwstelsel zijn intussen sterk veranderd. Dat wil nog niet zeggen dat we nu volledig moeten afstappen van het idee dat een dier (of een mens) zich als een automaat zou gedragen. Het idee dat zo'n automaat eenvoudig zou zijn, klopt in ieder geval niet.

Regelmechanismen

Om gedrag te kunnen vertonen dat bij de uitwendige situatie én bij de inwendige toestand van het dier past, zal het moeten beschikken over ingewikkelde *regelmechanismen*. Het zal actief moeten worden wanneer die activiteit gewenst is, het zal actiever moeten worden wanneer er meer activiteit gewenst is, het zal minder actief moeten worden wanneer het vereiste activiteitsniveau lager ligt, en het zal moeten stoppen wanneer er geen activiteit meer gewenst is. Dat betekent dat er ook allerlei *terugkoppelingen* nodig zijn over de effecten van het uitgevoerde gedrag.

Terugkoppelingen

2.1 DE REFLEXBOOG

Reflexboog

Zie par. 1.4.

synaps =
contactpunt tussen
zenuwcellen

De eenvoudigste neurale regelkring is de *reflexboog* (figuur 2.5). Het klassieke voorbeeld daarvan is de kniepeesreflex. Daarbij wordt met een slag onder de knieschijf de met de kniepees verbonden dijspier plotseling gerekt. Daardoor worden de daarin gelegen rek-receptoren geprikkeld. Het gevolg daarvan is dat via de axonen van de *bipolaire zintuigzenuwcellen* een signaal naar het ruggenmerg wordt gezonden. In het ruggenmerg vormt deze sensorische vezel (afferente vezel) een *synaps* met een motorneuron (efferente vezel) dat weer eindigt op de motorische eindplaat van dezelfde dijspier. Via deze weg kan binnen zeer korte tijd een samentrekking van die spier teweeg worden gebracht. Daardoor strekt het been.

*Geen schakelingen
tussen ruggenmerg
en receptor*

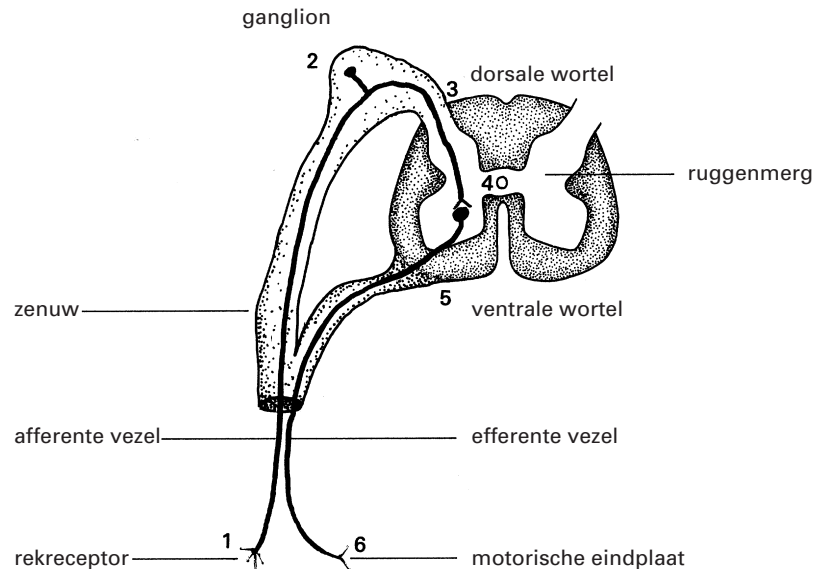
sensorisch = afferent

De eenvoudigste reflexboog omvat maar *drie cellen*: een bipolaire zintuigzenuwcel, een motorneuron en een effectorcel. Alle reflexbogen van het ruggenmerg zijn gekenmerkt door de volgende eigenschappen:

- De *sensorische neuronen* tussen receptor en ruggenmerg overbruggen altijd het *volledige traject* (1-4).
- De cellichamen van de sensorische neuronen liggen altijd buiten het ruggenmerg in de *dorsale wortelganglia* (2).

- De axonen van de sensorische neuronen komen het ruggenmerg altijd via de *dorsale wortels* binnen (3).
- De axonen van de *motorische neuronen* verlaten het ruggenmerg altijd via de *ventrale wortels* (5).

motorisch = efferent



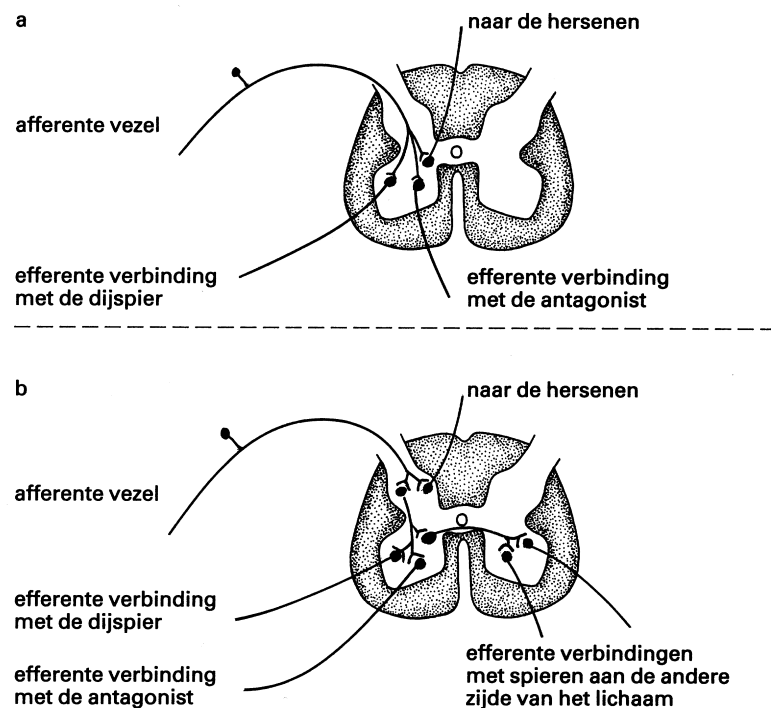
FIGUUR 2.5 De reflexboog

2.2 REFLEXEN

De kniepeesreflex kan tamelijk goed worden opgewekt wanneer de slag onder de knieschijf onverwachts wordt toegediend. In de gevallen waarin men zich kan voorbereiden op de slag blijft de reflex soms achterwege. Dat betekent dat het regelmechanisme ingewikkelder is dan gesuggereerd wordt in figuur 2.6. Inderdaad, een axon vormt slechts zelden synapsen met maar één zenuwcel en een zenuwcel wordt meestal door meerdere axonen beïnvloed (figuur 2.6a, blz. 44)).

de antagonist is de spier die in tegenovergestelde richting werkt

Het sensorische axon zou bijvoorbeeld ook synapsen kunnen vormen met neuronen die de *antagonist* van de dijspier beïnvloeden of met neuronen die boodschappen naar de hersenen doorsturen. Ook zou het motorneuron dat naar de dijspier gaat, geprikkeld kunnen worden via sensorische impulsen uit andere spieren en vanuit de hersenen. Bij veel reflexbogen is tussen de sensorische en motorische neuronen binnen het ruggenmerg nóg een neuron geschakeld (figuur 2.6b, blz. 44). De mogelijkheden voor beïnvloeding van buiten de reflexboog worden dan nog groter. Die invloeden komen nu binnen via synapsen met twee verschillende zenuwcellen.



FIGUUR 2.6 Reflexschakelingen

Inhibitie

inhibitie = remming

Lang niet alle reflexen hebben tot gevolg dat een spier samentrekt. Spieren kunnen ook via een reflexboog tot verslappening worden gebracht. Dit verschijnsel wordt *inhibitie* genoemd. Elk neuron produceert spontaan elektrische pulsjes. Via sommige synapsen wordt het aantal pulsjes per tijdseenheid verhoogd, via andere gaat het aantal pulsjes juist naar beneden. Dat laatste gebeurt bij *inhibitie*. Tijdens een samentrekkingsreflex van een spier kan – door *inhibitie* – de antagonist tot verslappening worden gebracht. Hierdoor kan worden voorkomen dat het dier in een kramptoestand geraakt, of dat er spieren scheuren. Immers, als de antagonist van een samentrekkende spier niet zou verslappen, zouden de rekceptoren plotseling geprikkeld worden. De antagonist zou daardoor ook reflexmatig kunnen samentrekken.

Latentie

Reflexen hebben verschillende eigenschappen die in meer of mindere mate ook bij ingewikkeld gedrag tot uitdrukking komen. Zo is de reactie op een prikkel altijd gekenmerkt door een zekere *latentie*, dat is de tijd tussen prikkeling en reactie. Deze latentie hangt bij reflexen af van (1) de lengte en de geleidingssnelheid van de axonen, (2) het aantal neuronen en dus van het aantal synapsen dat zich in de reflexboog bevindt, en (3) van de traagheid van de spier.

Na-ontlading

De reactie op een prikkel hoeft niet altijd te stoppen wanneer de prikkel ophoudt. De duur en de sterkte van deze *na-ontlading* hangt af van de sterkte van de prikkel.

Summatie

Een reflex kan ook het gevolg zijn van verschillende prikkels, die op verschillende tijdstippen via dezelfde receptor binnenkomen, of op hetzelfde tijdstip via verschillende receptoren. Dit verschijnsel, waarbij elke reflex het gevolg is van meerdere prikkels, wordt *summatie* genoemd.

Opwarmen

Sommige reflexen verschijnen niet onmiddellijk met hun maximale sterkte. Dat gebeurt pas na herhaalde prikkeling: elke volgende prikkeling levert een nieuwe, sterkere reflex op. Bij deze reflexen is sprake van een zekere mate van *opwarmen*.

Vermoeidheid

Omgekeerd kan na herhaald prikkelen de intensiteit van de reflex afnemen. Dit proces wordt *vermoeidheid* of *gewenning* genoemd. De verminderde reactie is meestal niet het gevolg van uitputting van de spieren. Dezelfde spier kan dan door andere prikkels wél weer tot volledige samentrekking worden gebracht.

2.3 REFLEXKETENS

Reflexketens

Men zou zich kunnen voorstellen dat eenvoudige bewegingspatronen, zoals ritmisch terugkerende locomotiebewegingen, via *ketens van ruggenmergreflexen* tot stand komen. Cycli van bewegingen (samentrekking en verslapping) van diverse spieren zouden via reflexschakelingen in een vast tempo kunnen worden gegenereerd. De rol van reflexen kan echter alleen met zekerheid worden vastgesteld wanneer de invloed van de hersenen wordt uitgeschakeld. Dat kan bij sommige dieren door achter de hersenen het ruggenmerg door te snijden. Dergelijke 'preparaten', die uiteraard maar een beperkte levenduur hebben, noemt men *spinale dieren*. Een belangrijk argument voor het belang van reflexketens is dat de cyclus van locomotiebewegingen bij sommige spinale dieren nog steeds mogelijk is. Spinale haaien, bijvoorbeeld, blijven met hun lichaam een golfachtige locomotiebeweging maken die via reflexverbindingen wordt doorgegeven.

Spinale dieren

Afferente zenuwverbindingen

Men kan zich afvragen in hoeverre de informatie uit de spieren belangrijk is, met andere woorden, wat de rol is van de *afferente zenuwverbindingen* met het ruggenmerg. Die verbindingen kunnen verbroken worden via een snede door de betreffende dorsale wortels. Een poot van een zoogdier waarvan de afferente zenuwverbindingen met het ruggenmerg zijn verbroken, kan meestal niet meer deelnemen aan locomotiebewegingen. Gecoördineerde locomotie blijft wel mogelijk door de andere poten. Dergelijke waarnemingen suggereren dat *proprioceptieve informatie* van wezenlijk belang is. Voor de lagere vertebraten zoals vissen en amfibieën is niet alle proprioceptieve informatie noodzakelijk. De spinale haai is nog steeds in staat de locomotiebeweging te maken nadat in een deel van de lichaamssegmenten de dorsale wortels van het ruggenmerg zijn doorgesneden. Er zijn ook experimenten gedaan met padden waarvan de afferente verbindingen van sommige poten waren verbroken. Deze dieren bleken gecoördineerde locomotiehoudingen en -bewegingen te kunnen vertonen wanneer een poot, waarvan de afferente verbindingen nog wél intact waren, werd geprikkeld of bewogen.

2.4 TERUGKOPPELINGEN

Reflexen bieden de mogelijkheid om snel te reageren op bepaalde zintuiginformatie. In beperkte mate bieden ze ook de mogelijkheid om te toetsen of die reactie inderdaad heeft geleid tot het gewenste effect. Dat zou kunnen door de reactie te laten voortduren totdat de zintuigen weer dezelfde informatie doorgeven als vóór er gereageerd moest worden. Dergelijke regelmechanismen lijken niet erg geschikt om complex gedrag

Constante toestand

te coördineren, maar wel om een bepaalde *constante toestand* te handhaven. Bijvoorbeeld, de spanning in de armspieren van een zeiler zou reflexmatig aangepast kunnen worden aan de veranderende krachten die door wind en water op het zeil en het roer worden uitgeoefend.

Umwelt

Zie hoofdstuk 1,
par. 1.4 en
figuur 1.1.

De eerste ideeën over complexere regelmechanismen zijn gebaseerd op die handhaving van een constante toestand. *Jakob von Uexküll* veronderstelde dat zintuigen en effectoren van een dier een nauwe relatie hebben met het gedrag ten opzichte van aspecten uit de omgeving. De 'Umwelt' van een dier bestaat alleen uit die aspecten die via de zintuigen worden doorgegeven. Daaronder bevinden zich objecten waarvan de herkenning van levensbelang is. Zij fungeren als sleutels om bepaald voorgeprogrammeerd gedrag te sturen. Het gedrag zal voortduren totdat het object uit de 'Umwelt' van het dier verdwenen is door middel van het gedrag. Von Uexküll haalde daarbij dikwijls het gedrag aan van het vrouwtje van de teek. Na de paring wordt het gedrag gericht op het vinden van bloed. Nadat ze zich volgezogen heeft, legt ze eieren en sterft. Om aan bloed te komen, klimt zo'n vrouwtje eerst omhoog in een boom of struik. Het zal daar blijven zitten, soms maandenlang, totdat het de geur van boterzuur waarneemt. Dat is een bestanddeel van de geur van veel zoogdieren. Bij het ontdekken van boterzuur laat het vrouwtje zich vallen, verliest haar gevoeligheid voor die geur en gaat op zoek naar een warm plekje. Daar zal het zich in veel gevallen kunnen volzuigen met bloed.

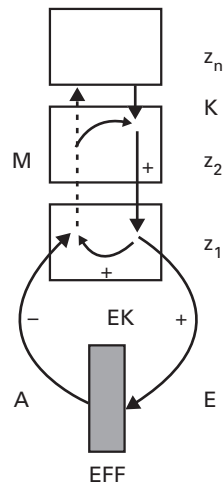
Zie hoofdstuk 1,
par. 1.4.

Re-afferentie-principe

Rond 1950 verrichtte *Von Holst* baanbrekend werk op het gebied van de regelmechanismen voor bewegingen. Hij verwierp de theorie dat locomotie vrijwel uitsluitend door reflexen gereguleerd zou worden. Daarvoor had hij nogal wat aanwijzingen. In één van de proeven waar dat uit bleek was een zweefvlieg in het midden van een van binnen verticaal gestreepte cilinder op een platform gezet. Als de cilinder ging draaien draaide het dier reflexmatig bij, maar zodra het dier zelf ging lopen in een stilstaande cilinder veranderde de beweging dikwijls in een snel tollen om de eigen as. Om dergelijke verschijnselen te verklaren, voerde Von Holst de begrippen *re-afferentie* en *efferentie-kopie* in (figuur 2.7).

Von Holst bouwde daarmee voort op de ideeën van Von Uexküll over de handhaving van een constante toestand. Hij veronderstelde dat tegelijk met de commando's naar de effectoren bepaalde coördinatiecentra informatie ontvangen over de te verwachten effecten van die commando's. Deze *efferentie-kopie* wordt daarop vergeleken met de terugkerende informatie uit de receptoren: de *re-afferentie*. Pas wanneer beide typen van informatie met elkaar in overeenstemming zijn, wordt het commando naar de effector beëindigd. Omgekeerd, wanneer door invloeden van buitenaf de afferente input veranderd wordt, zal weer een nieuw commando naar de effector worden gegeven. Dit principe stelt het dier in staat om een onderscheid te maken tussen veranderingen in zintuiginformatie over de omgeving die door het *eigen gedrag* (efferentie-kopie = re-afferentie) en die door *invloeden van buitenaf* (eerst alleen re-afferentie) veroorzaakt worden. Het re-afferentieprincipe blijkt bijvoorbeeld uit het visuele beeld dat we met ons oog waarnemen. Wanneer we zelf bewegen of ons hoofd bewegen, en dus een efferentie-kopie van de te verwachten effecten genereren, blijft het subjectieve beeld stilstaan. Wanneer we worden blootgesteld aan een bewegende omgeving, zoals het landschap vanuit een treinraampje, en dus beschikken over de re-afferentie, blijft

het subjectieve beeld eveneens gedurende redelijk lange perioden stilstaan. Dat beeld uit het treinraampje is extra interessant omdat re-afferentie geassocieerd wordt met passief voortbewogen worden. Het waarnemen van een vertrekkende trein vanuit een trein die nog stilstaat, wekt daarom dikwijls de illusie op dat de trein waarin je zelf zit vertrekt.



FIGUUR 2.7 Het re-afferentieprincipe

Het zenuwcentrum Z_1 coördineert de motoriek en de sensorische informatie van de effector EFF. Dat centrum wordt beïnvloed door één of meer overkoepelende controlecentra Z_2 tot en met Z_n . Een commando K van Z_n resulteert in een efferent signaal E en tegelijkertijd in een kopie van dat signaal EK dat binnen het zenuwcentrum Z_1 vergeleken wordt met de afferente terugkoppeling A (dus de re-afferentie). Wanneer het plus- en het minsignaal elkaar compenseren, gebeurt er verder niets, maar wanneer dat niet het geval is, wordt een melding M naar de controlecentra gezonden, waardoor opnieuw een commando K kan worden gegeven.

Naar: Von Holst en Mittelstaedt, 1950

2.5 INVLOEDEN VANUIT HET CENTRALE ZENUWSTELSEL

Reflexen vormen in veel gevallen geen toereikende verklaring voor de coördinatie van spierbewegingen, zelfs niet wanneer het gedrag erg eenvoudig is. Von Holst vond dat vissen waarvan alle dorsale wortels van het ruggenmerg waren doorgesneden, volkomen gecoördineerde vinbewegingen kunnen maken. Coördinatie door reflexen is dan uitgesloten. De efferente verbindingen van deze verschillende vinnen moeten dan wel gebruik maken van *dezelfde*, centraal gelegen, *ritmegenerator*.

Die coördinatie valt aanvankelijk weg bij *spinale vissen*, dus vissen waarvan het ruggenmerg van de hersenen gescheiden is. Bij dergelijke dieren beginnen enige tijd na de operatie de vinnen zwembewegingen te vertonen. Aanvankelijk zijn die bewegingen niet gecoördineerd. Het begin van die bewegingen valt niet samen voor de verschillende vinnen, en de periode van die bewegingen kan in het begin ook volledig verschillend zijn. Dat betekent dat elk van die vinnen een eigen ritmegenerator bezit. Na verloop van tijd blijkt dat het ritme van de beweging van sommige vinnen volledig aangepast wordt aan het ritme van de beweging van andere vinnen. De vin wordt als het ware meegesleurd. Von Holst noemde dit het *magneet-effect*. Soms is de beweging die van een vin

Gemeenschap-
pelijke ritme-
generator

Spinale vissen

Magneet-effect

Superpositie-effect

afgeleid kan worden nogal ingewikkeld. Het patroon kan vaak worden herleid tot invloeden van andere vinnen die in een andere fase zijn. Dit werd het *superpositie-effect* genoemd. Zowel het magneeteffect als het superpositie-effect kan worden waargenomen in gevallen waarin afferente verbindingen van de dominerende vinnen zijn verbroken. De coördinatie van vinbewegingen lijkt dus vooral plaats te vinden vanuit de hersenen, maar het ruggemerg kan delen van deze taak overnemen.

Op dit moment is bijna iedereen overtuigd van de rol van het centrale zenuwstelsel bij de coördinatie van gedrag. Zelfs uiterst simpele gedragscomponenten, zoals het ademritme, worden op centraal niveau gereguleerd. Ritmegeneratoren zijn ook aangetoond voor veel ingewikkelder processen, zoals de dagelijkse periodiciteit in gedrag.

3 Complexe regelsystemen

Homeostase
Sympathische
zenuwstelsel

Bijniermerg:

adrenaline en
noradrenaline

Amygdala

= amandelkern

Hypothalamus:

CRH = cortico-
tropin releasing
hormone

Hypofyse:

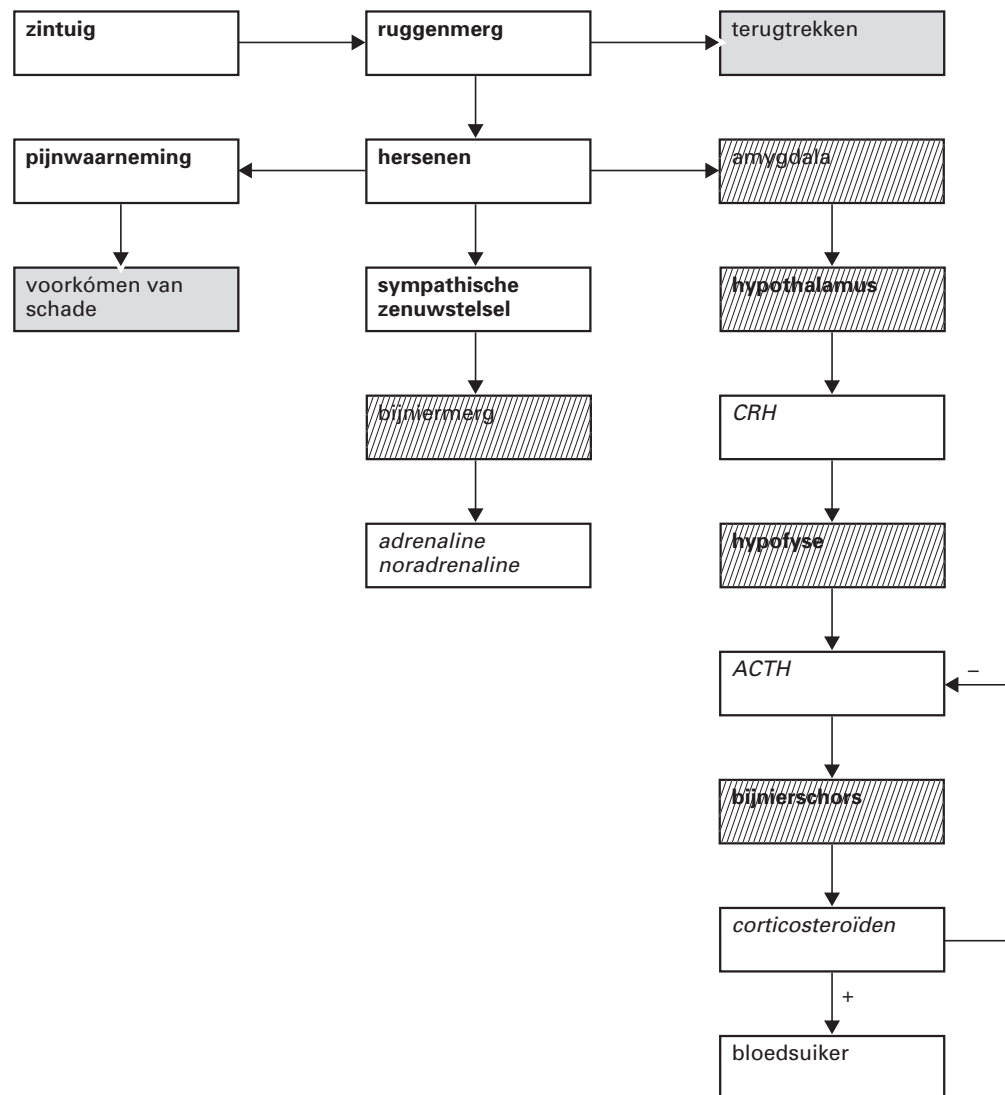
ACTH = adreno-
corticotropin
hormone

Bijnierschors:

corticosteroiden

Bloedsuiker

De eenvoudigste tot dusverre besproken regelkring is de ruggemerg-reflex, waarbij zonder tussenkomst van de hersenen actie wordt ondernomen op een binnenkomend signaal. Voorbeeld (zie figuur 2.8) is het reflexmatig terugtrekken van een hand van een hete kachel. Dat terugtrekken vindt al plaats voordat er pijn wordt gevoeld. Dat gebeurt pas wanneer de prikkel via een ander kanaal naar de hersenen is gevoerd. Die pijnervaring kan de regelkring uitbreiden. Het zou bijvoorbeeld zinnig kunnen zijn om de hand onder koud stromend water te koelen om de schade te beperken. Ook dat is een vorm van *homeostase*, die – in dit voorbeeld – tot stand komt via het (centrale) zenuwstelsel. De regelkring kan nog verder worden uitgebreid. De pijnprikkel kan het lichaam in een alarmtoestand brengen. Het *sympathische zenuwstelsel* wordt daardoor geactiveerd en zet het *bijniermerg* aan tot de productie van *adrenaline* en *noradrenaline*. Ook wordt een kern geactiveerd die in beide hersenhelften dicht tegen de thalamus en hypothalamus ligt, de *amygdala*. Dat leidt tot de productie van het hormoon *CRH* in de *hypothalamus*. Dat hormoon zet de *voorkwab van de hypofyse* aan tot de productie van het hormoon *ACTH*, dat de *bijnierschors* weer aanzet tot de productie van *corticosteroiden*. Daardoor stijgt het *bloedsuikergehalte* en is het lichaam gereed voor actie. In deze keten van reacties zitten weer tal van terugkoppelingen ingebouwd. Bijvoorbeeld als er veel corticosteroiden circuleren wordt de afgifte van ACTH weer geremd.



FIGUUR 2.8 Een deel van de invloeden in een complex regelsysteem. De verschillende componenten van het (centrale) zenuwstelsel zijn vet aangegeven, de hormonen cursief, gedrag tegen een grijze achtergrond en hormoon-producerende organen tegen een gearceerde achtergrond.

3.1 NEUROTRANSMITTERS, HORMONEN EN NEUROPEPTIDEN

*Neurotransmitter**Peptidehormoon*

peptidehormoon is groot, opgebouwd uit aminozuren

Steroïdhormoon

steroïdhormoon is klein, basis-structuur: vier koolstofringen

*Neuropeptiden**Chemische communicatie*

In het bovenstaande voorbeeld gaat de regulering via het zenuwstelsel vrijwel naadloos over in hormonale regulering. Dat lijkt misschien opmerkelijk, maar bij nadere beschouwing is het niet zo bijzonder. De communicatie tussen zenuwcellen verloopt namelijk ook via hormoonachtige stoffen, de zogeheten *neurotransmitters*. Van de hormonen kunnen twee groepen worden onderscheiden: de peptide-hormonen, die hun werking via celmembranen uitoefenen, en de steroïdhormonen, die hun werking vooral via de celkernen uitoefenen. *Peptidehormonen* werken snel, zeker wanneer de afstand tussen de plaats van afgifte en het doel gering is. Voorbeelden van peptidehormonen zijn vasopressine dat een belangrijke rol vervult bij de waterhuishouding en insuline. Voorbeelden van *steroïdhormonen*, die wat trager werken, zijn testosteron, oestrogeen, progesteron en de corticosteroiden. Neurotransmitters zijn verwant aan de peptidehormonen. In de synapsen is voor neurotransmitters de afstand tussen de plaats van afgifte en het doel wel bijzonder klein, in de orde van 25 nanometer ($25 \cdot 10^{-9}$ m). De prikkeloverdracht kan daardoor in korte tijd plaatsvinden, in de orde van 0,5-1,0 milliseconde.

Vooral in de hersenen, maar ook op andere plaatsen in het lichaam, worden tal van verschillende *neuropeptiden* gevormd die, net als de transmitters in de synapsen, de activiteit van zenuwcellen kunnen beïnvloeden. De snelheid waarmee die beïnvloeding plaatsvindt hangt vanzelfsprekend ook weer af van de afstand tussen de plaats waar het neuropeptide gevormd wordt en de plaats waar het zijn invloed moet uitoefenen. Die afstand is uiteraard groter dan de afstand voor neurotransmitters in de synapsen, maar dikwijls toch nog opmerkelijk kort. Op de plaats waar een specifiek neuropeptide zijn invloed moet uitoefenen bevinden zich in de membraan van de zenuwcel receptoren die alleen voor dat neuropeptide gevoelig zijn.

Er bestaan nogal wat verschillende neuropeptiden. Elk wordt op specifieke plaatsen geproduceerd en de receptoren voor elk bevinden zich ook weer op specifieke plaatsen. Sommige neuropeptiden (en tal van geneesmiddelen) zijn in staat om de werking van andere neuropeptiden tegen te gaan door de receptoren te blokkeren. Dit alles betekent dat er in de hersenen niet alleen via zenuwverbindingen berichten worden doorgegeven, maar dat ook *chemische communicatie* van kolossale betekenis is. De peptidehormonen functioneren op een vergelijkbare wijze als de neuropeptiden, maar dan door het hele lichaam. Steroïdhormonen werken, zoals al is opgemerkt, vooral via de celkernen, ook door het hele lichaam. In de hersenen kunnen ze cellen aanzetten tot de productie van neuropeptiden.

3.2 CENTRA IN DE HERSENEN

Sommige hersendelen zijn onontbeerlijk voor de uitvoering van bepaalde typen van gedrag. Dat hoeft nog niet te betekenen dat dit gedrag binnen deze hersendelen wordt gecoördineerd. Deze delen zouden bijvoorbeeld ook de verbinding kunnen vormen tussen coördinatiemechanismen.

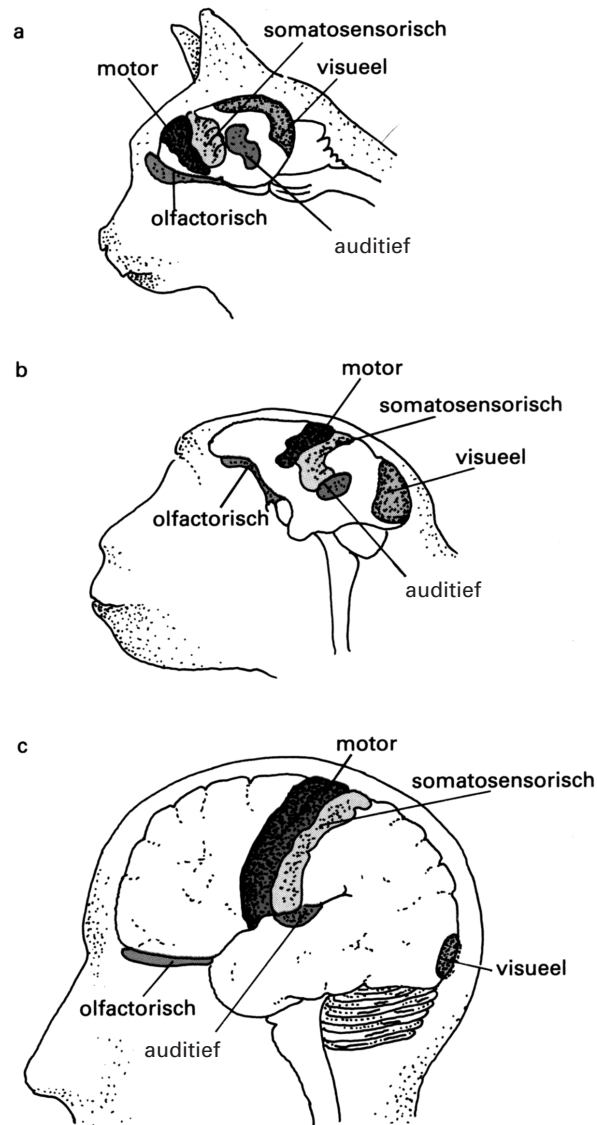
Er is vrij veel bekend over de plaats waar zich elementaire processen in de hersenen afspelen. Zo zijn de gebieden op de hersenschors waar de zintuiginformatie gedecodeerd wordt (*visuele, auditieve, olfactorische* en

visueel = zien

auditief = horen
 olfactorisch = ruiken
 somatosensorisch =
 voelen via huid en
 spieren

somatosensorische gebieden) en die waar de commando's naar de effectoren gegenereerd worden (motorische gebieden) zeer nauwkeurig gelokaliseerd (figuur 2.9). Binnen de somatosensorische en de motorische gebieden kunnen verder nog met grote precisie de gebieden worden aangegeven die betrekking hebben op de afzonderlijke lichaamsdelen.

Ingewikkeld gedrag bestaat echter uit een combinatie van activiteiten van verschillende lichaamsdelen. De motorische schorsgebieden kunnen dus hooguit worden beschouwd als subroutines voor de programma's die de coördinatie van gedragspatronen moeten bewerkstelligen.



FIGUUR 2.9 De sensorische en motorische gebieden op de hersenschors bij een kat, een aap en een mens.

Naar: Keeton, 1979

*Circadiaanse
 ritmiek*

circa = ongeveer
 dies = dag

De regulatie van de *circadiaanse ritmiek* kan worden beschouwd als een elementair proces van een andere orde. Deze ritmiek kan, voor zover het zoogdieren betreft, worden verstoord door uitschakeling van de in de

supra-optische kern
= kern die ligt
boven de plaats
waar sommige
zenuwvezels uit het
oog kruisen naar de
tegenoverliggende
hersenhelft

retina = netvlies van
het oog

hypothalamus gelegen *supra-optische kern*. Die kern komt verder in aanmerking als regelcentrum omdat er een directe verbinding met de *retina* bestaat, waarlangs het inwendige ritme zou kunnen worden bijgesteld door informatie van buiten. Tenslotte blijkt dat afleiding van de elektrische activiteit van die kern ook een circadiaans ritme oplevert, zelfs wanneer de kern van het omringende zenuwweefsel gescheiden wordt.

3.3 COÖRDINATIE IN DE HERSENEN

Thalamus
Reticulaire formatie
Hypothalamus
Limbische systeem

Voor de coördinatie van ingewikkeld gedrag komen enkele centraal gelegen hersengebieden in aanmerking: de *thalamus* met zijn verbindingen naar hersenstam en ruggenmerg, de *reticulaire formatie*, de onder de thalamus gelegen *hypothalamus* en het *limbische systeem* dat de hypothalamus met de grote hersenen verbindt (zie ook figuur 2.4). De thalamus en de reticulaire formatie dienen als een centrale schakelkast, die niet alleen allerlei andere hersendelen kan activeren, maar die ook niet-relevante informatie kan wegfilteren. De hypothalamus en het limbische systeem reguleren niet alleen een groot aantal inwendige processen, maar spelen ook een belangrijke rol bij de regulatie van gedrag, deels via hormonale weg.

4 Samenvatting

Voor de veroorzaking van gedrag is de *black box* het meest basale model. De relatie tussen de input via de *zintuigen* en de output via de *effectoren* ligt daarin nog compleet open. De fysiologie levert niet alleen kennis over de werking van zintuigen en effectoren, maar ook over de elementen binnen de black box die de koppeling tussen zintuiginformatie en gedrag tot stand kunnen brengen. Gedrag is het gevolg van de activiteit van effectoren: spieren, klieren en chromatoforen. Gedrag bestaat niet alleen uit houdingen en bewegingen, maar ook uit geluiden en door het dier verspreide geurstoffen (*feromonen*). De gedragsbioloog beschikt zelden over de mogelijkheden om dat complete repertoire waar te nemen. De informatie die het dier via de zintuigen ontvangt, komt voor een deel van buiten en voor een deel vanuit het eigen lichaam via *proprioceptoren*, en zal slechts gedeeltelijk overlappen met de informatie die een waarnemer daarover ontvangt. De koppeling tussen zintuigen en effectoren komt tot stand door het zenuwstelsel en het hormonale systeem. De *afferente* of *sensorische* zenuwvezels (met signalen vanuit zintuigen) komen via de dorsale wortels het ruggenmerg binnen. De *efferente* of *motorische* zenuwvezels (met signalen voor de effectoren) verlaten het ruggenmerg via de ventrale wortels. Ruggenmerg en hersenen vormen samen het centrale zenuwstelsel. Dat heeft een viertal functies: (1) het afstemmen van output op input, (2) de coördinatie van de effectoren, (3) de verwerking van de sensorische invoer en (4) bijstelling van de inwendige toestand.

Reflexen spelen een beperkte rol als veroorzakend mechanisme voor ingewikkeld gedrag. Niettemin vormen ze wel belangrijke bouwstenen voor regelkringen voor gedrag. De ruggenmergreflex is daarbij het eenvoudigste principe. Via extra schakelingen kunnen daarbij ook remmende invloeden uitgaan naar *antagonistische* effectoren. Verschijnselen die gepaard gaan met reflexen zijn inhibitie, latentie, na-ontlading, summatie, opwarmen en vermoeidheid. Eenvoudige gedragsreeksen,

zoals bij locomotie, kunnen (gedeeltelijk) door *ketens van reflexen* tot stand komen. Een simpele reflexboog kan worden uitgebreid met een *terugkoppeling*, zoals bijvoorbeeld Von Uexküll al voorstelde. Bij het *re-afferentieprincipe* van Von Holst is dat idee nog verder uitgewerkt met een *effferentiekopie* en de *re-afferentie* die met elkaar vergeleken worden. Het functioneren van dergelijke mechanismen is afhankelijk van het centrale zenuwstelsel. Een coördinerende rol van het ruggenmerg blijkt ondermeer uit het *magneet-effect* en het *superpositie-effect*.

Het *centrale zenuwstelsel* is nauw gekoppeld aan het *hormonale systeem*, waarmee het een complex regelmechanisme vormt. Bij de overdracht van signalen tussen zenuwcellen zijn *chemische stoffen* onontbeerlijk. In *synapsen* dragen *neurotransmitters* dikwijls in minder dan een milliseconde een signaal over aan een andere zenuwcel. *Neuropeptiden* worden door zenuwcellen op de ene plaats geproduceerd en beïnvloeden zenuwcellen op andere plaatsen die daarvoor specifieke receptoren bezitten. Deze processen vinden voornamelijk plaats in de hersenen en de signaaloverdracht is vanzelfsprekend diffuser en trager dan in een synaps. Hormonen verspreiden zich door het hele lichaam. Er worden twee groepen onderscheiden. De *peptidhormonen* functioneren in veel opzichten zoals neuropeptiden. Ze grijpen in via de celmembraan. De *steroidhormonen* grijpen vooral in via de celkern. Sommige hormonen worden door zenuwcellen geproduceerd, maar sommige ook in andere weefsels. Ook de receptoren voor hormonen kunnen in verschillende weefselsoorten liggen. In de regelkring is echter steeds ook het zenuwstelsel betrokken, dikwijls via neuropeptiden. In de hersenen kunnen tal van functies worden onderscheiden. Sommige delen houden zich vooral met de motoriek bezig en andere delen vooral met zintuiginformatie. Zo kunnen *optische*, *auditieve* en *olfactorische* gebieden worden onderscheiden. In de motorische en *somatosensorische* gebieden kunnen ook deelgebieden worden onderscheiden voor afzonderlijke lichaamsdelen. Ook voor de regulatie van de *circadiaanse ritmiek* kan een afzonderlijk gebied worden aangegeven. Voor de coördinatie van gedrag spelen *hypofyse*, *hypothalamus* en aangrenzende gebieden een sleutelrol. Dat zijn ook de gebieden die belangrijk zijn bij de hormoonregulatie.

Literatuur

- Nelson, R.J., *An introduction to behavioral endocrinology*. Sunderland, MA, Sinauer Associates, 1995.
- Randall, D., W. Burggren and K. French, *Eckert: Animal physiology. Mechanisms and adaptations*, 4th edn. New York, W.H. Freeman and Company, 1997.
- Schmidt-Nielsen, K., *Animal physiology: Adaptation and environment*, 5th edn., Cambridge, Cambridge University Press, 1997.
- Shepherd, G.M., *Neurobiology*, 3rd edn. Oxford, Oxford University Press, 1994.
- Videler, J.J., *Bidden voor de kost*. Leiden, Backhuys Publishers, 1997.

Relaties tussen prikkels en handelingen

1	Eenheden van gedrag	56
1.1	De eirolbeweging van de grauwe gans	56
1.2	'Instincthandelingen'	57
1.3	Oriëntatiebewegingen	57
1.4	Reflexen en complex gedrag	58
2	Invloeden van buitenaf	59
2.1	Opwekkende, richtinggevende, onderhoudende en beëindigende prikkels	59
2.2	Sleutelprikkels	60
2.3	Heterogene summatie	61
2.4	Supernormaliteit	62
3	Invloeden van binnenuit	62
3.1	Habituatie	63
3.2	Periodiciteit	63
3.3	Vacuümgedrag en stereotypieën	65
4	Gedrag en de sociale omgeving	65
4.1	Baltsgedrag	66
4.2	Conflicten tussen soortgenoten	69
4.3	Groepsgedrag	70
5	Integratie van in- en uitwendige factoren	71
5.1	Het psycho-hydraulisch 'model' van Lorenz	71
5.2	Het baltsgedrag van guppy's	72
5.3	Gedrag van sluipwespen	74
5.4	Complexere wisselwerkingen	76
5.5	Wat is er tot dusverre verklaard?	79
6	Samenvatting	79

Literatuur	80
------------	----

Relaties tussen prikkels en handelingen

Een kennis ried mij aan om geen schapen te kopen voor het weiland achter mijn huis. Ze zouden gaan blèren zodra ik één voet buiten de deur zou zetten. Dat zou alleen even ophouden als er wat te eten viel. Ik sloeg het advies in de wind, kocht twee schapen, liet ze 's zomers grazen en voerde ze 's winters bij met hooi plus een beetje krachtvoer. Dat bijvoeren deed ik consequent iedere ochtend en iedere late namiddag. Als ik dan met mijn voorbereidingen begon, lieten ze zich inderdaad horen en reften zich naar het hok waar het krachtvoer geserveerd zou worden. De rest van de dag waren ze stil. Ze kenden het juiste signaal en negeerden prikkels die geen snoeperij opleverden. Mensen laten ook eindeloos veel routines zien waarmee ze op zinvolle wijze op hun omgeving reageren. Denk aan het groene stoplicht (rijden), het rode (stoppen), of het oranje (nog even wat extra gas). Denk aan de sirene die het einde van de werkdag in een fabriek betekent, of aan het startschot bij een zwembwedstrijd.

Van de tot dusverre genoemde prikkels wordt de betekenis (en de juiste reactie) pas in de loop van het leven duidelijk. Er zijn echter ook prikkels waarop als het ware automatisch gereageerd wordt. Denk aan de tranen die soms niet te onderdrukken zijn, of de blos die naar je hoofd schiet als je door een ander betraapt wordt op een gedachte die je eigenlijk voor jezelf had willen houden. Denk aan sommige reacties op seksuele prikkels waarbij de vraag of ze wel zo verstandig zijn naar de achtergrond verschuift en de 'lichamelijke driften' de dienst gaan uitmaken. Let er ook eens op hoe mensen van alle culturen even hun wenkbrauwen omhoog trekken zodra ze oogcontact krijgen met andere mensen bij een ontmoeting.

Soms zijn relaties tussen prikkels en gedrag verbluffend eenvoudig. Bij de kniepeesreflex wordt een zintuigje geprikkeld door het uitrekken van de dijspier. Onmiddellijk daarop wordt door het signaal van dat zintuigje die dijspier weer samengetrokken. Zo'n relatie tussen prikkel en gedrag is er ook bij de mannetjes van nachtvlinders. Zij hebben sterk vertakte sprieten op hun kop waarmee ze minuscule hoeveelheden van geurstoffen die worden afgegeven door de vrouwtjes kunnen onderscheiden. Elke soort produceert een eigen geurstof. De mannetjes zijn vooral gevoelig voor de stof van hun eigen soort. Al wanneer ze enkele moleculen van die stof opvangen, gaan ze tegen de wind in vliegen. Ze vinden dan met redelijke waarschijnlijkheid een vrouwtje van de eigen soort. Zintuig en prikkel, dus de geurstof, lijken speciaal te zijn ontworpen voor elkaar. Daar zijn nog veel meer voorbeelden van.

Er bestaan ook nogal wat fabels over prikkels en het bijbehorende gedrag. Lang niet ieder heeft voldoende kritisch gekeken. De vermaarde rode lap van de toreador hoeft echt niet rood te zijn, want de gekwelde stier kan niet of nauwelijks kleuren zien. In de ethologische leerboeken circuleert nog een andere anekdote over rood. De stekelbaarzenmannen van Niko Tinbergen zouden elke dag bij het passeren van een rode

postauto door het lint zijn gegaan. Ook in dat verhaal schijnt het waarheidsgehalte enigszins tegen te vallen. Niet dat stekelbaarzen geen rood kunnen zien. Een tegenstander met rode buik wordt beduidend heftiger aangevallen dan een bleke tegenstander. Relaties tussen prikkels en gedrag blijken vooral uit zorgvuldig uitgevoerde experimenten. Veel van die experimenten kunnen inmiddels als klassiek worden aangemerkt. Hun betekenis is vaak nog onbetwist.

1 Eenheden van gedrag

Relatie tot
omgeving
Effectoren

Gedrag werd in het vorige hoofdstuk gedefinieerd als een eigenschap van een dier waarmee het iets kan veranderen aan zijn *relatie tot de omgeving*. Ook is aangegeven dat gedrag tot stand komt door middel van de *effectoren*. Gedrag zou dus beschreven kunnen worden als een keten van activiteiten van alle verschillende effectoren. Dat is geen praktische aanpak, want

- de activiteit van afzonderlijke effectoren is dikwijls alleen meetbaar wanneer gebruik wordt gemaakt van fysiologische technieken;
- de meeste dieren beschikken over een erg groot aantal verschillende effectoren die bij gedrag betrokken kunnen zijn;
- het aantal verschillende combinaties van effectoren, dat tegelijkertijd actief kan zijn, is vaak nog groter, en
- de duur van de afzonderlijke gebeurtenissen is zo kort dat zelfs voor eenvoudige gedragsregistraties omvangrijke beschrijvingen noodzakelijk zouden zijn.

De gedragseenheden waarmee in de praktijk wordt gewerkt zijn meestal veel complexer, maar wel goed herkenbaar op grond van objectieve criteria. Zij bestaan uit acties van verschillende effectoren, die deels gelijktijdig deels in openvolging opereren.

1.1 DE EIROLBEWEGING VAN DE GRAUWE GANS

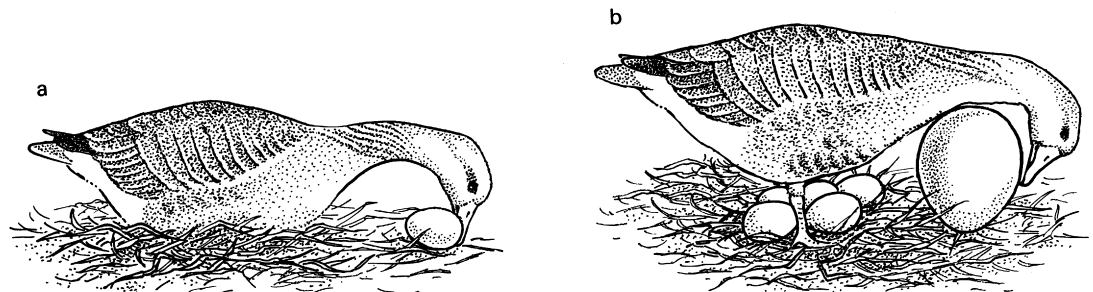
Diverse malen op een dag keren broedende ganzen hun eieren. Daardoor worden ze gelijkmatig verwarmd en kunnen de embryo's zich optimaal ontwikkelen. Bij dat keren rolt er wel eens een ei over de nestrand. Dat wordt door de vrouwtjesgans teruggerold. Ze zal eerst haar nek in de richting van dat ei strekken, dan de snavel achter het ei brengen en vervolgens, voorzichtig sturend, het ei over de ruwe nestrand naar de nestkom terugrollen (figuur 3.1a). Dit gedrag, in vrijwel dezelfde vorm, wordt niet alleen opgewekt door een ei buiten het nest, maar ook door andere objecten met andere afmetingen, mits de vorm enigszins afgerond is (figuur 3.1b). Ondanks de sturende beweging glipt er wel eens een ei langs de snavel terug. In dergelijke gevallen gaat de beweging normaal door in de richting van de nestkom, maar zonder de sturende component. Wanneer de waarnemer halverwege het rollen het ei wegneemt, wordt de beweging ook voltooid, maar alweer zonder die sturende component.

Instinctief gedrag

Voor dergelijke complexe handelingen werd in de beginjaren van de ethologie het begrip *instinctief gedrag* gebruikt. Lorenz en Tinbergen (1938) probeerden de algemene kenmerken daarvan vast te stellen. Op grond van hun waarnemingen en experimenten met de ganzen, trokken zij de conclusie dat instinctief gedrag bestaat uit een inwendig gefixeerd patroon en een variabele stuurcomponent. Het gefixeerde patroon, dat

Instincthandeling
Erbkoordination
Fixed action pattern
(FAP)
Taxis

ook wel *instincthandeling*, *Erbkoordination* of *fixed action pattern* (FAP) genoemd werd, was gekenmerkt door het feit dat het, nadat het was opgewekt, volledig werd afgewikkeld. De stuurcomponent, ook wel *taxis* genoemd, werd verondersteld reflexmatig te worden opgewekt, zolang de prikkel aanwezig was.



FIGUUR 3.1 De eirolbeweging van de grauwe gans
a normaal ei
b eimodel met enorme afmetingen

Naar: Lorenz en Tinbergen, 1938

1.2 'INSTINCTHANDELINGEN'

Erbkoordination

Het begrip *Erbkoordination* van Lorenz werd aanvankelijk door Tinbergen vertaald met 'internally fixed pattern'. In de Engelstalige literatuur werd later vooral de vertaling 'fixed action pattern' gebruikt. Het belangrijkste kenmerk van een instincthandeling was volgens Lorenz de constante vorm die niet geleerd hoefde te worden en dus *erfelijk* bepaald zou zijn. Instincthandelingen zouden daarom tevens als soortkenmerk kunnen worden beschouwd.

Erfelijkheid

Fixed action pattern

Het begrip 'fixed action pattern' verwijst niet naar het voor Lorenz zo belangrijke erfelijke aspect, maar wekt ten onrechte de indruk dat dit gedrag erg star van vorm zou moeten zijn. Hoogstwaarschijnlijk heeft Lorenz nooit een dergelijke suggestie willen wekken. Hij heeft vooral willen wijzen op de herkenbaarheid van de vorm van dit gedrag. Verscheidene onderzoekers hebben gewezen op de bezwaren van deze bewoording. Ze zijn gekomen met alternatieven, zoals '*modal action pattern*', waarmee aangegeven wordt dat er wel degelijk variatiemogelijkheden zijn.

Modal action
pattern

1.3 ORIËNTATIEBEWEGINGEN

Kinesis

Taxis

De stuurcomponent van het instinctieve gedrag zou volgens Lorenz tot stand komen door reflexmatige oriëntatiebewegingen. Daarover was in die tijd al vrij veel onderzoek verricht. Bij de indeling van dergelijke bewegingen kan een onderscheid worden gemaakt tussen kinesis en taxis. Een oriëntatiebeweging wordt *kinesis* genoemd wanneer er geen verband is tussen de richting van de uitwendige prikkel en de richting van de reactie. Een oriëntatiebeweging wordt *taxis* genoemd wanneer dat verband er wel is.

Kinesis

kinein = bewegen

Er is sprake van *kinesis* wanneer een dier *ongericht* gaat bewegen bij een bepaalde omgevingsprikkel, bijvoorbeeld licht. De beweging stopt pas als de omgevingsprikkel wegvalt. Dat kan gebeuren wanneer het dier door de beweging op een plek aankomt, waar die prikkel afwezig is. In

dit voorbeeld is dat een donkere plek. Kinesis leidt uiteindelijk dus tot de verplaatsing naar bepaalde typen locaties. Pissebedden vinden op deze manier vochtige plekken en sommige platwormen gebruiken kinesis om op donkere plaatsen terecht te komen.

Taxis

taxis = positie
klinein = buigen,
zwenken

trepein = wenden

telos = einde, doel
menein = blijven,
standhouden

Met het begrip '*taxis*' wordt aangegeven dat de reactie een bepaalde richting heeft ten opzichte van de prikkelbron. Bij *klinotaxis* komt die oriëntatie tot stand door vergelijkingen tussen de *na elkaar* ontvangen berichten van receptoren aan weerskanten van het lichaam. Zo kruipen vliegenmaden zigzaggend weg van een lichtbron. Bij *tropotaxis* wordt *gelijktijdig* vergeleken tussen receptoren aan beide zijden van het lichaam. Bij klinotaxis en tropotaxis kan een dier reageren op de resultante van meerdere prikkelbronnen, bij *telotaxis* wordt op slechts één prikkelbron gereageerd. Bij *menotaxis* is de reactie niet, zoals in de andere gevallen, direct gericht naar of van de prikkelbron, maar wordt een bepaalde constante hoek ten opzichte van de prikkelbron ingenomen. Menotaxis komt voor bij dieren die zich oriënteren op oneindig ver verwijderde punten, zoals de zon. Ze komen in de problemen met onnatuurlijke oriëntatiepunten, zoals kunstlicht. Nachtvinders vliegen bijvoorbeeld in steeds kleiner wordende cirkels om een lichtbron heen tot ze verschroeien. Ook de aard van de prikkel waarop gereageerd wordt kan een leidraad zijn bij het onderscheiden van verschillende typen taxis. Zo is fototaxis een reactie op de lichtrichting, geotaxis een reactie op de richting van de zwaartekracht, anemotaxis een reactie op de windrichting en chemotaxis een reactie op gradiënten van chemische prikkels.

1.4 REFLEXEN EN COMPLEX GEDRAG

Zie hoofdstuk 2,
par. 2.2.

Voor reflexen en complex gedrag wordt verondersteld dat ze worden opgewekt door zeer bepaalde uitwendige prikkels en dat de controle door het zenuwstelsel nauwkeurig is vastgelegd. Toch maakte Lorenz een wezenlijk onderscheid tussen instinctief gedrag en reflexen. Het optreden van instinctief gedrag zou bepaald worden door uitwendige prikkels en inwendige factoren. Uit de *eigenschappen van reflexen* kan worden afgeleid dat, naast uitwendige prikkels, ook inwendige factoren belangrijk moeten zijn. Tot zover is er dus geen principieel verschil. Instinctief gedrag zou volgens Lorenz onder bepaalde omstandigheden ook spontaan kunnen optreden, dus zonder de relevante uitwendige prikkel. Daarmee zou instinctief gedrag zich onderscheiden van reflexen. Men hecht tegenwoordig nauwelijks waarde aan dat onderscheid. Weliswaar zijn er voorbeelden van complex gedrag dat in afwezigheid van de 'relevante' prikkel wordt vertoond, maar de mogelijkheid dat andere prikkels invloed hebben gehad kan zeker niet worden uitgesloten. Omgekeerd is bij reflexen de noodzaak van de 'relevante' prikkel ook niet duidelijk aangetoond. De verschillen zijn gradueel en het is niet meer gebruikelijk om een wezenlijk onderscheid te maken tussen reflexen en complex gedrag.

De scheiding die Lorenz aanbracht, lijkt dus niet erg zinvol te zijn geweest voor een beter begrip van de veroorzaking van ingewikkeld gedrag. Lorenz' opvatting is mogelijk wél van betekenis geweest bij het enigszins op één lijn brengen van extreem vitalistische en extreem mechanistische gedragsonderzoekers.

2 Invloeden van buitenaf

Mensen en honden ervaren hun buitenwereld op zeer verschillende manieren. Mensen zijn vooral kijk-beesten en honden vooral ruik-beesten. Mensen besteden veel tijd aan het opvangen van beelden en het oppoetsen van hun eigen beeld naar de buitenwereld. Honden besteden vooral tijd aan het opvangen en uitzetten van geuren. Het valt niet mee om elkaars werelden te begrijpen. Toch is er wel iets te zeggen over de invloed van buitenaf op het gedrag van de hond. Om te beginnen zijn er de mensen die niet veel verder komen dan de drempel van de voordeur van de baas, zoals de postbode en de meteropnemer. Veel honden herkennen deze passanten feilloos en raken telkens weer compleet over hun toeren. Blaffend en keffend kondigen ze de komst van de postbode aan voor de bewoners van het volgende huizenblok. Geur is in dit geval nauwelijks belangrijk, het gaat alleen om de persoon die het lef heeft bij de voordeur te blijven stilstaan, iets door de brievenbus te gooien, of, in het ergste geval, ook nog op de bel te drukken. Geur is misschien ook nog niet belangrijk voor het gedrag van mijn eigen hond, als ik, met laarzen aan mijn voeten, hem meeneem om te gaan wandelen. Dat betekent een andere route, aan de overkant van de weg. Ik moet mijn aandacht erbij houden om te voorkomen dat hij onmiddellijk de weg oversteekt. Als ik schoenen draag is dat probleem niet aan de orde. Het belang van geur wordt duidelijk op al die plaatsen die tijdens de wandeling aandachtig besnuffeld worden, en die vervolgens besprenkeld worden met wat eigen urine. Het belang van geur wordt nog duidelijker, en zelfs erg kwalijk voor je eigen neus, wanneer je ziet dat je hond (in de verte) eerst met de zijkant van de kop over de grond wrijft, vervolgens met de schouder en tenslotte met z'n rug. In dat geval is het verstandig om het beest een paar dagen buiten te laten en een fikse regenbui af te wachten.

2.1 OPWEKKENDE, RICHTINGGEVENDE, ONDERHOUDENDE EN BEËINDIGENDE PRIKKELS

Uit de eirol-experimenten bleek dat uitwendige prikkels op verschillende manieren invloed hebben op gedrag. De prikkel 'ei buiten de nestkom' is voldoende om de complete 'instincthandeling' op te wekken. Het voortdurende contact tussen de snavel en het ei is noodzakelijk voor de sturende bewegingen. De prikkel 'ei buiten de nestkom' kan daarom worden beschouwd als een *opwekkende prikkel* voor de eirolbeweging. De prikkel 'ei tegen de snavel' kan worden beschouwd als een *richtinggevende prikkel* voor de stuurcomponent.

Opwekkende prikkels

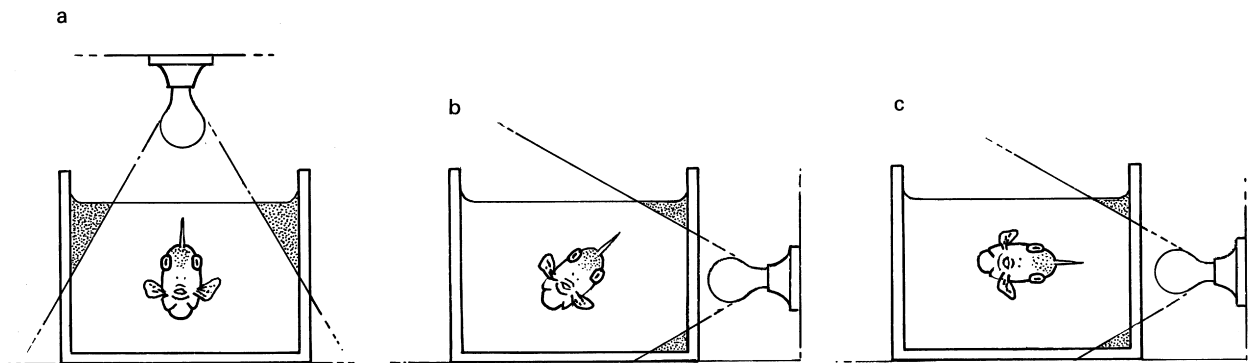
balts = werven
partner

Er bestaan talloze voorbeelden van *opwekkende prikkels*. Bij een stekelbaarsmannetje wekt het zien van een stekelbaars met een dunne rode buik dreig- en vechtgedrag op, terwijl het zien van een stekelbaars met een dikke zilverkleurige buik voornamelijk *baltsgedrag* opwekt. Bij een zilvermeeuw wekt het zien van een groot groen ei buiten de nestkom bijna altijd de eirolbeweging op. Als er echter een geel, bruin of rood geverfd ei van normale grootte op dezelfde plaats ligt, probeert de meeuw dat dikwijls op te eten.

Richtinggevende prikkels

Richtinggevende prikkels zijn belangrijk voor oriëntatiebewegingen. Bij de besturing van complex gedrag, zoals de eirolbeweging, kan bijvoorbeeld de drukrichting van het ei tegen de snavel belangrijk zijn. Daaruit zou

kunnen worden afgeleid in welke de richting de snavel vervolgens moet worden bewogen. Bij het richting geven van gedrag kunnen ook meer zintuigen een rol spelen. Bijvoorbeeld, veel vissen maken bij het handhaven van hun positie in het water gebruik van zwaartekracht en lichtrichting. Wanneer deze dieren in een aquarium licht van opzij krijgen aangeboden, gaan ze scheef hangen. Wanneer bij die dieren ook nog de evenwichtsorganen zijn weggehaald, richten de vissen zich met hun rug volledig naar de lichtbron (figuur 3.2).



FIGUUR 3.2 Oriëntatie op licht door normale vissen (a en b) en door een vis waarvan het evenwichtsorgaan verwijderd is (c)

Naar: Von Holst, 1935

Onderhoudende
prikkel

Naast opwekkende en richtinggevende prikkels kunnen onderhoudende en beëindigende prikkels worden onderscheiden. *Onderhoudende prikkels* dragen ertoe bij dat een bepaald gedragspatroon gecontinueerd wordt. Zo wordt het broedgedrag van een meeuw bijvoorbeeld onderhouden door de tastprikkel van het legsel. De vogel ontvangt deze via de broedvlekken, onbevederde, sterk doorbloede delen van de buikhuid waarmee de eieren op temperatuur gehouden kunnen worden. Een zilvermeeuw broedt rustig op een volledig legsel van de juiste temperatuur. Bij een onvolledig legsel (minder dan drie eieren) of bij een te hoge temperatuur van het legsel verloopt het broedgedrag veel minder rustig. Een broedende meeuw gedraagt zich wél normaal op een volledig legsel van kunstmatige eieren met normale afmetingen, zelfs wanneer die eieren van glas zijn. Het *opwekken* van broedgedrag met glazen eieren is echter nauwelijks mogelijk.

Beëindigende
prikkel

Prikkel die een nieuwe handeling opwekken kunnen de *beëindigende prikkels* zijn voor de handeling die daarvoor vertoond werd. Beëindigende prikkels kunnen ook te maken hebben met de effecten van het vertoonde gedrag. Zo kan bijvoorbeeld de tactiele terugkoppeling van een geslaagde paring een beëindigende prikkel zijn voor baltsgedrag. Evenzo zou een volle maag een prikkel teweeg kunnen brengen waarmee voedselzoekgedrag wordt beëindigd.

2.2 SLEUTELPRIKKELS

Sleutel- of
signaalprikkel

Bij het opwekken, richting geven en onderhouden van complex gedrag spelen dikwijls specifieke prikkels een rol. Dergelijke onmisbare elementen in de totale prikkel situatie worden *sleutel- of signaalprikkel* genoemd. Bijvoorbeeld, zilvermeeuwen die terugkomen op hun nest met pas uitgekomen jongen gaan meestal met hun kop boven de jongen staan met hun gele snavel met rode vlek aan het eind naar beneden. De jongen

pikken naar die rode vlek wanneer ze honger hebben en kunnen daarbij een bedelgeluid maken. Als de ouder voedsel in de krop heeft wordt dat opgebraakt en kunnen de jongen eten. Uit onderzoek van Tinbergen (1949) bleek dat de rode vlek kan worden opgevat als een sleutelprikkel. Hij onderzocht bij jonge meeuwenkuikens welke prikkel het meest effectief is voor het uitlokken van het bedelgedrag. Daartoe maakte hij series tweedimensionale meeuwenkoppen van karton die op verschillende manieren gekleurd werden. In een serie waarin alleen de kleur van de *snavelvlek* gevarieerd werd, kon hij aantonen dat de kleur rood verreweg het meest effectief was. In een serie waarin de vlek was weggelaten, maar waarin de kleur van de hele snavel gevarieerd werd, bleek eveneens dat rood de meest effectieve kleur was. In een derde serie bleek ook nog dat de plaats van de rode vlek belangrijk kon zijn.

Zie ook de inleiding van dit hoofdstuk.

Deze voorkeur voor rood, die niet bij alle meeuwensoorten voorkomt, blijkt het gevolg te zijn van eigenschappen van het gezichtszintuig. In het oog bevinden zich minuscule oliedruppeltjes die onder invloed van het centrale zenuwstelsel als een filter kunnen werken. Bij de zilvermeeuw wordt door dat filter de opvallendheid van rood verhoogd. Ook hier passen prikkel en zintuig weer verbluffend goed bij elkaar.

Deblokkerend
mechanisme

Deze samenhang tussen complex gedrag en uitwendige prikkels bracht Lorenz op het idee dat een instincthandeling kon worden opgewekt door middel van een specifiek mechanisme dat alleen voor bepaalde (sleutel)-prikkels gevoelig was. Hij noemde dat een *deblokkerend mechanisme*. Lorenz meende bovendien over aanwijzingen te beschikken dat die gevoeligheid voor prikkels niet beïnvloed wordt door ervaring. Daarom benoemde hij het nader als aangeborener Auslösemechanismus (AAM), een begrip dat werd vertaald als innate releasing mechanism (IRM) in de Engelstalige literatuur. In de loop der jaren zijn gedragsonderzoekers steeds meer gaan inzien dat ervaring wel degelijk een rol speelt bij het opwekken van complex gedrag. Zelfs bij het opwekken van de eenvoudige bedelbeweging door meeuwenkuikens blijkt ervaring uiterst belangrijk te zijn. De kuikens worden steeds gevoeliger voor allerlei specifieke eigenschappen van hun ouders en steeds minder voor 'opvallendheid'.

2.3 HETEROGENE SUMMATIE

Dikwijls hangt het optreden van complex gedrag samen met verscheidene aspecten van de omgeving. De aanwezigheid van elk van die aspecten vergroot de kans dat het gedrag zal optreden. De aanwezigheid van een combinatie van die aspecten bevordert het optreden van het gedrag sterker dan de aanwezigheid van elk van die aspecten afzonderlijk. Het dier beschikt kennelijk over een mechanisme waarmee het de waarden van verschillende (heterogene) aspecten kan sommeren. Dit verschijnsel, heterogene summatie genoemd, is zeer gedetailleerd onderzocht door middel van eirolproeven bij zilvermeeuwen.

Zie hoofdstuk 1, par. 1.5.

Zie de film 'Eirollen' in het elektronisch werkboek bij 'observaties'.

Baerends en medewerkers onderzochten een groot aantal kenmerken van meeuweneieren, zoals grootte, kleur en gespikkeldheid, met behulp van houten imitatie-eieren (Baerends en Drent, 1982). De waarde van die kenmerken werd bepaald in keuze-experimenten, waarbij telkens twee imitatie-eieren op de nestrand werden aangeboden. Verondersteld werd dat het ei dat het eerst werd ingerold de hoogste waarde voor de meeuw heeft als broedobject. Uit die proeven bleek dat grote eieren meestal een hogere waarde voor de meeuw hadden dan kleine eieren, zelfs wanneer

ze groter waren dan een normaal meeuwenei. Verder vertoonden de meeuwen een voorkeur voor lichtgroene eieren boven de bruine kleur waardoor de meeste echte meeuweneieren gekenmerkt worden. Tenslotte bleek er ook een voorkeur te bestaan voor eieren met veel kleine, sterk met de ondergrond contrasterende spikkels. Imitatie-eieren met een combinatie van geprefereerde eigenschappen bleken meer waard te zijn dan eieren met slechts één van die voorkeurseigenschappen. Bijvoorbeeld, grote groene eieren werden vaker gekozen dan grote bruine eieren en ook vaker dan kleine groene eieren. De waarde van grote groene eieren kon nog verder verhoogd worden door ze te voorzien van veel kleine donkere spikkels.

2.4 SUPERNORMALITEIT

Supernormaliteit

Het grote groene imitatie-ei met veel kleine donkere spikkels bleek in een keuze-experiment zelfs vaker gekozen te worden dan een echt meeuwenei. Kennelijk is de normale prikkel niet in alle gevallen de meest effectieve prikkel om een bepaald type van gedrag uit te lokken. Het verschijnsel dat andere prikkels effectiever kunnen zijn dan de normale prikkel wordt *supernormaliteit* genoemd.

Supernormaliteit is niet beperkt tot voorkeuren bij het rollen van eieren door zilvermeeuwen. Het bedelgedrag van de jonge zilvermeeuwen, bijvoorbeeld, kan gemakkelijker worden uitgelokt met behulp van een rode breipen met drie witte bandjes dicht bij de punt dan met een natuurgetrouw driedimensionaal model van een meeuwenkop.

Ook ons eigen gedrag wordt beïnvloed en gemanipuleerd door allerlei supernormale prikkels. De reclame zit er vol mee. Het ideale uiterlijk voor zowel vrouwen als mannen wijkt nogal af van het gangbare uiterlijk. Dat blijkt ondermeer uit de keuze van modellen, uit mode-tekeningen en uit strips. Vrouwen zien er 'sexy' uit met puberale proporties, in het bijzonder extra slank, stevige borsten en lange benen. Mannen kunnen hun voordeel doen met extra spiermassa's, een brede borstkas en een zelfbewuste kaaklijn. We doen alle mogelijke moeite om dat ideale uiterlijk te benaderen met afslankdiëten, crèmes, zalfjes, pillen, haargroeimiddelen, schoonheidsspecialistes, sportscholen en andere trainingsprogramma's. Dat heeft bovendien geleid tot ontelbare correctieve operaties, het aanbrengen van siliconenimplantaten, het gebruik van anabole steroïden voor spierversteviging en 'last but not least' de kwaal van de eeuw: *anorexia nervosa*.

3 Invloeden van binnenuit

Gedrag hangt niet alleen samen met de uitwendige situatie van het dier. De inwendige toestand kan ook van grote betekenis zijn. Zo wordt ons eigen gedrag in hoge mate bepaald door ingebakken dagelijkse routines, bijvoorbeeld opstaan, douchen, ontbijten, naar het werk fietsen en al het andere dat daar bijna iedere dag op volgt. Uiteraard is ons gedrag afhankelijk van honger (het aantal uren dat we niet gegeten hebben), dorst (het aantal uren dat we niet gedronken hebben), de kwaliteit van de genoten nachtrust en de mate waarin we de afgelopen dagen gekweld zijn door problemen en ergernissen. Bij vrouwen wordt de gemoedstoestand dikwijls ook nog beïnvloed door de fase van hun menstruele cyclus.

Zie par. 2.3.

De voorkeur van een zilvermeeuw voor de grote imitatie-eieren kan soms omslaan in een voorkeur voor kleine eieren. Er zijn sterke aan-

wijzingen dat dit verschijnsel veroorzaakt wordt door een invloed van binnenuit die angst genoemd zou kunnen worden. Argumenten daarvoor zijn dat de dieren meestal kort voor de omslag verstoord zijn, pas na vrij lange tijd terugkeren op het nest en het kleine voorkeursei pas na lange aarzeling in het nest rollen. De dieren met de meest uitgesproken voorkeur voor grote eieren keren bijna altijd snel terug op hun nest en rollen het grote voorkeursei onmiddellijk naar binnen.

3.1 HABITUATIE

Habituatie

Het is niet zinvol voor een dier om te blijven reageren op prikkels die geen betekenis hebben. De eerste maal dat het zo'n prikkel ontvangt wordt er gewoonlijk op gereageerd als op elke nieuwe prikkel. Als de prikkel daarna nog diverse malen wordt aangeboden, zal de reactie-sterkte geleidelijk afnemen. Dit proces wordt *habituatie* genoemd en komt in feite neer op het afleren van een reactie op een niet relevante prikkel. De volgende voorbeelden geven een beeld van het proces.

Vermoeidheid van de effectoren

Vermoeidheid van de zintuigen

Jonge zangvogels reageren meestal op de komst van de oudervogels met het opensperren van hun fel gekleurde snaveltjes en, als ze wat ouder zijn, ook met bedelgeluiden (Prechtl, 1953). Deze sperreactie kan door verschillende prikkels worden uitgelokt, zoals zacht tikken tegen het nest (tactiel), fluitgeluiden van degene die de proef uitvoert (auditief), of de beweging van een potlood vóór de jongen (visueel). Wanneer dezelfde prikkel met tussenpozen van enkele seconden herhaald wordt, reageren de jongen meestal een tiental malen met sperren en daarna niet meer. Wanneer vervolgens een andere prikkel wordt gegeven reageren de dieren onmiddellijk weer met sperren. Habituatie berust kennelijk niet op *vermoeidheid van de effectoren*. Tactiel geprikkelde jongen reageren na enige tijd niet meer met sperren, maar wél met angstreacties. Daaruit blijkt dat *vermoeidheid van zintuigen* evenmin als oorzaak van habituatie kan worden aangemerkt. Er moet daarom worden geconcludeerd dat het proces ergens centraal tussen zintuig en effector plaatsvindt.

3.2 PERIODICITEIT

Tijd bepaalt in belangrijke mate de kans dat een dier een bepaald gedragspatroon zal laten zien. Heel belangrijk is de tijd van de dag en, zeker buiten de tropen, ook de tijd van het jaar. Voor dieren in de kustgebieden wordt de activiteit ook vaak gestuurd door het getij en de maanstand. Voorbeelden zijn er in overvloed. De meeste mensen slapen 's nachts en zijn overdag actief. Ratten en muizen daarentegen slapen vooral overdag en zijn 's nachts actief. De in ons land broedende vogelsoorten krijgen hun jongen in het voorjaar. Een groot deel van die soorten vliegt ieder voorjaar en iedere herfst een flinke afstand tussen broedgebied en winterkwartier. De vogels van het wad eten tijdens laagwater en rusten tijdens de vloed. De zeehonden rusten vooral tijdens laagwater.

Periodiciteit

Exogene factoren

Endogene factoren

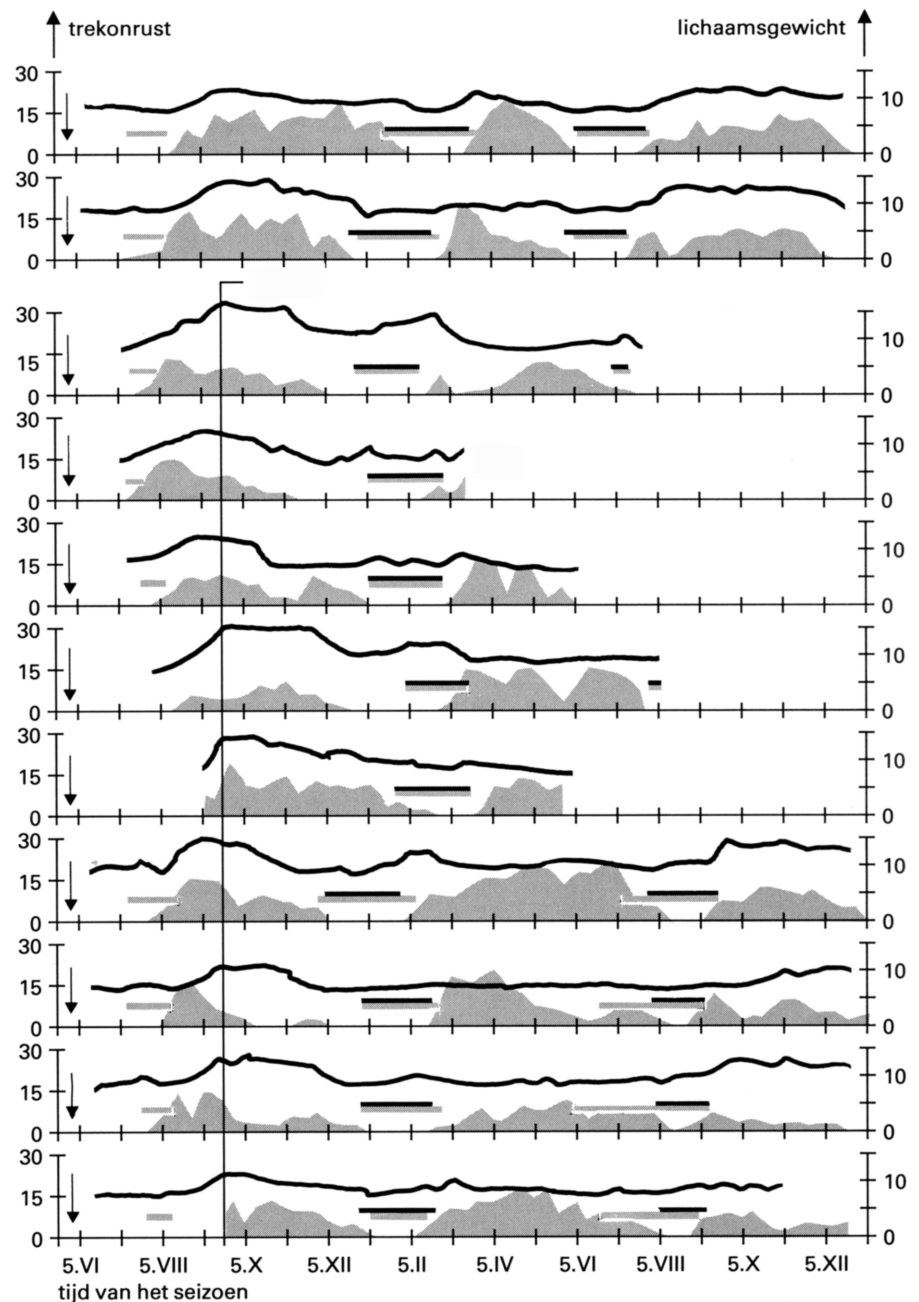
De *periodiciteit* in het gedrag wordt bijna altijd beïnvloed door omgevingsprikkels, *exogene factoren*, zoals de momenten van zonsopkomst en -ondergang, daglengte, temperatuur en beschikbaarheid van voedsel. Daarnaast blijken er ook invloeden van binnenuit, *endogene factoren*, werkzaam zijn. Dat bleek uit proeven met dieren die bij continu licht of continu donker werden gehouden en waarvan het idee voor tijd ook niet door andere prikkels kon worden beïnvloed. Dergelijke prikkels die de periodiciteit kunnen sturen worden *Zeitgebers* genoemd.

Zeitgebers

Circadiaans ritme
Supraoptische kern

Zie hoofdstuk 2,
par. 3.2.

Dieren die over geen enkele Zeitgeber beschikken, ontwikkelen meestal tóch een zekere periodiciteit in hun gedrag. De gemiddelde periode is daarbij vaak iets langer of korter dan 24 uur. Er is dan sprake van een *circadiaans ritme*. De *supraoptische kern* in de hersenen speelt een grote rol bij de handhaving van dat ritme.



FIGUUR 3.3

Variatie in migratieonrust (grijze grafieken), lichaamsgewicht (getrokken lijnen) en rui (zwarte horizontale balken: slagpennen; grijze horizontale balken: lichaamsveren) van twee fitissen die bij een natuurlijke daglengte werden gehouden (boven) en zeven fitissen die vanaf de verticale lijn bij een constante daglengte (12 uur licht en 12 uur donker) werden gehouden (onder). Verticale pijl: uit het ei gekomen

Naar: Gwinner, 1971

*Circannische
periodiciteit*

Ook de verdeling over het jaar van sommige activiteiten wordt inwendig gecontroleerd. Dat geldt bijvoorbeeld voor de activiteit van trekvogels in de tijd van voor- en najaarsmigratie. Dit bleek uit een proef met kleine zangvogels. Elke individuele vogel werd daarbij in een apart kooitje gehouden, soms meer dan twee jaar lang, bij een constant licht-donker-schema van 12 uur licht en 12 uur donker (Gwinner, 1972). In de kooitjes waren slechts twee zitstokjes. Eén daarvan was gemonteerd op een microschakelaar die bij iedere sprong van de vogel op de stok een stroomkring sloot. Op een dergelijke manier konden lange reeksen gegevens over de activiteit van de vogels verzameld worden. Gedurende de migratieperiode vertonen deze zangers vooral 's nachts enorm veel activiteit. Onder omstandigheden waarin Zeitgebers over de tijd van het jaar ontbreken, blijkt bijvoorbeeld dat die nachtelijke activiteit nog steeds periodiek voorkomt op tijdstippen die niet sterk afwijken van die van soortgenoten die bij een natuurlijke daglengte gehouden worden (figuur 3.3). De rui en het lichaamsgewicht vertonen dezelfde *circannische periodiciteit*.

3.3 VACUÛMGEDRAG EN STEREOTYPIEËN

Vacuümgedrag

Soms lijkt gedrag spontaan op te treden, zonder de relevante uitwendige prikkel. Zo kan een kip het complete gedrag vertonen dat bij het nemen van een stofbad hoort, zonder dat er zand, stof of ander strooisel aanwezig is. De kans op dergelijk '*vacuümgedrag*' neemt toe naarmate het langer geleden is dat hetzelfde gedrag is vertoond door het dier. Lorenz veronderstelde dat vacuümgedrag optreedt onafhankelijk van enige uitwendige prikkel. Tegenwoordig wordt vooral de onvolledigheid van de prikkelsituatie benadrukt.

Stereotypieën

Zie hoofdstuk 13.

Dieren in dierentuinen en dieren in de bio-industrie leven in een omgeving met weinig natuurlijke prikkels. Hygiënische maatregelen zijn er in overvloed, maar mogelijkheden om te dollen, te wroeten, te krabben in de grond of gewoon te grazen zijn er niet of nauwelijks. Het voedsel wordt geserveerd in hoeveelheden die een optimale groei garanderen en honger geen kans geven. Alleen de sociale factor kan soms overweldigend zijn in een stal met duizenden soortgenoten. Dieren in dergelijke omstandigheden ontwikkelen vaak *stereotypieën*, handelingen die telkens opnieuw verschijnen en die een uitdrukking lijken te zijn van 'verveling'. Vaak lijkt er een nauwe relatie met vacuümgedrag te bestaan, en gaat het om een 'onbevredigde' behoefte. Zo gaan jonge stiertjes, die te weinig gelegenheid krijgen om te zuigen, bij elkaar urinezuigen. Varkens bijten elkaar de staart af en kippen gaan elkaar de veren uitpikken. Het optreden van stereotypieën wordt in verband gebracht met welzijnsproblemen. Ook voor de portemonnee van de boer is het belangrijk dat omstandigheden worden gecreëerd waarbij stereotypieën zo veel mogelijk vermeden kunnen worden.

4 Gedrag en de sociale omgeving

Balts

Een dier bevindt zich dikwijls in de buurt van soortgenoten, andere dieren of mensen. In die situatie zullen er vaak acties plaatsvinden naar elkaar en reacties op elkaar. De uitwendige prikkelsituatie verandert voortdurend, mede als gevolg van reacties van anderen op eigen acties. De *balts*, het gedrag dat vooraf gaat aan de paring of aan de vorming van een paarband, bestaat bij vrijwel alle diersoorten uit een keten van

Conflict

kenmerkende reacties van mannetje en vrouwtje op elkaar. Dikwijls verloopt die balts als een voorgeprogrammeerde reeks van handelingen van beide deelnemers. Die reeks kan op allerlei momenten worden afgebroken of worden afgesloten met een paring. Een *conflict* tussen twee dieren bestaat ook uit een reeks acties en reacties die mede gestuurd worden door de verhouding van kracht en van macht. Dikwijls zitten daar ook elementen in die kenmerkend zijn voor de soort, maar ook universele elementen, zoals bijten en schoppen. Ingewikkelde actie-reactiepatronen zijn verder te vinden tussen moederdieren en hun jongen en tussen spelende jonge dieren. Tenslotte, ook in grotere sociale verbanden, kuddes en groepen, zullen actie-reactiepatronen optreden die gecoördineerde bewegingen van alle groepsleden mogelijk maken.

Veroorzaking
Functie

De actie-reactiepatronen die zich in een sociale situatie voordoen kunnen, net als eerder in dit hoofdstuk aan de orde kwam, gewoon worden beschreven als relaties tussen uitwendige prikkels en gedrag, dus alleen met de vraag naar de *veroorzaking* in gedachte. Een deel van de informatie die de sociale situatie biedt blijft daarbij echter onderbelicht. Bij balts gaat het om paren, bijvoorkeur met een soortgenoot, het liefst met een soortgenoot die voor een rijk nakomelingschap kan zorgen. Bij conflicten gaat het om winnen en bij groepsgedrag vaak om de eigen veiligheid. De vraag naar de *veroorzaking* van sociaal gedrag kan daarom dikwijls niet helemaal los worden gezien van de vraag naar de *functie* van dat gedrag. In de volgende paragrafen worden voorbeelden beschreven van balts, conflicten tussen soortgenoten en groepsgedrag, vooral als ketens van prikkels met de reacties daarop, maar daarnaast soms ook als gebeurtenissen met enigszins herkenbare functies.

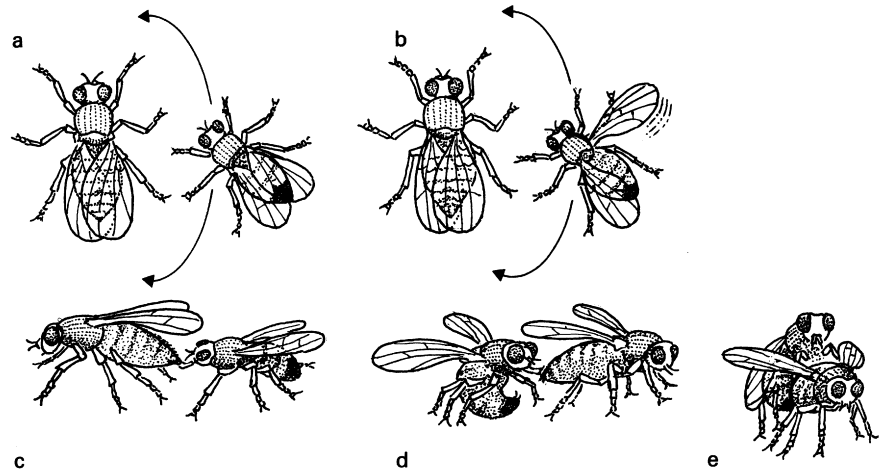
4.1 BALTSGEDRAG

Drosophila
melanogaster

Van het bekende proefdier uit de genetica, de fruitvlieg *Drosophila melanogaster*, bestaat het baltsgedrag van het mannetje uit een reeks van drie handelingen. Deze begint met *oriëntatie* waarbij het mannetje zich naar het vrouwtje richt. Dat wordt gevolgd door *vibratie* waarbij met één of beide vleugels wordt getrild, en door *likken* waarbij met de monddelen de geslachtsopening van het vrouwtje wordt aangeraakt (figuur 3.4). Een paring vindt alleen plaats als de reeks oriëntatie, vibratie en likken in die volgorde volledig is afgewerkt. Dat gebeurt meestal als het vrouwtje stil blijft staan en bij het likken de vleugels iets spreidt. Het vrouwtje kan de reeks op verschillende manieren afbreken of onderbreken. Ze kan weglopen of wegvliegen. De balts kan dan geheel afbreken. Ze kan ook met haar kop naar het mannetje draaien als die vibreert of probeert te likken. Meestal zal een vibrerend mannetje dan weer gaan oriënteren, en een likkend mannetje weer gaan vibreren of oriënteren. Het vrouwtje kan een mannetje dat likt of probeert te paren het leven zuur maken door met haar vleugels te knippen, door hem met haar achterpoten weg te schoppen, of door haar geslachtsdelen uit te stulpen. Meestal zal een mannetje dan weer beginnen met oriëntatie of vibratie, maar de balts kan ook afbreken, vooral na het uitstulpen van de geslachtsdelen.

Tussen verschillende soorten *Drosophila* zijn dikwijls verschillen in balts te herkennen. Soms gaat het daarbij alleen om kleine verschillen in bepaalde elementen, bijvoorbeeld in de frequentie van de vibratie, soms

gaat het om compleet andere gedragspatronen. Mannetjes van de meeste fruitvliegen baltsen naar elk vrouwtje dat maar een beetje op de eigen soort lijkt. Vrouwtjes zijn veel selectiever en staan vrijwel nooit copulaties toe aan mannetjes van andere soorten.

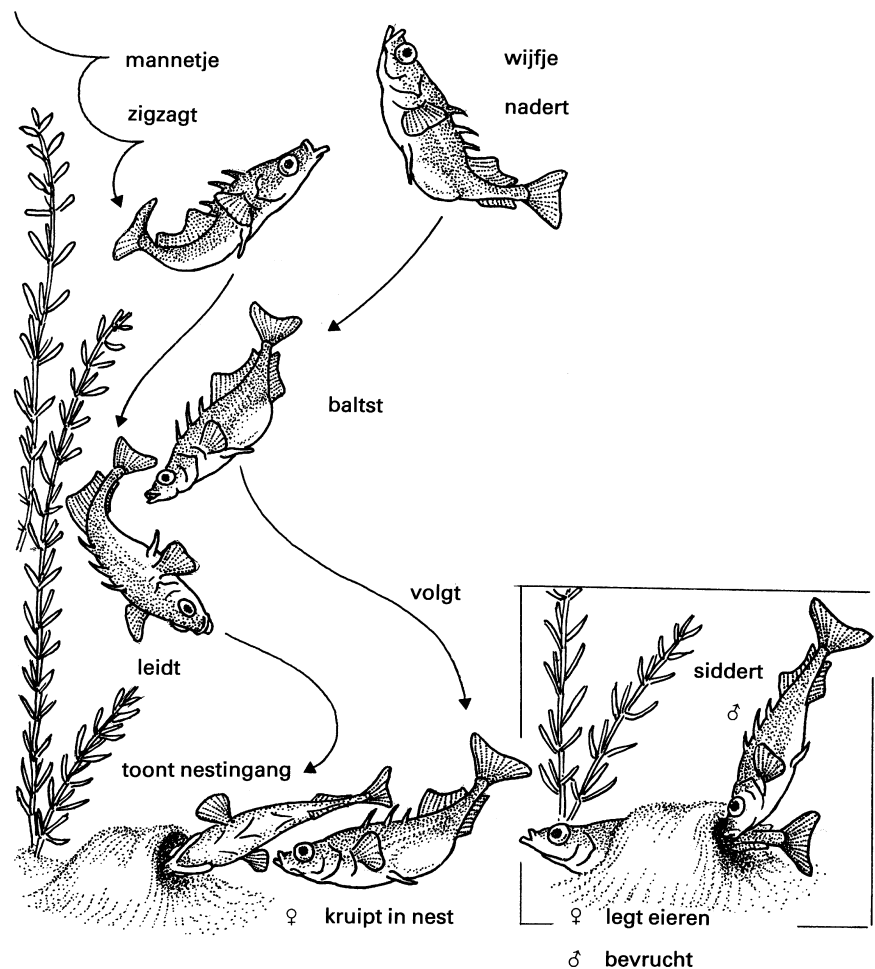


FIGUUR 3.4 De balts van de fruitvlieg
a oriëntatie; b vibratie; c likken; d copulatiepoging; e copulatie
Naar: Manning, 1965

Driedoornige stekelbaars

Zie ook het onderdeel 'stekelbaarzen' onder 'observaties' in het elektronisch werkboek.

De *driedoornige stekelbaars* trekt in het vroege voorjaar, bij het lengen van de dagen, in scholen van zee het ondiepe zoete water in. Door de hogere temperatuur en door het vinden van een plek om een territorium te vestigen, verandert uiterlijk en gedrag van het mannetje. Het krijgt een rode buik, blauwe ogen en een doorschijnende rug met een blauwgroene glans. Dan verlaat het de school, en begint zich op een vaste plaats agressief te gedragen naar andere mannetjes met een rode buik. Het dier gaat vervolgens materiaal verzamelen om een tunnelvormig nest te bouwen. Wanneer dat klaar is begint de balts, die weer bestaat uit een keten van karakteristieke reacties van mannetje en vrouwtje op elkaar (figuur 3.5, blz. 68). Zodra het mannetje een kuitrijp vrouwtje (met een dikke buik) zijn territorium ziet binnenkomen, zwemt hij haar met zigzaggende bewegingen toe. Het vrouwtje zal daarop meestal schuin in het water gaan hangen met de kop omhoog en de buik omlaag. Balts van het vrouwtje wordt dat genoemd. Als dat niet gebeurt is de kans groot dat het vrouwtje wordt aangevallen. Een baltsend vrouwtje wordt door het mannetje in de richting van het nest geleid. Als het vrouwtje niet direct volgt, gaat het gedrag van het mannetje weer over in zigzaggen. Aangekomen bij het nest gaat het mannetje plat liggen en toont de ingang. Het vrouwtje zwemt dan de nesttunnel in, het mannetje siddert op haar staartwortel en het vrouwtje zet haar kuit af. Daarna kruipt het mannetje door, bevrucht het legsel, verjaagt dan het vrouwtje en herstelt het nest.



FIGUUR 3.5 De balts van de stekelbaars

Naar: Tinbergen, 1942

Kokmeeuwen

Zie de omslag van
dit boek.

Kokmeeuwen vertonen uitgebreide ontmoetingsceremonies met soortgenoten nadat ze in het voorjaar een donkere kop hebben gekregen. Ze zien er dan glad en glanzend uit en houden hun vleugels wat opzij van het lichaam als drijvers van een catamaran. Een andere meeuw wordt benaderd met een luide roep die wordt gegeven in een houding met nek en snavel schuin omhoog ('hoog'). Vervolgens buigt de naderende meeuw de nek naar beneden, maar houdt de snavel naar boven gericht ('laag'). Die reeks van twee houdingen met kreet kan enkele malen worden herhaald, of worden afgesloten met een houding met de nek kaarsrecht omhoog en de snavel horizontaal ('recht'). Dikwijls tonen zowel de naderende als de benaderde meeuw synchroon exact dezelfde reeks van houdingen, alsof ze een wedstrijd spelen wie zich in de onmogelijkste bochten kan wringen.

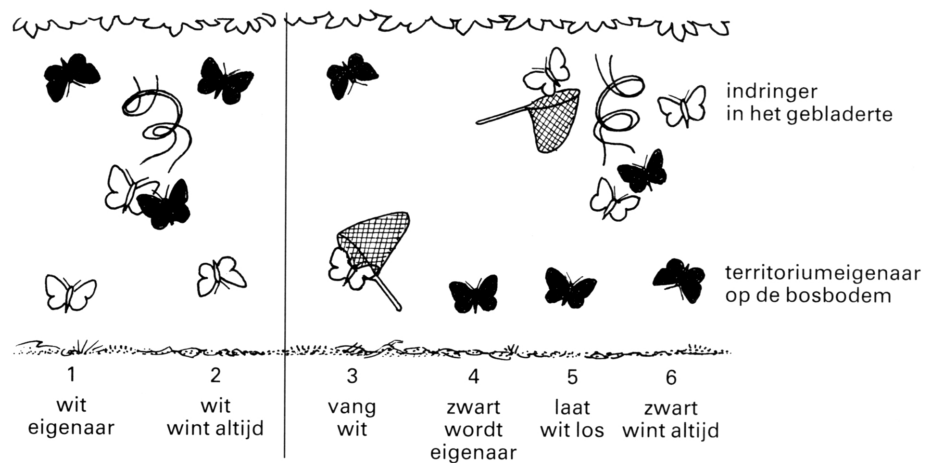
Vaak is deze ontmoetingsceremonie een onderdeel van de paarvorming. Op de houding met de kaarsrechte nek (hoog) volgt dan het wegdraaien van de koppen van elkaar. Vervolgens kan het vrouwtje gaan bedelen, waarop het mannetje voedsel kan opbraken. Als het vrouwtje zich daaraan tegoed doet, begint het mannetje te bedelen en met de nek te pompen. Het vrouwtje kan dan met haar houding aangeven dat ze bereid is te paren. Dan vliegt het mannetje op haar rug en proberen beiden cloacaal contact te maken.

Een kokmeeuw vormt ieder voorjaar een paarband, vaak met de oude partner, soms met meerdere partners. In dat paarvormingsproces worden honderden ontmoetingsceremonies vertoond. Ook als de paarband duidelijk gevestigd is, zelfs als er een nest is met eieren, blijven de partners elkaar op deze wijze begroeten, maar met wat minder ceremonieel. Gepaarde meeuwen kunnen ontmoetingsceremonies hebben met ongepaarde meeuwen en de onderdelen van ceremonies komen ook in andere situaties voor, bijvoorbeeld bij grensconflicten.

4.2 CONFLICTEN TUSSEN SOORTGENOTEN

Vlinder

Het bonte zandoogje (*Pararge aegeria*) is een vlinder waarvan de mannetjes zonneplekken bezetten op de bodem van het bos waarin ze leven (Davies, 1978). Hoe beter de plek, des te beter ze opgemerkt worden door vrouwtjes. Een goede plek wordt dan ook verdedigd tegenover andere mannetjes. Mannetjes zonder zo'n territorium dalen geregeld af uit het gebladerte naar de zonneplekken op de grond. Wanneer er een plek vrij is wordt die in bezit genomen. Wanneer de plek al bezet is gaan beide mannetjes in een spiraalvlucht omhoog. Op de één of andere manier wordt daarbij duidelijk gemaakt wie de territoriale rechten heeft. Er wordt niet gevochten en de indringer verdwijnt in alle gevallen. Als je de eigenaar vangt, wacht totdat een andere vlinder zich gevestigd heeft en daarna de eerste eigenaar loslaat in zijn oude territorium, blijft de nieuwe eigenaar zitten en verdwijnt de oude in het gebladerte (figuur 3.6).



FIGUUR 3.6 Bij de mannetjes van het bonte zandoogje worden conflicten altijd door de eigenaar van het territorium gewonnen.

Naar: Davies, 1978.

Edelhert

Bij edelherten proberen de bokken in de bronsttijd een harem bijeen te houden. De sterkste bokken slagen daarin, maar zelden langdurig. Het bij elkaar houden van de hinden en het op afstand houden van andere bokken kost nogal wat tijd en inspanning, waardoor de haremhouder nauwelijks aan eten toekomt (Clutton Brock en Albon, 1979). De positie van een haremhouder wordt voortdurend bedreigd door vrije bokken die klaar staan om de hinden over te nemen. Een gevecht met de haremhouder is echter zeldzaam. Het risico van een ernstige verwonding is daarbij tamelijk hoog. Een vrije bok begint op enige afstand van de

burlen = bronstig
loeien

harem te *burlen*. De haremhouder antwoordt daarop, ook met burlen. Beide bokken houden dat meestal behoorlijk lang vol. Gewoonlijk verdwijnt de vrije bok wanneer de haremhouder duidelijk de toon heeft gezet tijdens dat burl-duel. Als beide bokken niet voor elkaar onderdoen, of als de uitdager de toon heeft gezet, zal de vrije bok de haremhouder verder naderen. Beide bokken proberen dan evenwijdig opgesteld, elkaars bewegingen te volgen, lopend, rennend, wendend en kerend. Wanneer de haremhouder daarin het vaardigst lijkt, verdwijnt de indringer meestal alsnog. Als de bokken aan elkaar gewaagd lijken of de indringer het vaardigst schijnt, worden de geweien in elkaar gehaakt en bepaalt de duwkracht wie als haremhouder verder kan.

4.3 GROEPSGEDRAG

Spreeuwen

Spreeuwen en veel andere vogelsoorten verzamelen zich in de nazomer en herfst in groepen die kunnen aangroeien tot vele duizenden individuen. Ik ben telkens weer diep onder de indruk als ik zo'n zwerm als een gecoördineerd geheel zie zwenken, splitsen en herenigen, dan weer divergerend, dan weer in een dichte wolk concentrerend, ogenschijnlijk zonder botsingen. Duidelijk is dat de wijze van groeperen samenhangt met prikkels van buiten. Door de dreiging van een roofvogel, bijvoorbeeld, gaan de vogels dichter bij elkaar vliegen. Ook *scholen vis* bewegen zich zeer gecoördineerd en groeperen zich onder invloed van uitwendige prikkels. De aanwezigheid van een *predator* kan ook hier een prikkel zijn om te concentreren. Bij gevaar scheiden vissen chemische 'schrikstoffen' af die andere vissen aanzet om dichter bij elkaar te gaan zwemmen. Het is nog lang niet duidelijk hoe de dieren het klaarspelen om zich in zo'n dichte groep snel en zonder ongelukken te verplaatsen. Bij vissen spelen waarschijnlijk het evenwichtsorgaan, de zijlijnreceptoren waarmee drukgolven kunnen worden waargenomen, en de ogen een belangrijke rol bij de coördinatie ten opzichte van de burenen. Verder zijn er aanwijzingen dat scholen van individuen die elkaar kennen beter op predatoren reageren dan groepen van individuen die onbekend voor elkaar zijn. Kennelijk is in een school, en waarschijnlijk ook in een grote groep vogels, een structuur herkenbaar waarin bekenden die op elkaars bewegingen anticiperen, bij elkaar blijven.

predator =
roofvijand

Roofdieren

Gecoördineerd groepsgedrag op kleinere schaal komt ook voor bij verscheidene *roofdieren*, zoals leeuw, cheetah, gevlekte hyena, wolf en Afrikaanse wilde hond. Door gemeenschappelijk te jagen kunnen deze dieren (veel) grotere prooien aan dan in hun eentje. De jacht verloopt dikwijls zeer gestructureerd, waarbij individuen een duidelijke rangorde handhaven, bepaalde rollen krijgen toebedeeld en onderling communiceren (zie bijvoorbeeld Creel en Creel, 2002).

Afrikaanse buffel

De *Afrikaanse buffel* laat wel een heel bijzondere vorm van gecoördineerd groepsgedrag zien (Prins, 1996). In de namiddag rusten de buffels gewoonlijk. Aan het eind van de middag vertrekt de kudde naar een nieuw foerageergebied. Direct bij het opstaan bewegen alle individuen zich in dezelfde richting, alsof daar iets over afgesproken is. Ze volgen geen leider, want die hebben ze niet. Het gedrag gedurende het uur dat voorafgaat aan het vertrek verklaart de richtingkeuze. Af en toe gaat dan een buffelkoe staan en kijkt gedurende ongeveer een minuut opvallend in een bepaalde richting. Gewoonlijk kijken de meeste koeien die opstaan in dezelfde richting. Dat blijkt dan ook de richting van vertrek te zijn en de richting van het nieuwe graasgebied. Soms zijn er vrij veel koeien die in een bepaalde richting kijken en vrij veel die in een andere richting

kijken. In dat geval splitst de kudde zich dikwijls in twee groepen die naar verschillende graasgebieden vertrekken. De gebeurtenissen suggereren dat er gestemd wordt over de keuze van een foerageergebied. Misschien levert hierbij de ervaring van alle kuddeleden samen de beste garantie voor voldoende voedsel.

5 Integratie van in- en uitwendige factoren

Eerder in dit hoofdstuk is uiteengezet dat gedrag onder invloed staat van uitwendige prikkels en van inwendige factoren. Beide invloeden moeten op de één of andere manier geïntegreerd worden. Gedragsonderzoekers hebben daar tal van creatieve oplossingen voor gevonden. Sommige daarvan kunnen alleen als een samenvatting van ideeën worden beschouwd, andere als conclusie van empirisch onderzoek, weer andere als verklarend model waaruit voorspellingen kunnen worden afgeleid.

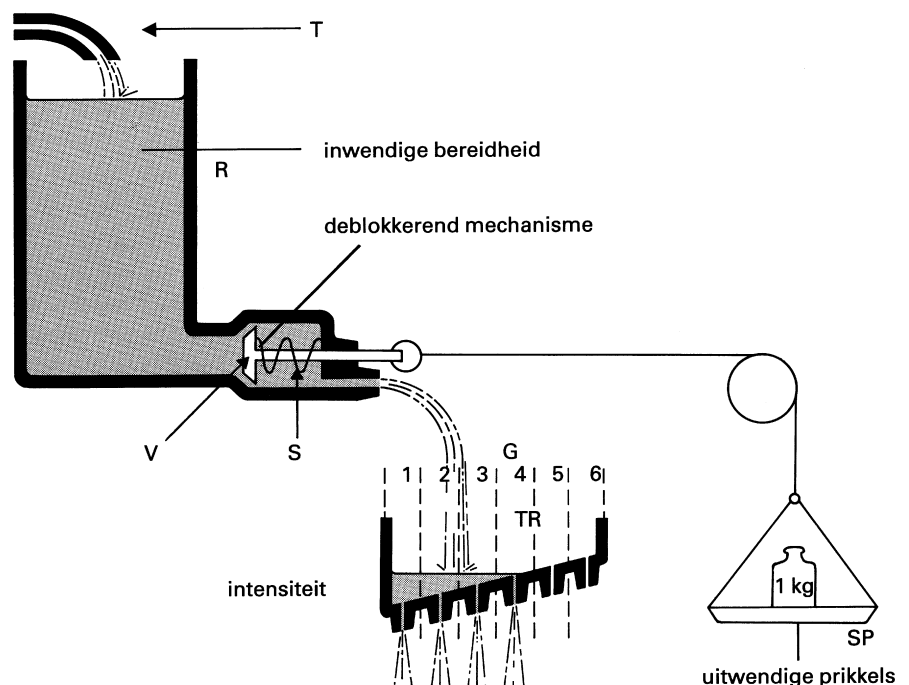
5.1 HET PSYCHO-HYDRAULISCH 'MODEL' VAN LORENZ

Deblokkerend
mechanisme

Zie par. 2.2.

Inwendige factor

Lorenz heeft geprobeerd om zijn ideeën over het *deblokkerend mechanisme* van instinctief gedrag samen te vatten in zijn vermaarde 'WC-model'. Het beeld dat hij schetste (figuur 3.7) doet niet direct denken aan de processen die we in het centrale zenuwstelsel veronderstellen. Het moet vooral worden beschouwd als een metafoor. Toch had Lorenz wel degelijk elementen in gedachten die in het 'model' naar voren komen. Bij de inwendige bereidheid om een bepaald type gedrag te vertonen, dacht hij aanvankelijk echt aan een voor dat gedrag specifieke stof (reaktions-spezifische Erregungsstoff) die zich geleidelijk zou ophopen bij het dier wanneer het gedrag niet vertoond werd. De *inwendige factor* (R) stelde hij daarom voor als een vat dat door middel van een kraan (T) geleidelijk volliep. Nu de betekenis van tal van verschillende neuropeptiden in de hersenen duidelijk begint te worden, moeten we vaststellen dat het idee van Lorenz nog niet eens zo gek is geweest.



FIGUUR 3.7 Het psycho-hydraulisch model

Naar: Lorenz, 1950

*Uitwendige
prikkel situatie*

Het vat kon alleen leeglopen via een opening die door middel van een zuiger (V) met een veer (S) kon worden afgesloten. De opening kon worden vrijgemaakt door de zuiger wanneer de kracht van de veer werd overwonnen door andere krachten. Die krachten bestonden uit het gewicht van de vloeistofkolom in het vat (inwendige factor) en het gewicht dat buiten het vat op een schaal (SP) geplaatst was die aan de zuiger bevestigd was. Met dat laatste gewicht werd de sterkte van de *uitwendige prikkel situatie* voorgesteld.

Vacuümgedrag

In dit 'model' kunnen de in- en uitwendige factoren dus op een uiterst simpele wijze gesommeerd worden. Bij het ontbreken van een uitwendige prikkel kan de zuiger alleen verplaatst worden wanneer het gewicht van de vloeistofkolom (inwendige factor) de kracht van de veer kan overwinnen (*vacuümgedrag* of in de terminologie van Lorenz: *Leerlaufreaktion*).

Intensiteit

Het 'model' geeft verder nog aan dat de *intensiteit* van de reactie ook afhangt van een summering van in- en uitwendige factoren. Wanneer door die summering de kracht van de veer maar net wordt overwonnen, kan er alleen een zeer kleine opening gevormd worden die een geringe vloeistofstroom (G) kan veroorzaken waarmee alleen de laagste intensiteiten van het gedrag kunnen worden opgewekt (TR). Wanneer de kracht van de veer ruimschoots wordt overwonnen, kan er een grote opening gevormd worden die een sterke vloeistofstroom kan veroorzaken, waarmee ook de hoge intensiteiten van het gedrag kunnen worden opgewekt.

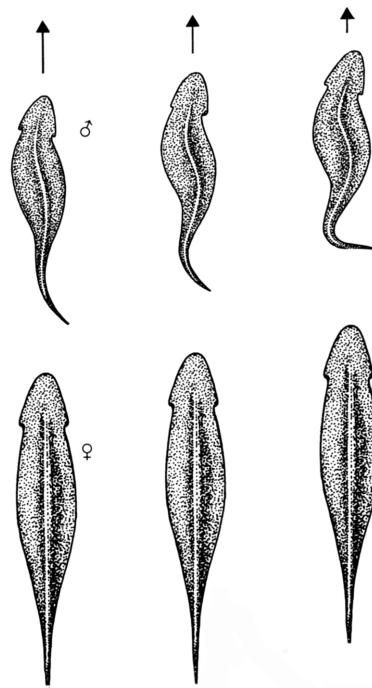
5.2 HET BALTSGEDRAG VAN GUPPY'S

*Empirisch
onderzoek*

empirisch = proef-
ondervindelijk

Er is ook *empirisch onderzoek* gedaan naar de manier waarop uitwendige prikkels en inwendige toestand samen leiden tot gedrag. Het klassieke voorbeeld daarvan is het onderzoek van Baerends en zijn studenten aan het baltsgedrag van guppy's. Veel mensen die een tropisch aquarium hebben (of hebben gehad), zijn begonnen met deze 2 tot 5 cm lange visjes uit Zuid Amerika, die probleemloos te houden zijn. De vrouwtjes zijn tamelijk onopvallend, de mannetjes fel gekleurd en voorzien van verschillende donkere vlekken die soms getoond worden en soms niet. De eieren van de vrouwtjes worden inwendig bevrucht na een periode van balts waarbij de mannetjes een wisselend patroon van donkere vlekken aannemen en opvallende S-vormige houdingen voor het vrouwtje laten zien (figuur 3.8).

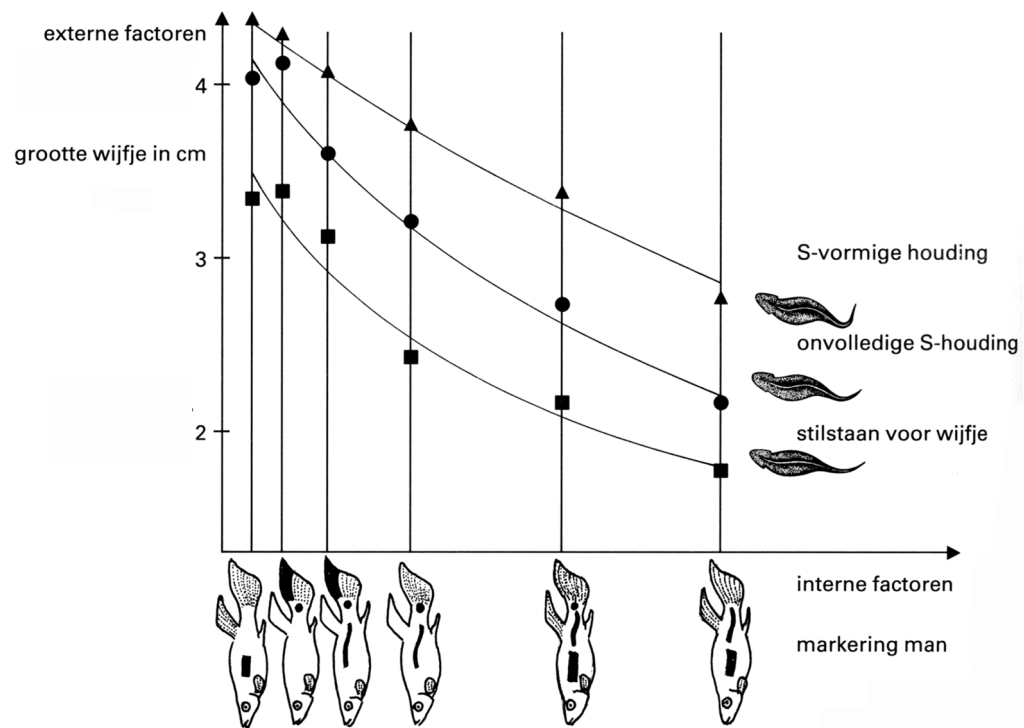
Na een ontmoeting met een vrouwtje kan een mannetje in een schuin naar beneden gerichte stand blijven stilstaan in het water. Die houding kan na enige tijd overgaan in een horizontale, volledige of onvolledige S-vormige houding. De kans dat elk van die houdingen (stilstaan voor vrouwtje, onvolledige S-houding of volledige S-houding) wordt uitgevoerd blijkt af te hangen van de grootte van het vrouwtje en van het patroon van donkere vlekken bij het mannetje (Baerends e.a., 1955).



FIGUUR 3.8 De S-vormige houding bij de guppy van het mannetje voor het vrouwtje

Naar: Baerends e.a., 1955

De grootte van het vrouwtje kan worden opgevat als een maat voor de sterkte van de *uitwendige prikkel*: hoe groter het vrouwtje, hoe groter de kans op de volledige S-houding. De kans op een paring kan worden voorspeld uit het vlekkenpatroon dat op het lichaam van het mannetje is te zien. Dat patroon kan worden opgevat worden als een afspiegeling van de sterkte van de *inwendige bereidheid* om te baltsen. Figuur 3.9 (blz. 74) geeft aan bij welke combinatie van in- en uitwendige factoren de drie verschillende baltshoudingen van het mannetje kunnen worden opgewekt. Elk van de drie gebogen lijnen is getrokken door punten die tot hetzelfde gedrag leiden. De schaal langs de x-as is gebaseerd op de kans dat mannetjes met de betreffende vlekkenpatronen uiteindelijk zullen copuleren. De drie vlekkenpatronen links leiden vrijwel nooit tot copulatie, het vierde patroon soms, het vijfde ongeveer tweemaal zo vaak als het vierde, en het meest rechtse patroon nog vaker. Uit de figuur blijkt dat bij een toename van de uitwendige prikkeling dezelfde fase in de balts bereikt kan worden met een lagere inwendige bereidheid. Bij een toename van de inwendige bereidheid is een zwakkere uitwendige prikkel voldoende om tot dezelfde baltsfase te komen.



FIGUUR 3.9 De relatie tussen in- en uitwendige factoren bij het guppy tijdens de balts van een mannetje

Naar: Baerends e.a., 1955

5.3 GEDRAG VAN SLUIPWESPEN

Parasitaire wespen zijn kleine wespen die hun eitjes in gastheren leggen, vooral larven van insecten.

Eerste voorbeeld

metamorfose = gedaantewisseling

Zie hoofdstuk 8, par. 4.2.

In tamelijk recent onderzoek aan *parasitaire sluipwespen* zijn diverse voorbeelden te vinden van relaties tussen uitwendige prikkels, inwendige factoren en gedrag. Het *eerste* daarvan gaat over het eileggedrag van de slechts 1-3 mm grote sluipwesp *Lariophagus*. De *gastheer* is de larve van een kevertje met de naam klander. Zo'n larve leeft in een holte binnen in een graankorrel. De korrel wordt steeds verder opgegeten. Om een gastheer te parasiteren moet er een ei in de larve worden gelegd. Daartoe moet het sluipwespvrouwtje met een lange legboor een tunnel door de wand van de graankorrel maken naar de larve van de klander. Een vrouwtje kan per etmaal tot 18 van deze klanderlarven parasiteren. Bij het leggen van een ei wordt de klanderlarve verlamd. Uit het sluipwesp-ei komt een sluipwesplarve die zich voedt met de verlamde klanderlarve. Als de klanderlarve is geconsumeerd verpopt de sluipwesplarve zich en ondergaat een *metamorfose* naar een volwassen sluipwesp. Uit proeven blijkt dat vooral in grote klanderlarven bevruchte eitjes (dochters) worden gelegd en vooral in kleine klanderlarven onbevruchte eitjes (zonen). Die bevruchting bewerkt het vrouwtje zelf met behulp van een spermavoorraad uit een copulatie met een mannetje. Aangenomen mag worden dat het vrouwtje met haar legboor in staat is om de grootte van de larve vast te stellen. De onderzoeker kan die grootte bepalen met röntgenapparatuur.

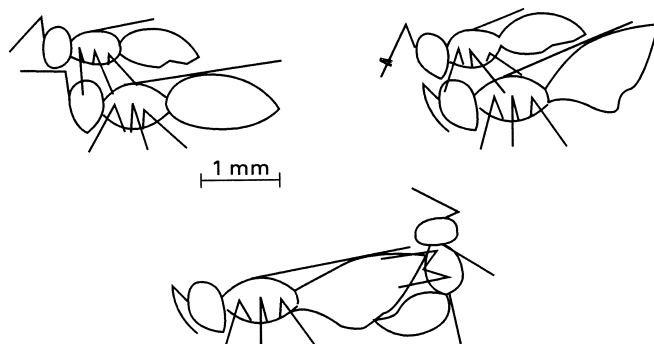
Wat de *functie* is van de keuze voor dochters of zonen in verschillende situaties komt later ter sprake. Hier gaat het om de vraag naar de *veroorzaking*. In deze halfnatuurlijke situatie is het nogal moeilijk om inwendige en uitwendige factoren uit elkaar te halen. Het is bijvoorbeeld moeilijk om het effect vast te stellen van voorafgaande beslissingen

(inwendige toestand) op de beslissing van het vrouwtje om een larve (uitwendige prikkel) te accepteren als gastheer (gedrag) en om het te leggen ei te bevruchten (gedrag). Daarom werd een experiment bedacht waarin een vrouwtje gastheren van bekende grootte kreeg aangeboden in een van te voren vastgestelde volgorde (Simbolotti e.a., 1987). Het vrouwtje werd daartoe in een klein kamertje gezet dat zich bevond op een ronde schijf met een twaalfstal uitsparingen. In elke uitsparing kon een graankorrel worden gestopt met daarin een klanderlarve. De schijf werd heel langzaam door een motor bewogen. De uitsparingen met klanderlarven kwamen daardoor één voor één beschikbaar voor de sluipwesp. De wisselingen vonden plaats met tussenpozen van twee of zes uur. In dit experiment werden larven van twee verschillende grootteklassen aangeboden. Op de grote larven werd vaker een ei gelegd dan op de kleine larven. Bevruchte eieren werden vooral op de grootste larven gelegd, ook wanneer beide aangeboden klassen absoluut gezien nogal klein waren. Kennelijk wordt de inwendige toestand hier beïnvloed door het assortiment dat is aangeboden. De reactie op een bepaalde uitwendige prikkel (larve van een bepaalde grootte) wordt bijgesteld door de inwendige toestand.

Gecontroleerde
uitwendige prikkels

Tweede voorbeeld

Het experiment leent zich perfect voor het analyseren van input-output-relaties. Nadeel is dat de omstandigheden in dit voorbeeld nogal simpel zijn. De sluipwesp kan slechts twee typen gedrag vertonen, leggen of niet leggen, en bevruchten of niet bevruchten. Ook de uitwendige situatie is erg simpel gehouden. Zou een *gecontroleerde input* ook nog mogelijk zijn met ingewikkelder gedrag, bijvoorbeeld sociaal gedrag? Het antwoord op die vraag is 'ja' zoals zal blijken uit het *tweede voorbeeld*. Mannetjes van de sluipwesp *Nasonia vitripennis* die pas uitgekomen maagdelijke vrouwtjes ontdekken zetten een achtervolging in. Meestal slagen ze er dan in om voor op de rug van dat vrouwtje te gaan zitten met het voorste paar poten op haar kop (figuur 3.10). De balts die daarna inzet, bestaat uit series karakteristieke bewegingen die vertoond worden in een vast patroon dat zich telkens weer als een complete cyclus kan herhalen. Opvallende elementen daarbij zijn bewegingen met vleugels, monddelen, antennen, en vooral knikken met de kop. Tijdens die balts kan het vrouwtje seksueel geprikkeld raken en haar bereidheid om te paren tonen. Dat doet zij door haar aanvankelijk gestrekte antennen tegen de voorkant van haar kop te klappen (figuur 3.10). Het mannetje reageert op dit signaal door te stoppen met balts, naar de achterzijde van het vrouwtje te gaan, en te copuleren. Het antennensignaal van het vrouwtje valt bijna altijd samen met de eerste kopknik in een serie.



FIGUUR 3.10 Balts en paringshoudingen van de sluipwesp *Nasonia*
Links boven: balts houding van het mannetje. Rechts boven: antennen-signaal van het vrouwtje. Onder: copulatie.

Naar: Jachmann en Van den Assem, 1993

Om de effecten van het antennensignaal experimenteel te onderzoeken, werd een prikkel aangeboden die bestond uit een maagdelijk vrouwtje dat onmiddellijk na het uitkomen was gedood en waarvan de antennen waren verwijderd. In plaats daarvan waren op dezelfde micro-schaal nagmaakte antennen aangebracht die op afstand op en neer bewogen konden worden. Mannetjes bleken goed op een dergelijk 'vrouwtje' te baltsen en ook te reageren op het neerklappen van de antennen zoals ze zouden doen bij een levend vrouwtje. Het antennensignaal kon in deze proef ook op momenten worden gegeven waarop het normaal vrijwel nooit voorkomt. Hieruit bleek dat de reactie van het mannetje niet alleen afhangt van de prikkel, maar ook van zijn eigen gedrag (Jachmann en Van den Assem, 1993). Alles wijst erop dat de bereidheid van het mannetje om te paren varieert in de loop van de baltscyclus en weerspiegeld wordt door zijn gedrag. Die bereidheid is het hoogst na de eerste kopknik. Kennelijk is ook hier sprake van een sterke wisselwerking tussen uitwendige (antennensignaal) en inwendige (paringsbereidheid) factoren.

5.4 COMPLEXERE WISSELWERKINGEN

In het onderzoek van de guppy's werden eigenlijk maar twee factoren bekeken: de grootte van het vrouwtje (als uitwendige prikkel) en de bereidheid om te paren (als de inwendige factor die bepaald werd aan de hand van de vlekkenpatronen). Ook in de voorbeelden met sluipwespen werden prikkelsituatie en inwendige factoren zo eenvoudig mogelijk gehouden. Dikwijls is de situatie heel wat ingewikkelder. Er zijn meestal veel meer prikkels die inwerken op het dier, er worden veel meer inwendige factoren verondersteld en er zijn eindeloos veel mogelijkheden voor gedrag. Binnen de groep van mensen die greep probeerden te krijgen op die complexiteit was Baerends weer één van de voortrekkers. Hij gebruikte een enorme hoeveelheid waarnemingen, verzameld bij de *eirolproeven* met broedende zilverbreeuwen, om zijn ideeën nader uit te werken.

Gedrag tijdens
pauzes in het
broeden

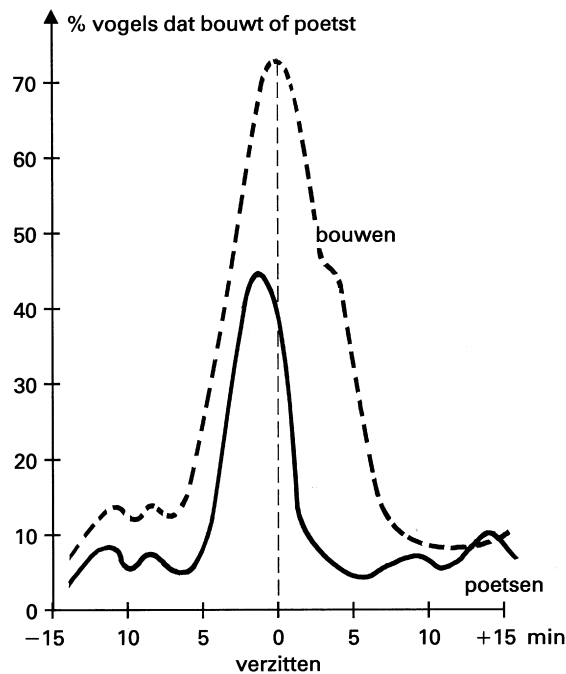
Zie de film 'Eirollen'
in het elektronische
werkboek bij
'observaties'.

Door de uitvoerige observaties kreeg hij een gedetailleerd beeld van het broedgedrag en van het gedrag dat tijdens *interrupties* van broeden plaatsvindt. Beide oudervogels wisselen elkaar af op het nest. Een broedsessie van één ouder wordt af en toe onderbroken met verzitten *op* het nest, bouwen *aan* het nest, locomotie of poetsen van het verenkleed. Deze verschillende handelingen zijn niet willekeurig verdeeld over de broedsessie. Bouwen wordt vooral vertoond aan het begin, poetsen daarentegen komt het meest frequent voor tegen de tijd dat het dier afgelost wordt door de partner. Locomotie komt bijna alleen voor als de meeuw verstoord wordt. Verzitten op het nest, tenslotte, komt vaak samen met bouwen of poetsen voor: poetsen vooral vóór het verzitten, bouwen ervóór en erna, maar poetsen en bouwen zelden gecombineerd (zie figuur 3.11).

Om dit patroon te verklaren had Baerends diverse inwendige factoren nodig die op een ingewikkelde manier invloed op elkaar uitoefenen. Uitwendige prikkels van legsel, nest en omgeving werken hierop in, en een reeks van diverse gedragspatronen kan er door gegenereerd worden. Figuur 3.12 (blz. 78) geeft aan hoe de veroorzaking van al deze handelingen wordt gedacht. De verschillende eenheden, die rechts zijn weergegeven, zijn *hiërarchisch georganiseerd* in coördinatiecentra voor gaan

Zie hoofdstuk 4,
par. 1.5.

zitten, bouwen, locomotie, poetsen en baden. De groepering van eenheden is gebaseerd op de samenhang die ze vertonen in hun onderlinge volgorde. Broeden wordt veroorzaakt door een aparte factor, namelijk I (let op de +). Broeden, inrollen, gaan zitten en bouwen worden gestuurd door een bovenliggend centrum voor nestbehandeling (N). Locomotie wordt vooral door een centrum voor vlucht (V) beïnvloed, maar ook enigszins door nestbehandeling. Poetsen en baden staan onder controle van een centrum voor lichaamsverzorging (L).



FIGUUR 3.11 Bouwen en poetsen door broedende zilvermeeuwen voor en na verzitten op het nest

Naar: Baerends, 1970

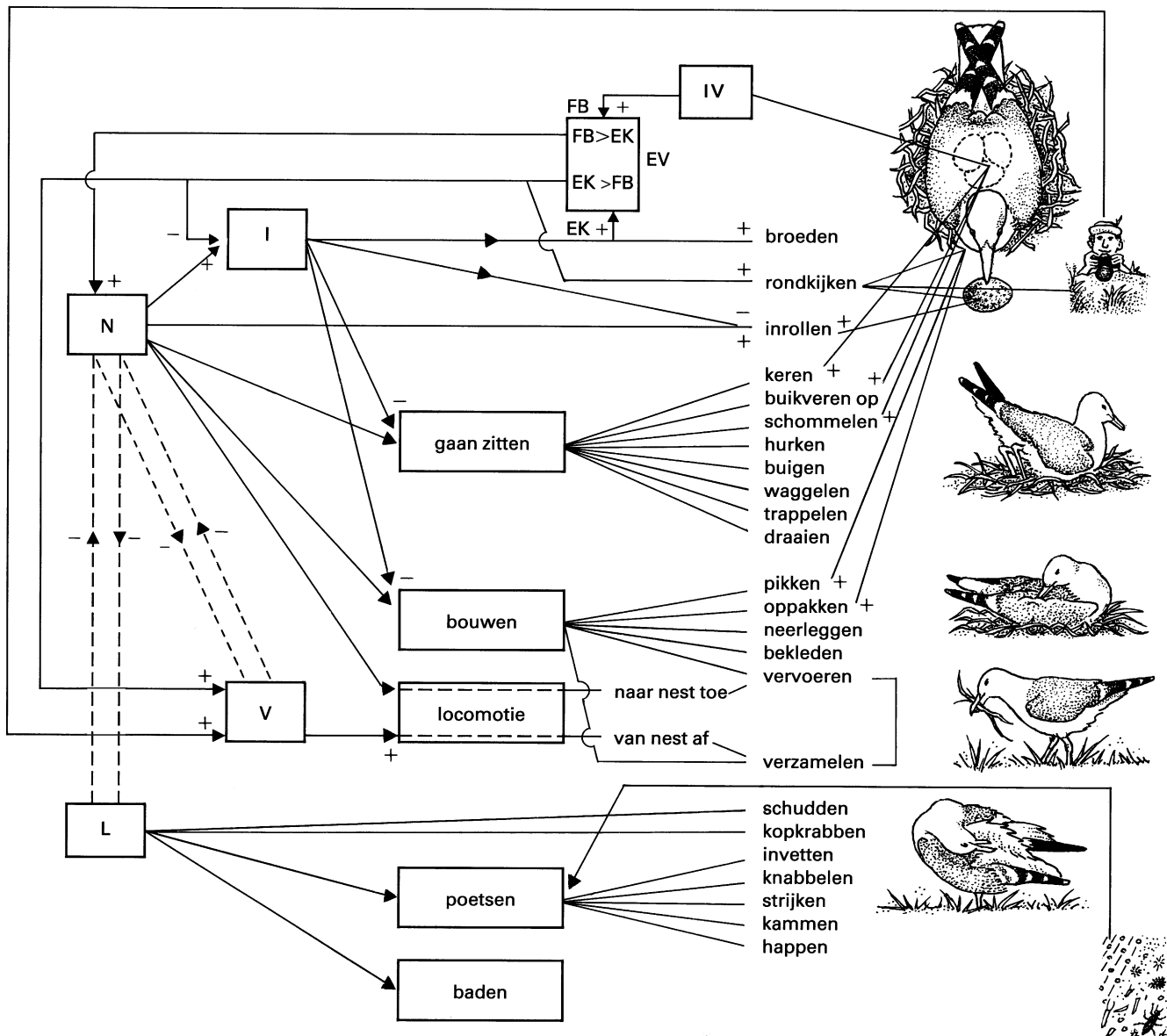
Uitwendige prikkels

*Informatie-
verwerking*

Efferentiekopie

Zie hoofdstuk 2,
par. 2.4.

Uitwendige prikkels kunnen direct invloed hebben op het centrum voor vlucht (V), en op tal van handelingen, zoals rondkijken, inrollen, keren, pikken en poetsen. Uitwendige prikkels kunnen verder als terugkoppelingen uit het nest, invloed hebben op de mate waarin I, N en V geactiveerd zijn. Deze terugkoppelingen worden via een *informatieverwerkingsmechanisme* (IV) naar een vergelijkingseenheid (VE) gestuurd. Wanneer de terugkoppeling (feedback) sterker is dan de verwachting of *efferentiekopie* ($FB > EK$) wordt het centrum voor nestbehandeling (N) geactiveerd. Via dat centrum kunnen broeden (via I), inrollen, gaan zitten, bouwen en soms locomotie worden opgewekt. Wanneer de terugkoppeling zwakker is dan de efferentiekopie ($EK > FB$) gaat het dier rondkijken, wordt het centrum voor broeden (I) geremd (let op de - bij de pijlpunt) en het centrum voor vlucht (V) geactiveerd (+).



FIGUUR 3.12 Broeden en onderbreken van broeden door zilvermeeuwen

Naar: Baerends, 1970

De centra N, V en L zijn in veel opzichten onverenigbaar en remmen elkaar daarom wederzijds (-). Gedrag behorend tot het centrum voor lichaamsverzorging zou tijdens het broeden vertoond kunnen worden wanneer de centra N en V elkaar wederzijds onderdrukken. Voorts is broeden (I) niet verenigbaar met inrollen, gaan zitten en bouwen. Daarom oefent broeden een remmende invloed (-) uit op de andere centra die onder N vallen.

Gaan zitten en bouwen worden in dit model beschouwd als twee gelijkwaardige subcentra van N. Zij verschillen vooral in hun oriëntatie ten opzichte van het nest. Gaan zitten is zeer duidelijk gericht naar het nest, bouwen bevat daarnaast componenten (bijvoorbeeld verzamelen) die van het nest af gericht zijn. Bouwen zou daarom vooral kunnen optreden wanneer het centrum voor vlucht (V) enigszins is geactiveerd.

5.5 WAT IS ER TOT DUSVERRE VERKLAARD?

Modellen

Verklarende *modellen* voor gedrag moeten een zo duidelijk mogelijk overzicht geven van de hypothesen die er aan ten grondslag liggen. Een goed model levert een aantal pasklare recepten voor experimenten waarmee hypothesen gefalsificeerd zouden kunnen worden.

*Uitwendige prikkels**Aard van de
inwendige factoren*

Duidelijk is dat bepaalde *uitwendige prikkels* bepaald gedrag kunnen oproepen. Duidelijk is ook dat de relatie tussen prikkel en gedrag beïnvloed wordt door *inwendige factoren*. Wat de *aard is van die factoren* is nauwelijks aan de orde gekomen. Daar is tot dusverre ook helemaal geen rekening mee gehouden: niet in het model van Lorenz, niet in het onderzoek aan guppy's en sluipwespen, en ook niet in dat aan het broedgedrag van de zilvermeeuw.

*Toetsbaarheid
hypothesen*

Het 'model' van Lorenz illustreert de ideeën die destijds bestonden. Door de wijze van presentatie wordt ten onrechte de indruk gewekt dat het hier gaat om meer dan algemene principes in de veroorzaking van gedrag. De hypothesen over deze algemene principes zijn tot op zekere hoogte toetsbaar. Intussen is duidelijk dat deze principes hooguit in beperkte mate gelden. Het onderzoek aan de guppy's leverde vooral een beschrijving op plus de belangrijke conclusie dat in- en uitwendige factoren tezamen bepalen welk gedrag wordt vertoond. De inwendige factor is hier indirect gemeten (vlekkenpatroon) aan een gedragscomponent. Het is heel goed mogelijk dat daar een simpele fysiologische factor, bijvoorbeeld een hormoon, aan ten grondslag ligt. Voor het onderzoek aan sluipwespen geldt ongeveer hetzelfde. Het onderzoek aan zilvermeeuwen leverde een model op met beschrijvende en verklarende elementen. De hypothesen zijn wel herkenbaar, maar erg moeilijk *toetsbaar* omdat er zo veel aannames in dit model zitten. Er kunnen dan misschien goede aanwijzingen bestaan dat er zoiets als centra voor nestbehandeling, vlucht en lichaamsverzorging bestaan, maar zolang kennis over aard en structuur van die centra ontbreekt, is het ondoenlijk om *hypothesen te toetsen* over hun onderlinge beïnvloeding. Men is daarom steeds meer geneigd om gedrag in verband te brengen met inwendige factoren, zoals hersencentra en hormonen die gemanipuleerd kunnen worden, of waarvan activiteit of concentratie gemeten kan worden. In de volgende hoofdstukken komen daar voorbeelden van.

6 **Samenvatting**

Gedragseenheden zijn goed herkenbare combinaties van acties van verschillende effectoren. Dikwijls zijn ze kenmerkend voor een soort en bestaan dan uit een soortspecifieke component, *fixed* (of *modal*) *action pattern* en een *stuurcomponent* (taxi). De soortspecifieke component is tamelijk vast van vorm, en *werd* verondersteld erfelijk te zijn vastgelegd en principieel te verschillen van reflexen. De stuurcomponent is variabel, reflexmatig, draagt bij aan de *oriëntatie* van het gedrag en daarmee aan de effectiviteit. Er worden twee groepen oriëntatiebewegingen onderscheiden: *kinesis* (ongericht) en *taxis* (gericht). Men maakt thans geen principieel onderscheid meer tussen reflexen en complex gedrag.

Gedrag wordt beïnvloed door prikkels uit de buitenwereld, en, zoals al eerder is aangegeven, door terugkoppelingen uit de eigen effectoren. Er worden *opwekkende*, *richtinggevende*, *onderhoudende* en *beëindigende prikkels* onderscheiden. *Sleutelprikkels* zijn specifieke signalen die bepaalde

soortspecifieke gedragspatronen kunnen opwekken. Daarbij kunnen zintuigen speciaal toegerust zijn om dat signaal op te vangen. Gedrag kan beïnvloed worden door verschillende kenmerken uit de omgeving. Het proces waarbij de waarde van die verschillende omgevingseigenschappen worden geïntegreerd heet *heterogene summatie*. Wanneer een kunstmatig object een hogere prikkelwaarde heeft dan het natuurlijke object spreekt men van *supernormaliteit*.

Ook van binnenuit (inwendige factoren) wordt gedrag beïnvloed. Dat blijkt bijvoorbeeld uit de afname van de bereidheid om op een niet relevante prikkel te reageren bij herhaald aanbieden. Dat proces heet *habituatie*. Inwendige invloeden blijken ook uit de *periodiciteit* in gedrag die blijft bestaan wanneer de uitwendige prikkels die ritmiek kunnen sturen zijn uitgeschakeld. Het optreden van *vacuümgedrag* en van *stereotypieën* wordt ook in meer of mindere mate aan inwendige factoren toegeschreven.

In een sociale situatie is gedrag dikwijls weer een prikkel voor het gedrag van een ander individu. Tussen individuen kunnen ingewikkelde actie-reactieketens van gedrag worden afgewikkeld. Dat gebeurt in de balts die voorafgaat aan paring en paarvorming, tijdens conflicten tussen individuen, maar ook in grote groepen. In dit hoofdstuk zijn daarvan verscheidene voorbeelden uitgewerkt.

Om de invloeden van uitwendige prikkels en inwendige factoren te integreren zijn modellen gebouwd en is ook empirisch onderzoek verricht. Dat heeft geleid tot soms zeer complexe beschrijvende modellen, die zelden een grote voorspellende waarde hebben. De belangrijkste reden daarvoor is dat weinig over de aard van de inwendige factoren kon worden aangegeven. De modellen bevatten daardoor zoveel onzekere factoren, dat het *toetsen van hypothesen* over die inwendige factoren vrijwel onmogelijk is.

Literatuur

- Baerends, G.P., 'A model of the functional organization of incubation behaviour'. In: Baerends, G.P. and R.H. Drent (eds), *Behaviour, The herring gull and its egg. Part 1. suppl. 17*, 263-312, 1970.
- Baerends, G.P., R. Brouwer and H.T. Waterbolk, 'Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters) I'. An analysis of the male courtship pattern. In: *Behaviour* 8, 249-334, 1955.
- Baerends, G.P. and R.H. Drent (eds), 'The herring gull and its egg. Part II: The responsiveness to egg-features'. In: *Behaviour* 82, 1-416, 1982.
- Clutton Brock, T.H. and S.D. Albon, 'The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement'. In: *Behaviour* 69, 145-170, 1979.
- Creel, S. and N.M. Creel, *The African wild dog. Behavior, ecology and conservation*. Princeton, Princeton University Press, 2002.
- Davies, N.B., 'Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins'. In: *Animal Behavior* 26, 138-147, 1978.
- Gwinner, E., 'Adaptive functions of circannual rhythms in warblers'. In: *Proc. XVth Intern. Ornithol. Congr.*, The Hague, 218-236, 1972.

- Jachmann, F. and J. Van den Assem, 'The interaction of external and internal factors in the courtship of parasitic wasps' (*Hym., Pteromalidae*). In: *Behaviour* 125, 1-19, 1993.
- Lorenz, K., 'The comparative method in studying innate behaviour patterns'. In: *Symp. Soc. exp. Biol.* 4, 221-268, 1950.
- Lorenz, K. and N. Tinbergen, 'Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans I'. In: *Z. Tierpsychol.* 2, 1-29, 1938.
- Manning, A., 'Drosophila and the evolution of behaviour'. In: Carthy, J.D. & Duddington, C.L. (eds), *Viewpoints in biology* 4, London, Butterworth, 123-167, 1965.
- Prechtl, H.F.R., 'Zur Physiologie der angeborenen auslösende Mechanismen: I Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel'. In: *Behaviour* 5, 32-50, 1953.
- Prins, H.H.T., *Ecology and behaviour of the African buffalo. Social inequality and decision making*. London, Chapman & Hall, 1996.
- Simbolotti, G., F.A. Putters and J. Van den Assem, 'Rates of attack and control of the offspring sex ratio in the parasitic wasp *Lariophagus distinguendus* in an environment where host quality varies'. In: *Behaviour* 100, 1-32, 1987.
- Tinbergen, N., 'An objectivistic study of the innate behaviour of animals'. In: *Biblioth. Biotheor.* 1, 39-98, 1942.
- Tinbergen, N., 'De functie van de rode vlek op de snavel van de zilvermeeuw'. In: *Bijdr. Dierkunde* 28, 453-465, 1949.

Organisatie van gedrag

1	Klassieke modellen	84
1.1	Motivatie en gedragssystemen	84
1.2	Hiërarchische organisatie	85
1.3	Overgangen in gedrag	88
1.4	Conflicten tussen gedragssystemen	90
2	Gedrag voorspellen	91
2.1	Een stochastische benadering van gedrag	91
2.2	Drempelwaardenmodellen	95
2.3	Deterministische programma's	97
2.4	Netwerkmodellen	100
3	Fysiologische sturing van gedrag	102
3.1	Gedrag en ritmiek	102
3.2	Gedrag en hersenen	104
3.3	Gedrag en hormonen	106
4	Samenvatting	108

Literatuur	109
------------	-----

Organisatie van gedrag

Kort nadat ik was afgestudeerd vond ik een vervallen huisje op het platteland. Ik betrok het, knapte het op en ben er nooit meer weggegaan. Een maand nadat ik mij had gevestigd, kreeg ik mijn eerste huisdier, een zwarte poes van een jaar of tien die al een paar jaar een zwervend bestaan had geleid in een villawijk. Het dier voelde zich meteen thuis en bleek een vaardig muizenvangster te zijn. Soms lag zij overdag ergens bij het huis geconcentreerd te loeren, tientallen minuten lang. Het was fascinerend om haar na dat eindeloze geduld een prooi te zien besluipen en bespringen. Als ze succes had, werd de prooi meestal snel gedood. Eén keer zag ik hoe ze een rat te pakken had en die in een hevig gevecht doodde, waarbij ze niet alleen haar tanden en voorpoten gebruikte, maar ook haar achterpoten. Wie wel eens een wilde muis in zijn handen heeft gehad, weet dat die gemeen kan bijten. Ratten zijn nog een graadje erger, maar nòch de rattenvangst, nòch de talloze muizenvangsten lieten zichtbare sporen na bij mijn zwarte poes. Kennelijk wist ze door de prooi direct met de tanden in de nek te grijpen, schade aan zichzelf te voorkomen.

Toen de poes een half jaar bij me woonde, baarde ze vier jongen naast mijn bed. De impact van die gebeurtenis werd alleen door die van de geboorte van mijn eigen kinderen overtroffen. De eerste week waren de jonge katjes wurmen die alleen konden drinken. Daarna verwierven ze al spoedig meer vaardigheden, ze daagden elkaar uit, besprongen elkaar en renden achter elkaar aan. Een paar keer bracht moeder haar jongen naar een andere plek in huis, stuk voor stuk, met de tanden in het nekvel, maar zonder de jongen te verwonden. Toen de jongen ongeveer vier weken oud waren, bracht moeder poes zo af en toe een muis, ook met de tanden in het nekvel, soms nog levend. Ze kondigde haar komst aan met een miauw die de jongen herkenden. Die renden dan onmiddellijk in moeders richting, probeerden de muis met hun voorpoot in beweging te krijgen, te bespringen en achterna te zitten zoals ze elkaar benaderden in hun spel. Jongen en moeder zaten soms in een kring rond de muis die een uitweg probeerde te zoeken. De muis werd dan weer door de één dan weer door de ander aangepakt of doodgebeten. Aanvankelijk was het vooral de moeder die de genadebeet toebracht, vanaf ongeveer zes weken meestal de jongen. Eén van de jongen veroverde de muis zodra deze dood was, hield de anderen, ook de moeder, op afstand met een kwaadaardig gegrom, en begon dan te eten.

Voor de jongen vond ik een goed tehuis. Moeder poes bleef echter, vooral 's nachts muizen vangen die, met haar kenmerkende mauw, soms levend naar huis werden gebracht en dan bijvoordeur op mijn bed werden losgelaten. Bij het tweede nest dat ze bij mij groot bracht ging alles weer net zo, precies zoals mijn leermeester en vooral zijn vrouw, dat later zouden beschrijven (Baerends-van Roon en Baerends, 1979).

Spelen van jonge katten, het vangen en doden van een muis, het transporteren van een muis en van de eigen jongen, het zijn allemaal voorbeelden van complexe reeksen van handelingen, soms met

Organisatie van
gedrag

opvallende overeenkomsten. Waarom lijkt spelen zo veel op jagen? Waarom wordt dat muisje (dood of nog levend) net zo vervoerd als het eigen jong? Waarom zou een kat muizen afleveren bij de jongen en bij de baas? Daar moet wel een vernuftig systeem achter zitten. Zou gedrag inwendig op een bepaalde, wellicht zinvolle manier zijn *georganiseerd*? Wijzen meer gedragsbeschrijvingen in deze richting en zijn er experimenten gedaan waaruit dit zou blijken?

Coördinatie

Definitie

Organisatie

Het begrip organisatie in combinatie met gedrag is nog niet eerder aan de orde geweest, wel het begrip coördinatie. Met het begrip *coördinatie* wordt verwezen naar *afzonderlijke gedragpatronen*: de regie over verschillende spierbewegingen. Met het begrip *organisatie* wordt verwezen naar de samenhang tussen *verschillende gedragspatronen*.

1 Klassieke modellen

Er bestaan nogal wat verschillende ideeën over de wijze waarop het optreden van complex gedrag inwendig geregeld wordt. Wel is men het er over eens dat er inwendig variabelen bestaan die invloed hebben op gedrag. Die variabelen moeten vanzelfsprekend berusten op fysiologische processen. De aard van die processen zal later ter sprake komen. De vragen die eerst aan de orde komen zijn:

- hoe kan een gedragsbioloog inwendige variabelen concretiseren?
- welke samenhang bestaat er tussen de verschillende variabelen?
- in hoeverre kunnen verschillende handelingen door dezelfde variabelen worden beïnvloed?

1.1 MOTIVATIE EN GEDRAGSSYSTEMEN

Inwendige
variabelen

Als eerste stap om te komen tot een wat concretere oorzakelijke verklaring van gedrag, worden de *inwendige variabelen* onder de loep genomen. Wat zijn dat en wat valt er aan te meten? Met gegevens over het gedrag van een dier en de uitwendige prikkels valt daar alleen *indirect* iets over te zeggen. Vanuit de gedragsgegevens moet daar dus iets over worden afgeleid. De volgende voorbeelden laten zien dat dit mogelijk is.

Er zit een tam konijn in een hok. Het dier heeft een bakje met korrelvoer dat gewoonlijk wordt bijgevuld voordat het leeg is. Het konijn morst weinig. Door telkens de hoeveelheid voer in het bakje te wegen, kan tamelijk precies worden gemeten hoeveel gram het dier per uur eet. In een experiment wordt het bakje weggehaald, gedurende één uur, of gedurende tien uur. Opnieuw kan worden gemeten hoeveel gegeten wordt in het uur dat daarop volgt. Het blijkt dat na één uur vasten gemiddeld veel minder gegeten wordt dan na tien uur vasten. Nogal wies, na tien uur heeft het dier meer '*honger*' en zal de '*bereidheid*' om te eten veel groter zijn. Daarmee is een (weliswaar nog steeds hypothetische) inwendige variabele aangeduid die ons vertrouwd voorkomt vanwege onze eigen soms knorrende maag. Voor de paringsbereidheid van een dekhengst geldt iets dergelijks. Deze bereidheid zou (met stopwatch) kunnen worden gemeten aan de hand van de tijd tussen aankomst en eerste dekping bij een 'hengstige' merrie. Dat kan allemaal behoorlijk snel gaan. Hengstenhouders reizen meestal met hun hengst langs de merries die gedekt en geschouwd moeten worden. Bij het schouwen wordt gecontroleerd of een eerder gedekte merrie opnieuw hengstig is geworden (en dus niet drachtig is). Met soms rake trappen

van de achterbenen wordt de hengst resoluut afgewezen als de merrie wel drachtig is. De bereidheid van een hengst om te dekken neemt in het algemeen af naarmate hij meer hengstige merries heeft gedekt op zijn route. Daarentegen verhogen de onwillige merries die hij heeft moeten schouwen zijn paringsbereidheid bij de eerstvolgende ontmoeting met een 'hengstige' merrie. Ook dat verhaal klinkt redelijk vertrouwd in de oren.

Motivatie

De 'bereidheid om' wordt in de gedragsbiologie aangeduid met het begrip '*motivatie*'. De motivaties voor bijvoorbeeld eten, drinken, vechten, seksueel gedrag of slapen, kunnen allemaal variëren in de tijd en zijn meetbaar aan de hand van het gedrag. Bedenk echter wel dat alleen de *liniaal* (dus de gedragsregistratie) concreet is en de daarvan afgeleide motivatie abstract blijft zolang daar geen fysiologisch onderzoek aan is gedaan.

Gedragssystemen

Zie hoofdstuk 3, par. 4.1.

Verschillende typen gedrag lijken dus samen te hangen met verschillende motivaties. Dat betekent nog niet dat voor elke handeling een specifieke inwendige variabele (motivatie) noodzakelijk is. De verschillende handelingen in een gedragsrepertoire worden lang niet allemaal onafhankelijk van elkaar vertoond. Sommige handelingen komen nogal vaak samen voor (denk bijvoorbeeld aan voedselzoeken en knabbelen door een konijn) en andere handelingen sluiten elkaar uit (denk bijvoorbeeld aan slapen en vechten door elk willekeurig dier). Deze onderlinge samenhang is al eerder geïllustreerd voor het baltsgedrag van *Drosophila* en van de driedoornige stekelbaars, en in nog meer detail voor het broedgedrag van zilvermeeuwen. Groepen van oorzakelijk met elkaar samenhangende handelingen worden *gedragssystemen* genoemd. Verondersteld wordt dat voor het vertonen van de handelingen die tot hetzelfde gedragssysteem behoren ongeveer *dezelfde motivatie* nodig is. De structuur van de keten van handelingen binnen het gedragssysteem kan afhangen van uitwendige prikkels, maar kan ook inwendig zijn geprogrammeerd. De Amerikaan *Wallace Craig* (1876-1954) merkte al op dat in veel gedragsketens twee fasen te onderscheiden zijn, gedrag dat vertoond wordt om een bepaald doel te vinden, *zoekgedrag* of *appetitive behaviour*, en het gedrag dat vertoond wordt bij het aantreffen van dat doel, de *eindhandeling* of *consummatory act*. Na het vertonen van de eindhandeling zou volgens Craig de *motivatie* om de hele keten te vertonen plotseling moeten dalen. In het *psychohydraulisch model* van Lorenz wordt iets dergelijks gesuggereerd voor de inwendige factor R.

Zoekgedrag of appetitive behaviour

Zie hoofdstuk 1, par. 1.3.

Eindhandeling of consummatory act

Zie hoofdstuk 3, par. 5.1.

Daling motivatie

1.2 HIËRARCHISCHE ORGANISATIE

In een compleet gedragsrepertoire kunnen diverse gedragssystemen met de daarbij behorende motivaties worden onderscheiden. Sommige van die systemen hebben vrij veel met elkaar te maken (denk bijvoorbeeld aan eten en drinken), maar voor andere systemen geldt dat in mindere mate. De samenhang tussen de verschillende systemen kan nogal complex zijn. Niettemin is het idee dat gedrag en gedragssystemen *hiërarchisch georganiseerd* zijn, heel bruikbaar gebleken.

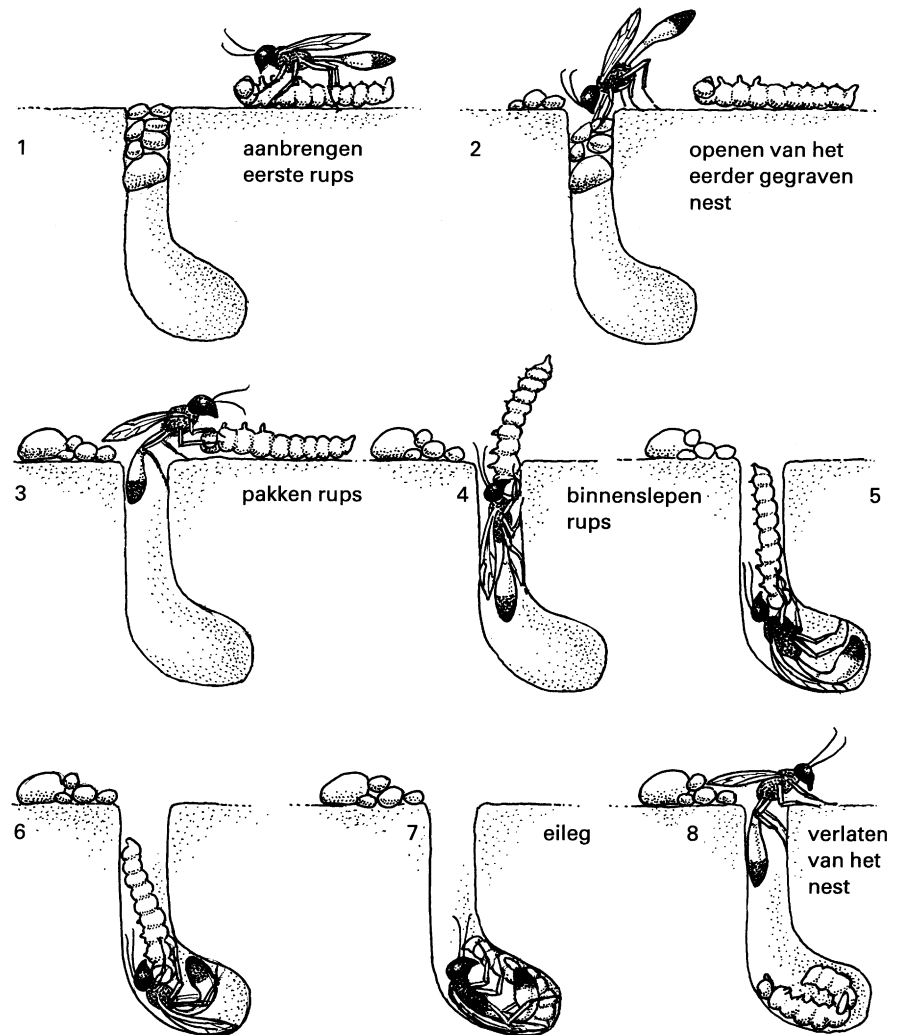
Zie ook: hoofdstuk 3, par. 5.2.

Uitgewerkt voorbeeld

Hiërarchische organisatie

Het gedrag dat graafwespen (*Ammophila pubescens*) vertonen bij het verzorgen van hun broed (Baerends, 1941) is één van de klassieke voorbeelden van *hiërarchische organisatie*. De volwassen wespen komen begin juni uit hun cocon. Kort daarop wordt gepaard en vervolgens beginnen de vrouwtjes met het graven van een nest. Dat nest wordt in

vlakke zandgrond aangelegd. Het is ongeveer 3 cm diep en bestaat uit een verticale gang met een broedcel aan het einde. In die cel wordt een verlamde rups gebracht waarop een ei wordt gelegd (figuur 4.1). Na enige tijd worden meer rupsen aangebracht die als voedsel dienen voor de larve die uit het ei komt.



FIGUUR 4.1 Acht opeenvolgende stadia in het gedrag van de graafwesp bij het aanbrengen van de eerste rups en het leggen van een ei

Naar: Baerends, 1941

Drie fasen van verzorgen van een nest

Fase 1: graven + eileg

Fase 2: inspectie + enkele rupsen

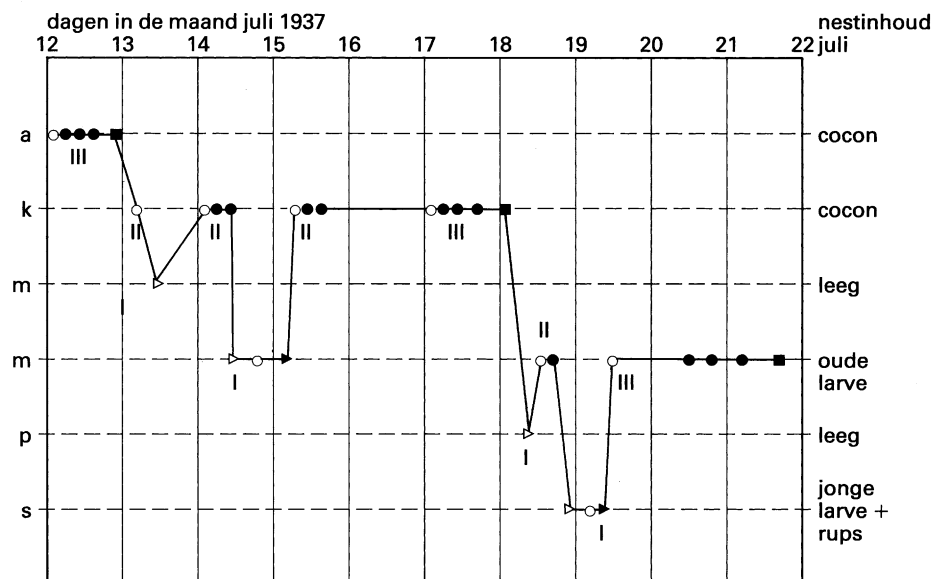
Fase 3: inspectie + veel rupsen + definitief sluiten

Een nest wordt in drie scherp te scheiden *fasen* verzorgd. De eerste fase bestaat uit het *graven* van een nest, het brengen van de *eerste rups* en het *leggen van het ei*. De tweede fase begint met een *inspectiebezoek* van de wesp. Daarbij wordt geen rups meegebracht. Het daaropvolgende gedrag hangt af van de toestand in het nest. Alleen wanneer het ei is uitgekomen, worden *één tot drie rupsen* aangebracht. De derde fase begint ook weer met een *inspectiebezoek*, waarna *drie tot zeven rupsen* worden aangebracht voordat het nest zorgvuldig en *definitief* wordt *afgesloten*.

Zorg voor ver-
scheidene nesten

belang van het
inspectiebezoek

Er kunnen *verscheidene nesten* door hetzelfde vrouwtje in dezelfde periode worden verzorgd (figuur 4.2). Nadat bij een nest een bepaalde fase voltooid is, gaat het vrouwtje meestal naar een ander nest, inspecteert dat, en voltooit, indien nodig, de fase waarin dat nest is. Waarop is nu de beslissing gebaseerd is om te switchen naar een ander nest, om rupsen aan te brengen, of om definitief af te sluiten? Om inzicht te krijgen in die vraag werden experimenten gedaan. Daarbij werd de inhoud van het nest veranderd. Uit die experimenten bleek dat de wesp alleen tijdens de *inspectiebezoeken* gevoelig is voor prikkels uit het nest. Wanneer het dier dan een nog niet uitgekomen ei aantreft, wordt de aandacht verlegd naar een ander nest. Wanneer het vrouwtje een pas uitgekomen larve aantreft, worden één tot drie rupsen aangebracht. De hoeveelheid aangevoerde rupsen blijkt af te hangen van de grootte van de larve en van de omvang van de al aanwezige rupsenvoorraad. Een experimentele verandering van de nestinhoud na dat inspectiebezoek heeft geen invloed meer op het gedrag van de wesp.



FIGUUR 4.2 De verzorging van zes verschillende nesten door hetzelfde vrouwtje van de graafwesp

Open driehoek: graven en vestigen; opgevulde driehoek: eerste rups en eileg, open cirkel: inspectiebezoek; opgevulde cirkel: aanbrengen van een extra rups; opgevuld vierkant: definitief sluiten. De fasen (zie ook figuur 4.3) zijn met Romeinse cijfers aangegeven.

Naar: Baerends, 1941

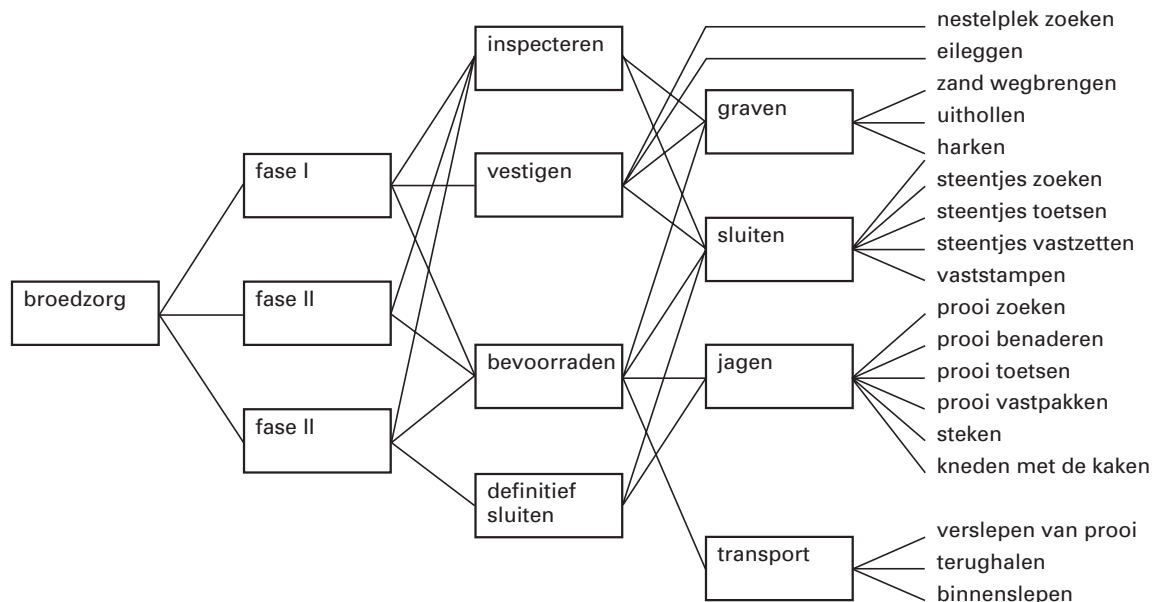
Hiërarchisch model

Inspectiebezoek

Deze waarnemingen en experimenten waren de bouwstenen voor een *hiërarchisch model* voor de veroorzaking van de verschillende broedzorg-handelingen (figuur 4.3, blz. 88). Het schema laat zien dat elke fase gepaard gaat met een inspectiebezoek en met bevoorrading. Vestigen komt alleen voor in fase I en definitief sluiten alleen in fase III. De afzonderlijke handelingen zijn geheel rechts weergegeven. De groeperingen, die worden gezien als gemeenschappelijke veroorzakende factoren, zijn aangegeven in de kolom ernaast (graven, sluiten, jagen en transport). Het schema laat niet zien dat een wesp door een *inspectiebezoek* in een andere fase kan komen. Dat aspect is bewust weggelaten, om de figuur zo

Terugkoppelingen

overzichtelijk mogelijk te houden. Dat betekent nog niet in dat dit aspect onbelangrijk zou zijn. De centrale rol van het inspectiebezoek geeft aan dat instructies niet alleen van links naar rechts worden gezonden in dit schema, maar dat er ook belangrijke *terugkoppelingen* kunnen zijn.



FIGUUR 4.3 Hiërarchisch schema van broedzorghandelingen van de graafwesp

Naar: Baerends, 1941

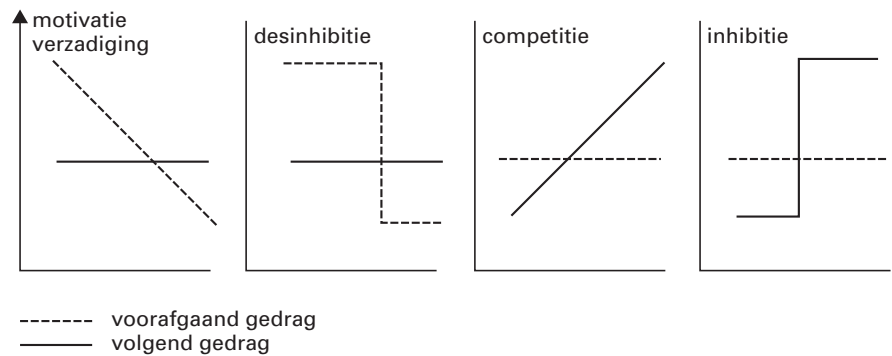
Zie hoofdstuk 3,
par. 5.1.

In een hiërarchisch gestructureerd systeem wordt de veroorzaking van gedrag op een *economische wijze* geregeld (Dawkins, 1976). Verschillende handelingen van hetzelfde dier zijn meestal slechts in een beperkt aantal opzichten verschillend. Bij sommige handelingen gaat het om overeenkomsten in vormaspecten, bij sommige gaat het om overeenkomsten in de situatie waarin ze optreden. In hiërarchische modellen kunnen daar verklaringen voor worden ingebouwd. Het klassieke model van Lorenz voor het *deblokkerende mechanisme* van gedrag levert niet zo'n verklaring. In dat model is het uitgangspunt dat iedere instincthandeling over een eigen inwendig veroorzakend mechanisme beschikt. De mechanismen voor verschillende instincthandelingen worden verondersteld onafhankelijk van elkaar te opereren. Dat betekent dus dat ieder deblokkerend mechanisme zou moeten beschikken over de programmatuur om een volledige instincthandeling op te roepen, ook de aspecten die overeenkomen met andere instincthandelingen. In dat geval zou er sprake zijn van een groot aantal identieke instructies binnen hetzelfde dier.

1.3 OVERGANGEN IN GEDRAG

Men veronderstelt dat de overgang van het ene gedragssysteem naar het andere, en soms ook die van de ene handeling naar de andere, het gevolg is van een verandering in de motivatie. Een dier wordt verondersteld alleen dat gedrag te vertonen waarvoor de motivatie het hoogste is. Een overgang van gedrag A naar gedrag B bij constant blijvende uitwendige omstandigheden moet dus gepaard zijn gegaan met een motivatieverandering. Vóór de overgang was de motivatie om A te vertonen

sterker dan de motivatie voor B, terwijl ná de overgang de motivatie voor B het sterkst werd. Er zijn vier verschillende manieren waarop een dergelijke verandering in de motivaties voor A en B kan plaatsvinden (figuur 4.4).



FIGUUR 4.4 Motivatie en overgangen in gedrag

Naar: McFarland, 1969

Verzadiging

– De motivatie voor A kan dalen, terwijl die voor B gelijk blijft. Een dergelijk proces kan bijvoorbeeld aan het eind van een maaltijd plaatsvinden bij *verzadiging*. De honger kan dan dalen onder de motivatie voor een willekeurige andere handeling.

Desinhibitie

– De motivatie voor A kan plotseling dalen en daardoor een handeling B, waarvoor tot dusverre een lagere motivatie bestond, de kans geven om te verschijnen. Dit proces wordt *desinhibitie* genoemd. Men kan daarbij denken aan een plotselinge daling van de seksuele motivatie na het uitvoeren van een copulatie. Daardoor kan bijvoorbeeld poetsgedrag gedeblokkeerd worden.

Competitie

– De motivatie voor A kan gelijk blijven, terwijl die voor B stijgt. Dit proces wordt *competitie* genoemd. Een dergelijk proces kan bijvoorbeeld een maaltijd opwekken doordat de honger hoger is geworden dan de motivaties voor andere handelingen.

Inhibitie

– De motivatie voor B kan plotseling stijgen waardoor andere handelingen, waarvoor tot dusverre een hogere motivatie bestond, verdrongen zullen worden. Dit proces wordt *inhibitie* genoemd. Men kan daarbij denken aan de plotselinge stijging van de vluchtmotivatie door de komst van een predator. Daardoor wordt alle gedrag geremd dat niet tot die vlucht behoort.

Positieve
terugkoppeling

De eerste en derde mogelijkheid kunnen nog eens nader worden beschouwd. De derde mogelijkheid (competitie) zou bijvoorbeeld het begin van een maaltijd kunnen markeren en de eerste (verzadiging) het einde van die maaltijd. Als de honger (motivatie om te eten) onmiddellijk zou dalen bij de aanvang van een maaltijd, zouden eetvlagen in het algemeen kort duren. Dat is niet het geval. Kennelijk zet die daling pas na enige tijd in. Ook als een dier een hoge motivatie heeft voor twee typen gedrag, bijvoorbeeld voor eten en drinken, worden beide gedragingen meestal afgewisseld in redelijk lang durende perioden met slechts één van beide typen gedrag. Kennelijk wordt zodra een dier start met een bepaald type gedrag de motivatie voor dat gedrag eerder verhoogd dan verlaagd. Dat verschijnsel staat bekend als *positieve terugkoppeling*.

1.4 CONFLICTEN TUSSEN GEDRAGSSYSTEMEN

Als motivaties voor verschillende typen gedrag vrijwel even hoog zijn zou dat tot een conflict tussen gedragssystemen kunnen leiden. Dergelijke conflicten, die zich vooral voordoen tijdens sociale confrontaties, kunnen zich voordoen in ten minste drie verschillende vormen.

Ambivalentie
Succesief
Simultaan

– Het getoonde gedrag kan bestaan uit een mozaïek van componenten uit de verschillende gedragssystemen. Dit verschijnsel wordt *ambivalentie* genoemd. De componenten kunnen in een snelle opeenvolging (*succesief*) worden getoond of gelijktijdig (*simultaan*). De meeste dreig-houdingen, ook van mensen, bevatten elementen die doen denken aan aanval (woede) en vlucht (angst) en kunnen worden opgevat als ambivalent gedrag.

Omrichten

– Het gedrag hoort duidelijk thuis in één gedragssysteem, het dier wordt echter geremd om het gedrag te richten op het juiste object en richt het ergens anders op. Dit verschijnsel wordt *omrichten* (*redirection*) genoemd. Ook dat komt voor in dreigsituaties, waarbij niet de tegenstander met de vuist wordt geraakt, maar de tafel.

Overspronggedrag

– Het getoonde gedrag lijkt niet te passen in de situatie. Mensen gaan bijvoorbeeld op hun hoofd krabben, aan hun neus trekken of op een potlood bijten als ze een moeilijke beslissing moeten nemen. Dergelijke niet-relevant lijkende gedragscomponenten worden *oversprong-handelingen* (*displacement activities*) genoemd.

Frustratie

Gedragssystemen kunnen *gefrustreerd* worden wanneer er geen geschikte uitwendige prikkels zijn om het gedrag uit te voeren waarvoor de motivatie hoog is. In een dergelijke situatie zou een dier kunnen gaan zoeken naar een prikkel die de gewenste prikkel zo goed mogelijk benadert. Die prikkel stelt het dier in staat om *substituutgedrag* te vertonen. Daardoor kan het gefrustreerde systeem zich enigszins uiten. Dergelijk substituutgedrag krijgt vaak vorm van een *gedragsstereotypie*.

Substituutgedrag

Zie hoofdstuk 3,
par. 3.3.

Gedragsstereotypie

Surplushypothese
Energie-overschot

Halverwege de twintigste eeuw is er nogal wat aandacht geweest voor de vraag hoe ‘overspronghandelingen’ veroorzaakt worden. Kortlandt en Tinbergen ontwikkelden een eerste verklaringsmodel, de *surplushypothese*. Zij veronderstelden dat er een ‘*energie-overschot*’ ontstond wanneer de expressie van een gedragssysteem verhinderd werd, bijvoorbeeld door frustratie. Dat overschot zou dan via een ander gedragssysteem moeten afvloeien. De hypothese geeft geen nadere details over de aard van het energieoverschot, en ook niet over de weg waarlangs een ander gedragssysteem betrokken zou raken in dit proces. Dergelijke details maken wel deel uit van de door de Leidse ethologen ontwikkelde *desinhibitiehypothese*. Centraal daarbij staat dat gedragssystemen elkaar remmen. Het sterkst geactiveerde gedragssysteem zou de expressie van de andere systemen onderdrukken. Wanneer twee gedragssystemen ongeveer even sterk geactiveerd zijn, zouden deze elkaar zo krachtig onderdrukken dat de remmen op andere, minder sterk geactiveerde gedragssystemen wegvallen. Aldus zou tijdens conflicten tussen gedragssystemen niet-relevant, tot andere systemen behorend, gedrag opgewekt kunnen worden. ‘Ontremming’ van het overspronggedrag kan alleen plaatsvinden wanneer de motivatie daarvoor voldoende hoog is. Hoe hoger die motivatie, des te groter de kans dat het gedrag als oversprong vertoond zal worden, en des te sterker de intensiteit daarvan.

Desinhibitie-hypothese

Conflicten tussen gedragssystemen kunnen worden gezien als *oorzaak* van een *beperkt deel* van het gedrag in sociale situaties. Sommigen gaan een stap verder en veronderstellen dat *iedere sociale handeling* kan worden teruggevoerd tot een conflict tussen verschillende gedragssystemen. De mogelijkheden voor conflicten zijn immers groot. Een soortgenoot kan de nieuwsgierigheid opwekken en daarmee een neiging om te naderen, maar ook om weg te gaan en om seksueel gedrag te vertonen.

Toch is er wel wat in te brengen tegen het idee om alle sociale handelingen als ambivalent, omgericht of oversprong te beschouwen. Een belangrijk argument daarbij is dat ze behoorlijk *constant van vorm* zijn. Het is dan niet erg waarschijnlijk dat hun directe veroorzaking toegeschreven moet worden aan conflicten tussen onverenigbare gedragssystemen, die dan telkens op dezelfde manier plaats moeten vinden. Niettemin zijn er in veel sociale handelingen elementen uit verschillende gedragssystemen te herkennen, in ieder geval componenten die doen denken aan aanval en vlucht. Om dat verschijnsel te verklaren formuleerde Tinbergen (1952) de *conflicthypothese*, die inhield dat het *ontstaan van de vorm* van dreighandelingen toegeschreven moet worden aan conflicten tussen agressie en vlucht, en het ontstaan van de vorm van baltshandelingen aan conflicten tussen agressie, vlucht en de seksuele motivatie. Tinbergen zag dit alleen als een *evolutionaire verklaring* voor de vorm van handelingen, niet als een verklaring voor de directe veroorzaking. De vorm zou zich gestabiliseerd hebben via een proces van *ritualisatie*. Daarbij werd de frequentie van optreden en de opvallendheid verhoogd. De directe veroorzaking zou onafhankelijk zijn geworden van het oorspronkelijke conflict door een proces van *emancipatie*. Toch is het niet uit te sluiten dat het oorspronkelijke conflict nog steeds een rol speelt in de directe veroorzaking van deze handelingen (Baerends, 1975).

Conflicthypothese
evolutionaire
verklaring

Ritualisatie

Emancipatie

Zie hoofdstuk 3,
par. 5.4.

2 Gedrag voorspellen

De klassieke gedragsmodellen beschrijven en verklaren tot op zekere hoogte hoe gedrag georganiseerd is. Zelfs voor ingewikkeld gedrag, zoals het broedgedrag van de zilvermeeuw, kunnen ze bruikbare verklaringen leveren. Het accent ligt op de inwendige organisatie. Ze vervullen daarmee een *brugfunctie* naar mogelijke *fysiologische verklaringen*. De mate waarin met deze modellen *gedrag voorspeld kan worden* is echter beperkt. Daarvoor is een aanpak nodig waarin vooral de structuur in het gedrag wordt geanalyseerd, bijvoorbeeld bij een constante uitwendige prikkelsituatie. Daarbij kan gebruik worden gemaakt van allerlei wiskundige technieken om intervallen tussen handelingen en opeenvolgingen van handelingen te beschrijven. Dergelijke beschrijvingen leveren materiaal voor modelbouwers. Hun modellen over de organisatie van gedrag kunnen vervolgens worden getoetst door middel van slimme experimenten.

2.1 EEN STOCHASTISCHE BENADERING VAN GEDRAG

De veroorzaking van gedrag kan op twee verschillende manieren worden benaderd, *deterministisch* en *stochastisch*. Bij een *deterministische benadering*, zoals tot dusverre, wordt ervan uitgegaan dat iedere gebeurtenis het gevolg is van specifieke oorzaken. Bijvoorbeeld, een

Deterministisch

Stochastisch

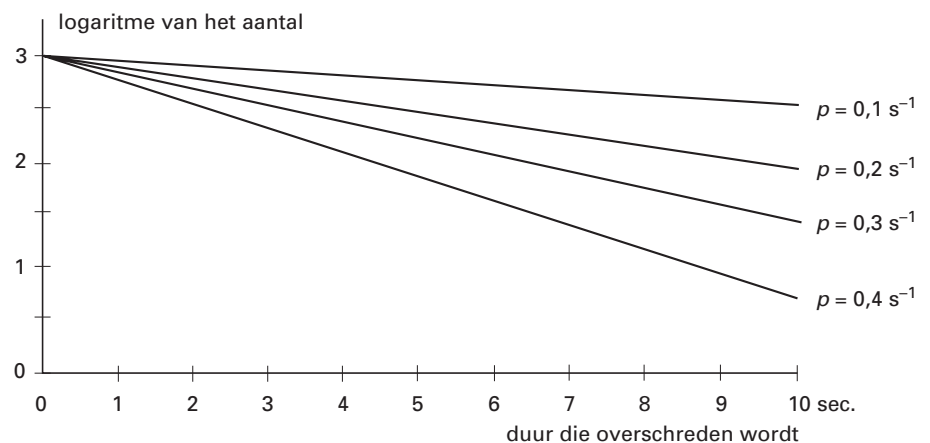
zilvermeeuw rolt in een keuzeproef eerst het kleinste ei, ondanks de meestal getoonde voorkeur voor grote imitatie-eieren. Dat hoeft *niet* toevalligerwijs te gebeuren: het kleinste ei zou op een voorkeursplek kunnen liggen, óf de meeuw zou bang kunnen zijn. Bij een *stochastische benadering* wordt de rol van het toeval juist *wel* benadrukt. Oorzakelijke factoren hebben volgens deze benadering invloed op de kans dat bepaalde gebeurtenissen plaats zullen vinden, waarbij die kans de waarden 0 en 1 en alles daartussen kan hebben.

Uitwendige
prikkelsituatie
zelden constant

De belangrijkste reden om voor een stochastische benadering te kiezen is ons onvermogen om de *uitwendige prikkelsituatie* constant te houden. De waargenomen structuur in gedrag zal daarom zelden *alleen* aan inwendige factoren kunnen worden toegeschreven. Er zal daarom altijd rekening gehouden moeten worden met toevallige invloeden van uitwendige prikkels. Het opsporen van toevalsprocessen is heel goed mogelijk aan de hand van de duren van handelingen (of van de intervallen tussen handelingen), maar ook aan de hand van de volgorde van handelingen.

Duur van een
handeling

De *duur van een handeling* wordt bepaald door de kans dat die handeling wordt afgebroken. Wanneer die duur *alleen* door het toeval wordt bepaald is de afbreekkans *constant*, dus onafhankelijk van de tijd die verstreken is sinds de aanvang van die handeling. Als dat het geval blijkt te zijn, is er geen reden om een specifieke inwendige factor aan te nemen die invloed heeft op de duur. Het is natuurlijk ook mogelijk dat de afbreekkans verandert naarmate de handeling langer duurt. Er kan dan sprake zijn van meerdere toevalsprocessen. In dat geval moeten er meer varianten van die handeling onderscheiden kunnen worden. Het herleiden van een duur-afhankelijke afbreekkans tot meerdere toevalsprocessen kan dus inzicht geven in de organisatie van gedrag.



FIGUUR 4.5 Log survivor-krommen voor 1000 handelingen bij constante afbreekkansen

Constante
afbreekkansen

Hoe sporen we nu een *constante afbreekkans* op? Wanneer de kans dat de handeling in de eerste seconde wordt afgebroken, gelijk is aan p , is de kans dat de handeling langer dan één seconde duurt, gelijk aan $1 - p$. Na één seconde is dus $(1 - p)$ de deel van de handelingen nog niet afgebroken, na twee seconden $(1 - p)^2$ de deel als de afbreekkans constant blijft.

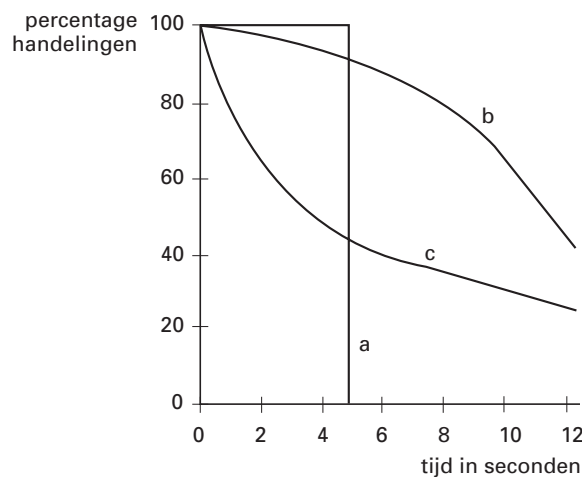
Log survivor-
kromme

Niet constante
afbreekkans

Zie hoofdstuk 3,
par. 5.4.

Wanneer de kans dat de handeling wordt afgebroken in de n -de seconde (voor die gevallen waarin de handeling niet eerder was afgebroken) ook gelijk is aan p , is de kans dat de handeling langer dan n seconden zal duren, gelijk aan $(1-p)^n$. Bij een handeling waarvan een groot aantal duren is gemeten, zal er in dat geval een dalende exponentiële verdeling moeten ontstaan van aantallen (y -as) en duren (x -as) die overschreden worden. Dat betekent dat het verband tussen de logaritme van het aantal (y -as in figuur 4.5) en de duur die overschreden wordt (x -as) – ook wel bekend als de *log survivor-kromme* – een dalende rechte oplevert.

Hoe ziet de log survivor-kromme er nu uit als de *afbreekkans niet constant* is? Van een handeling die altijd precies even lang duurt, bijvoorbeeld 5 seconden, zou de 'kromme' van links naar rechts horizontaal lopen tot die 5 s en dan loodrecht naar beneden klappen (figuur 4.6a). Van een handeling die altijd ongeveer even lang duurt, zou de kromme bol verlopen: van links naar rechts eerst langzaam dalen, en rond de gemiddelde duur steeds sneller (figuur 4.6b). Als er sprake is van twee toevalsprocessen is de kromme hol (figuur 4.6c). Een voorbeeld is het poetsen van zilvermeeuwen. Op het nest worden meestal korte poetsvlagen vertoond van één of enkele handelingen. Na een bad wordt meestal erg uitvoerig gepeet, soms wel een half uur lang. Door het grote aantal korte poetsvlagen daalt de kromme aanvankelijk snel, maar daarna wordt de hellingshoek steeds kleiner.



FIGUUR 4.6 Log survivor-kromme van een handeling met een constante duur van 5 seconden (a), een handeling die ongeveer 8 seconden duurt (b) en een handeling waarvan de duur door twee toevalsprocessen wordt bepaald (c)

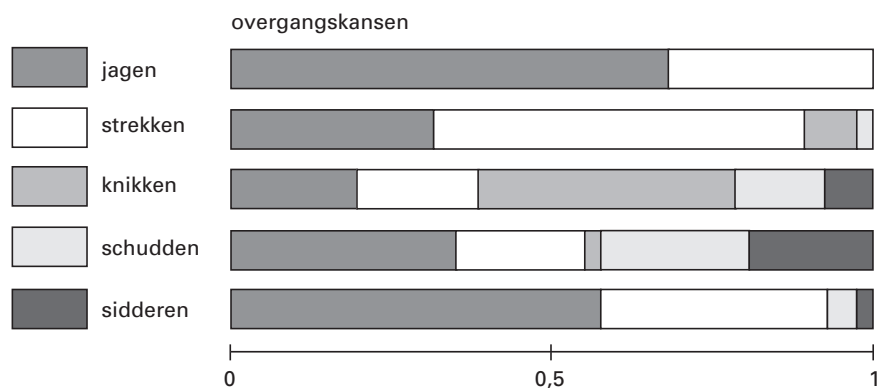
Volgorde van
handelingen

De *volgorde van handelingen* wordt bepaald door de overgangskansen naar nieuwe handelingen. Wanneer die overgangskansen onafhankelijk zijn van de handeling die wordt vertoond, en dus onafhankelijk zijn van de inwendige toestand, is er sprake van slechts één toevalsproces. In dat geval kunnen er geen uitspraken worden gedaan over de inwendige organisatie van volgordes. Wanneer de overgangskansen uitsluitend bepaald worden door de inwendige toestand die ten grondslag ligt aan

Markovketen

de handeling die wordt vertoond, is er sprake van een *eerste-orde-markovketen*. Wanneer die overgangskansen worden bepaald door meerdere (n) inwendige toestanden die aan de gedragsverandering voorafgingen, is er sprake van een n^{de} -orde-markovketen.

Deze benadering is verder uitgewerkt in een analyse van de balts van mannetjes van het visje *Corynopoma riisei* dat afkomstig is uit Zuid-Amerika (Nelson, 1964). Deze mannetjes vertonen vijf verschillende baltshandelingen die op allerlei manieren, tijdens confrontaties met vrouwtjes, op elkaar kunnen volgen. Vreemd genoeg speelt het gedrag van die vrouwtjes nauwelijks een rol in de structuur van het gedrag van mannetjes. Alle vijf baltshandelingen zijn kort van duur. Tussen opeenvolgende handelingen kunnen vrij lange intervallen voorkomen waarin de vis alleen maar zwemt of stilstaat in het water. Die vijf handelingen worden niet in een toevallige volgorde vertoond. De overgangskansen hangen samen met de handeling die aan de overgang voorafgaat. Dat is te zien in figuur 4.7. Zo wordt jagen bijvoorbeeld (bovenste balk) in 70% van de gevallen opnieuw door jagen gevolgd en in 30% van de gevallen door strekken.



FIGUUR 4.7 Overgangskansen tussen vijf verschillende handelingen van *Corynopoma riisei*

Voor elke balk is aangegeven met welke waarschijnlijkheid een bepaalde handeling volgt op de handeling die links van de balk is vermeld.

Naar: Nelson, 1964

Uit een nadere analyse bleek dat ook de duur van het interval tussen twee handelingen invloed heeft op de overgangskansen. Bij *intervallen van 10 s of meer* hangen de overgangskansen niet of nauwelijks samen met de handeling die aan de overgang voorafgaat. Voor de reeksen handelingen met *intervallen van minder dan 10 s* bleek de eerste-orde-markovketen de beste beschrijving te zijn. Dat wil dus zeggen dat een bepaalde handeling alleen voorspellende waarde heeft voor de eerstvolgende handeling, en dus niet voor de dáárop volgende handelingen. Hogere-orde-markovketens konden worden uitgesloten. De overgangskansen van B naar C in de reeks A – B – C, bijvoorbeeld, bleek niet te verschillen van die in de reeksen B – B – C en C – B – C.

Voordelen

Wat zijn nu de *voordelen* van zo'n stochastische benadering? De kennis over de fysiologische basiselementen en regelkringen binnen de black box suggereert dat de veroorzaking van gedrag uiterst complex is en gepaard gaat met allerlei wisselwerkingen. Dat betekent dat het optreden van een handeling vrijwel nooit aan één bepaalde oorzaak kan worden

toegeschreven. Een stochastische benadering kan binnen dit *net van oorzaken* uitkomst bieden en bij het verfijnen van de analyse steeds meer details blootleggen. De rol van het toeval is weliswaar belangrijk, maar wordt tijdens het analyseproces met kleine stapjes ingeperkt.

Nadelen

Wat zijn de *nadelen*? Een eerste-orde-markovketen levert natuurlijk een heel aardige beschrijving voor gedrag, maar een weinig concrete oorzakelijke verklaring. De interpretatie van stochastische benaderingen is ongelooflijk moeilijk. Een ander nadeel is dat *soms* nogal veel nadruk op de rol van het toeval wordt gelegd, terwijl dat toeval niet meer dan een voorlopig hulpmiddel behoort te zijn. Het is nuttig om bij stochastische benaderingen alert te blijven op mogelijke deterministische aspecten in het gedrag.

2.2 DREMPELWAARDENMODELLEN

Inwendige variabele

Drempels

variabele =
motivatie

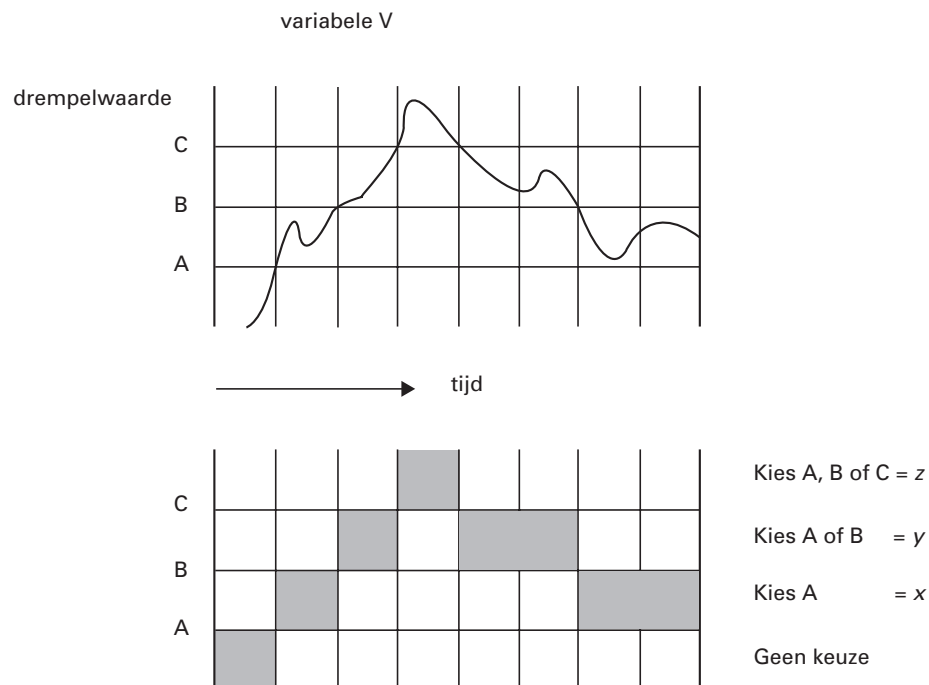
Drempelwaardenmodellen leveren tamelijk simpele verklaringen voor de structuur van de keten van handelingen binnen een gedragssysteem. Daarbij wordt uitgegaan van een *inwendige variabele* waarvan de waarde verschillende *drempels* kan overschrijden. *Variabele* kan hier worden opgevat als *motivatie*. Overschrijding van de laagste drempel heeft tot gevolg dat een bepaalde handeling vertoond wordt óf vertoond kan worden. Overschrijding van een volgende drempel heeft tot gevolg dat de handeling wordt vervangen door een handeling van hogere intensiteit óf dat er een nieuwe handeling aan het mogelijke repertoire wordt toegevoegd. De gevolgen van een drempeloverschrijding kan worden gezien als een strikt *deterministisch* proces (verschillende *intensiteitstrappen*), maar ook als een *stochastisch* proces waarbij de *toevoeging van extra mogelijkheden* gepaard gaat met veranderingen in de kansen van optreden.

Intensiteitstrappen

Drempelwaardenmodellen kunnen experimenteel worden aangepakt door gedrag te vertalen in keuzes, en de keuzemogelijkheden aan te bieden. Een dier zou bijvoorbeeld alleen tot een bepaalde keuze kunnen komen wanneer de waarde van een inwendige variabele boven een bepaalde drempelwaarde komt. Daarbij zijn ook weer twee varianten te onderscheiden. Bij drempeloverschrijding kan de bestaande voorkeur verdrongen worden door een nieuwe voorkeur. Een andere mogelijkheid is dat er een nieuwe voorkeur wordt toegevoegd aan de bestaande mogelijkheden. Bij de laatste variant zou de keuze van de verschillende mogelijkheden even waarschijnlijk kunnen zijn.

Deze laatste variant vormt de basis voor het drempelwaardenmodel voor keuzegedrag (Dawkins, 1969). Het model gaat uit van de volgende vooronderstellingen (figuur 4.8, blz. 96).

- Er is een inwendige variabele *V* waarvan de waarde fluctueert.
- Er wordt alleen op een bepaald object gereageerd wanneer *V* de bijbehorende drempelwaarde heeft overschreden. Het object dat het meest frequent gekozen wordt, heeft de laagste drempelwaarde.
- Wanneer de waarde van *V* lager is dan de drempelwaarden van alle aanwezige objecten wordt er geen keuze gemaakt.
- Wanneer de drempelwaarden van meerdere objecten zijn overschreden, worden die objecten met gelijke kansen gekozen.



FIGUUR 4.8 Het drempelwaardenmodel voor keuzegedrag

Boven: een fysiologische weergave met een fluctuerende variabele V die de drempels A, B en C kan overschrijden. Onder: de weergave die geldt voor het gedrag, waarbij fluctuaties van V niet herkenbaar zijn zolang die zich afspelen tussen opeenvolgende drempels. De tijd tussen drempel A en B wordt gesteld op x , tussen B en C op y , en boven C op z .

Naar: Dawkins, 1969

Stel dat er drie soorten prikkels zijn, A, B en C, waarvan A het meest wordt gekozen wordt en C het minst. Denk bijvoorbeeld aan kippen die met rode, gele en groene korrels worden gevoerd. Die prikkels kunnen worden aangeboden in drie combinaties van twee, dus rood met geel, rood met groen en geel met groen. P_{AB} is dan de kans dat prikkel A wordt gekozen wanneer die in combinatie met prikkel B wordt aangeboden, P_{AC} de kans dat prikkel A wordt gekozen wanneer die in combinatie met prikkel C wordt aangeboden en P_{BC} de kans is dat prikkel B wordt gekozen wanneer die in combinatie met prikkel C wordt aangeboden. De tijd dat de variabele een waarde heeft tussen de drempels A en B wordt gesteld op x , de tijd tussen de drempels B en C op y , en de tijd boven drempel C op z . Dan is:

$$P_{AB} = (2x + y + z) / (2x + 2y + 2z)$$

$$P_{BC} = (2y + z) / (2y + 2z)$$

en

$$P_{AC} = (2x + 2y + z) / (2x + 2y + 2z)$$

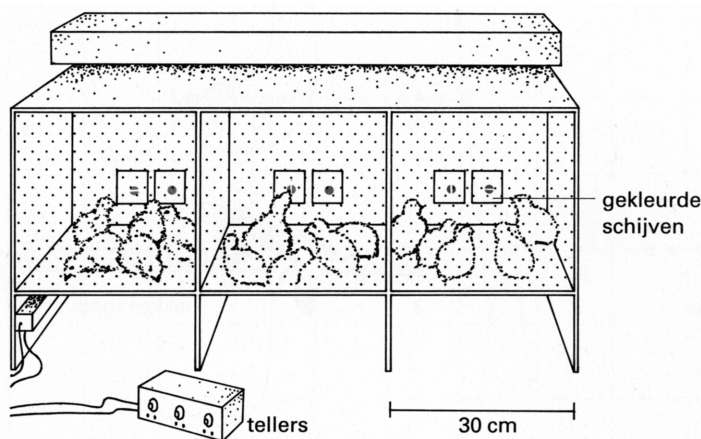
eliminatie =
wegwerken

Uit deze drie vergelijkingen kan door eliminatie van x , y en z worden afgeleid dat de kans dat prikkel A (hoogste voorkeur) wordt gekozen

wanneer deze samen met prikkel C (laagste voorkeur) wordt aangeboden gelijk is aan:

$$P_{AC} = 2(P_{AB} + P_{BC} - P_{AB}P_{BC}) - 1$$

De voorspellingen van dit model en van alternatieve modellen werden vergeleken met de resultaten van experimenten met kuikens die tegen verschillende gekleurde schijven konden pikken (figuur 4.9). Het drempelwaardenmodel bleek in de meeste gevallen de beste verklaring voor deze gegevens te bieden. Ook voor verscheidene gegevens uit de literatuur bleek dit model een zeer bevredigende verklaring te bieden.



FIGUUR 4.9 Proefopstelling om de voorspellingen van het drempelwaardenmodel te toetsen

Naar: Dawkins, 1969

Zie hoofdstuk 3, par. 2.3.

Dawkins heeft zijn drempelwaardenmodel nog een extra uitbreiding gegeven. Daarmee kon hij keuzes verklaren tussen prikkels die in meerdere aspecten van elkaar verschillen, zoals de kenmerken grootte, kleur en stippeling in de eirollexperimenten met zilvermeeuwen. Voor dergelijke keuzeprocessen veronderstelt Dawkins voor elk van die aspecten een inwendige variabele, dus bijvoorbeeld één voor grootte en één voor kleur. Elke variabele heeft zijn eigen set van drempelwaarden. De voorspellingen die met deze modellen gedaan kunnen worden, blijken verrassend goed te kloppen met veel gegevens die in de literatuur beschikbaar zijn.

2.3 DETERMINISTISCHE PROGRAMMA'S

Sommige gedragssystemen blijken zeer voorspelbare reeksen van handelingen te produceren. De gedachte is dan ook dat deze reeksen gestuurd worden door deterministische programma's. Hieronder worden twee voorbeelden besproken.

Eerste voorbeeld
Zie ook het onderdeel 'stekelbaarzen' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.

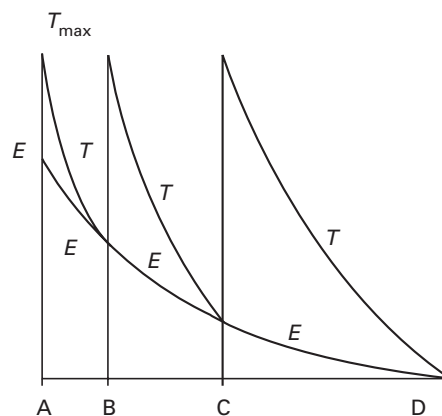
Doorkruipen

Het *eerste voorbeeld* gaat over de timing van door het nest kruipen door een stekelbaars in de fase dat er voor vrouwtjes wordt gebaltst. *Doorkruipen* is een kort durende handeling, die noodzakelijk is voor het bevruchten van eieren in het nest en die meestal direct volgt op het afzetten van de eieren door het vrouwtje. Doorkruipen komt ook voor zonder dat er eieren zijn afgezet. Een mannetje met een nest zonder

Doorkruipcyclus

eieren kruipt met voorspelbare tussenpozen door. De periode van deze *doorkruipcyclus* kan variëren van enkele minuten tot vele uren en blijkt af te hangen van (1) de aanwezigheid van een vrouwtje, (2) de mate van voorafgaande stimulering met vrouwtjes, (3) de lengte van het nest en (4) het bevruchten van eieren in het nest. Binnen elke doorkruipcyclus verandert het gedrag geleidelijk, ook op een voorspelbare manier. De tijd die bij het nest wordt doorgebracht neemt toe. De handeling waaieren met de borstvinnen voor de nestopening neemt sterk toe, maar stampen met de snuit op het nest neemt juist af. Na het doorkruipen vindt er een sterke gedragsomslag plaats. De tijd die bij het nest wordt doorgebracht, neemt zeer sterk af, waaieren verdwijnt, stampen neemt weer toe en er kan gedurende korte tijd vrij veel balts worden vertoond in de vorm van zigzaggen.

Dit fenomeen kan worden verklaard met twee inwendige, veroorzakende variabelen (Nelson, 1965). De eerste variabele, E (excitation = opwinding), wordt verondersteld te stijgen bij het verschijnen van een vrouwtje en langzaam te dalen na het verdwijnen van een vrouwtje. De tweede variabele, T (threshold = drempel), wordt verondersteld te stijgen tijdens het doorkruipen tot een maximale waarde en daarna weer geleidelijk (maar sneller dan E) te dalen. Op het moment dat de waarde van T gelijk wordt aan die van E kruipt de stekelbaars door (figuur 4.10).



FIGUUR 4.10 Het doorkruipmodel

Op de tijdstippen A, B, C en D kruipt het mannetje door het nest. Op het tijdstip A wordt bovendien het vrouwtje weggehaald.

Naar: Nelson, 1965

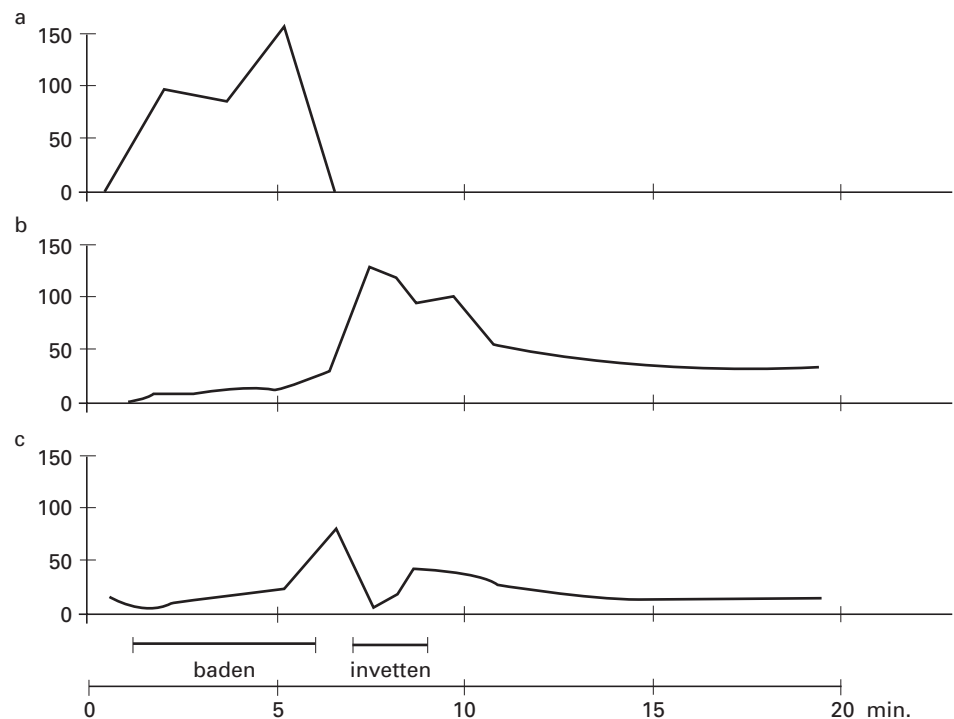
De formules die voor de veranderingen van E en T zijn ontwikkeld, werden afgeleid uit de waarnemingen. Met behulp van die formules kan het moment van doorkruipen exact worden voorspeld. Met de berekende waarden van E en T kunnen ook betrouwbare voorspellingen worden gedaan over het optreden van andere handelingen. Daaruit kan de conclusie worden getrokken dat de gebeurtenissen tijdens een doorkruipcyclus gestuurd worden door een inwendig programma. Het verloop van dat programma wordt niet alleen bepaald door de twee inwendige variabelen, maar ook door verscheidene uitwendige prikkels zoals de aanwezigheid van een vrouwtje en nestlengte.

Tweede voorbeeld

De gedachte dat er inwendige programma's voor gedrag zouden bestaan, wordt versterkt door andere waarnemingen, bijvoorbeeld aan de verzorging van het verenkleed door zilvermeeuwen (Van Rhijn, 1977).

Vergelijkbare vaste programma's zijn te herkennen bij stofbadende kippen – zie onderdeel 'kippen' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.

Het dier begint met baden waarbij eerst alleen de snavel wordt gespoeld. Vervolgens maakt het duikbewegingen met de kop door het water, soms wel honderdmaal. Dat kan gepaard gaan met flapperen van de vleugels door het water. De baadhandelingen kunnen worden afgewisseld met krabbewegingen, poetsbewegingen en het uitslaan van de vleugels. Na het baden volgt een fase met hevig schudden van het hele lichaam, de kop en de staart, en met het verder uitslaan van de vleugels. Tussendoor kunnen enkele ruwe poetsbewegingen worden vertoond. Daarna gaat het dier zich invetten. Het haalt vet uit een klier bij de staartwortel en verspreidt dat volgens een vast patroon over het verenkleed. Dat gebeurt diverse malen. Ter afsluiting brengt de vogel de structuur van het verenkleed in orde, soms zeer langdurig, met fijne knabbelbewegingen van de snavel. Het gemiddelde beeld van 12 waarnemingen voor drie verschillende groepen van handelingen is weergegeven in figuur 4.11 waarin de gemiddelde tijd (minuten) is uitgezet langs de x-as en het aantal handelingen per 5 minuten langs de y-as.



FIGUUR 4.11 De verdeling van baad- (a), poets- (b) en schudbewegingen (c) tijdens de verzorging van het verenkleed door de zilvermeeuw

Naar: Van Rhijn, 1977

Het begin van elke lijn in de grafiek, links, geeft aan wat er gebeurt nadat het dier een bak met schoon water heeft gekregen, maar nog voordat het begint te baden. Het segment daarna heeft betrekking op het gedrag tijdens baden, dat verdeeld is in drie perioden van gelijke duur. Dan volgt het gedrag tijdens een korte periode tussen baden en invetten. Daarna volgt een segment dat betrekking heeft op invetten, dat ook verdeeld is in drie perioden van gelijke duur. De laatste lange delen van de lijnen hebben betrekking op vijf opeenvolgende perioden van het poetsen tijdens de knabbelfase. Ook binnen de drie groepen hebben de afzonderlijke handelingen elk een karakteristiek verloop.

De structuur in dit gedrag wordt ook beïnvloed door omgevingsprikkel. Het experimenteel toedienen van een prikkel moet natuurlijk met de nodige zorg gebeuren omdat vangen uit den boze is. Daarmee zou immers de structuur van het verenkleed te sterk verstoord raken. Wel kan met een injectiespuit van een afstand een kleine hoeveelheid vloeibare paraffine op een bepaald plekje van het verenkleed worden gespoten. Tijdens het daaropvolgende poetsgedrag besteedt de meeuw aanzienlijk meer zorg aan dat plekje dan daarvoor. Als, in een andere proef, de vetklier van de meeuw wordt afgedekt, verdwijnt de afwisseling van vethalen en poetsen, en stopt het gedrag voortijdig. De terugkoppeling van vetklier of vet is kennelijk noodzakelijk om het vethalen af te breken en de ruwe poetshandelingen op gang te brengen.

Veel aspecten van het gedrag worden nauwelijks door omgevingsprikkel beïnvloed. De aanwezigheid van paraffine op het verenkleed heeft bijvoorbeeld geen enkel effect op het invetten. Het afspelen van alarmkreten van meeuwen tijdens het invetten heeft alleen tot gevolg dat het dier even pauzeert en vervolgens doorgaat waar het was gestopt. Het ligt daarom voor de hand dat er een inwendig vastgelegd programma voor dit gedrag bestaat: een hoofdprogramma dat de volgorde badendrogen-invetten-poetsen bepaalt, en verscheidene subprogramma's die de structuur binnen deze hoofdcomponenten bepalen.

2.4 NETWERKMODELLEN

Neuraal netwerk

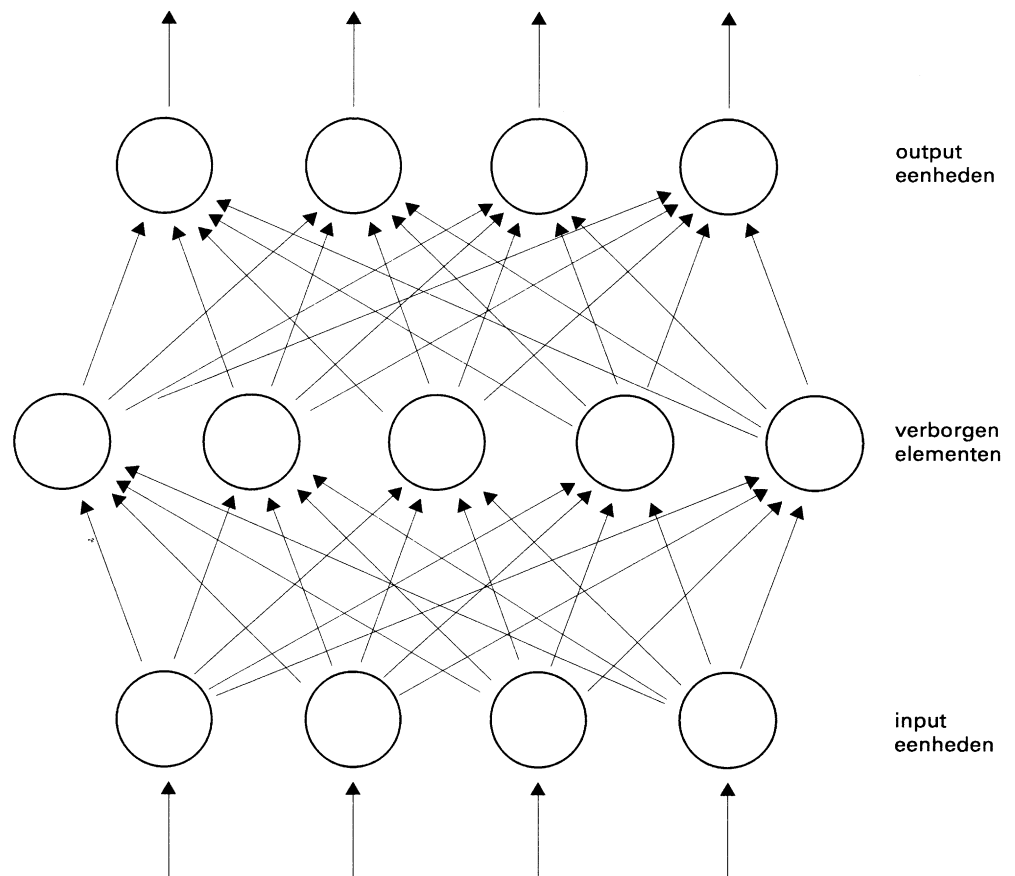
Inputeenheden
Outputeenheden
Verborgenelementen

Zie hoofdstuk 2,
par. 1.1.

De belangstelling voor de klassieke ethologische modellen voor gedragsregulatie zoals de conflicthypothese, is enigszins tanende. Ook Markov- en drempelwaardenmodellen en de deterministische programma's voldoen maar gedeeltelijk. Vandaar dat er op diverse fronten nog steeds gezocht wordt naar alternatieve verklaringsmodellen. Eén daarvan, het *neurale netwerk*, verdient wat meer aandacht. Het komt voort uit het onderzoek naar kunstmatige intelligentie en bestaat, net zoals een *black box*, uit *inputeenheden*, *outputeenheden*, en daartussen *verborgenelementen*. De inputeenheden vangen alle relevante informatie op. Dat leidt tot invloeden op de verborgenelementen, die op hun beurt de outputeenheden aanzetten tot gedrag. Welk gedrag vertoond zal worden, hangt af van de wijze waarop inputs vertaald worden naar het volgende niveau (verborgenelementen), en hoe, op zijn beurt, dat niveau de outputeenheden beïnvloedt. Alle inputeenheden zijn potentieel in staat invloed uit te oefenen op alle verborgenelementen. Alle verborgenelementen kunnen weer invloed uitoefenen op alle outputeenheden (figuur 4.12). De mate waarin een bepaald element invloed uitoefent op het volgende niveau, hangt af van de activatietoestand van dat element. Bij een inputeenheid wordt dat bepaald door de sterkte van de prikkel waarvoor dat element gevoelig is, bij een verborgenelement door de invloed van inputeenheden. In het model wordt verder vastgelegd hoe de invloed van elk element verdeeld wordt (mate van stimulering en remming) over de verschillende elementen van het volgende niveau.

Bij het maken van een netwerkmodel zal men eerst een overzicht moeten hebben van de relevante inputs en outputs. Voor elk daarvan moet een eenheid gecreëerd worden. Verder moeten in het model enkele, bij voorkeur niet al te veel, verborgenelementen worden ingebracht. In een volgende fase wordt bepaald welke invloeden de verschillende eenheden op elkaar hebben. Dat gebeurt door het model te confronteren met

reeksen normale inputs in combinatie met de reeksen van gedrag waarmee een echt dier op die inputs reageert. De relaties tussen de verschillende eenheden in het netwerk worden dan net zo lang gemanipuleerd tot dat de door het model geproduceerde output zo goed mogelijk overeenstemt met die van het echte dier. Het netwerk leert daarbij als het ware hoe de regels zijn. Vanzelfsprekend moet men hierbij de hulp van een computer inroepen. Als de gelijkenis tussen model en echt dier niet bevredigend is, zou dat kunnen liggen aan een te beperkt aantal verborgen elementen. Uitbreiding van dat aantal zou dan een oplossing kunnen zijn. Het is natuurlijk ook mogelijk dat een bron van relevante inputs over het hoofd is gezien.



FIGUUR 4.12 Voorbeeld van een netwerk
Naar: Putters en Vonk, 1990

Als de gelijkenis tussen de modeloutput en die van het echte dier voldoende is, kan men overgaan tot het toetsen van het model. Daarvoor wordt een experimentele input toegediend, waarmee het model nog geen ervaring had. De output die dan geproduceerd wordt, moet vervolgens worden vergeleken met de output van een echt dier in een dergelijke experimentele situatie.

Netwerkmodellen zijn met succes toegepast als verklaring voor het eileggedrag van de parasitaire sluipwesp *Lariophagus* (Putters en Vonk, 1990). Het wespje moest beslissen of het een ei zou leggen, en zo ja, of het bevrucht moest worden. Het kreeg daarbij gastheren van verschillende groottes.

Zie hoofdstuk 3,
par. 5.3.

Het is nog niet duidelijk of deze modellen geschikt zijn als verklaring voor ingewikkeld gedrag zoals in sociale situaties wordt vertoond. In ieder geval is het de moeite waard om ze verder te onderzoeken, alleen al doordat deze modellen zo goed aansluiten bij het beeld dat men heeft van de hersenen. Toch is de populariteit van netwerkmodellen nog niet erg groot. Dat heeft waarschijnlijk te maken met het feit dat ze zo weinig concreet zijn. Dit geldt vooral voor de elementen op het tussenniveau die niet of nauwelijks in verband kunnen worden gebracht met functionele eenheden in de regulatie van gedrag. Een gedragsbioloog werkt toch liever met concepten zoals agressie, vlucht en seksueel gedrag, dan met eenheden die iets met de binnenkomende informatie doen wat zich verder niet in woorden laat omschrijven, voordat ze de effectoren aanzetten tot gedrag.

3 Fysiologische sturing van gedrag

De modellen over de organisatie van gedrag geven tamelijk goed aan welke relaties er bestaan tussen diverse gedragspatronen. Ook hebben ze ideeën gegenereerd over inwendige veroorzakende mechanismen. De aard van die mechanismen is nauwelijks aan de orde gekomen. Daarvoor is vooral fysiologische kennis nodig. Die kennis was tamelijk beperkt, maar sinds de laatste decennia van de twintigste eeuw, zijn er veel belangrijke onderzoeksresultaten op dit gebied beschikbaar gekomen.

3.1 GEDRAG EN RITMIEK

Muizen zijn 's nachts actief en rusten overdag. Dat ritme kan zichtbaar worden gemaakt door een muis in een kooitje met een loopwiel te zetten. Dat loopwiel wordt vervolgens aangesloten op een apparaat, dat bijvoorbeeld ieder kwartier registreert of er al dan niet gelopen is. Het dier ziet geen daglicht, maar per etmaal is gedurende 12 uur het licht aan en de daarop volgende 12 uur is het donker. Na een week zal de registratie van het loopwiel er ongeveer uitzien als het bovenste deel van figuur 4.13 (LD = licht-donker). In de lichtperiodes gebeurt er niets of vrijwel niets, maar in de donkerperiodes is het loopwiel vrijwel elk kwartier in beweging. Het ligt voor de hand om te veronderstellen dat het muisje inactief wordt als reactie op de lichtprikkel. Om dat idee te toetsen kan een experiment worden gedaan waarbij het dier continu in het donker wordt geplaatst. Vermeden wordt dat de muis via andere prikkels aan de weet komt hoe laat het is. Het vervolg van de registratie kan er dan uitzien zoals het onderste deel van figuur 4.13 (DD = donker-donker). Er zijn nog steeds actieve periodes van ongeveer 12 uur en rustperiodes, ook ongeveer van 12 uur. Het dier vertoont een '*free running rhythm*' en beschikt kennelijk over een inwendige klok, in dit geval met een periode van ongeveer 23 uur.

*Free running
rhythm*

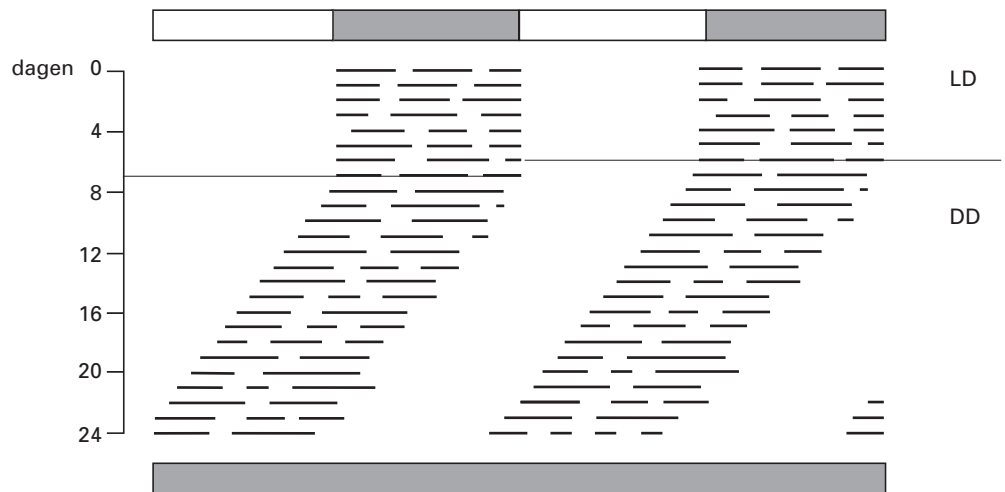
Circadiaanse klok

De inwendige *circadiaanse klok* met een periode die past bij de omwentelingssnelheid van de aarde, dus van ongeveer 24 uur, is een fundamentele eigenschap van het leven. Ook het gedrag van mensen wordt er door beïnvloed. Dat bleek bijvoorbeeld uit activiteitenregistraties van mensen die zich (vrijwillig) voor enkele weken terugtrokken in een bunker zonder klok of andere informatie over de tijd. Ook die mensen gingen een *free running rhythm* draaien met een periode die meestal iets afweek van 24 uur. Voor de circadiaanse ritmiek blijkt de supra-optische kern (ook wel *supra-chiasmatische kern* genoemd) een sleutelrol te vervullen.

Pacemaker

in vitro = buiten het
lichaam 'in glas'

Deze hersenkern ligt *boven het chiasma*, waar een deel van de zenuwvezels in de optische zenuwen kruist naar de andere zijde van de hersenen. Het deel met de *pacemaker* kan worden uitgeprepareerd. Dat kan *in vitro* enige tijd in leven worden gehouden en daarbij elektrische activiteit blijven vertonen met de circadiaanse ritmiek van de oorspronkelijke bezitter van de pacemaker. Men is er zelfs in geslaagd om de pacemaker te transplanteren van het ene dier naar het andere. De ontvanger blijkt dan het *free running rhythm* te krijgen van de donor.



FIGUUR 4.13 Activiteitsregistratie van een muis die gedurende 7 dagen bij een dag van 12 uur licht en 12 uur donker wordt gehouden (LD) en vervolgens 18 dagen in continu donker (DD)

Op elke lijn staan twee opeenvolgende dagen. De registratie van de tweede hiervan staat herhaald als eerste op de volgende lijn. De lange doorgetrokken lijn geeft de overgang van LD (12 uur licht en 12 uur donker) naar DD (24 uur donker). Witte balk = licht, grijze balk = donker.

Figuur 4.13 liet zien dat het ritme precies klopt wanneer er wel informatie over de tijd beschikbaar is. Niettemin heeft de inwendige klok dan nog steeds invloed op het gedrag. Er ontstaat echter geen *free running rhythm* omdat de klok telkens gelijk wordt gezet door de opeenvolging van licht en donker. Dat wordt vergemakkelijkt door de strategische ligging van de pacemaker bij het knooppunt van optische informatie.

Veranderingen in
daglengte

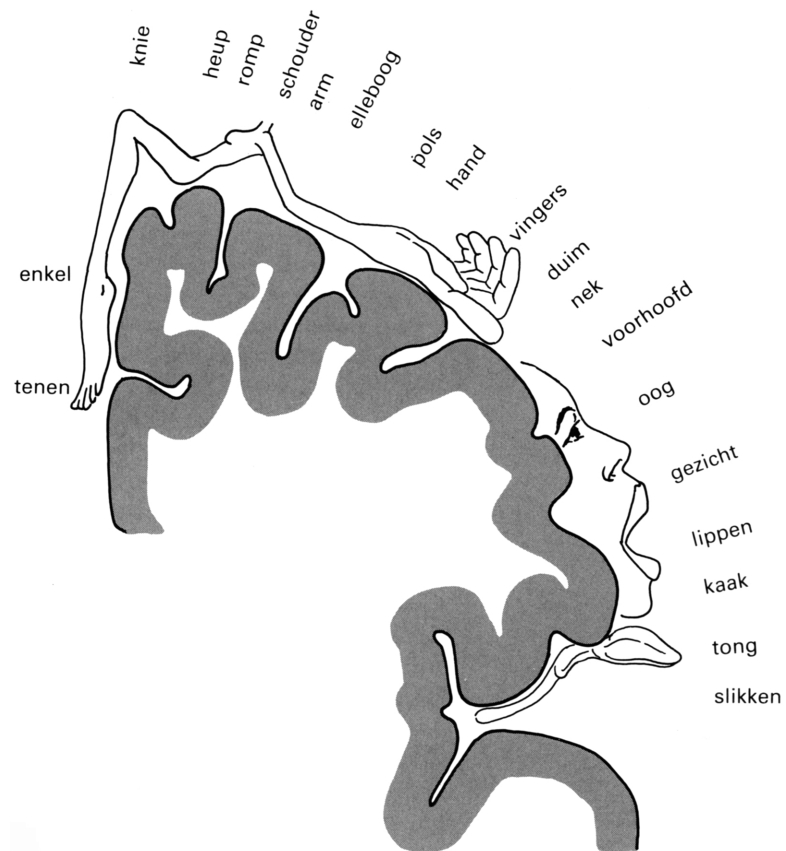
De externe dag-nachtritmiek is niet constant voor organismen die leven in gematigde of polaire streken en dieren die migreren tussen gebieden op verschillende geografische breedte. Toch weten ze zich redelijk goed aan te passen bij die veranderingen. De wijze waarop die aanpassing in het gedrag naar voren komt, doet vermoeden dat de pacemaker bestaat uit twee oscillatoren. De ene zou versneld worden door licht, en dus bij de ochtendschemering aansluiten, de andere zou versneld worden door duisternis, en dus bij de avondschemering aansluiten. Uit recent onderzoek is gebleken dat de periode van ongeveer 24 uur berust op moleculair genetisch proces waarbij twee proteïnen betrokken zijn. Van de vier genen die daarbij een rol spelen lijken er twee nodig te zijn voor de ochtendoscillator en twee voor de avondoscillator (Daan e.a., 2001).

3.2 GEDRAG EN HERSENEN

*Hersencentra**Motorische schors*

Zie hoofdstuk 2,
par. 3.2.

In de organisatie van gedrag zijn de hersenen van cruciale betekenis. Voor sommige typen van gedrag kunnen duidelijke *centra* worden aangegeven, zoals voor de circadiaanse ritmiek. Het inzicht in de functie van dergelijke centra bij de mens was aanvankelijk vooral gebaseerd op veranderingen in gedrag na ongelukken. Op grond van anatomisch onderzoek na het overlijden van deze mensen kon een relatie worden gelegd tussen de verandering in gedrag en de specifieke beschadigingen in de hersenen. Zo ontstonden aanvankelijk de plaatjes over de rol van de *motorische schors* voor de beweging van verschillende lichaamsdelen (figuur 4.14). Opvallend is daarbij dat voor de bewegingen van hand, vingers, gezicht en tong een relatief groot deel van dat oppervlak nodig is. Verwonderlijk is dat niet omdat juist in die delen de grootste diversiteit aan spierbewegingen mogelijk is. De plaatjes werden later verfijnd door technieken waarbij door prikkeling delen van de hersenen van intacte mensen of dieren geactiveerd konden worden.



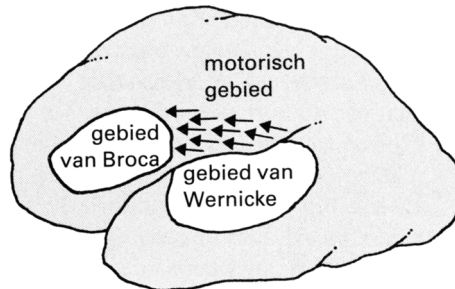
FIGUUR 4.14 De rol van de motorische schors voor de beweging van verschillende lichaamsdelen

Naar: Kendall en Schwartz, 1961.

De motorische schors is vooral belangrijk voor de afzonderlijke spierbewegingen en kan slechts in beperkte mate worden beschouwd als een mechanisme dat gedrag coördineert, laat staan organiseert. Coördinatie en organisatie is belangrijker in de schorsgebieden in de linker hersen-

Spreeken
Gebieden van Broca
en Wernicke

helft, die betrokken zijn bij *spreeken*: het *gebied van Broca* en het *gebied van Wernicke* (figuur 4.15). Het gebied van Broca heeft invloed op de articulatie en op de toepassing van grammaticale regels. Het gebied van Wernicke is van belang voor het leggen van associaties tussen woorden en hun betekenis.



FIGUUR 4.15 De spraakcentra in de linker hersenhelft van de mens
Naar: Alcock, 1975

Laesies
Elektrische
prikkeling
Afleiding elektri-
sche activiteit

De coördinatie en organisatie van de meeste typen gedrag zijn echter niet gelokaliseerd in een beperkt gebied van de hersenen. Door elektrische prikkeling kan hetzelfde gedrag dikwijls op diverse locaties in de hersenen worden opgewekt. Omgekeerd kan door elektrische prikkeling op sommige locaties allerlei gedrag worden opgewekt, vooral het gedrag dat op dat moment het best past bij de uitwendige situatie. Tot rond 1980 werd de relatie tussen hersenen en gedrag vooral geanalyseerd aan de hand van (1) de effecten van hersenletsels (*laesies*), (2) *elektrische prikkeling* met elektroden, en (3) *afleiding van de elektrische activiteit* van hersendelen, eveneens via elektroden. Het beeld dat daardoor ontstond leverde wel een overzicht van de betrokkenheid van hersendelen bij gedrag, maar nog weinig inzicht in de samenhang.

Kleurings-
technieken

Daarin is verandering gekomen door allerlei succesvolle nieuwe methoden. Dankzij nieuwe *kleuringstechnieken* bijvoorbeeld, kunnen neuro-anatomen steeds beter aangeven welke zenuwcellen met elkaar communiceren. Sommige van deze technieken kunnen zelfs worden toegepast tijdens de normale taakuitoefening van de cel, dus vóórdat het microscopische preparaat wordt vervaardigd. In de wirwar van zenuwcellen en zenuwuitlopers die men in de hersenen kan vinden, kunnen op deze manier verbindingen worden geïdentificeerd tussen ver uit elkaar liggende gebieden. Deze technieken hebben geleid tot een veel beter inzicht in de relaties tussen de verschillende hersengebieden van zoogdieren en andere vertebraten.

Hersenactiviteit
EEG-registratie

Met nieuwe technieken voor het meten van *hersenactiviteit* is ook meer duidelijkheid ontstaan over samenhang. De klassieke methode, de *EEG-registratie* (elektro-encefalogram), was belangrijk voor het ritmiek- en slaaponderzoek. Daarmee kan echter alleen de algemene hersenactiviteit worden vastgesteld. Met moderne technieken kan een ruimtelijk beeld worden verkregen van de activiteit van hersendelen. Een voorbeeld daarvan is de *PET-scan* methode (*positron emission tomography*), waarbij de metabolische activiteit wordt gemeten aan de hand van de omzettingssnelheid van radioactieve isotopen. Een nadeel van deze methode is dat kop of hoofd gedurende langere tijd in een vaste positie ten opzichte van de registratieapparatuur moet blijven. Dat betekent dat proefdier of

PET-scan

proefpersoon ernstig belemmerd wordt in zijn of haar gedrag. De methode leent zich daarom vooralsnog alleen voor het meten van reacties op binnenkomende prikkels.

Neurotransmitters
Neuropeptiden

Zie hoofdstuk 2,
par. 3.1.

Het inzicht in het feitelijke communicatieproces tussen zenuwcellen is vooral vergroot door de kennis over *neurotransmitters* en *neuropeptiden*. Netwerken van cellen, die niet direct met elkaar verbonden hoeven te zijn, maar wel gevoelig zijn voor hetzelfde peptide, kunnen zo gezamenlijk geactiveerd worden. Bij het experimentele onderzoek worden lokaal microhoeveelheden van deze neuropeptiden toegediend. Dat kan met remote-controltechnieken bij een vrij levend dier, bijvoorbeeld tijdens een ontmoeting met een ander dier. Het chemisch prikkelen van hersendelen blijkt een veel gevoeliger techniek te zijn voor het opwekken van bepaalde typen gedrag dan het elektrisch prikkelen. Bij deze laatste mogelijkheid worden immers *alle* cellen in de omgeving geactiveerd.

Endorfinen

Een speciale categorie van stoffen in de communicatie tussen zenuwcellen wordt gevormd door de *endorfinen*. Dit zijn stoffen die pijnprikkels onderdrukken en die geproduceerd kunnen worden in perioden van stress. De effecten van deze stoffen zijn te vergelijken met die van opiaten, met andere woorden, ze kunnen leiden tot verslaving. De productie van dergelijke stoffen lijkt samen te vallen met het optreden van abnormaal gedrag. Bijvoorbeeld, onderzoek aan landbouwhuisdieren suggereert een verband tussen de productie van endorfinen en het uitvoeren van *gedragsstereotypieën*. Niet geheel duidelijk is nog hoe hier de oorzaak-gevolgrelaties liggen. Het lijkt aannemelijk dat de endorfinen gevormd worden door de uitvoering van een handeling die soms tot enige zelfbeschadiging leidt. De behoefte aan een pijnstillers stimuleert het opnieuw uitvoeren van die handeling. Als er sprake is van een voortdurende herhaling van dezelfde handeling heeft men (per definitie) te maken met een gedragsstereotypie. Endorfinen worden ook geproduceerd bij uitzonderlijke prestaties, zoals een marathonloop. Wanneer dergelijke prestaties frequent worden verricht, kunnen er via de productie van endorfinen verslavingsverschijnselen optreden, waardoor de prestatiedrang zichzelf kan versterken.

Gedragsstereotypie

Zie par. 1.4 en
hoofdstuk 3,
par. 3.3.

3.3 GEDRAG EN HORMONEN

Testosteron
Masculinisatie

De invloed van hormonen op gedrag begint al vroeg in de ontwikkeling. De hersenen van zoogdieren en vele andere vertebraten ontwikkelen zich tot een systeem dat vrouwelijk gedrag gaat produceren, tenzij rond de geboorte het mannelijk geslachtshormoon *testosteron* heeft kunnen inwerken. In dat geval worden de hersenen *gemasculiniseerd* tot een systeem dat mannelijk gedrag gaat produceren, dus met mannelijk seksueel gedrag en een meer agressief gedrag. Mannelijke hersenen zijn morfologisch verschillend van de vrouwelijke, ze hebben andere typen synapsen en produceren andere typen neuropeptiden. Het testosteron voor de masculinisatie wordt gewoonlijk door het individu zelf geproduceerd. Rond de geboorte zijn de testikels van mannelijke dieren veel groter dan in de periode die daarop volgt tot de puberteit. Ook bij pas geboren jongens zijn de testikels relatief groot.

*Testosteron wordt
oestradiol*

Een saillant detail is dat een deel van het *testosteron* dat nodig is voor de masculinisatie eerst wordt omgezet tot *oestradiol*, een vrouwelijk hormoon. Oestrogenen van de moeder (vóór de geboorte via haar bloed

en na de geboorte via de moedermelk) kunnen in het algemeen geen invloed uitoefenen, omdat de lever van de foetus en jonggeborene een stof produceert die oestrogeen bindt. Daardoor kan dat hormoon niet in de hersencellen binnendringen. Toch kan het proces van masculinisatie waarschijnlijk vrij gemakkelijk door externe factoren worden beïnvloed. Bij een tweeling met leden van beide seksen, kan het testosteron van het mannelijke individu een masculiniserende invloed hebben op de hersenen van het vrouwelijke individu. Dat komt nogal eens voor bij geiten en koeien, waarbij het gemasculiniseerde vrouwtje bekend staat als een kween. Onder bepaalde omstandigheden kunnen oestrogeen en testosteron van de moeder wel degelijk invloed hebben. Bij kokmeeuwen, bijvoorbeeld, geeft de moeder relatief veel testosteron mee in de eieren die in nesten in dichte delen van de kolonie worden gelegd en in het laatste ei van het legsel (Groothuis e.a., 2000; Groothuis en Schwabl, 2002; Ros e.a., 2002). De jongen uit deze eieren zijn en blijven de rest van hun leven agressiever, en dus weerbaarder, dan de jongen uit eieren met weinig testosteron.

Ook bij mensen blijken allerlei gradaties van masculinisatie mogelijk te zijn. Dat kan nogal gevoelig liggen. Zo kreeg de Nederlander Swaab een storm van protest te verduren na de ontdekking van hersenstructuren die kenmerkend zouden zijn voor homoseksuele mannen (Swaab en Hofman, 1995). Hoogstwaarschijnlijk is het masculinisatieproces hierbij toch wat anders gelopen dan bij de heteroseksuele man.

*Complexe
regelsystemen*

Zie hoofdstuk 2,
par. 3.1.

Hormonen maken deel uit van *complexe regelsystemen* en grijpen aan op diverse plaatsen in het lichaam. In de eerste plaats hebben ze effect op de hersenen. Daar werken ze in op organen die hormonen produceren met antagonistische effecten, en doen ze hun invloed gelden op gedrag. Daarnaast kunnen ze op tal van plaatsen in het lichaam inwerken op structuren en klieren die dikwijls nauw samenhangen met gedrag. Bijvoorbeeld geslachtshormonen, zoals testosteron, oestrogeen en progesteron, hebben niet alleen invloed op gedrag, maar ook op *secundaire geslachtskenmerken*, zoals borsten en beharing en op de productie van geurstoffen die de belangstelling van de andere sekse kunnen wekken. Geslachtshormonen spelen een erg opvallende rol in het gedrag, maar ook andere hormonen, zoals prolactine (broedzorg), melatonine (ritmiek), corticosteroiden (stress en vlucht) en insuline (eetgedrag) hebben grote invloed op gedrag. Hormonen hebben meestal invloed op groepen van handelingen, zelden op afzonderlijke eenheden. Ze passen daarom goed bij wat eerder in dit hoofdstuk *gedragssystemen* zijn genoemd en kunnen daarin de rol vervullen van wat eerder *motivatie* genoemd is.

*Secundaire
geslachtskenmerken*

*Gedragssystemen
Motivatie*

Zie par. 1.1.

De kennis over de relatie tussen hormonen en gedrag was vroeger vooral gebaseerd op effecten van het weghalen van de hormoonproducerende organen (bijvoorbeeld de geslachtsorganen) en van kunstmatige toediening van hormonen. Thans is men in staat om het hormoongehalte in het bloed van een individu nauwkeurig te meten, zelfs onder omstandigheden waarbij een dier zich tamelijk vrij kan bewegen en in interactie kan treden met soortgenoten. Uit dergelijke proeven is gebleken dat er tal van onverwachte positieve en negatieve terugkoppelingsmechanismen blijken te bestaan. Het optreden van agressief gedrag bij een rat, bijvoorbeeld, is niet alleen *afhankelijk* van de hoeveelheid circulerend testosteron. Agressief gedrag kan ook de *veroorzaker* zijn van een verdere stijging van de hoeveelheden testosteron

Hormonen als
oorzaak en als
gevolg van gedrag

en corticosteroïden in het bloed, en wel binnen een tijdsbestek van enkele minuten. Opmerkelijk is daarbij dat het verloop van die hormoonspiegels sterk verschilt tussen ratten die een gevecht winnen en ratten die een gevecht verliezen. Gedrag kan hier dus niet alleen worden gezien als een *gevolg* van een bepaalde fysiologische toestand, het kan tevens worden beschouwd als een *veroorzakende factor* voor de daaropvolgende fysiologische toestand.

4 Samenvatting

Met *organisatie* van gedrag wordt de *samenhang* van handelingen binnen het complete gedragsrepertoire bedoeld. *Motivatie* is de inwendige variabele die handelingen kan opwekken die tot een bepaald gedrags-systeem behoren. Een *gedragssysteem* is een oorzakelijk met elkaar samenhangende groep van handelingen. Gedragssystemen kunnen bestaan uit *zoekgedrag* (*appetitive behaviour*) en *eindhandelingen* (*consummatory acts*). Ze kunnen ook hiërarchisch georganiseerd zijn. Overgangen van het ene type gedrag naar het andere kunnen het gevolg zijn van motivatieveranderingen. Daarbij kan een onderscheid worden gemaakt tussen een daling van de motivatie voor het lopende gedrag en een stijging van de motivatie voor ander gedrag en tussen plotselinge en geleidelijke veranderingen in motivatie. Als de motivaties voor verschillende typen gedrag ongeveer even hoog zijn kan *conflictgedrag* optreden. Onderscheiden worden daarbij simultane en successieve *ambivalentie*, *omrichten* (*re-direction*) en *oversprong* (*displacement activity*). Wanneer een gedrags-systeem bij een hoge motivatie onderdrukt wordt spreekt men van *frustratie*. Daarbij kan *substituutgedrag* worden vertoond, al dan niet in de vorm van *stereotypieën*. Sociaal gedrag heeft dikwijls kenmerken van gedrag uit verschillende systemen. De *conflicthypothese* biedt een verklaring voor de evolutie van de vorm van dergelijke handelingen.

De klassieke modellen voor de organisatie van gedrag hebben nauwelijks voorspellende waarde. Dat bezwaar geldt in mindere mate voor de nieuwere modellen. Bij een *stochastische benadering* van tijdsintervallen is de *log-suvivorkromme* het belangrijkste hulpmiddel; wanneer het om volgordes gaat kan het gedrag als *markov-keten* worden beschouwd. Met *drempelwaardemodellen*, die aansluiten bij ideeën over motivatie, kunnen precieze voorspellingen worden gemaakt die in experimenten kunnen worden getoetst. Typen van gedrag met een sterke ordening kunnen meestal het beste met een *deterministisch model* worden verklaard. Ook daarin kan *motivatie* een belangrijke rol spelen. *Neurale netwerkmodellen* volgen uit relaties tussen prikkels en gedrag. Ze kunnen een voorspellende waarde hebben voor nieuwe situaties, maar ze sluiten nauwelijks aan bij fysiologische mechanismen.

De *circadiaanse klok* in de *suprachiasmatische kern* is één van de best geanalyseerde fysiologische mechanismen voor de organisatie van gedrag. Zonder exogene informatie over tijd zal de pacemaker een *free running rhythm* van ongeveer 24 uur vertonen. Als er een exogeen dagritme is wordt de klok waarschijnlijk zowel bij de ochtend- als de avond-schemering bijgesteld. In de *hersenen* zijn ook andere gebieden te herkennen die te maken hebben met de organisatie van gedrag. Meestal zijn die gebieden minder duidelijk afgebakend dan die van de circadiaanse klok. Dikwijls gaat het om diverse gebieden die onderling verbonden zijn. Langzamerhand ontstaat daarover meer inzicht door technieken,

zoals kleuring van bepaalde weefsels, ruimtelijke meting van hersen-activiteit en toediening van neuropeptiden. *Hormonen* hebben een grote invloed op gedrag. Dat begint al met de *seksuele differentiatie* van de hersenen. Gedurende de rest van het leven vervullen ze een rol die goed aansluit bij de ideeën die bestonden over *motivatie*.

Literatuur

- Baerends, G.P., 'Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe, *Ammophila campestris* Jur'. In: *Tijdschr. Ent.* 84, 68-275, 1941.
- Baerends, G.P., 'An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays'. In: Baerends, G.P., G.C. Beer and A. Manning (eds), *Function and evolution of behaviour*. Oxford, Clarendon Press, 187-227, 1975.
- Baerends-van Roon, J.M. and G.P. Baerends, 'The morphogenesis of the behaviour of the domestic cat, with special emphasis on the development of prey-catching'. In: *Verh. Kon. Ned. Akad. Wetensch., afd Natuurk.*, tweede reeks, deel 72, 116 pp, 1979.
- Daan, S., U. Albrecht, G.T.J. van der Horst, H. Illnerová, T. Roeneberg, T.A. Wehr and W.J. Schwartz, 'Assembling a clock for all seasons: are there M and E oscillators in the genes?'. In: *J.biol.Rhythms* 16, 105-116, 2001.
- Dawkins, R., 'A threshold model for choice behaviour'. In: *Anim. Behav.* 17, 120-133, 1969.
- Dawkins, R., 'Hierarchical organization: a candidate principle'. In: Bateson, P.P.G. and R.A. Hinde (eds), *Growing points in ethology*. Cambridge, Cambridge University Press, 7-54, 1976.
- Groothuis, T.G.G., C.M. Eising and E. Le Gras, 'Hormooninjectie voor het kroost'. In: *Natuur & Techniek* 68-12, 36-38, 2000.
- Groothuis, T.G.G. and H. Schwabl, 'Determinants of within- and among-clutch variation in levels of maternal hormones in black-headed gull eggs'. In: *Funct. Ecol.* 16, 281-289, 2002.
- McFarland, D.J., 'Mechanisms of behavioural desinhibition'. In: *Anim. Behav.* 17, 238-242, 1969.
- Nelson, K., 'The temporal patterning of courtship behaviour in the glandulaucaudine fishes (Ostariophysi, Characidae)'. In: *Behaviour* 24, 90-146, 1964.
- Nelson, K., 'After-effects of courtship in the male three-spined stickleback'. In: *Z. vergl. Physiol.* 50, 569-597, 1965.
- Putters, F.A. and M. Vonk, 'The structure-oriented approach in ethology: network models and sex-ratio adjustments in parasitic wasps'. In: *Behaviour* 114, 148-160, 1990.
- Rhijn, J.G. van, 'The patterning of preening and other comfort behaviour in a herring gull'. In: *Behaviour* 63, 71-109, 1977.
- Ros, A.F.H., S.J. Dieleman and T.G.G. Groothuis, 'Social stimuli, testosterone, and aggression in gull chicks: support for the challenge hypothesis'. In: *Horm. Behav.* 41, 334-342, 2002.
- Swaab, D.F. and M.A. Hofman, 'Sexual differentiation of the human hypothalamus in relation to gender and sexual orientation'. In: *Trends Neurosci.* 18, 264-270, 1995.
- Tinbergen, N., 'Derived activities: their causation, biological relevance origin and emancipation during evolution'. In: *Quart. Rev. Biol.* 27, 1-32, 1952.

Blok 3

Ontwikkeling van gedrag

Erfelijkheid van gedrag

1	Inteelt, mutatie en selectie	114
1.1	Inteelt	114
1.2	Mutaties	116
1.3	Selectie op gedragskenmerken	116
2	Schakels tussen genen en gedrag	120
3	Erfelijke variatie in gedrag in natuurlijke populaties	123
4	Samenvatting	125

Literatuur	126
------------	-----

Erfelijkheid van gedrag

Ooit, toen de kemmaan nog geen zeer zeldzame broedvogel was in de Nederlandse weilanden, onderzocht ik waarom twee verschillende typen mannen van deze vogelsoort naast elkaar kunnen voortbestaan. De mannetjes van het ene type, zijn vaak donker gekleurd en vechten voor de instandhouding van hun piepkleine territorium. Ze staan daar vrijwel de hele dag, ontvangen er soms hennen, en, als ze geluk hebben, staan die hennen hen zelfs toe om te paren. Daar is alles immers om begonnen. Mannetjes van het andere type zijn meestal licht gekleurd, vechten niet, bezitten geen eigen territorium, maar worden als gast getolereerd door de territoriumbezitters, dan weer bij de ene, dan weer bij de andere. Als veeleisende gasten bezoeken zij vooral de territoria waar ook hennen komen en waar (ook voor hen) paringskansen zijn. Het onderzoek trok nogal wat aandacht, maar het werd niet verder voortgezet omdat er na mijn promotie vrijwel geen kemmaan over was in Nederland. Een collega in Canada bewees later aan de hand van kruisingsproeven dat de twee typen mannetjes ook erfelijk verschillen.

Enkele jaren na mijn promotie begon een collega selectielijnen van agressieve en niet-agressieve muizen op te zetten: één lijn met mannetjes die hun tegenstanders snel aanvallen en een andere met mannetjes die dat niet of langzaam doen. In een nieuwe situatie nemen de snelle aanvallers meestal direct een hoge sociale positie in. Toch kunnen de langzame aanvallers zich soms omhoog werken, maar alleen als zij de situatie na een gedegen exploratie door en door hebben leren kennen. Het aardige is dat beide typen niet alleen verschillen in genen en gedrag, maar ook in fysiologische eigenschappen. Onder moeilijke omstandigheden krijgen de snelle aanvallers last van hoge bloeddruk, terwijl de langzame aanvallers dan eerder maagzweren ontwikkelen. Het fenomeen komt voor bij veel meer diersoorten, van koolmezen tot varkens. Door de verschillende reacties op stress staan de gedragstypen bekend als '*coping strategies*'. Ze genieten veel aandacht in het huidige gedragsbiologische onderzoek.

Coping strategies

Ook bij mensen worden verschillende persoonlijkheidstypen onderscheiden. In de psychologie worden ze bijvoorbeeld getypeerd op een schaal tussen extravert en introvert, of tussen neurotisch en stabiel. Als het gaat om gezondheid, wordt dikwijls een indeling gehanteerd in de persoonlijkheidstypen A en B. Type A is gehaast, ambitieus, competitief en gevoelig voor stress, inclusief de gevolgen daarvan, zoals hartproblemen. Type B is ontspannen, coöperatief, minder prestatiegericht en veel minder gevoelig voor stress. Personen van het Type A zijn gokkers, die een bliksemcarrière kunnen doorlopen, maar ook weer genadeloos kunnen terugvallen. Personen van het Type B spelen op zeker, zijn ook in staat om de maatschappelijke top te bereiken, maar zullen dan zelden hun opgebouwde prestige verliezen. Die indeling lijkt nogal op wat bij muizen, ratten, koolmezen en varkens werd gevonden. Het verschil tussen beide persoonlijkheidstypen bij mensen berust hoogstwaarschijnlijk ook in belangrijke mate op erfelijke verschillen.

Concrete kennis over de erfelijkheid van gedrag was nagenoeg afwezig in de tijd dat Lorenz zijn begrippen 'Erbkoordination' en 'angeborener Auslösemechanismus' introduceerde. Lorenz' formuleringen en gedachten over de erfelijkheid van soortspecifiek gedrag waren dus nogal speculatief. Tijdens de opkomst van de sociobiologie wist men heel wat meer over de erfelijkheid van gedrag. Toch legden ook de sociobiologen, zoals Wilson, nog een te sterke nadruk op erfelijkheid. Kennis over erfelijkheid is een noodzaak voor de juiste interpretatie van ontwikkelingsprocessen in het gedrag van een individu (*ontogenie*). Daarom zal in dit hoofdstuk het gedrag worden beschouwd vanuit het genetische perspectief. Bovendien is enige kennis over de erfelijkheid van gedrag essentieel voor een beoordeling van de *evolutionaire* mogelijkheden voor gedrag. Daarop zal ik later terugkomen.

1 Inteelt, mutatie en selectie

Twee individuen, die blootgesteld worden aan *dezelfde prikkelsituatie* en die onder *dezelfde omstandigheden* zijn opgegroeid, kunnen duidelijke gedragsverschillen vertonen. De oorzaak van die verschillen moet dan wel erfelijk zijn. Een vergelijking tussen twee individuen is statistisch gezien niet interessant. Verantwoorde uitspraken over erfelijke verschillen in gedrag kunnen dus alleen worden gemaakt op grond van vergelijkingen tussen groepen van individuen. Voor dergelijke vergelijkingen is het bovendien nuttig dat die groepen genetisch homogeen zijn. Dat kan op ten minste twee manieren worden bereikt, namelijk door *inteelt* of door het gebruik van via het fenotype herkenbare *mutaties*.

Dikwijls is het ondoenlijk om zowel prikkelsituatie als opgroeiomstandigheden constant te houden. Ook in dat geval zijn er methoden waarmee kan worden nagegaan in hoeverre erfelijke factoren de variatie in gedrag binnen een soort of populatie beïnvloeden. De geneticus kan dan gebruik maken van

fenotype = genotype
+ omgeving

- *afstammingsonderzoek* – vergelijking van de *fenotypen* van ouders en nakomelingen;
- gerichte kruisingsproeven en
- selectie.

*Afstammings-
onderzoek*

Afstammingsonderzoek is mogelijk wanneer het fenotype van een individu vergeleken kan worden met dat van beide ouders. In natuurlijke populaties is dat moeilijk, vooral omdat de vader vaak niet te traceren is. Dat laatste is door de voortschrijdende DNA-technieken wel wat gemakkelijker geworden. Indien er van alle betrokkenen DNA-monsters zijn verzameld, kan meestal een betrouwbare stamboom worden opgesteld. Uiteraard is dat alleen mogelijk in niet al te grote populaties. *Kruisingen* zijn zinvol wanneer het vermoeden bestaat dat de variatie in het onderzochte gedragskenmerk berust op één of enkele genen. Conclusies kunnen vaak al getrokken worden uit de eerste generatie nakomelingen. *Selectie*, ten slotte, wordt vooral toegepast wanneer de variatie in het onderzochte gedragskenmerk waarschijnlijk berust op meerdere genen. Conclusies zijn dikwijls pas mogelijk na diverse generaties.

Kruisingen

Selectie

1.1 INTEELT

Inteelt

Inteelt is één van de meest gebruikte technieken in de genetica om groepen te creëren waarbinnen de genetische variatie tussen individuen zo gering mogelijk is. Een ingeteelde lijn komt in veel gevallen tot stand door generaties lang telkens uitsluitend broers en zusters met elkaar te

allel = een variant van een bepaald gen

homozygoot = identieke allelen op homologe chromosomen

HD (heupdysplasie) is een misvorming van het heupgewricht

laten paren. Dat kan bij sommige diersoorten, maar bij lang niet alle. De kans is namelijk groot dat er bij inteelt schadelijke *allelen* homozygoot worden. Inteelt kan natuurlijk ook minder strak worden toegepast, zoals feitelijk gebeurt bij de *instandhouding* van honden- en andere huisdier-rassen. Alleen paringen tussen dieren van hetzelfde ras zijn daarbij toegestaan. De nadelige effecten van inteelt worden zoveel mogelijk vermeden door geen nauwverwante honden met elkaar te paren. Ook worden paringen vermeden tussen honden met dezelfde aanleg voor erfelijke ziekten, zoals *HD*.

Na de fruitvlieg is de huismuis één van de belangrijkste proefdieren in het erfelijkheidsonderzoek. Sedert de beginjaren van dat onderzoek zijn er ingeteelde lijnen gevormd, waarvan enkelen nog steeds bestaan, soms na meer dan 100 generaties broer-zusterparing. In een onderzoek van Van Oortmerssen (1970) werd het gedrag van de leden van drie van dergelijke lijnen met elkaar vergeleken: witte (CPBs), bruine (CBA) en zwarte (C57 Black) muizen. Er zijn grote gedragsverschillen tussen leden van verschillende lijnen. Tussen leden van dezelfde lijn zijn de gedragsverschillen meestal gering.

Er zijn alleen kwantitatieve verschillen tussen de lijnen. In geen enkele lijn ontbreken handelingen die wel bij een andere lijn worden waargenomen. De witte muizen vechten veel, vertonen een vrij uitvoerige balts en maken bolvormige nesten op de grond. De zwarte muizen vechten bijna nooit, vertonen weinig balts, graven veel en maken nesten in de grond. De bruine muizen vertonen een gedrag dat in vrijwel alle opzichten tussen dat van de witte en de zwarte lijn ligt. De resultaten van talloze kruisingsproeven ondersteunen de voor de hand liggende hypothese dat de gevonden verschillen tussen lijnen veroorzaakt worden door erfelijke verschillen. Er zijn ook proeven gedaan waarbij ouders onmiddellijk na de geboorte van hun eigen jongen, vreemde jongen van dezelfde leeftijd uit een andere lijn kregen ondergeschoven (*cross-fostering*). Die jongen gaan later het gedrag van hun *biologische ouders* vertonen en niet dat van hun *pleegouders*. De alternatieve hypothese, dat de verschillen worden veroorzaakt door *culturele overdracht* binnen de lijnen, kan daarmee worden uitgesloten.

Cross-fostering
Biologische ouders
Pleegouders
Culturele overdracht

Homozygotie

Het is lang niet zeker dat de gevonden verschillen het gevolg zijn van de door inteelt toegenomen *homozygotie*. Als dat zo zou zijn, is de verwachting dat het gedrag binnen een lijn bestaat uit een toevallige combinatie van delen van het natuurlijke gedrag van de muizen. Dit klopt echter niet met de indruk dat het gedrag van de dieren uit een lijn is aangepast aan een bepaald type omgeving. De witte muizen beschikken over gunstige eigenschappen om op de bodem te leven en de zwarte muizen zijn het best toegerust voor een bestaan dat zich voornamelijk ondergronds afspeelt. Mogelijk bestond het gedragsverschil daarom al tussen stamouders van de verschillende lijnen.

Genetische
homogeniteit is
beperkt

heterozygoot = verschillende allelen op homologe chromosomen

Inteelt leidt slechts in beperkte mate tot een genetisch homogene groep. Zowel bij ingeteelde lijnen van de fruitvlieg *Drosophila* als bij die van de huismuis, blijkt de mate van *heterozygotie* groter dan verwacht. Immers, door toevalsprocessen zouden na een geschiedenis van vele generaties broer-zusterparingen vrijwel alleen *homozygote* allelencombinaties resteren. Het feit dat die homozygotie beperkt blijft, wijst er op dat het dier over mechanismen beschikt om een zekere mate van heterozygotie te handhaven.

1.2 MUTATIES

Mutanten

Bij een vergelijking tussen ingeteelde lijnen is het meestal duidelijk *dat* er erfelijke verschillen zijn en dat de lijnen genetisch redelijk homogeen zijn. Niet duidelijk is *welke* erfelijke verschillen er zijn. Bij een vergelijking tussen *mutanten* is wel duidelijk dat er een specifiek erfelijk verschil is, maar over de genetische homogeniteit van de te vergelijken groepen bestaat niet altijd duidelijkheid. Er kan dus ruis optreden. Dat kan het ontdekken van gedragsverschillen tussen groepen bemoeilijken. Een voordeel is echter dat de gedragsverschillen tussen groepen met een hoge waarschijnlijkheid kunnen worden toegeschreven aan processen die door een bepaald gen tot stand gebracht worden.

Zie hoofdstuk 3,
par. 4.1.

Mannetjes van de fruitvlieg *Drosophila melanogaster* die homozygoot zijn voor het allel 'yellow' hebben een veel lager paringssucces bij normale vrouwtjes dan de normale wildtype-mannetjes. Het zou mogelijk kunnen zijn dat de vrouwtjes weigeren om met yellow-mannetjes te paren omdat deze afwijken in kleur. Deze veronderstelling is onderzocht maar bleek onjuist, want proeven in het donker vertonen hetzelfde verschil tussen yellow- en wildtype-mannetjes. Het zou ook mogelijk kunnen zijn dat het bedroevende paringssucces van de yellow-mannetjes het gevolg is van hun gedrag. Om deze laatste hypothese te toetsen, vergeleek Bastock (1956) de balts van de twee typen mannetjes. De balts van *Drosophila*, die al eerder besproken is, bestaat uit de handelingen oriëntatie, vibratie en likken. Deze worden alle drie vertoond door wildtype- en yellow-mannetjes, maar niet in dezelfde frequenties. Vibratie wordt korter aangehouden bij de yellow-mannetjes en herhaald na langere intervallen. Likken ontbreekt bijna geheel. Dergelijke gegevens suggereren dat de seksuele motivatie van de yellow-mannetjes gemiddeld lager is dan die van de wildtype-mannetjes. Immers, de paring vindt alleen plaats wanneer oriëntatie, vibratie en likken in die volgorde zijn vertoond.

Zie ook par. 2.

Het voorbeeld van de yellow-mannetjes kan worden aangevuld met veel andere voorbeelden. Bijna alle onderzochte mutaties bij *Drosophila* en bij veel andere dieren blijken in homozygote toestand het gedrag te beïnvloeden. Het ligt daarom voor de hand dat vrijwel alle genen processen besturen die op de één of andere manier in het gedrag van een dier tot uiting komen. Soms geschiedt dit door middel van *effecten* van deze genen op de *zintuigen* of op de *effectoren*. Bijvoorbeeld, de vleugelloze mutanten van *Drosophila* hebben een laag paringssucces omdat ze de baltshandeling vibratie niet of nauwelijks *kunnen* uitvoeren. De genen kunnen natuurlijk ook gedrag beïnvloeden via hun effecten op centrale processen, zoals de productie van neuropeptiden en hormonen.

1.3 SELECTIE OP GEDRAGSKENMERKEN

Selectie

De variatie in een gedragskenmerk binnen een soort of populatie kan meestal niet worden beschreven als enkele duidelijk van elkaar verschillende *klassen van fenotypen*. In de meeste gevallen is sprake van *continue variatie*. Als deze variatie vooral bepaald wordt door erfelijke factoren, is hier meestal een behoorlijk groot aantal genen bij betrokken. Vergelijkingen tussen de fenotypen van ouders en nakomelingen en gerichte kruisingsproeven leveren dan weinig inzicht in de erfelijkheid van gedrag. De geschiktste methode is in dit geval *selectie*. In het selectieonderzoek worden meestal twee lijnen opgezet. In één lijn worden als

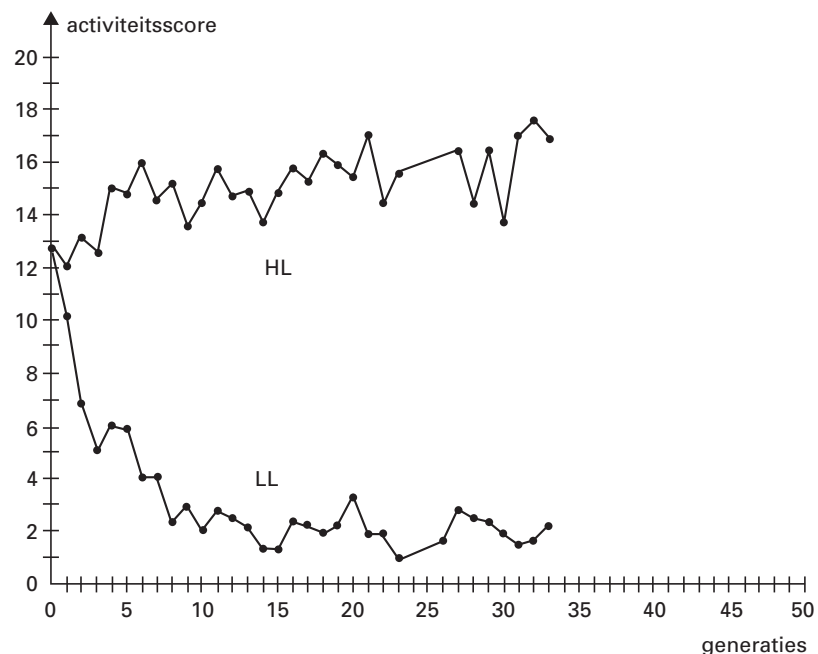
ouders voor de volgende generatie telkens de individuen gebruikt die het hoogst scoren voor het betreffende kenmerk. In de andere lijn worden telkens de individuen die het laagst scoren gebruikt als ouders. Selectie heeft daarbij niet alleen invloed op gedrag, maar ook op tal van andere, deels herkenbare eigenschappen. Soms kan dit inzicht geven in de keten van processen tussen genen en gedrag.

Locomotie

Loopactiviteit bij *Drosophila*

Heritability

Locomotie is een gedragskenmerk dat betrokken is bij talloze functies. Variatie in locomotieactiviteit kan daarom allerlei consequenties hebben voor de betrokken individuen. De locomotieactiviteit blijkt vrijwel continu te variëren bij de soorten waar dit nader is onderzocht. In een selectie-experiment werd onderzocht in hoeverre deze *fenotypische variatie* bij *Drosophila* berust op erfelijke factoren (Van Dijken, 1982). Figuur 5.1 laat zien hoe sterk de activiteitsscores (y-as) van een hoge (HL) en een lage selectielijn (LL) uiteen gaan lopen gedurende 33 generaties (x-as). De figuur laat zien dat selectie onmiddellijk gevolgen heeft voor de fenotypen van de eerste generatie. Daarmee is al bewezen dat er sprake is van erfelijke variatie voor dit kenmerk. In de hoge lijn is na ongeveer vijf generaties vrijwel geen erfelijke variatie meer waarop geselecteerd kan worden. Dat blijkt uit het ontbreken van een systematische stijging van HL na vijf generaties van selectie. In de lage lijn blijft tot ongeveer de tiende generatie erfelijke variatie aanwezig waarop geselecteerd kan worden. De mate waarin *fenotypische variatie* binnen een lijn bepaald wordt door *erfelijke variatie* kan worden bepaald door de gemiddelde scores van de nakomelingen te vergelijken met die van de ouders. Gedurende de eerste 7 generaties bleek de erfelijke variatie (*heritability*) ongeveer 20% van de totale variatie in het fenotype te zijn bij de lage lijn en ongeveer 10% bij de hoge lijn.



FIGUUR 5.1 Selectie voor een hoge (HL) en een lage (LL) loopactiviteit bij *Drosophila*

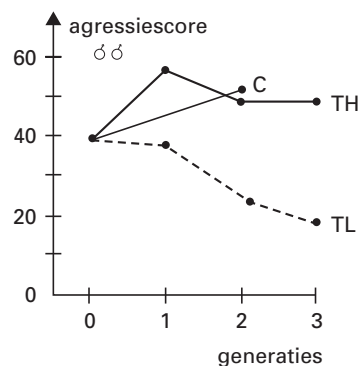
De figuur geeft de verandering in fenotype. De mate waarin die verandering door erfelijke factoren wordt bepaald (20% in de lage lijn en 10% in de hoge) kan niet uit deze figuur worden afgeleid, maar moet door middel van kruisingsproeven worden geanalyseerd. Naar: Van Dijken, 1982

Agressie bij
stekelbaarzen

juveniel = jong

Onderzocht werd ook in hoeverre de drie grootste chromosomen bijdragen aan de erfelijke variatie voor loopactiviteit. Dat gebeurde met een speciale genetische techniek, waarbij afzonderlijke chromosomen werden uitgewisseld tussen selectielijnen. Ze bleken alledrie een bijdrage te leveren, maar verreweg de grootste bijdrage kwam van het geslachtschromosoom. Genen op verschillende chromosomen blijken invloed te hebben op verschillende typen van loopactiviteit. Lopen zonder duidelijke uitwendige oorzaken wordt bijvoorbeeld door andere genetische factoren beïnvloed dan de loopreactie op soortgenoten.

Om de relatie tussen genen en gedrag te bestuderen, kan men uitgaan van een dier waarvan veel bekend is over erfelijkheid, zoals *Drosophila*, maar ook van een dier waarvan veel bekend is over gedrag. Dit laatste is het geval in een onderzoek naar de erfelijkheid van *agressief gedrag bij de stekelbaars* (Bakker, 1986). Uit een gedragsbiologische analyse was al gebleken dat agressie bij de stekelbaars samenhangt met een tamelijk complex geheel van inwendige factoren. Daarom werd het onderzoek zo breed mogelijk opgezet. Agressief gedrag werd op allerlei manieren gemeten: (1) bij juveniele stekelbaarzen, (2) tussen adulte mannetjes bij het verwerven van een territorium, (3) bij adulte mannetjes met een territorium tegenover andere mannetjes, (4) bij adulte mannetjes met een territorium tegenover kuitrijpe vrouwtjes, en (5) bij adulte vrouwtjes. Er werden diverse selectielijnen opgezet. Figuur 5.2 geeft het effect van selectie op hoge (TH) en lage territoriale agressie (TL).



FIGUUR 5.2 Effecten bij mannelijke stekelbaarzen van selectie voor hoge (TH) en lage (TL) territoriale agressie; C is een controlelijn waarin niet geselecteerd werd

Naar: Bakker, 1986

Selectie had in de meeste gevallen duidelijke effecten. Gemiddeld bleek ongeveer 30% van de totale fenotypische variatie te bestaan uit erfelijke variatie. Vooral selectie voor lage agressiescores was goed merkbaar in de volgende generaties. Selectie voor hoge scores bij adulte mannetjes leverde vrijwel geen verandering op. Wanneer er een aanzienlijke variatie had bestaan voor agressie, zou selectie in beide richtingen effect gehad moeten hebben. Het ontbreken van effecten bij selectie voor een hoge score, betekent dat de agressie in de uitgangspopulatie al bijna maximaal was.

De organisatie van agressie werd onderzocht door de invloed te meten van selectie voor het ene type agressief gedrag op de andere typen. Er bleek maar een beperkte samenhang tussen de verschillende typen te

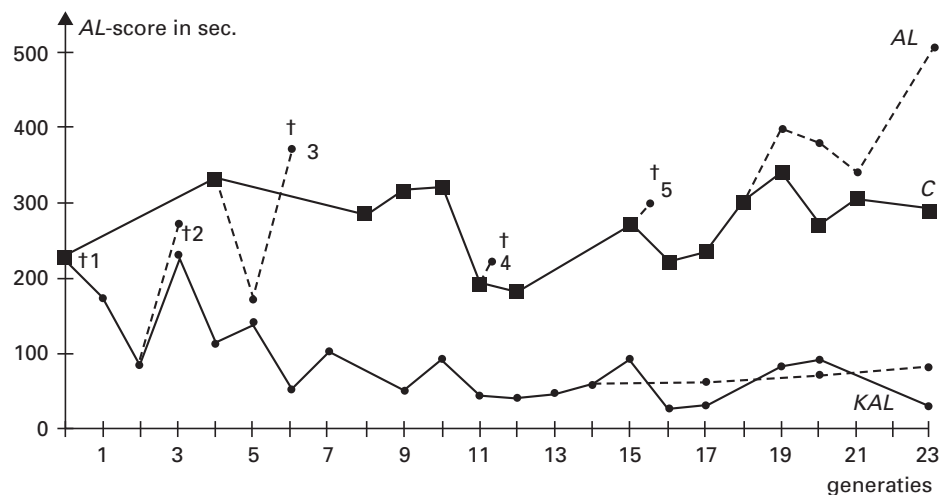
zijn. De erfelijke factoren die invloed hebben op territoriale agressie tegenover mannetjes, hangen wel duidelijk samen met territoriale agressie tegenover kuitrijpe vrouwtjes, maar slechts gedeeltelijk met juveniele agressie. De erfelijke factoren die invloed hebben op het verwerven van een territorium blijken nauwelijks samen te hangen met de andere typen agressief gedrag.

Agressie bij
huismuizen

Aanvalslatentietijd

Ook bij *muizen* is het mogelijk – zoals al in de inleiding van dit hoofdstuk werd opgemerkt – om te selecteren op *agressie*. Tussen mannetjes van de huismuis is de variatie in de bereidheid om agressief gedrag te vertonen groot en vrijwel continu. Dat blijkt onder meer uit de *aanvalslatentietijd* (AL), die gedefinieerd wordt als de tijd die verloopt tussen het ontdekken van een indringer en de eerste aanval door de territoriumeigenaar. Ieder individu wordt gekenmerkt door een tamelijk constante AL, die slechts weinig lijkt te worden beïnvloed door uitwendige omstandigheden. Tussen individuen kunnen echter aanzienlijke verschillen optreden. Zo'n 30% van de muizen valt al aan binnen een minuut. Na 10 minuten hebben echter heel wat muizen (ook zo'n 30%) nog steeds niet aangevallen.

In een selectie-experiment werd nagegaan in hoeverre variatie in aanvalslatentietijd bepaald wordt door erfelijke variatie (Van Oortmerssen en Bakker, 1981). De details daarvan zijn in figuur 5.3 weergegeven. In die figuur zijn verschillende lijnen getekend. De lijn met de vierkantjes is de *controlelijn*. De onderste getrokken lijn is de selectielijn voor een korte AL (KAL) en de onderbroken lijnen 1-5 zijn pogingen om een selectielijn voor een *lange* AL (LAL) op te zetten. Bij de eerste vijf pogingen stierf de lijn na een of twee generaties uit, maar bij de zesde poging werd succes geboekt. In de veertiende generatie werd van de KAL-lijn een nieuwe lijn afgesplitst (onderbroken lijn) waarin niet langer geselecteerd werd. Indien er in de 14de generatie van de KAL-lijnen nog erfelijke variatie zou bestaan voor de AL, zou bij een voortzetting van de lijn zonder kunstmatige selectie, de AL-score door natuurlijke selectie moeten veranderen in de richting van de controlelijn. Het ontbreken van een dergelijke verandering wijst er sterk op dat alle erfelijke variatie voor AL is weggeselecteerd in deze 14de generatie van de KAL-lijn.



FIGUUR 5.3 AL-scores van verschillende geselecteerde en niet-geselecteerde lijnen

Naar: Van Oortmerssen e.a. 1985

Stress
Coping strategies

Het gedrag van de KAL- en LAL-mannetjes is nader onderzocht (Benus, 1988). De verschillen spitsen zich toe op de manier waarop *stress* wordt bestreden. Daarom wordt meestal het begrip '*coping strategies*' gebruikt. KAL-mannetjes reageren actief en routinematig, LAL mannetjes meestal passief en flexibel. KAL-mannetjes proberen de situatie te manipuleren, LAL-mannetjes lijken zich aan te passen aan (neer te leggen bij) de situatie. KAL-mannetjes staan nauwelijks open voor prikkels uit de omgeving die geen duidelijke betekenis hebben, LAL-mannetjes onderzoeken hun omgeving uitvoerig. De dagritmiek van KAL-mannetjes is sterk gekoppeld aan hun inwendige circadiaanse klok, de LAL-mannetjes zijn veel gevoeliger voor de directe invloed van licht. Ook in niet-geselecteerde muizen in natuurlijke populaties zijn '*persoonlijkheidstypen*' herkenbaar die overeenkomen met die van de KAL- en LAL-mannetjes.

Persoonlijkheidstypen

Brutale en
voorzichtige
koolmezen

Persoonlijkheidstypen zoals bij muizen en ratten zijn ook gevonden bij *koolmezen* uit natuurlijke populaties (Verbeek, 1998). Daarbij kunnen ook weer twee groepen mannetjes worden onderscheiden, *brutale en voorzichtige mezen*, vooral op grond van hun exploratieactiviteit in hun eerste vier levensmaanden. Mannetjes van de ene groep benaderen een vreemd voorwerp snel, mannetjes van de andere groep doen dat langzamer, maar exploreren grondiger. De snelle exploreerders blijken ook degenen die het initiatief nemen om te vechten. Zij komen in een groep aanvankelijk het hoogst in de sociale hiërarchie te staan, maar moeten dikwijls na enkele dagen hun plaats al weer afstaan aan een mannetje uit de groep van langzame exploreerders. Ook bij de koolmezen is met succes geselecteerd op de kenmerken van deze persoonlijkheidstypen (Drent e.a., 2003). Er kan dus worden geconcludeerd dat er een erfelijke basis is voor deze persoonlijkheidstypen.

Selectie voor
gewenste
gedragskenmerken

Kunstmatige *selectie op gedragskenmerken* is niet alleen een middel om aan te tonen dat er genetische variatie bestaat voor die kenmerken. Het kan ook een middel zijn om varianten van een diersoort te fokken met bepaalde, door de mens *gewenste* eigenschappen, waaronder gedrag. Er bestaat al een lange traditie van deze aanpak bij (landbouw)huisdieren, zoals honden en paarden. Bij honden is gefokt op eigenschappen die het dier geschikt maken in de jacht, het bijeen houden van een kudde vee, het bewaken van een erf, of het vechten met andere honden. Bij paarden is gefokt op eigenschappen die het dier geschikt maken in de landbouw, bosbouw en industrie (vooral kracht, maar ook gehoorzaamheid) of in de sport (vooral snelheid, lenigheid en vurigheid).

2 Schakels tussen genen en gedrag

Hardware voor
gedrag
Drosophila

Zie par. 1.3.

Het gedrag van een dier hangt samen met de erfelijke invloeden op organen, structuren en processen die de hardware vormen voor gedrag. Bijvoorbeeld, *Drosophila*-mannetjes met de vleugelmutatie '*vestigial*' kunnen geen normale balts vertonen. Met hun vleugelstompjes kunnen zij het gedragspatroon '*vibratie*' niet uitvoeren. Zij hebben daardoor een erg laag paringssucces. De veroorzaking van gedrag kan dus in sommige gevallen worden afgeleid uit de effecten van genen op de *hardware voor gedrag*. Dat bleek bijvoorbeeld al in de eerder besproken selectie-experimenten. Bij de *Drosophila*-lijnen voor veel en weinig lopen werd de invloed van de genen onderzocht aan de hand van enzymactiviteit. Enzymen die betrokken zijn bij de ademhaling vertonen bij de hoge lijn een veel hogere activiteit dan bij de lage lijn. In dit geval zou dat een belangrijke fysiologische schakel kunnen zijn in de keten tussen genen en gedrag.

Stekelbaarzen

androgeen =
mannelijk

gonadotroop =
geslachtsorganen
beïnvloedend

Ook bij de *stekelbaarzen* die voor hoge en lage agressie werden geselecteerd verschillen de fysiologische effecten tussen de lijnen. Selectie voor territoriale agressie bij mannetjes heeft vooral invloed op de hoeveelheid *androgene* hormonen in het bloed. Selectie voor juveniele agressie verandert vooral de hoeveelheid *gonadotrope* hormonen die circuleren. Selectie voor de eigenschap om te domineren bij territorium-vestiging heeft vooral invloed op de kleur van de stekelbaars: de rode buik en de blauwe ogen.

KAL en LAL muizen

Bij de muizen van de KAL- en LAL-lijnen berusten de erfelijke verschillen in gedrag waarschijnlijk op verschillen in de neuro-endocriene systemen van beide typen muizen. Bij de niet-agressieve muizen speelt de neurotransmitter *dopamine* een relatief belangrijke rol in de hersenen. Waarschijnlijk zijn er meer fysiologische verschillen. Bij eerder onderzoek aan ratten (Fokkema, 1985) bleek dat de sterk competitieve dieren reageren met bloeddrukverhoging bij sterke psychosociale prikkels, zoals het verliezen van een gevecht. De passieve ratten krijgen in dergelijke situaties maagzweren.

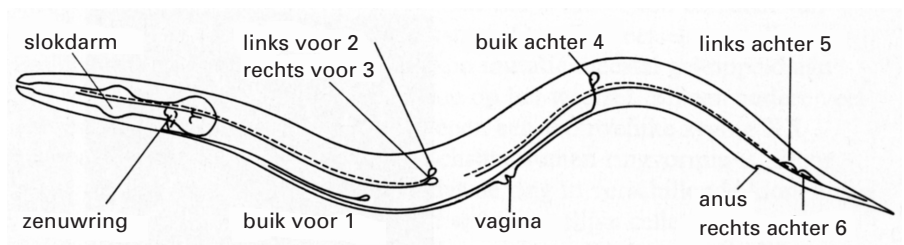
Zenuwstelsel

Het *zenuwstelsel* is een belangrijk deel van de hardware voor gedrag. Het verschaft de bedrading voor de aanvoer van informatie uit de buitenwereld (afferente kanalen), de middelen voor de verwerking en opslag van die informatie (centrale zenuwstelsel) en de bedrading voor de uitvoer van informatie naar de periferie (efferente kanalen). Uit het onderzoek aan mutaties van afzonderlijke genen is gebleken dat invloeden op het zenuwstelsel en op het gedrag vrijwel altijd aan elkaar gekoppeld zijn. Het volgende voorbeeld illustreert deze koppeling.

Voorbeeld
een nematode is een
draadworm

mechanosensorische
neuronen =
zenuwcellen die
gevoelig zijn voor
mechanische
prikkel

De nematode *Caenorhabditis elegans* heeft een korte generatieduur en de ontwikkeling van ei naar volwassen dier verloopt volgens een tamelijk star programma. Van deze soort zijn ontwikkeling en erfelijkheid uitvoerig onderzocht. Er zijn verscheidene mutaties gevonden die invloed hebben op gedrag. Er is bijvoorbeeld veel onderzoek verricht aan tast-ongevoelige mutanten. Zij kunnen normaal bewegen en reageren op een sterke storing. Op matig sterke en zwakke mechanische prikkels wordt echter niet gereageerd. Bij de tastzin zijn zes *mechanosensorische neuron*en betrokken die verspreid over het lichaam van de nematode liggen (figuur 5.4). Er zijn talrijke tast-ongevoelige mutanten gevonden. Een groot deel daarvan heeft waarneembare afwijkingen in de mechanosensorische neuron



FIGUUR 5.4 De ligging van de mechanosensorische cellen (1-6) bij het vrouwtje van de nematode *Caenorhabditis elegans*

Vergroting 100x.

Naar: Partridge, 1983

Chimeren

Mozaïeken

Genen zijn alleen onder bepaalde omstandigheden in staat om hun werking uit te oefenen. De eerste schakel in dat proces is de productie van aminozuren die samen een eiwit kunnen vormen. Daardoor kan bijvoorbeeld een speciaal type cel ontstaan of wordt een proces in het dier beïnvloed. De specifieke omstandigheden waarbij een gen deze producten kan maken zijn meestal alleen op zeer bepaalde plaatsen in het lichaam te vinden. Om na te gaan op welke plaats in het lichaam een bepaald gen zijn werking kan uitoefenen, worden organismen gebruikt die zijn samengesteld uit genetisch verschillende weefsels. Twee typen van dergelijke organismen kunnen worden onderscheiden: (1) *chimeren*, die ontstaan uit versmelting van bevruchte eicellen of door transplantatie van weefsels, en (2) *mozaïeken*, die ontstaan door mutatie in een vroeg stadium van de ontwikkeling. Bij chimeren kunnen de erfelijke verschillen tussen delen groot zijn, bij mozaïeken zijn ze in het algemeen klein. Zowel chimeren als mozaïeken kunnen experimenteel worden gemaakt. Dat kan op verschillende manieren.

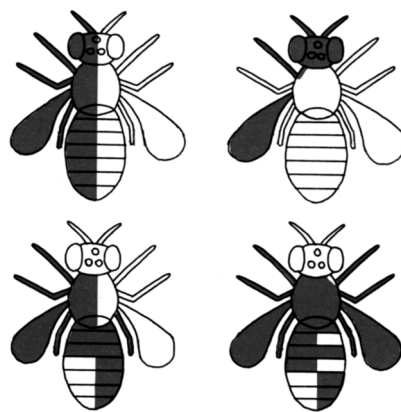
Bij de fruitvlieg kunnen mozaïeken worden gemaakt door röntgenbestraling van een embryo of larve die heterozygoot is voor de te onderzoeken mutatie. Door deze techniek kan *crossing-over* worden opgewekt tussen homologe chromosomen, waardoor, na normale celdelingen, homozygote klonen van mutante cellen kunnen ontstaan. Het resultaat daarvan is dat er een mozaïek van mutante en niet-mutante weefsels ontstaat. Om die weefsels van elkaar te onderscheiden, wordt de te onderzoeken mutatie meestal gekoppeld aan een mutatie met waarneembare effecten op het weefsel, bijvoorbeeld een bepaald pigment.

het Y-chromosoom van *Drosophila* kan worden gemist

Grieks:
gunê = vrouw,
andros = man,
morphê = vorm

Gynandromorfen

Met een andere veelgebruikte techniek kunnen via kunstgrepen vrouwelijke zygoten XX geproduceerd worden, waarvan één van de X-chromosomen ringvormig is. Dergelijke ringvormige chromosomen gaan meestal in verschillende klonen van cellen verloren. Hierdoor ontstaan XO, ofwel mannelijke cellen. Het resultaat, later in de ontwikkeling, is een mozaïek van mannelijke en vrouwelijke weefsels (figuur 5.5). Deze seksemozaïeken worden *gynandromorfen* genoemd.



FIGUUR 5.5 Enkele voorbeelden van gynandromorfen bij *Drosophila*. In de grijs gemarkeerde weefsels is het ringvormige chromosoom nog aanwezig, in de witte weefsels is het verloren gegaan.

Naar: Partridge, 1983

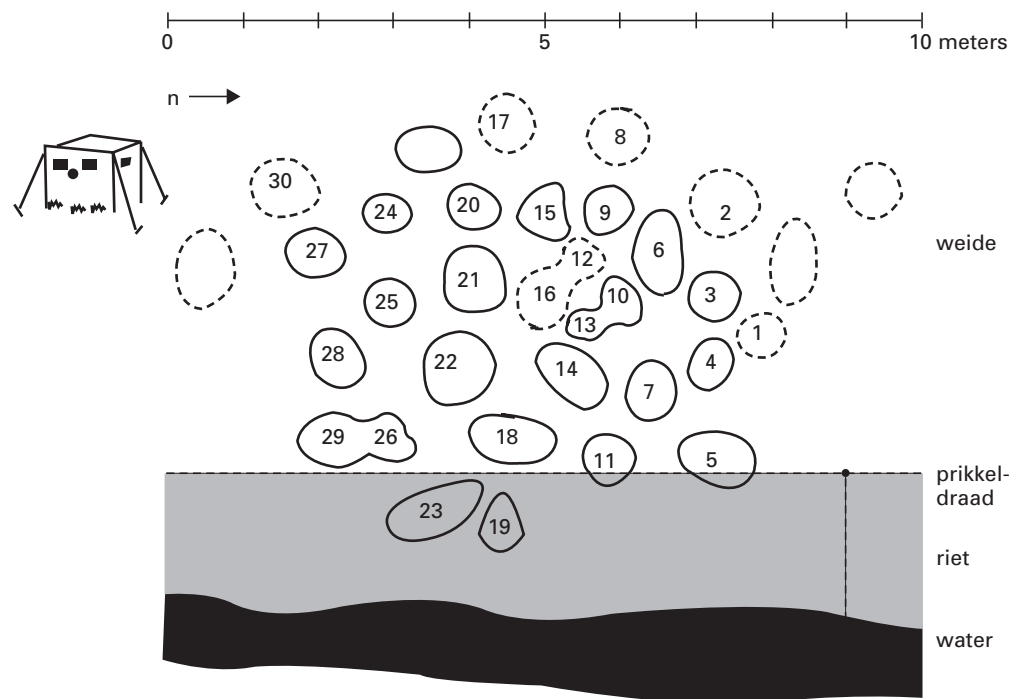
Onderzoek aan mozaïeken heeft bij de fruitvlieg onder andere geleid tot het vaststellen van de plaats die belangrijk is voor de *circadiane ritmiek*. Door onderzoek aan gynandromorfen kon worden aangegeven welke plaatsen in het lichaam belangrijk zijn voor mannelijk seksueel gedrag. De techniek is niet alleen nuttig gebleken voor het onderzoek aan de fruitvlieg. Ook bij andere diersoorten, in het bijzonder bij muizen, wordt veelvuldig en met succes gebruik gemaakt van mozaïeken.

3 Erfelijke variatie in gedrag in natuurlijke populaties

monomorf = geen uiterlijke verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes

Erfelijke variatie in gedrag tussen individuen van één soort kan belangrijk zijn voor hun sociale organisatie. Bijvoorbeeld, erfelijke variatie in agressief gedrag zou het ontstaan van stabiele dominantieverhoudingen tussen individuen kunnen bespoedigen. De krachtverhoudingen kunnen dan na kortere confrontaties worden vastgesteld. Bij een *monomorfe* soort kunnen erfelijke verschillen tussen het gedrag van mannetjes en vrouwtjes de paarvorming bespoedigen. De leden van de andere sekse kunnen dan gemakkelijker geïdentificeerd worden.

Het genetische onderzoek aan sociaal gedrag speelt zich hoofdzakelijk af in het laboratorium. Natuurlijke populaties lenen zich slecht voor genetische experimenten en bieden zelden goede mogelijkheden om inzicht te krijgen in de afstammingsrelaties. Toch spelen zich ook daar sociale processen af die alleen ten volle begrepen kunnen worden na een genetische analyse. De volgende voorbeelden illustreren dat.



FIGUUR 5.6 Plattegrond van een grote kemphanenlek in de buurt van Gorredijk (1970)

De nummers corresponderen met verschillende honkmannen. De omliggende gebiedjes zijn volledig kaal. Op de gebiedjes die met een gebroken lijn zijn aangegeven, staat nog wat platgetrapt gras.

*Kemphanen**Lekgedrag*
*Honkmannen**Honken**Satellieten**Randmannen*

Kemphanen zijn vogels van natte weilanden, polders en toendra's. Ze komen in Nederland helaas bijna niet meer voor als broedvogel. Tussen 1965 en 1973 heb ik ze intensief bestudeerd (Van Rhijn, 1991). De hennetjes maken in hun eentje een nest, broeden alleen, en verzorgen zonder hulp van mannetjes de jongen. De mannetjes zijn veel groter en worden gekenmerkt door een enorme onderlinge variatie in de kleuren van het verenkleed. Ze besteden gedurende de broedperiode vrijwel de gehele dag aan balts en onderlinge competitie. Balts wordt in de regel vertoond in een groep die gebonden is aan een klein stukje grond, ook wel *lek* genoemd (figuur 5.6, blz. 123). Sommige mannetjes, de *honkmannen*, bezitten daar eigen gebiedjes die zelden groter zijn dan een vierkante meter, de *honken*. Andere mannetjes leiden een meer zwervend bestaan. Onder die zwervers bevindt zich een deel dat wordt toegelaten op honken. Dergelijke mannetjes worden *satellieten* genoemd (figuur 5.7). De overige zwervers proberen soms wel eens een honk te veroveren. Een enkele keer slagen ze daar in. Deze dieren worden *randmannen* genoemd. Honkmannen kunnen hun honk verliezen en daardoor de status van randman krijgen. Randmannen kunnen een bestaand honk overnemen of een nieuw honk vestigen en daardoor de status van honkman verwerven. Satellieten worden nooit honk- of randman, en honk- of randmannen worden nooit satelliet.



FIGUUR 5.7 Honkman (rechts) met satelliet (midden) en kemphen (links)

(Foto Joop Brinkkemper).

Honk- en randmannen vertonen geregeld dreig- en vechthandelingen. Satellieten vertonen dergelijke handelingen zelden of nooit. Verder is er sprake van kleurverschillen tussen honk- en randmannen en satellieten. De mannetjes uit de eerste groep zijn meestal donker gekleurd en satellieten meestal wit. Sommige kleurpatronen komen zowel bij honk- en randmannen, als bij satellieten voor.

De verschillen tussen beide groepen zouden kunnen berusten op erfelijke verschillen. De eenvoudigste mogelijkheid is dat de status (honk/randman of satelliet) bepaald wordt door twee alternatieve allelen van één gen die ook invloed hebben op het verenkleed. De homozygote toestand van het ene allel zou altijd moeten leiden tot de ontwikkeling van honk- of randmannen met donkere verenkleeden die nooit bij satellieten worden aangetroffen. De homozygote toestand van het alternatieve allel zou altijd moeten leiden tot de ontwikkeling van satellietmannen met verenkleeden die uitsluitend bij deze categorie van mannetjes voorkomt. Niet duidelijk is daarbij welke rol de heterozygote individuen krijgen. Aanvankelijk dacht ik dat de mannetjes met de niet kenmerkende kleurpatronen heterozygoot waren. Intussen is uit kruisingsproeven

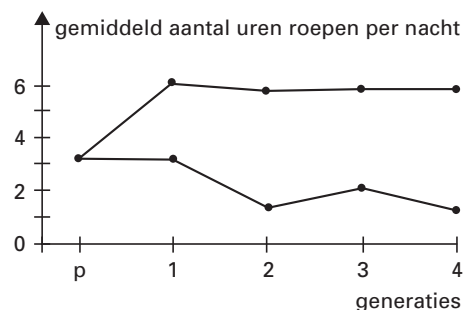
gebleken dat status en aspecten van het verenkleed inderdaad door één gen met twee allelen worden bepaald, waarbij waarschijnlijk het satellieten-allel dominant is (Lank e.a., 1995).

Krekel

Lokken door roepen

Onderscheppen

Bij de krekel *Gryllus integer* is iets dergelijks aan de hand (Cade, 1981). De mannetjes laten twee verschillende tactieken zien om vrouwtjes te pakken te krijgen voor een copulatie: (1) ze kunnen *roepen* óf (2) ze kunnen stil blijven en vrouwtjes *onderscheppen* die op weg zijn naar de roepende mannetjes. Roepende mannetjes krijgen per tijdseenheid wat meer copulatiekansen dan onderscheppende mannetjes. De overlevingskansen van roepende mannetjes zijn echter wat lager dan van onderscheppende mannetjes, omdat het roepen hen ook opvallender maakt voor een parasiet. Uit gedragsonderzoek in het veld bleek dat roepers zelden proberen te onderscheppen, terwijl onderscheppers zelden roepen. Ook hier ligt een genetische verklaring voor de hand. Die werd getoetst aan de hand van een selectie-experiment in het laboratorium. Daarbij werden twee lijnen opgezet, één voor een hoog aantal uren roepen per nacht en één voor een laag aantal uren roepen (figuur 5.8). Al vanaf de tweede generatie waren er grote verschillen tussen beide lijnen in het aantal uren dat werd geroepen. Ook hier blijken erfelijke verschillen dus een duidelijke rol te spelen.



FIGUUR 5.8 Selectie voor veel en weinig roepen bij mannelijke krekels

Naar: Cade, 1981

4 Samenvatting

Gedragsverschillen tussen individuen of tussen groepen van individuen kunnen het gevolg zijn van *erfelijke verschillen*. Een dergelijk conclusie kan alleen worden getrokken als andere invloeden kunnen worden uitgesloten. De dieren moeten dus onder precies dezelfde omstandigheden opgroeien. Daarbij moet zelfs interactie met de biologische ouders worden vermeden vanwege de mogelijkheid van *culturele overdracht* van gedrag. Verder is het belangrijk dat de te vergelijken groepen *genetisch homogeen* zijn. Dat kan worden bereikt door *intelt* en door vergelijking van verschillende *mutanten* die fenotypisch herkenbaar zijn. Ondanks vele generaties van sterke inteelt kan er toch een aanzienlijke genetische variatie blijven bestaan. Kennelijk zijn er dan mechanismen werkzaam die beschermen tegen homozygotie. De relatie tussen genen en gedrag blijkt ook uit *afstammingsonderzoek*. Het belang daarvan is in de laatste decennia toegenomen omdat via DNA-technieken afstammingsrelaties beter kunnen worden vastgesteld. Ook kan via *gerichte kruisingsproeven* meer inzicht worden verkregen in de erfelijkheid van gedrag. Een erg belangrijke techniek om de erfelijke basis van gedrag te onderzoeken is

selectie, vooral wanneer het gaat om eigenschappen die door verscheidene genen worden beïnvloed. Mede dankzij selectieonderzoek is ontdekt dat bij diverse diersoorten verschillende *coping strategies* of *persoonlijkheidstypen* bestaan.

Selectie op gedragskenmerken heeft vaak *effecten op fysiologische en morfologische eigenschappen*. Daardoor ontstaat inzicht in de *veroorzaking van gedrag*, dus de schakel tussen gen en gedrag. Dat inzicht kan worden verbreed door bestudering van de *ontwikkeling van het zenuwstelsel* van gedragsmutanten. Ook de plaats in het lichaam waar een gen zijn werking uitoefent kan aanwijzingen geven over het gedragsmechanisme. Veel genen maken alleen aminozuren onder speciale omstandigheden op speciale plekken in het lichaam. In het onderzoek hiernaar wordt gebruik gemaakt van organismen die uit genetisch verschillende typen weefsels bestaan: *chimeren* en *mozaïeken*.

In natuurlijke populaties spelen zich ook processen af die alleen ten volle begrepen kunnen worden na een genetische analyse. Dat is toegelicht aan de hand van de *gedragsdimorfie* bij kempfanen en krekels.

Literatuur

- Bakker, T.C.M., 'Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.): a behaviour-genetic study'. In: *Behaviour* 98, 1-144, 1986.
- Bastock, M., 'A gene mutation which changes a behavior pattern'. In: *Evolution* 10, 421-439, 1956.
- Benus, I., *Aggression and coping: Differences in behavioural strategies between aggressive and non-aggressive male mice*. Groningen, Proefschrift, 1988.
- Cade, W.H., 'Alternative male strategies: genetic differences in crickets'. In: *Science* 212, 563-564, 1981.
- Chalfie, M. and J. Sulston, 'Developmental genetics of mechanosensory neurons of *Caenorhabditis elegans*'. In: *Devel. Biol.* 82, 358-370, 1981.
- Dijken, F.R. van, *Genetic aspects of locomotor activity of the fruitfly *Drosophila melanogaster**. Utrecht, Proefschrift, 1982.
- Drent, P. J., K. van Oers and A.J. van Noordwijk, 'Realised heritability of personalities in the great tit (*Parus major*)'. In: *Proc. Roy. Soc., London B*-269, 34-51, 2003.
- Ehrman, L. and P.A. Parsons, *Behavior genetics and evolution*. New York, McGraw Hill, 1981.
- Fokkema, D.S., *Social behavior and blood pressure: a study of rats*. Groningen, Proefschrift, 1985.
- Lank, D.B., C.M. Smith, O. Hanotte, T. Burke and F. Cooke, 'Genetic polymorphism for alternative mating behaviour in lekking male ruff *Philomachus pugnax*'. In: *Nature* 378, 59-62, 1995.
- Oortmerssen, G.A. van, 'Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice *Mus musculus*: a behaviour genetic study'. In: *Behaviour* 38, 1-92, 1970.
- Oortmerssen, G.A. van and T.C.M. Bakker, 'Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus*'. In: *Behav. Genet.* 11, 115-126, 1981.
- Oortmerssen, G.A. van, I. Benus and D.J. Dijk, 'Studies in wild house mice: genotype-environment interactions for attack latency'. In: *Neth. J. Zool.* 35, 155-169, 1985.

- Partridge, L., 'Genetics and behaviour'. In: Halliday, T.R. & P.J.B. Slater (eds), *Animal behaviour 3: Genes, development and learning*, Oxford, Blackwell, 11-51, 1983.
- Rhijn, J.G. van, *The ruff: Individuality in a gregarious wading bird*. London, T. & A.D. Poyser, 1991.
- Verbeek, M., *Bold or cautious: Behavioural characteristics and dominance in great tits*. Wageningen, Proefschrift, 1998.

Leren

1	Leren in het laboratorium	129
1.1	Klassiek conditioneren	130
1.2	Instrumenteel conditioneren	131
1.3	Bekrachtiging	132
1.4	Operant conditioneren	133
1.5	Extinctie	134
2	Leren in de natuur	134
2.1	Zoekbeeldvorming	135
2.2	Leren van de plaats waar voedsel beschikbaar is	136
3	Leervermogen	139
4	Leren zonder beloning	141
5	Traditievorming bij dieren	142
6	Samenvatting	143

Literatuur	144
------------	-----

Leren

Een student hoeft je weinig over leren te vertellen. Die doet niet anders en kan beschouwd worden als ervaringsdeskundige. Toch kan de wens bestaan om efficiënter te leren, om in één keer door een tentamen te komen, om meer tijd over te houden voor andere dingen, of gewoon, om meer te leren in dezelfde tijd. Misschien dat die efficiëntie verhoogd kan worden door kennis te nemen van de processen die leiden tot leren, met andere woorden, door te *leren hoe wordt geleerd*.

Ervaring

Kennis over leren kan ook inzicht geven in de wijze waarop gedrag van dieren en mensen vorm krijgt door *ervaring* met prikkels uit de omgeving. Dat kan van alles zijn: fysische kenmerken van de omgeving, zoals temperatuur- of vochtgradiënten, potentiële voedselplanten, -vijanden, -prooien en -voortplantingspartners. Ervaring kan in alle fasen van het leven worden vastgelegd. Zo leren jonge hoefdieren, zoals paarden, koeien en schapen en hun wilde tegenvoeters, zoals zebra's, buffels en herten, vrijwel direct na de geboorte hoe hun moeder ruikt en roept. Omgekeerd leert de moeder de kenmerken van het jong zodat er geen verwarring kan optreden. Voor de jongen is het van levensbelang om de moeder te herkennen, want vreemde jongen worden verstoten. Leren kan al plaatsvinden vóór de feitelijke geboorte. Zo blijkt er bij schapen via de placenta al een uitwisseling van chemische stoffen plaats te vinden waardoor ooi en lam elkaar al enigszins leren herkennen. Ook beschikt een nog ongeboren zeekoet over het vermogen om kenmerken uit de lokroep van een volwassen zeekoet vast te leggen. Daardoor is het kuiken, nadat het uit het ei is gekomen, in staat zijn ouders te herkennen. Ook ongeboren mensenkinderen blijken ervaring op te doen met geluidsprikkels die van buiten doordringen tot in de baarmoeder. Veel meer nog dan bij andere dieren wordt bij mensen het leren beschouwd als een onmisbare factor in de ontwikkeling van het gedrag. Het is daarom niet verwonderlijk dat het leeronderzoek vooral vanuit de psychologie op gang is gekomen.

ooi =
vrouwtjesschaap

Het leerproces zelf onttrekt zich in veel gevallen aan onze directe waarneming. Leren wordt meestal pas merkbaar door het resultaat: een *zinnvolle gedragsverandering* die in verband kan worden gebracht met een voorafgaande blootstelling aan bepaalde omgevingsprijkkels. De juiste verbanden kunnen meestal alleen worden gelegd op grond van de uitkomsten van *experimenten*. Ook voor het verkrijgen van inzicht in het mechanisme van leren is een experimentele aanpak vereist. Daarom staat het experiment centraal bij de analyse van leerprocessen. In dit hoofdstuk zal hier nader op in worden gegaan.

1 Leren in het laboratorium

Volgens gangbare theorieën kent een dier een betekenis toe aan een nieuwe uitwendige prikkel als er een verband bestaat met bekende prikkels of met het eigen gedrag. Dit proces wordt *leren door associatie* genoemd. Het is uitvoerig onderzocht door fysiologen en psychologen.

*Leren door
associatie*

1.1 KLASSIEK CONDITIONEREN

Pavlov

Pavlov ontving in 1913 de Nobelprijs voor geneeskunde

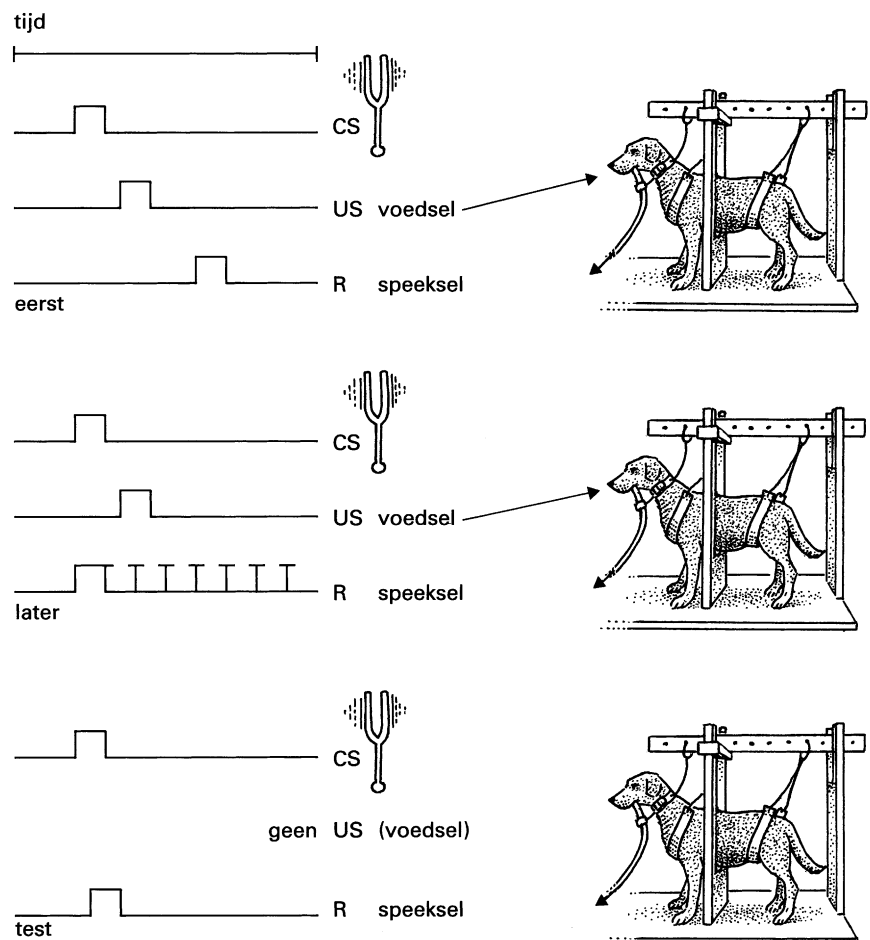
Onvoorwaardelijke reflex

Engels: unconditional reflex

dat is dus een onvoorwaardelijke reflex

De Rus *Ivan Pavlov* was één van de belangrijkste grondleggers van het onderzoek naar het mechanisme van leren. Hij deed experimenten met honden en keek daarbij naar de fysiologische processen die een rol spelen bij de voedselopname. Aanvankelijk onderzocht hij in hoeverre de reflexmatige afscheiding van speeksel en maagzuur afhing van de aanwezigheid van voedsel (vleespoeder). Pavlov noemde dit *onvoorwaardelijke reflexen*, ofwel reflexen die niet door een experimentele manipulatie tot stand waren gekomen. Met ingenieuze technieken wist hij te bereiken dat het voedsel slechts een deel van het spijsverteringsorgaan passeerde.

In een latere proefserie werd het toedienen van voedsel telkens voorafgegaan door een geluidssignaal (de bel). Als de hond het verband tussen geluidssignaal en voedsel nog niet kent, wordt pas *speeksel afgescheiden na de voedseltoediening*. Als de hond herhaalde malen het geluidssignaal in combinatie met voedsel heeft kunnen waarnemen wordt speeksel al na kortere tijd afgescheiden, soms al voordat het voedsel er is. Wanneer het proefdier ten slotte alleen het geluidssignaal te horen krijgt, wordt speeksel afgescheiden op het tijdstip dat het voedsel wordt verwacht (figuur 6.1). Voor mijn eigen hond verstop ik af en toe hondsnoepjes. Zodra ik hem gelegenheid geef om te zoeken begint binnen enkele seconden het speeksel al uit z'n bek te druppelen.



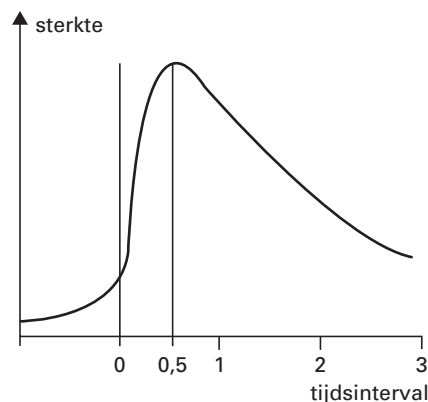
FIGUUR 6.1 Pavlov's conditioneringsexperiment
Naar: Rachlin, 1976

Voorwaardelijke reflex	Pavlov dacht daarbij aan het ontstaan van nieuwe reflexbanen.	Deze laatste reactie, die pas optreedt na een herhaalde aanbieding van geluid met voedsel, noemde Pavlov een <i>voorwaardelijke reflex</i> . Het proces waarbij in het dier een <i>verbinding</i> wordt gelegd tussen een bestaande onvoorwaardelijke reflex (speekselafscheiding door voedsel in de bek) en een willekeurige <i>nieuwe prikkel</i> (geluidsignaal) noemde Pavlov <i>conditioneren</i> . Hij onderscheidde daarbij drie elementen: ten eerste de prikkel die tot een normale reflex leidt (voedsel) de <i>niet-geconditioneerde prikkel</i> (<i>unconditioned stimulus: US</i>), ten tweede de reflexmatige reactie (speekselafscheiding) of <i>respons</i> (R), en ten derde de nieuwe prikkel die na conditionering tot dezelfde (nu voorwaardelijke) reflex kan leiden, de <i>geconditioneerde prikkel</i> (<i>conditioned stimulus: CS</i>).
Niet-geconditioneerde prikkel	Engels: Unconditioned stimulus - US	
Geconditioneerde prikkel	Engels: conditioned stimulus - CS	

Dus:
 normaal: US geeft R
 conditionering: US + CS geeft R
 resultaat: CS geeft R

Klassiek conditioneren

Conditioneren volgens Pavlov, ook *klassiek conditioneren* genoemd, lukt meestal alleen wanneer de geconditioneerde prikkel na zeer korte tijd gevolgd wordt door de niet-geconditioneerde prikkel. In veel gevallen wordt een maximaal effect bereikt wanneer het interval tussen de beide prikkels ongeveer een halve seconde bedraagt (figuur 6.2).



FIGUUR 6.2 Sterkte van de conditionering als functie van het interval tussen het begin van de geconditioneerde en de niet-geconditioneerde prikkel

Naar: Rachlin, 1976

1.2 INSTRUMENTEEL CONDITIONEREN

Thorndike
 Instrumenteel conditioneren

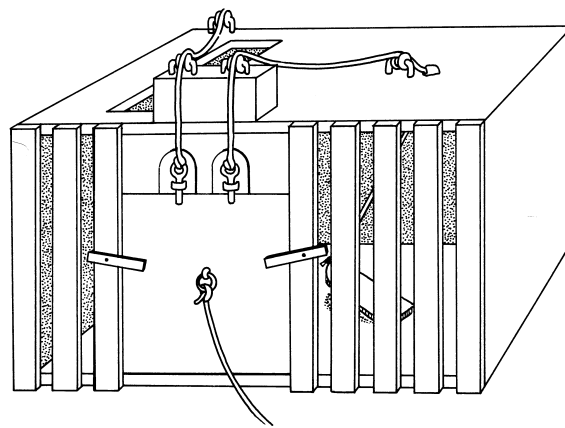
Rond de tijd dat Pavlov in Rusland bezig was om de principes van het klassieke conditioneren uit te werken, legde in de Verenigde Staten de psycholoog *Edward Thorndike* de basis voor het *instrumenteel conditioneren*. Terwijl de onderzoeker bij het klassiek conditioneren een verband legt tussen twee prikkels, wordt bij het instrumenteel conditioneren een verband gelegd tussen één prikkel en een bepaalde handeling. Er bestaat geen overeenstemming over de vraag of er een wezenlijk onderscheid gemaakt kan worden tussen de mechanismen voor de beide typen van conditioneren.

Proefondervindelijk
leren

Engels: trial and
error learning

Beloning en straf

Thorndike werkte met hongerige katten die werden opgesloten in kleine kooitjes (figuur 6.3). Ze konden daaruit ontsnappen naar een ruimte met voer, door bijvoorbeeld met behulp van een lus een deurtje te openen. De dieren probeerden van alles om naar buiten te komen totdat ze uiteindelijk (per ongeluk) hun poot in de lus staken. Hij vond dat de dieren bij herhaalde opsluiting steeds sneller in staat waren om uit het kooitje te komen. Daaruit trok hij de conclusie dat de verhoging van de kans dat een handeling onder dezelfde omstandigheden opnieuw zal optreden een *effect is van het succes van die handeling*. Hij noemde dit '*trial and error learning*': *proefondervindelijk leren*. Evenals Pavlov geloofde Thorndike dat iedere handeling totstandkomt door specifieke reflexachtige verbindingen in het zenuwstelsel tussen prikkel en respons. De verbindingen zouden volgens hem door *beloning* versterkt, en door *straf* verzwakt worden.



FIGUUR 6.3 Puzzelkooi van Thorndike
Naar: Thorndike, 1911

1.3 BEKRACHTIGING

Bekrachtiger

Engels: reinforcer

Positieve en
negatieve
bekrachtigers

beloning dus niet
altijd positief, en
straf dus niet altijd
negatief!

Eén van de belangrijkste elementen van het conditioneren is de *bekrachtiger*. Dat is een gebeurtenis die een verandering teweegbrengt in de kans van optreden van het gedrag dat aan die gebeurtenis voorafging. Bekrachtiging is het proces waarbij de kans van optreden van het gedrag beïnvloed wordt. Een bekrachtiger kan *positief* of *negatief* zijn. In het eerste geval wordt de kans dat het gedrag in de toekomst zal optreden verhoogd, in het tweede geval wordt die kans verlaagd. Een *positieve* bekrachtiger kan bestaan uit een *beloning* die wordt gegeven *wanneer het gedrag wordt uitgevoerd*, maar ook uit een *straf* *wanneer het gedrag niet wordt uitgevoerd*. Een *negatieve* bekrachtiger kan bestaan uit een *straf* die wordt gegeven *wanneer het gedrag wordt uitgevoerd*, maar ook uit een *beloning* die aanwezig is *zolang het gedrag niet wordt uitgevoerd*.

Shaping

Bij het aanleren van een vrij ingewikkelde serie van handelingen, zoals het lopen van een bepaalde weg in een doolhof, kan men beginnen met het belonen van gedrag dat er een beetje op lijkt. Geleidelijk kan men daarna strengere eisen stellen aan het gedrag dat vertoond moet worden. Door dit proces, dat *shaping* wordt genoemd, kan meestal aanzienlijk sneller een conditionering tot stand worden gebracht dan wanneer alleen het uiteindelijk gewenste gedrag wordt beloond.

1.4 OPERANT CONDITIONEREN

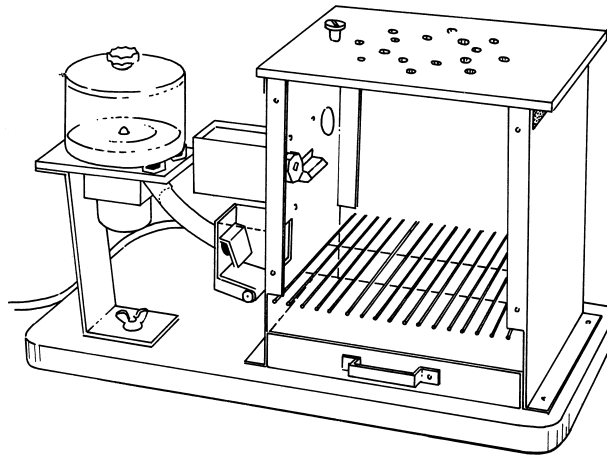
Skinner

Operant

Operant
conditioneren

Skinnerbox

De Amerikaanse psycholoog *B.F. Skinner* introduceerde de volauto-matische proefopstellingen, zowel wat betreft bekrachtiging als registratie. Hij was niet geïnteresseerd in de vorm van gedrag. Zijn belangstelling ging uit naar de principes van leren. De basale eenheden van gedrag noemde hij *operants*, die gedefinieerd werden op grond van hun effect. Dus elke handeling, onafhankelijk van de vorm, die leidde tot bijvoorbeeld het bemachtigen van een voerkorrel werd beschouwd als dezelfde operant. Skinner was van mening dat de beloning een *directe invloed* heeft op het plaatsvinden van de operants en dus niet op bepaalde reflexverbindingen. Skinner noemde zijn vorm van conditioneren dan ook *operant conditioneren*, dat beschouwd kan worden als een subklasse van het instrumenteel conditioneren. Skinner werkte voornamelijk met twee proefdiersoorten, ratten en duiven. Die werden in een klein kooitje met veel apparatuur gezet, dat de naam *skinnerbox* (figuur 6.4) kreeg.



FIGUUR 6.4 Skinnerbox voor een rat.
Naar: Rachlin, 1976

In de skinnerbox moest eendeloos vaak dezelfde opdracht worden uitgevoerd tegen een minimale beloning. De ratten werden getraind om op een hefboom te drukken (= operant) voor een korreltje voer of een druppeltje gesuikerde melk. De duiven kregen de opdracht om voor een korreltje voer tegen een klein, verlicht venstertje te tikken (= operant). Hoe de dieren hun taak volbrachten, was onbelangrijk. Een rat zou bijvoorbeeld met verschillende poten, met de kop of met het lichaam op de hefboom kunnen drukken (verschillende handelingen). In de praktijk drukten de ratten meestal met beide voorpoten. Een duif zou met een poot of met de snavel tegen het venstertje kunnen tikken (verschillende handelingen). In de praktijk pikten alle duiven met hun snavel.

In de experimenten van Skinner werd onderzocht of de prestaties van een dier afhankelijk zijn van de wijze waarop bekrachtigd wordt: *bekrachtigingsprocedures*. Wanneer een dier geleerd heeft om een bepaalde operant uit te voeren, hoeft meestal niet meer iedere operant beloond te worden. Er kan bijvoorbeeld worden beloond nadat een vast aantal operants zijn uitgevoerd. Zo'n procedure met een vaste verhouding tussen aantal operants en aantal beloningen wordt een *fixed-ratio schedule* genoemd. Het dier pauzeert meestal even na de beloning, en vervolgt

Bekrachtigings-
proceduresEngels:
reinforcement
schedules

Fixed-ratio schedule

*Fixed-interval
schedule*

*Variable-ratio
schedule*

*Variable interval
schedule*

*Stukloon, weekloon,
maandsalaris,
jaarsalaris*

dan met een vrijwel ononderbroken reeks van operants tot de volgende beloning gegeven wordt. Er kan ook worden beloond bij het uitvoeren van de eerste operant na het verstrijken van een vaste tijd sedert de vorige beloning. Dit *fixed-interval schedule* leidt tot een ander activiteitspatroon van het proefdier. De pauzes na het krijgen van een beloning worden langer en de activiteit van het dier komt trager op gang. Alleen tegen de tijd dat de beloning verwacht wordt voert het een vrijwel ononderbroken reeks van operants uit. Er werd verder geëxperimenteerd met combinaties van beide procedures en met variabele procedures waarin beloond werd na een wisselend aantal operants (*variable-ratio schedule*) of de eerste operant na een wisselende tijd (*variable-interval schedule*). De betaling van menselijke arbeid is in enigszins vergelijkbaar met deze bekrachtigingsprocedures. Het *stukloon*, dat meestal wordt verkregen na hard werken zonder dat daar enige sociale zekerheid tegenover staat, komt in veel opzichten overeen met het schema met een vaste verhouding. Het *weekloon*, *maandsalaris*, en het *jaarsalaris* zijn enigszins te vergelijken met het schema met een vast interval. De vergelijking gaat slechts gedeeltelijk op. Immers, bij vrijwel geen enkel betalings-systeem voor arbeid zal alleen op het moment van uitbetaling worden gecontroleerd of er gewerkt wordt.

1.5 EXTINCTIE

Afleren

Extinctie

Engels: extinction

In een klassiek conditioneringsexperiment kan men op een bepaald moment stoppen met het aanbieden van de niet-geconditioneerde prikkel. In Pavlov's experiment was dat het voedsel. Als de geconditioneerde prikkel (de bel) nog wel wordt gegeven verdwijnt de respons (speeksel) geleidelijk. In een instrumenteel conditioneringsexperiment kan men stoppen met het bekrachtigen van het geconditioneerde gedrag of de operant. De frequentie van dat gedrag zal dan dalen. Het geconditioneerde gedrag is kennelijk niet gefixeerd. Er treedt telkens spontaan herstel op van het normale gedrag. Dit proces van het *afleren* van de relatie tussen twee prikkels of tussen een prikkel en een handeling of operant wordt *extinctie* of uitdoving genoemd. De snelheid van de extinctie wordt bepaald door verschillende factoren. Bij het klassiek conditioneren is belangrijk welke waarde het dier toekent aan de niet-geconditioneerde prikkel. Wanneer de niet-geconditioneerde prikkel bijvoorbeeld een sterke schrikreactie veroorzaakt, kan de extinctie uiterst traag verlopen. Bij het instrumenteel conditioneren wordt de extinctie-snelheid beïnvloed door het voorafgaande bekrachtigingsschema. Bijvoorbeeld, een dier dat ervaring heeft met een variabel interval van grote duur, zal een uiterst trage extinctie vertonen. Een dier dat echter ervaring heeft met een schema met een vaste verhouding, waarbij na zeer weinig operants beloond werd, zal een erg snelle extinctie vertonen.

2 Leren in de natuur

In het laboratorium werd leergedrag meestal nogal geïsoleerd bekeken, los van het natuurlijke gedragsrepertoire, en dikwijls ook los van de biologie van het organisme. Zo zal een rat, als holbewoner, gemakkelijker de weg leren in een doolhof dan een duif die is aangepast aan een geheel andere leefomgeving, maar weinig leeronderzoekers hebben daar rekening mee gehouden. Onder natuurlijke omstandigheden is leren geïntegreerd met het complete gedragsrepertoire. Een dier leert wat eetbaar is en wat niet, waar het voedsel gezocht moet worden, wat gevaarlijk is en wat veilig, welke rol verschillende individuen in z'n omgeving spelen en hoe het optimaal kan reageren op een specifieke

tegenstander of op een specifieke partner. Leren kan vrijwel continu plaatsvinden, en er wordt flexibel overgeschakeld tussen verschillende leerprocessen. Op het ene moment kan het dier informatie verzamelen over de ruimtelijke verspreiding van het voedsel, het volgende moment kan de prioriteit verschoven zijn naar leren over veiligheid.

Voedsel

Verreweg het meeste onderzoek aan leren in de eigen leefomgeving heeft betrekking op *voedsel*. Vanuit het perspectief van het dier is kennis over de wijze waarop voedsel verkregen kan worden natuurlijk van levensbelang. Vanuit het perspectief van de onderzoeker is voedsel ook aantrekkelijk omdat dit redelijk gemakkelijk gemanipuleerd kan worden. Zo kan ook in het veld enigszins geëxperimenteerd worden.

Veel dieren maken gebruik van voedselbronnen waarvan niet zonder meer vaststaat op welke plaatsen en tijdstippen ze beschikbaar zijn. Hun kennis over dat voedsel zal daarom voortdurend aangepast moeten worden door leerprocessen. Uit de voortdurende veranderingen in het voedselzoekgedrag blijkt al dat die leerprocessen plaatsvinden. *Hypothesen* over leren tijdens voedselzoeken ontstaan meestal door *waarnemingen*. *Toetsing* van die hypothesen kan plaatsvinden in het leefgebied door de *verspreiding* van het voedsel te onderzoeken en door *kunstmatige veranderingen* in die verspreiding aan te brengen.

Bij het verzamelen van voedsel zijn ten minste vier soorten informatie van belang:

- over de uiterlijke kenmerken van het voedsel;
- over de plaats waar het gevonden kan worden;
- over de tijden wanneer het beschikbaar is;
- over de manier waarop het gepakt of gevangen kan worden.

2.1 ZOEKBEELDVORMING

Zoekbeeld

Engels: searching image

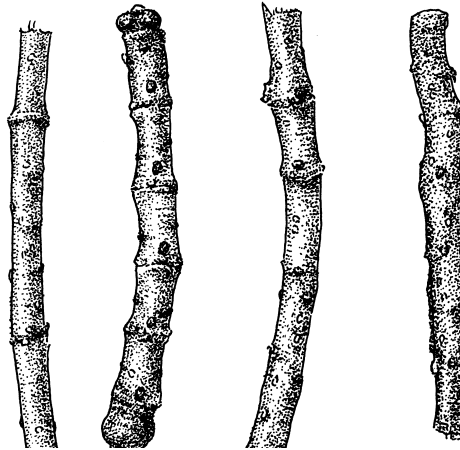
Als je bij het klussen een schroefje hebt laten vallen, ga je specifiek naar schroefjes zoeken en merk je een potlood niet op, zelfs als je dat ook kwijt was. Als je een stuk tekst moet corrigeren, kan dat in verschillende rondes gaan, waarbij in elke ronde op andere aspecten van de tekst wordt gelet. Een koolmees kan zijn jongen soms lange tijd vrijwel alleen voeren met groene rupsjes, en daarna opeens overstappen op een heel andere prooi-soort. Het begrip *zoekbeeld* wordt gebruikt wanneer uit het gedrag van een dier (of mens) blijkt dat het tijdelijk vooral reageert op bepaalde elementen uit zijn omgeving. Daarbij kan het gaan om een bepaald type voedsel dat in redelijke hoeveelheden beschikbaar is. Het dier heeft de waarde daarvan geleerd. Verondersteld wordt dat het *selectieve aandacht* heeft voor die specifieke prikkel. Informatie uit de zintuigen over andere aspecten van de omgeving zou in veel mindere mate worden verwerkt door de hersenen. Die hypothese is voor een gedragsbioloog niet te verifiëren en alleen aannemelijk te maken door het uitsluiten van andere mogelijkheden.

Selectieve aandacht

Het begrip zoekbeeld wordt vooral gebruikt in verband met voedsel. Het geeft aan dat tijdelijk alleen informatie over de uiterlijke kenmerken van een bepaald type voedsel wordt gebruikt. Soms, echter, kan vrij plotseling de aandacht wordt gericht op een ander type voedsel. Het proces waarbij een dier de kenmerken van dat nieuwe type voedsel *leert herkennen*, wordt zoekbeeldvorming genoemd. Een verandering in voedselvoorkeur is niet noodzakelijkerwijs het gevolg van een verandering in de waarneming van het dier. In sommige gevallen kan dit in verband worden gebracht met een veranderde voorkeur van het dier voor plaats.

Voorbeeld

Uit proeven waarin Vlaamse gaaien gecamoufleerde spanrupsen kregen aangeboden, bleek dat er vrij veel tijd kon verlopen voordat dergelijke prooien werden ontdekt (De Ruiter, 1952). Zolang de rupsen zich stilhouden, zijn ze vrijwel niet te onderscheiden van kleine berkentakjes. Dat blijkt wel uit figuur 6.5 waarin drie berkentakjes en één berken-spanrups (tweede van links) te zien zijn.



FIGUUR 6.5 Drie berkentakjes en één berken-spanrups (tweede van links)

Naar: De Ruiter, 1952

Zodra een gaai zijn eerste spanrups verorberd heeft, begint de vogel gericht te zoeken. Sommige individuen ontdekken na korte tijd andere spanrupsen zonder belangstelling te tonen voor de op de rupsen lijkende berkentakjes die ook in hun hok liggen. De meeste gaaien blijven echter moeilijkheden houden met het ontdekken van de overige rupsen. Zij richten hun aandacht niet alleen op de rupsen maar ook op de takjes. De gaaien die wél berkentakjes oppakken, negeren meestal de takjes van andere boomsoorten. Daarom is het waarschijnlijk dat ook deze gaaien een - weliswaar minder perfect - zoekbeeld hebben gevormd.

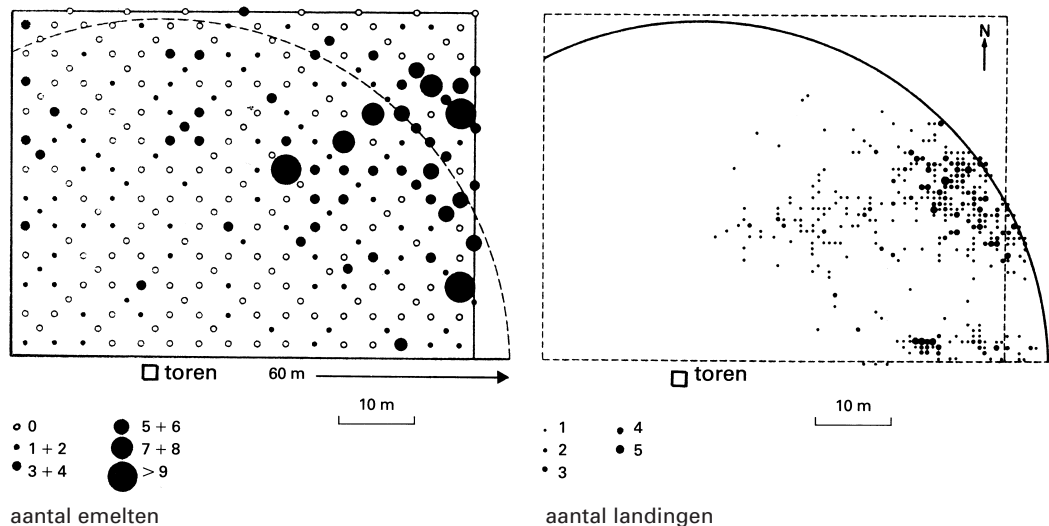
2.2 LEREN VAN DE PLAATS WAAR VOEDSEL BESCHIKBAAR IS

In een studie over het voedselzoekgedrag van spreeuwen werd een gebied van 80 bij 60 m bemonsterd op de aanwezigheid van emelten (Tinbergen, 1981). Emelten zijn de larven van langpootmuggen die zich vooral voeden met de wortels van gras. In een groot deel van dat gebied, binnen een straal van 60 m vanaf een waarnemingstoren, kon met grote nauwkeurigheid ook worden vastgesteld waar de spreeuwen zich bevonden bij het voedselzoeken. In figuur 6.6 is te zien dat er in het voorjaar van 1979 inderdaad sprake was van een duidelijk verband tussen de verspreiding van emelten en de landingsplaatsen van een individuele vrouwtjesspreeuw. Deze landingsplaatsen lagen vooral in gebieden met een hoge emeltendichtheid.

Bij het zoeken van voedsel exploiteren veel dieren slechts een deel van het gebied dat voor hen toegankelijk is. Dikwijls kan dit in verband worden gebracht met de verspreiding van het voedsel. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat het dier dan geleerd heeft waar voedsel te vinden is. Het bewijs daarvoor kan echter alleen door middel van experimenten worden verkregen. Het spreeuwenonderzoek kreeg daarom een

sperren = wijd
openzetten

vervolg in het laboratorium. Daar werden proeven gedaan met voeder-
tafels, bestaande uit een blad met een groot aantal gaten, elk afgedekt
met rubberflappen. Onder enkele flappen waren meelwormen verstopt.
De spreeuwen openden de flappen met een sperrende beweging van de
snavel. Als ze daarbij een meelworm ontdekten, werd die gepakt. In de
proeven kregen individuele spreeuwen twee of drie voedertafels aan-
geboden waarop prooien in verschillende dichtheden voorkwamen.
Figuur 6.7 (blz. 138) laat zien dat de dieren telkens het grootste deel van
hun tijd doorbrachten op de tafel met de beste vangstverwachting. Deze
voorkeur kan alleen door leerprocessen worden verklaard.



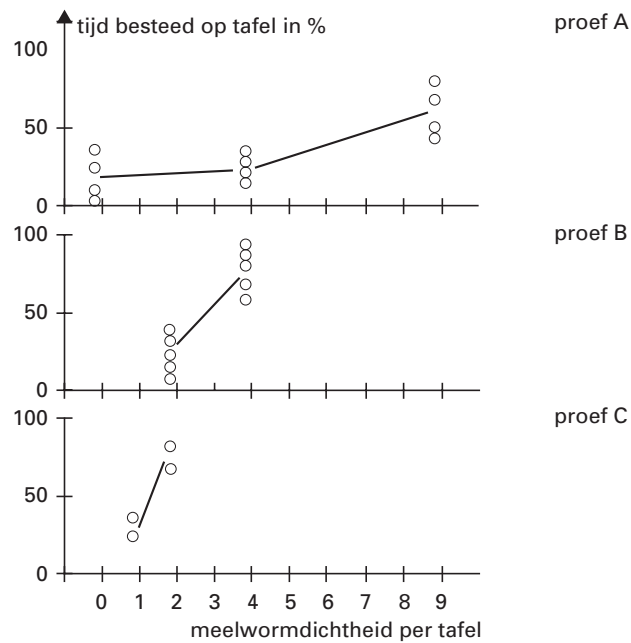
FIGUUR 6.6 Aantal emelten per m^2 (links) en aantal landingen van vrouwtjes per m^2 (rechts) in een proefvak van 80×60 m

Naar: Tinbergen, 1981

Voedselzoek-
efficiëntie

Gebleken is dat de *directe effecten* van het vinden van een prooi er dikwijls toe leiden dat een dier vaak op plaatsen met grote dichtheden blijft zoeken. Na het vinden en oppakken van een prooi gaat een dier vrijwel altijd intensief zoeken in de *onmiddellijke omgeving* van de plek waar de prooi gevonden werd. Een dergelijk gedrag kan de *voedselzoekefficiëntie* verhogen. Niet alleen het vinden en oppakken van een prooi blijkt een effect op het gedrag van een dier te hebben, ook het vinden en afwijzen van een prooi heeft invloed op het gedrag. Die invloed is tegengesteld aan die van het oppakken van een prooi. Dit blijkt onder meer uit figuur 6.8 (blz. 138), waarin de verplaatsing van stekelbaarzen is aangegeven gedurende de 30 seconden vóór en na het accepteren en afwijzen van een prooi (Thomas, 1976). Voordat de prooi ontdekt wordt, is er geen verschil in het gedrag van een dier dat de prooi zal accepteren en dat van een dier dat de prooi zal afwijzen. Na het afwijzen van de prooi echter, zal de vis zich in korte tijd over een grote afstand verplaatsen, terwijl de voeroppakkende vis zich gedurende de eerste 20 seconden weinig zal verplaatsen. Door deze eigenschap zal een dier onder natuurlijke omstandigheden in veel gevallen in staat zijn om de frequentie waarmee voedseldeeltjes worden opgenomen te verhogen. Immers, de omgeving van een dier is zelden homogeen, maar de kans dat twee deelgebiedjes op elkaar lijken neemt toe naarmate ze dichter bij elkaar liggen. Analooq hieraan is het waarschijnlijk dat er zich in de buurt van een voedseldeeltje meer deeltjes van hetzelfde type zullen bevinden. Na het vinden

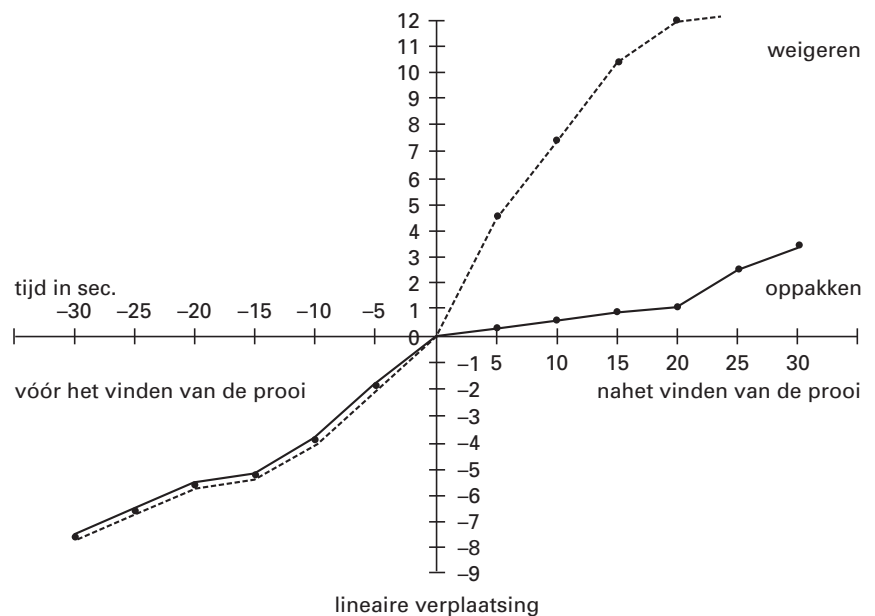
van geschikt voedsel kan het dier dus beter in de buurt blijven zoeken. Na het vinden van ongeschikt voedsel kan het dier zich beter verplaatsen naar een andere plek.



FIGUUR 6.7 Tijd besteed op voedertafels met verschillende meelwormdichtheden door spreuwen die gedurende enige tijd ervaring hebben opgedaan met deze dichtheden

In proef A kreeg de spreek drie tafels aangeboden met verschillende meelwormdichtheden, in proef B en C twee tafels.

Naar: Tinbergen, 1981



FIGUUR 6.8 Lineaire verplaatsing van een stekelbaars vóór en nadat een prooi is gepakt of afgewezen. De eenheid van verplaatsing is 3 cm.

Naar: Thomas, 1976

3 Leervermogen

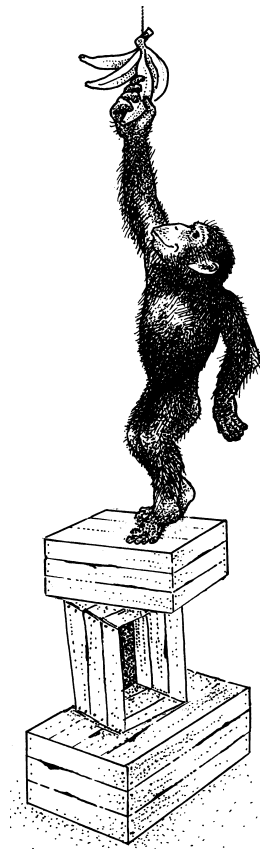
Skinner veronderstelde dat hij een dier (en een mens) door middel van conditioneren vrijwel alles kan leren. Veel anderen zijn ervan overtuigd dat het vermogen om te leren beperkt is. Men zou zich kunnen afvragen aan welke beperkingen leren dan wel onderhevig is.

*Proefondervindelijk
leren*

*Intelligentie
Puzzelkooi*

Doolhof of labyrint

Proefondervindelijk leren (trial and error) zou volgens Thorndike het belangrijkste mechanisme zijn dat hongerige katten in staat stelt steeds sneller uit hun puzzelkooi te ontsnappen. De snelheid van het leerproces zou volgens hem als een maat voor *intelligentie* kunnen worden opgevat. Hij gebruikte de *puzzelkooi* voor verschillende soorten, waaronder honden en apen. Verschillen in de prestaties tussen soorten zouden volgens hem dus wijzen op verschillen in 'intelligentie'. Thorndike's aanpak werd door veel onderzoekers bekritiseerd, onder andere omdat de ruimte erg klein was. Daardoor kon een dier niet veel anders dan aan de lus trekken waarmee de deur geopend werd. De proef met de puzzelkooi werd daarom vervangen door een test in een *doolhof* of *labyrint*. Ook die aanpak leidde tot vreemde conclusies. De meest opmerkelijk was wel de hoge intelligentie van de muis vergeleken met die van de chimpansee. Deze aanpak werd opnieuw bekritiseerd omdat in het geheel geen rekening werd gehouden met de natuurlijke leefomstandigheden van de geteste dieren.



FIGUUR 6.9

Chimpansee die drie kisten op elkaar gestapeld heeft om bananen te pakken te krijgen

Naar: Kohier, 1921

Inzicht		Het begrip ‘intelligentie’ kan nog sterker in verband worden gebracht met de proeven van de gestaltpsycholoog Wolfgang Köhler (1921). Deze werd gedurende de Eerste Wereldoorlog gevangen gehouden op het eiland Tenerife, waar hij op een antropologisch onderzoeksstation waarnemingen verrichtte aan een experimentele groep chimpansees. Deze proefdieren gaf hij verschillende voorwerpen die in combinatie met elkaar gebruikt konden worden om voedsel te bemachtigen. Daaronder waren bijvoorbeeld stokken die in elkaar geschoven konden worden en kistjes die de aap op elkaar kon stapelen (figuur 6.9, blz. 139). Tijdens de proeven deden de chimpansees aanvankelijk wat klungelige pogingen om bij het voedsel te komen, maar na enige tijd bleken ze feilloos in staat om het probleem op te lossen. Köhler concludeerde dat er plotseling <i>inzicht</i> ontstond hoe het probleem opgelost moest worden door de voorwerpen te combineren. Daarbij was het ‘aandachtig’ bekijken van de verschillende voorwerpen erg belangrijk. De dieren vormden als het ware een <i>Gestalt</i> van een complex werktuig, waarmee bedoeld wordt dat het geheel aanzienlijk waardevoller is dan de som van de afzonderlijke delen.
Precisie van leren		In een eerder besproken experiment bleken sommige Vlaamse gaaien in staat te zijn om <i>zeer nauwkeurig</i> de kenmerken van spanrupsen te herkennen. Bij andere gaaien lukt dat niet: zij blijven spanrupsen verwarren met kleine takjes van berkenbomen. Bij de gaaien bestaan er dus verschillen tussen individuen. Sommige individuen zijn in staat om te <i>discrimineren</i> tussen spanrups en berkentakje, andere individuen <i>generaliseren</i> het beeld van een spanrups tot iets waaronder ook kleine takjes vallen. Zowel het vermogen om te discrimineren als dat om te generaliseren spelen een belangrijke rol bij leerprocessen. Discriminatie treedt vooral op wanneer de prikkels dikwijls optreden en er een specifiek verband tussen prikkel en gevolg bestaat. Generalisatie treedt vooral op wanneer de prikkels minder voorspelbare gevolgen hebben.
Discriminatie		
Generalisatie		
	Zie par. 2.1.	
Complexiteit	Zie hoofdstuk 1, par. 1.4. bijenwolf = een soort wesp	Veel diersoorten, ook met een eenvoudig zenuwstelsel, kunnen een <i>complex geheel van prikkels</i> leren herkennen. Bijvoorbeeld, het vrouwtje van de <i>bijenwolf</i> kan de ligging van diverse nesten heel precies in haar geheugen vastleggen. Elk nest is een tunneltje in de grond met daarin een larve. De larven worden gevoerd met honingbijen die tijdens zoektochten van bloem naar bloem worden gevangen. De ligging van een nieuw nest wordt vastgelegd bij een rondvlucht nadat de wesp dat nest de eerste keer verlaat. Het bewijs voor dat leerproces werd verkregen door het verplaatsen van de bakens (Tinbergen en Kruyt, 1938).
Geheugenprestaties		Sommige dieren zijn in staat om erg veel informatie in hun <i>geheugen</i> op te slaan. Vlaamse gaaien, bijvoorbeeld, verstoppen elk najaar enorme hoeveelheden eikels waarvan een belangrijk deel twee tot vier maanden later kan worden gebruikt als voedsel (Bossema, 1979). Een gaai kan per seizoen enkele duizenden eikels verstoppen. Iedere eikel wordt daarbij apart in de grond gestopt. Met experimenten kon worden uitgesloten dat geur een rol speelt bij het terugvinden. De dieren zijn zelfs in staat om eikels te lokaliseren die onder een pak sneeuw verborgen zitten. Kennelijk weten deze dieren zich gedurende verscheidene maanden de details van vele honderden verstopplaatsen te herinneren. Daarvoor moeten de hersenen nogal wat werk verrichten. Om te beginnen moet de ruimtelijke informatie van elk van de verstopplaatsen worden omgezet in een code waarmee het zenuwstelsel kan werken. Vervolgens moet dat

Cognitie	cognitie = het vermogen om kennis op te doen	langdurig worden opgeslagen. Later moet die informatie weer tevoorschijn gehaald, gedecodeerd en omgezet worden in gedrag dat kan leiden tot het vinden van een maanden geleden verstopte eikel. In de psychologie wordt het begrip <i>cognitie</i> gebruikt voor dergelijke processen. Het belang daarvan wordt ook steeds meer door gedragsbiologen onderkend. Een cognitieve benadering blijkt erg nuttig te zijn bij het bestuderen van ingewikkelde leerprocessen zoals bij dieren die een wintervoorraad voedsel aanleggen. De <i>cognitieve ethologie</i> en <i>cognitieve ecologie</i> zijn dan ook onderzoeksrichtingen die sinds het eind van de twintigste eeuw een grote belangstelling genieten (bijv. Vauclair, 1996; Tomasello en Call, 1997; Balda e.a., 1998; Dukas, 1998; Shettleworth, 1998). De cognitieve ethologie komt later in evolutionair perspectief uitvoeriger ter sprake.
Cognitieve ethologie		
Cognitieve ecologie	Zie hoofdstuk 14.	
Biologische beperkingen		De verschillen in leervermogen tussen individuen van dezelfde soort zijn betrekkelijk klein vergeleken met die tussen individuen van verschillende soorten. Het vermogen om te leren wordt bij iedere soort <i>beperkt</i> door de eigenschappen van de <i>zintuigen</i> . Bijvoorbeeld, dieren met een goed ontwikkeld gehoor zullen bijvoorbeeld beter in staat zijn geluiden te leren herkennen dan slecht horende dieren. Ook wordt het leervermogen beïnvloed door <i>aanpassingen</i> aan de leefomgeving. Zo zal een holenbewoner (bijvoorbeeld een mol) gevoelig zijn voor andere prikkels dan een bewoner van de vlakte (bijvoorbeeld de herkauwers van de steppe) of een bewoner van een driedimensionale ruimte (vogels en vissen). Verder is het gemak waarmee een bepaalde taak geleerd wordt afhankelijk van de mate waarin <i>taak en beloning</i> bij elkaar passen in het natuurlijke gedrag. Taken die verband houden met voedselzoekgedrag kunnen gemakkelijk worden geleerd als beloond wordt met voedsel. Taken die verband houden met agressief gedrag zijn in de regel veel minder gemakkelijk te leren als beloond wordt met voedsel. Die taken kunnen beter worden geleerd wanneer er een geheel andere beloning wordt gegeven, bijvoorbeeld toegang tot een tegenstander. Kennelijk is er een verband tussen beloning en <i>motivatie</i> . Een schitterend voorbeeld daarvan is de dressuur van stekelbaarzen om door een ringetje te zwemmen of tegen een staafe te bijten (Sevenster, 1973). De beloning bestaat uit de mogelijkheid om gedurende 10 seconden tegen een vrouwtje achter glas te baltsen, of om gedurende dezelfde tijd te vechten tegen een mannetje achter glas. De frequentie van het zwemmen door een ringetje kan sterk worden verhoogd door beide typen beloning. De frequentie van het bijten tegen een staafe kan worden verhoogd door te belonen met de mogelijkheid om tegen een ander mannetje te vechten, maar nauwelijks door te belonen met de mogelijkheid om tegen een wijfje te baltsen. In het eerste geval waren de pauzes tussen de opeenvolgende bijthandelingen kort, in het laatste geval waren die pauzes veel langer.
Zintuigen		
Aanpassingen		
Taak en beloning		
Motivatie	Zie ook het onderdeel 'conditioneren' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.	

4 Leren zonder beloning

Bij de tot dusverre besproken vormen van leren lijken beloning of straf een belangrijke rol te spelen in het leerproces. In het klassiek, instrumenteel en operant conditioneren is beloning of straf een onmisbaar element in de procedure. Ook bij leerprocessen in de natuurlijke omgeving kan vrijwel steeds een verband worden gelegd met positieve of negatieve consequenties voor het dier van bepaalde acties. Bij het leren van de meest doelmatige voedselzoekstrategie kan het netto resultaat worden

beschouwd als de grootte van de beloning. Alleen bij het verstoppertje van voedsel is het twijfelachtig of er een direct verband kan worden gelegd tussen gedrag, vastleggen van de locatiegegevens in het geheugen (leren) en het veel later terugvinden en consumeren (beloning). Zo zijn er meer leersituaties waarin die koppeling niet erg duidelijk is.

Exploratie

Wanneer een muis in een nieuwe omgeving wordt geplaatst, zal het dier de eerste tijd nogal druk rondscharrelen en allerlei voorwerpen uitgebreid besnuffelen. Dit gedrag wordt *exploratie* genoemd. Uit experimenten is gebleken dat zo'n dier daarbij allerlei details uit zijn omgeving leert kennen. Beloning op korte termijn levert dat nauwelijks op. Op lange termijn zou de beloning kunnen bestaan uit de mogelijkheid om passend te reageren op indringers. Vergelijkbaar met het leren tijdens exploratie, is het verschijnsel dat dieren leren te *discrimineren* tussen twee prikkels door ervaring met alleen de kenmerken van die prikkels.

Discriminatie

Sociale banden

De rol van een beloning is ook onduidelijk bij leerprocessen die leiden tot de vorming van *sociale banden*. Eventueel zou de positieve wisselwerking die daar het gevolg van is beschouwd kunnen worden als een beloning. Het is echter onwaarschijnlijk dat dergelijke wisselwerkingen een voorwaarde voor deze leerprocessen zijn. Dat blijkt bijvoorbeeld uit het vermogen van jonge zeekoeten die nog in het ei zitten om de lokroep van hun ouders te leren. Het blijkt ook uit het vermogen van jonge kuikens van kippen en eenden om langdurige 'sociale' banden aan te gaan met levenloze objecten.

Zie ook hoofdstuk 7.

Imitatie

Bij sommige vormen van *imitatie* speelt beloning geen enkele rol. Een voorbeeld is het leren van zang door het mannetje van de vink. Dergelijke leerprocessen worden vooral gestuurd door de wisselwerking tussen prikkels uit de omgeving en gevoeligheden van het organisme. Ook terugkoppelingen door het eigen gedrag kunnen daarbij een rol spelen. Tijdens de fase waarin een vink leert door te luisteren naar anderen, is het dier nauwelijks gevoelig voor de zang van andere soorten. Tijdens de laatste oefenfase is vooral de terugkoppeling van de eigen zang belangrijk. Ook bij het begrijpen van dit soort leerprocessen is de *cognitieve benadering* zinvoller dan het (te) simpele idee dat de sturing alleen door bekrachtiging plaatsvindt.

Cognitieve benadering

5 Traditievorming bij dieren

Tradities

Bepaalde aspecten uit het gedrag van sommige dieren worden geleerd door het imiteren van soortgenoten. Dat kan betekenen dat er *tradities* ontstaan, dus gewoontes die zich door middel van imitatie door een populatie verspreiden. Waarschijnlijk komt dat heel veel voor (Avital en Jablonka, 2000). Het gebeurt bijvoorbeeld bij de zang van vinken (Thorpe, 1958). Lokale varianten worden '*dialecten*' genoemd. Het onderscheid kan bestaan uit extra toevoegingen aan dezelfde typen van liedjes, maar ook uit geheel andere typen van liedjes en uit korte roepjes. Een jong vinkenmannetje leert zingen door het imiteren van het geluid van de vinken die hij als nestjong heeft gehoord. Dat is onder natuurlijke omstandigheden het dialect van zijn geboortestreek. Echter, wanneer een jong mannetje in het laboratorium de zang van vinken uit een andere streek krijgt voorgespeeld, zal het later het dialect van die streek gaan zingen. Er is dus sprake van een *zangcultuur* bij vinken. Dergelijke culturen blijken bij veel meer vogelsoorten voor te komen en worden nog steeds uitvoerig onderzocht (bijv. Nelson e.a., 2001).

Zangdialecten

Zangcultuur

Mezen en melkflessen

Een tweede, niet minder klassiek voorbeeld van cultuurontwikkeling, was een onhebbelijkheid van *mezen*. Bij pas afgeleverde *melkflessen* werden de doppen open gepikt en het bovenste laagje van de room geconsumeerd (Hinde en Fisher, 1951). Het was gebruikelijk in Engeland dat melkboeren de dagelijkse melk bij de voordeuren van hun klanten achterlieten. De gewoonte van de mezen ontstond toen men overging op een nieuw type dop op de flessen. De truc om deze doppen te openen, verspreidde zich vanuit enkele centra met vrij grote snelheid. Dat verschijnsel kan het beste verklaard worden door aan te nemen dat de mezen het gedrag van elkaar afkeken.

Japanse makaken

Een derde voorbeeld van cultuurontwikkeling heeft betrekking op een in het wild levende groep *Japanse makaken*, apen op eilandjes voor de kust van Japan (Kawai, 1965). Om deze dieren te kunnen observeren, boden de onderzoekers op een vaste plek voedsel aan, waaronder aardappelen en graan. Na enige tijd ontdekte men dat één van de jonge vrouwtjes- apen haar aardappelen meenam naar een beekje. Voordat ze de aardappelen consumeerde, waste zij ze daar. Deze gewoonte verspreidde zich gedurende de volgende jaren onder de groepsleden. Jonge dieren namen de gewoonte erg snel over. Oudere dieren, vooral de mannetjes, imiteerden het gedrag minder snel. Aanvankelijk vond het wassen plaats in zoet water. Na verloop van tijd werd deze activiteit verplaatst naar het zeewater. Vooral de jonge dieren hadden een voorkeur voor de zoute smaak. Zij sopten het voedsel tussen de happen door in het zeewater. Ook het verzamelen van de graankorrels die door de onderzoekers op het strand waren gestrooid veranderde in de loop van de tijd. Aanvankelijk was het gebruikelijk om ze één voor één op te rapen. Het vrouwtje dat de was-traditie vestigde ontdekte dat het ook anders kon. Ze harkte de korrels met beide handen bijeen en smeed ze met zand en al in het zeewater. Daarin zonk het zand, maar omdat de korrels bleven drijven kon de buit zonder moeite schoon uit het water worden gevestig. Ook dit gedrag verspreidde zich onder de groepsleden. De zee werd steeds belangrijker voor de groep. Daarbij ontwikkelde zich onder de jonge dieren een vaardigheid om te zwemmen en werd zeewier als voedselbron ontdekt.

6 Samenvatting

Leren door associatie is in het *laboratorium* op veel manieren onderzocht. Bij het *klassiek conditioneren* (Pavlov) wordt een relatie gelegd tussen de niet-geconditioneerde prikkel (die leidt tot de onvoorwaardelijke reflex) en de geconditioneerde prikkel (die leidt tot de voorwaardelijke reflex). De geconditioneerde prikkel (de bel) geeft daardoor in de loop van het proces dezelfde respons (speekselafscheiding) als de niet-geconditioneerde prikkel (voedsel). Bij het *instrumenteel conditioneren* (Thorndike) of proefondervindelijk leren wordt een relatie gelegd tussen handeling en beloning of straf. Als een handeling beloond wordt (of het niet uitvoeren van de handeling gestraft), treedt als gevolg daarvan de handeling vaker op. Bekrachtiging (positief of negatief) speelt daarbij een fundamentele rol. *Shaping* kan het aanleren van een nieuwe handeling versnellen doordat aanvankelijk ook gedrag beloond wordt dat lijkt op het gewenste. Bij *operant conditioneren* (Skinner) gaat het in de eerste plaats om de uitvoering van een bepaalde taak (operant). Met welk gedrag dat gebeurt doet meestal niet ter zake. De bekrachtigingsprocedures hebben grote invloed op de wijze waarop de taak wordt uitgevoerd. Als er niet langer bekrachtigd wordt treedt *extinctie* op (afleren).

Bij leren onder *natuurlijke omstandigheden* kan ook conditionering een rol spelen. Bij het zoeken van voedsel is leren erg belangrijk. Voortdurend moet worden bijgesteld *wat, waar, wanneer en hoe* gezocht moet worden. *Zoekbeeldvorming* is van belang als duidelijk is wat gezocht moet worden. Daarbij heeft het dier selectieve aandacht voor een bepaald voedseltype. De *voedselzoekefficiëntie* wordt verbeterd door, afhankelijk van plaats, tijd en methode, de inspanning aan te passen aan het resultaat.

Het *vermogen om te leren* hangt af van diverse factoren. *Intelligentie* wordt door velen beschouwd als één van die factoren, maar er is geen eenstemmigheid over de definiëring van dat begrip. Metingen in puzzelkooien en doolhoven geven een vertekend beeld. De mate van *inzicht* in een situatie zou belangrijker kunnen zijn. Bij de *precisie* waarmee bepaalde zaken geleerd worden spelen, afhankelijk van de voorspelbaarheid van de gevolgen van een bepaalde prikkel, *discriminatie* en *generalisatie* een rol. De *leerprestaties* kunnen dermate indrukwekkend zijn dat conditionering als verklaring tekort schiet. Dat is bijvoorbeeld het geval bij vogels die hun wintervoorraad op veel verschillende plaatsen verstoppert. Leerprocessen kunnen in dat geval beter worden begrepen vanuit cognitief perspectief. De mate waarin een bepaald type gedrag door een dier kan worden geleerd hangt verder af van zintuigen, aanpassingen, en de mate waarin gedrag en beloning bij elkaar passen.

Beloning is geen voorwaarde voor alle vormen van leren. Leren zonder beloning vindt bijvoorbeeld plaats tijdens exploratie, de vorming van een sociale band en imitatie zoals bij de ontwikkeling van zang bij vogels. Imitatie kan ook een mechanisme zijn bij het ontstaan van tradities in populaties van een soort. Het belang van dergelijke tradities wordt steeds meer onderkend.

Literatuur

- Avital, E. and E. Jablonka, *Animal traditions. Behavioural inheritance in evolution*. Cambridge, Cambridge University Press, 2000.
- Balda, R.P., I.M. Pepperberg and A.C. Kamil (eds), *Animal Cognition in nature. The convergence of psychology and biology in laboratory and field*. San Diego, Academic Press, 1998.
- Bossema, I., 'Jays and oaks: an eco-ethological study of symbiosis'. In: *Behaviour* 70, 1-117, 1979.
- Dukas, R. (ed.), *Cognitive ecology. The evolutionary ecology of information processing and decision making*. Chicago, The University of Chicago Press, 1998.
- Hinde, R.A. and J. Fisher, 'Further observations on the opening of milk bottles by birds'. In: *Brit. Birds* 44, 393-396, 1951.
- Kawai, M., 'Newly acquired pre-cultural behavior in the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet'. In: *Primates* 6, 1-30, 1965.
- Köhler, W., *Intelligenzprüfungen an Menschenaffen*. Berlin, Springer, 1921.
- Nelson, D.A., H. Khanna and P. Marler, 'Learning by instruction or selection: Implications for patterns of geographic variation in bird song'. In: *Behaviour* 138, 1137-1160, 2001.
- Rachlin, H., *Behavior and learning*. San Francisco, Freeman, 1976.
- Ruiter, L. de, 'Some experiments on the camouflage of stick caterpillars'. In: *Behaviour* 4, 222-232, 1952.

- Sevenster, P., 'Incompatibility of response and reward'. In: Hinde, R.A. and J. Stevenson-Hinde (eds), *Constraints on learning. Limitations and predispositions*. London, Academic Press, 265-283, 1973.
- Shettleworth, S.J., *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford, Oxford University Press, 1998.
- Thomas, G., *Gust and disgust or the causes of alliesthesia. Motivational changes upon exposure to food stimuli in Gasterosteus aculeatus (L.)*. Groningen, Proefschrift, 1976.
- Thorndike, E.L., *Animal intelligence*. New York, McMillan, 1911.
- Thorpe, W.H., The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis* 100, 535-570, 1958.
- Tinbergen, J.M., 'Foraging decisions in starlings (*Sturnus vulgaris* L.)'. In: *Ardea* 69, 1-67, 1981.
- Tinbergen, N. and W. Kruyt, 'Ueber die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.) III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken'. In: *Z. Vergl. Physiol.* 25, 292-334, 1938.
- Tomasello, M. and J. Call, *Primate cognition*. Oxford, Oxford University Press, 1997.
- Vauclair, J., *Animal cognition. An introduction to modern comparative psychology*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1996.

Aangeboren of aangeleerd?

- 1 Het belang van ervaring 148
- 2 Ontwikkeling van complex gedrag 150
- 2.1 Agressie en vlucht 150
- 2.2 Sociale ervaring en testosteron 151
- 2.3 Zangontwikkeling 154
- 3 Ontwikkeling van sociale banden 157
- 3.1 Inprenten 157
- 3.2 Sociale ervaring bij mensen en apen 159
- 4 Seksuele voorkeuren 160
- 5 Samenvatting 163

Literatuur 164

Aangeboren of aangeleerd?

Evolutionaire
psychologie

In de psychologie ontstaat steeds meer belangstelling voor evolutionaire verklaringen van het menselijke gedrag. Volgens de *evolutionair psychologen* is ons gedrag aangepast aan de omstandigheden waaronder de prehistorische mensen leefden. We vertonen dat gedrag nog steeds omdat het in onze genen is vastgelegd. In de evolutionaire psychologie gaat de belangstelling dus naar de 'harde' oorzaken van gedrag, de genen, maar de hypothesen die worden gelanceerd zijn wild en de toetsing is gebrekkig of blijft achterwege. In de gedragsbiologie is de belangstelling voor genen enigszins tanende. Daar is de laatste tijd meer belangstelling voor de 'zachte' oorzaken van gedrag, de flexibiliteit. Merkwaardig genoeg is dat onderzoek juist gebaseerd op 'harde' natuurwetenschappelijke methoden. Men probeert daarbij onder meer inzicht te krijgen in de moleculaire processen die plaatsvinden als een levend wezen ervaring opdoet of gewoon iets leert.

Sociobiologie

Het kan verkeren! De favoriete opvattingen van psychologen en gedragsbiologen veranderen, maar zijn, vooral in Nederland, zelden in fase met elkaar. Toen de gedragsbiologen rond 1970 gefascineerd raakten door de *sociobiologie* en de gedragsecologie, was het in de psychologie ongepast om genen als oorzaken van gedrag aan te merken. Zo trok de schrijver Rudi Kousbroek in zijn Huizinga-lezing (1972) fel van leer tegen de evolutionaire benadering door ethologen, zoals Konrad Lorenz, Desmond Morris en Dick Hillenius. De columnist Piet Grijs (1978) bewerkstelligde zelfs de 'excommunicatie' van de criminoloog W. Buikhuisen toen deze zich wilde richten op 'biosociaal' onderzoek. Het overheersende belang dat toen werd toegeschreven aan de opvoeding was nog een 'erfenis' van de *behavioristen* uit het begin van de twintigste eeuw. Die beschouwden elke jonggeborene als een '*tabula rasa*', een onbeschreven blad, dat naar believen geplooid en gekneed kon worden. Het behaviorisme ontstond in de Verenigde Staten en de belangrijkste ideeën waaiden rond de Tweede Wereldoorlog over naar West Europa. Ze hebben daar verschrikkelijk lang stand gehouden. Dat kan voor een deel worden toegeschreven aan de invalshoek van het behaviorisme, die zich duidelijk onderscheidde van de Nazi-ideologie en zo een moreel tegenwicht bood.

Behaviorisme
Tabula rasa

Fenotypisch
kenmerk

Sinds ongeveer 1960 wordt gedrag door de meeste gedragsbiologen beschouwd als een *fenotypisch kenmerk*, net zoals elke andere biologische eigenschap van een organisme. Gedrag ontwikkelt zich door een wisselwerking tussen genen en omgeving. Beiden zijn daarbij even belangrijk. De vraag of een specifiek gedragskenmerk aangeboren is, of aangeleerd, is dus niet zinvol. Het belang van genen en ervaring (leren) kan alleen worden vastgesteld als het gaat om de *verschillen* in gedrag: *verschillen* tussen individuen (genen en/of ervaring) of *verschillen* tussen levensfasen van hetzelfde individu (ervaring).

Verschillen

1 Het belang van ervaring

In hoofdstuk 5 is uiteengezet dat de fenotypische variatie in het gedrag voor een deel berust op genotypische variatie. Het belang van de bijdrage van leerprocessen (ervaring) is in hoofdstuk 6 aan de orde gekomen. Hoe werken genen en ervaring nu samen? Wat is de invloed van ervaring op gedrag dat gekoppeld is aan bepaalde genetische eigenschappen? In hoeverre speelt ervaring een rol in de ontwikkeling van gedragspatronen die star van vorm zijn en nauwelijks beïnvloedbaar door leren?

Aanvalslatentietijd Zie hoofdstuk 5, par. 1.3.

Er zijn maar weinig handelingen waarvan de erfelijke basis experimenteel is onderzocht. Daarbij is zelden of nooit aangetoond dat variatie in een bepaald gedragsaspect alleen berust op genotypische variatie. Bij de selectielijnen van muizen voor een lange en een korte *aanvalslatentietijd* spelen zowel genotype (AL) als omgeving (sociale ervaring) een duidelijke rol. De KAL-mannetjes hebben, naast de korte latentietijd, veel andere gedragskenmerken die hen geschikt lijken te maken voor het winnen van gevechten. Dat bleek echter niet in een eerste serie proeven met opponenten die een verschillende AL hadden. Niet de aanvalslatentietijd, maar het gewicht van de dieren bleek van doorslaggevende betekenis te zijn. Bij deze proefserie waren mannetjes ingezet die in afzonderlijke kooien gehuisvest waren geweest zonder contact met soortgenoten. Dat was gedaan om de omgevingsvariatie zo gering mogelijk te houden. Toen de proeven herhaald werden met mannetjes die wel sociale ervaring hadden, bleek dat de AL wel degelijk belangrijk was voor het winnen van een conflict.

Veel handelingen zijn erg star van vorm. Dan mag verwacht worden dat de processen tijdens hun ontwikkeling strak zijn voorgeprogrammeerd. Dat zoiets wel in de genen moet zijn vastgelegd, is een voor de hand liggende gedachte. Dikwijls ontbreekt een nauwkeurige analyse van de invloed van de omgeving op dergelijke processen. Daardoor kon dat idee van genetische voorprogrammering blijven bestaan. In de gevallen waarin de omgevingsinvloed wel onderzocht is, blijkt deze omgeving wel degelijk belangrijk te zijn. Het volgende voorbeeld illustreert dat.

Voorbeeld

Hersenlateralisatie

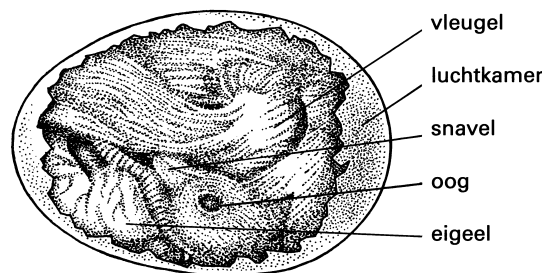
denk bijvoorbeeld
aan rechts-
handigheid

De verschillende taken die door de hersenen worden uitgevoerd zijn niet allemaal gelokaliseerd in symmetrisch ten opzichte van elkaar gelegen gebieden in de linker- én rechterhersenhalft. Een ongelijk gebruik van gepaarde ledematen of effectoren kan veroorzaakt worden door een asymmetrische verdeling van hersenfuncties. Zo wordt bijvoorbeeld bij veel vogelsoorten de zang geregeld vanuit de linker hersenhalft. Het proces, waarbij verschillende functies asymmetrisch over beide hersenhalften worden verdeeld, wordt *hersenlateralisatie* genoemd. Meestal verloopt dit proces volkomen identiek bij alle individuen van dezelfde soort. Men zou daarom kunnen veronderstellen dat het door de genen wordt geprogrammeerd.

Uit een onderzoek naar de ontwikkeling van deze lateralisatie bij kuikens van kippen (Rogers, 1982) blijkt dat dit een wat simpele veronderstelling is. Bij kuikens die in een normale broedmachine (met lamp) hebben gezeten, krijgt de linker hersenhalft de controle over copulatie en agressie. Bij kuikens die in een volkomen donkere broedmachine zijn uitgebroed, is de controle over copulatie en agressie bij 50% van de

Een kippenei wordt
21 dagen bebroed.

dieren in de linker hersenhelft, en bij 50% in de rechter hersenhelft gelokaliseerd. Dit verschil wordt veroorzaakt door de houding van de kuikens gedurende de laatste 4 dagen vóór het openbreken van het ei. Daarbij is de linkerkant van de kop tegen het lichaam gevouwen en de rechterkant tegen de eischaal (figuur 7.1). Met het rechter oog kan al vanaf de 17de dag licht worden waargenomen. Dat is ruim voordat de eischaal gebroken is. Dat licht is van doorslaggevende betekenis bij de ontwikkeling van de lateralisatie. De linker hersenhelft wordt beïnvloed door lichtprikkels uit het rechter oog omdat de elkaar kruisende oogzenuwen, de ogen met tegenoverliggende hersenhelften verbinden. Kennelijk wordt de linker hersenhelft door de ontvangst van prikkels voorbereid voor de toekomstige taak.



FIGUUR 7.1 Ligging van een kippenembryo van 17 dagen oud in een ei

Naar: Oppenheim, 1973

Aangeboren
eigenschappen

Zie inleiding
hoofdstuk 6.

Aangeboren eigenschappen

Met het begrip 'aangeboren' wordt soms verwezen naar de eigenschappen, zoals die er zijn op het *moment van de geboorte*. Uit het onderzoek over hersenlateralisatie en uit andere voorbeelden blijkt dat de omgeving al vóór de geboorte invloed kan hebben op die eigenschappen. Het begrip 'aangeboren' wordt soms alleen gebruikt voor *erfelijke eigenschappen*. Over erfelijkheid kan echter geen uitspraak worden gedaan op grond van alleen fenotypische kenmerken.

Intelligentie

Het onderwijs dat een kind gaat volgen, wordt meestal in belangrijke mate bepaald door *intelligentie*, de aanleg van dat kind. Veel mensen bedoelen met het begrip 'aanleg' een 'aangeboren' natuurlijk talent. Zij geloven dat het door middel van een psychologische test gemeten *intelligentiequotiënt* of IQ een getrouw beeld geeft van deze aanleg. Dit kan aanleiding geven tot nogal wat ruzies en misverstanden. Zo concludeerde de Amerikaanse ontwikkelingspsycholoog A.R. Jensen (1969) op grond van intelligentietests bij zwarte en blanke kinderen dat het intelligentieverschil tussen negers en blanken berust op *erfelijke factoren*. Zijn conclusie maakte nogal wat reacties los. De psychologen volgens behavioristische traditie waren van mening dat de gevonden verschillen volledig aan het milieu konden worden toegeschreven. Onder de genetici bestond al evenmin waardering voor de conclusie van Jensen. Zij beschouwden intelligentie als een fenotypisch kenmerk dat wordt bepaald door een wisselwerking tussen erfelijke en omgevingsfactoren.

Erfelijkheid

Heritability

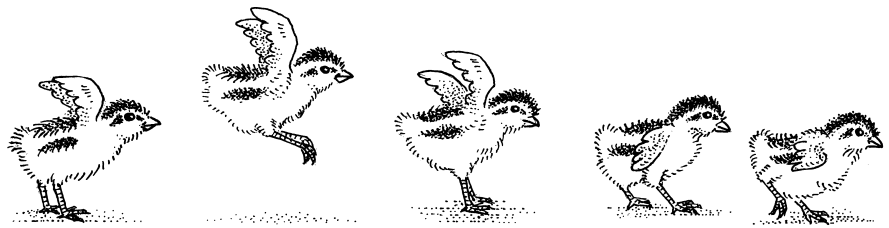
Zie hoofdstuk 5,
par. 1.3.

Het percentage erfelijke variatie in de totale fenotypische variatie (*heritability*) kan alleen worden berekend als aan bepaalde voorwaarden is voldaan. Zo moeten de omgevingsinvloeden onafhankelijk zijn van de

<i>Tweelingstudies</i>	erfelijke invloeden. Daarvan is bij intelligentiemetingen geen sprake. De nakomelingen van ouders met een hoge intelligentie komen namelijk vrijwel altijd in een milieu terecht waarin zij hun intelligentie optimaal kunnen ontwikkelen. Omgekeerd, nakomelingen van ouders met een lage intelligentie komen vrijwel altijd terecht in een omgeving waarin hun intelligentie niet optimaal ontwikkeld kan worden. Uit onderzoek met ééneiige en twee-eiige tweelingen kan de conclusie worden getrokken dat intelligentieverschillen het gevolg kunnen zijn van erfelijke verschillen. Dat betekent echter niet dat intelligentieverschillen tussen willekeurige groepen toegeschreven kunnen worden aan erfelijke verschillen. De erfelijkheid van intelligentieverschillen kan alleen door middel van zorgvuldig uitgevoerde genetische experimenten worden gemeten. Daarbij moet worden gezorgd dat de omgevingsinvloeden vergelijkbaar zijn. Het is zeer de vraag of <i>bij de mens</i> aan dergelijke voorwaarden kan worden voldaan.
<i>Precursors</i>	2 Ontwikkeling van complex gedrag Handelingen ontstaan bijna nooit plotseling in hun uiteindelijke vorm. Zij ontwikkelen zich uit voorloperhandelingen of <i>precursors</i>. Individuen van verschillende leeftijden beschikken over verschillende vermogens om gedrag te vertonen. Een pas geboren individu is, door de onvolledige ontwikkeling van zintuigen, zenuwstelsel en effectoren, meestal zeer beperkt in de mogelijkheden om gedrag te vertonen. Een wat ouder, maar nog onvolwassen individu, zal over meer mogelijkheden beschikken, maar heeft nog steeds niet het apparaat van een adulte soortgenoot voor het vertonen van gedrag. Het beschikt bijvoorbeeld over veel geringere hoeveelheden geslachtshormoon. Het ligt daarom voor de hand, dat de ontwikkelingen in gedrag gepaard gaan met veranderingen in het veroorzakende systeem.
<i>Proces voorwaarde voor doelmatig volwassen gedrag</i> <i>Essentiële leerervaringen</i> <i>Doelmatigheid van tussenstadia</i>	Wat betekent die gedragsontwikkeling nu precies? Daarover bestaan verschillende ideeën. Sommigen leggen het accent op het <i>proces</i> dat uiteindelijk moet leiden tot doelmatig gedrag van het volwassen individu. Zonder dat proces zou geen aangepast volwassen gedrag mogelijk zijn. Tijdens dat proces zouden <i>essentiële leerervaringen</i> kunnen worden opgedaan. Denk bijvoorbeeld aan de ontwikkeling van <i>prooivanggedrag</i> bij jonge katten. Anderen benadrukken dat ook al die tussenstadia moeten <i>passen</i> bij de wijze waarop een individu van die leeftijd zich staande moet houden in zijn omgeving. Het jong van een nestbouwend zoogdier, zoals een konijn, heeft aanvankelijk alleen warmte en voedsel nodig. Het gedrag van het dier zal vooral moeten passen bij die behoeften. Bij zoogdieren die geen nest bouwen, zoals herkauwers, liggen de prioriteiten anders. Die jongen moeten vanaf de geboorte ook hun moeder kunnen volgen. De verschillende ideeën sluiten elkaar niet uit, maar zijn vooral aanvullend.
<i>Vechtende hanen</i>	2.1 AGRESSIE EN VLUCHT Twee volwassen hanen die voor het eerst tegenover elkaar komen te staan, vertonen een tamelijk uitgebreid repertoire van dreigen en <i>vechthandelingen</i>. Ze kunnen frontaal dreigen, tegen elkaar opspringen, vleugelslaan en pikken. Tijdens het dreigen kunnen de dieren naar de grond pikken, met de kop zigzaggen en met de kop schudden. Wanneer het gevecht een duidelijke winnaar oplevert, gaat de verliezer tijdens latere ontmoetingen vrijwel altijd opzij voor de winnaar en wordt een gevecht vermeden.

Huppelen

Bij heel jonge kuikens is nog vrijwel niets van dit dreig- en vechtgedrag te herkennen. Vanaf een leeftijd van twee of drie dagen kan een handeling worden vertoond die meer en meer met vechten in verband komt te staan. Dit *huppelen* (figuur 7.2) bestaat uit een serie op elkaar volgende sprongetjes, waarbij de vleugels worden uitgeslagen en locomotie optreedt die meestal niet op een ander dier gericht is. Het huppelen treedt nooit op als vluchtreactie tijdens verstoring. Vanaf een leeftijd van ongeveer een week wordt het huppelen soms op andere individuen gericht. Dikwijls volgt er dan een kort frontaal dreigen tussen de betrokkenen. Dit in dreigen eindigende huppelen komt steeds vaker voor. Nog later, vanaf een leeftijd van ongeveer tien dagen, kan het huppelen en dreigen gevolgd worden door tegen elkaar opspringen. Op een leeftijd van ongeveer drie weken beginnen ook pikken en schoppen betrekkelijk normale elementen van een gevecht te worden. Dan beginnen de kuikens ook vluchtreacties op het dreigen van elkaar te vertonen. De toename van deze reacties gaat gepaard met het ontstaan van enkele andere handelingen, die tijdens en aan het eind van gevechten worden vertoond. Sommige daarvan, zoals het pikken naar de grond, worden vooral vertoond door dieren die het gevecht niet spoedig zullen afbreken. Sommige andere, zoals het schudden met de kop, worden juist vertoond door de dieren die spoedig daarop zullen vluchten. Het zigzaggen met de kop tenslotte, komt vooral voor in gevechten met twee even sterke tegenstanders.



FIGUUR 7.2 Opeenvolgende filmbeelden van een huppelend kuiken
Naar: Kruijt, 1964

Kruijt (1964) veronderstelde dat het dreig- en vechtgedrag van volwassen hanen zich ontwikkeld heeft onder invloed van agressie en vlucht. Daarbij zouden beide factoren aanvankelijk onafhankelijk van elkaar werkzaam zijn. Na ongeveer drie weken zou de activiteit van beide factoren steeds meer gecoördineerd worden. In die fase worden complexe handelingen vertoond, zoals pikken naar de grond, kopzigzaggen en kopschudden. Ook de baltshandelingen, zoals schuifelen, kunnen volgens deze hypothese pas worden vertoond als agressie en vlucht gecoördineerd zijn. Kruijt benadrukte vooral het *proces*. Hij liet zich nauwelijks uit over de doelmatigheid van de tussenstadia.

2.2 SOCIALE ERVARING EN TESTOSTERON

Kokmeeuwen

Long call

Zie ook het onderdeel 'geluiden' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.

Kokmeeuwenkolonies zijn erg luidruchtig. Bij het benaderen van een kolonie blijkt dat uit de alarmgeluiden die gegeven worden. Ook zonder storing van buitenaf kan zo'n kolonie nog voor veel lawaai zorgen. Dit gebeurt vooral in de periode dat nog niet alle paren gevormd zijn. Het dominerende geluid is dan de *long call*, dat wordt geproduceerd naar partners, potentiële partners en indringers. Het bestaat uit diverse snel na elkaar gegeven geluidspulsen, waarvan de noten van de inleidende reeks kort duren en redelijk welluidend zijn. Daar volgen één of enkele noten op die lang duren en rauw klinken. De noten uit de afsluitende

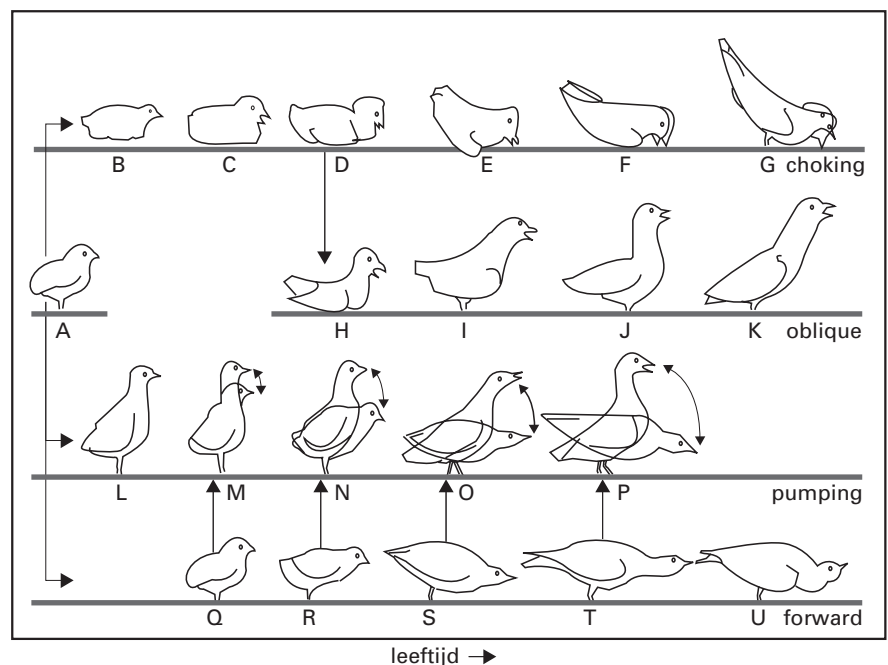
Oblique-houding

Forward

Ontwikkelings-
routes

reeks duren weer kort en klinken gesmoord. De meest kenmerkende lange noten worden vrijwel altijd gegeven vanuit de *oblique-houding*. Deze houding wordt gekenmerkt door een schuin omhooggerichte lichaamsas en nek, los van het lichaam gehouden vleugelboegen, en een geopende snavel. De oblique met long call wordt meestal gevolgd door een lage horizontale houding met min of meer gesloten snavel, de *forward*, waarin vaak de laatste noten van de roep gesmoord worden.

Uit een onderzoek van T.G.G. Groothuis (1989) naar de *ontwikkeling* van dit geluid en de bijbehorende houdingen bleek dat er al bij zeer jonge kuikens precursors van dit gedrag zijn te herkennen. De *oblique* ontwikkelt zich zeer geleidelijk via een aantal tussenstadia. De meest waarschijnlijke opeenvolging van stadia is weergegeven in figuur 7.3. Daarbij ontwikkelt de *oblique* zich uit het zich drukken, een reactie op verstoring.



FIGUUR 7.3 Ontwikkeling van vier handelingen van de kokmeeuw: choking, oblique, bedelen (pumping) en forward. De ontwikkelingsroutes lopen van links naar rechts en via de verticale pijlen.

Naar: Groothuis, 1989

Choking

Dat gedrag wordt al vertoond door jongen die nog maar enkele uren uit het ei zijn. Na enkele dagen vertonen jongen, naast het zich drukken, actieve vlucht als alternatief bij verstoring. Het zich drukken ontwikkelt zich gedurende de eerste en tweede week tot een houding die begint te lijken op een *choking* van volwassen meeuwen. Dat is een houding waarbij de lichaamsas schuin naar omlaag is gericht, de vleugelboegen los van het lichaam worden gehouden, schokkende bewegingen met de kop worden gemaakt, en een koerend geluid in hetzelfde ritme wordt geproduceerd. Ook het geluid, dat door de jongen tijdens dit *vroeg-choking* wordt gemaakt, lijkt enigszins op het sterk ritmische koeren van volwassen meeuwen. Al op een leeftijd van ongeveer een week wordt in bedreigende situaties een variant van het vroeg-choking vertoond,

waarbij de nek omhoog wordt gericht met de kop in de richting van de verstoring, de snavel geopend is, en ook een ritmisch geluid wordt geproduceerd. Vanaf dat moment ontwikkelt het vroeg-choking zich in twee verschillende richtingen: het choking en de oblique, waarvan de uiteindelijke vormen omstreeks een leeftijd van 10 weken verschijnen. Ook de eerste complete forwards, die zich onafhankelijk van de oblique ontwikkelen, verschijnen rond die leeftijd. De long call ontwikkelt zich waarschijnlijk uit het ritmische geluid dat tijdens het vroeg-choking wordt gegeven. Dat gebeurt via een vroege long call die omstreeks een leeftijd van acht weken vooral tijdens de oblique en oblique-achtige houdingen wordt gegeven. De uiteindelijke long call verschijnt pas rond een leeftijd van elf maanden.

Het zou mogelijk kunnen zijn dat dit ontwikkelingspatroon opgelegd wordt door de mogelijkheden waarover de jonge meeuwen in hun verschillende levensfasen beschikken. Omdat er weinig bekend is over die mogelijkheden is die hypothese moeilijk te toetsen. Er is meer inzicht in dit ontwikkelingsproces te krijgen door na te gaan hoe het kan worden beïnvloed. Er zijn bijvoorbeeld proeven gedaan waarin jonge meeuwen minder of geen mogelijkheden hadden om sociale ervaring op te doen. Het gevolg daarvan was dat de gedragsontwikkeling trager verliep en dat ze pas later een donkerbruine kap kregen. Het tegengestelde effect werd bereikt toen jonge meeuwen behandeld werden met testosteron. Daarbij nam de ontwikkelingssnelheid toe. De met testosteron behandelde kuikens van enkele weken oud vertonen niet alleen eindvormen van de *oblique*, ook de *long call* verschijnt in zijn definitieve vorm. Bovendien krijgen deze jonge meeuwen een donkerbruine kap. Onder normale omstandigheden gebeurt dat niet eerder dan in de elfde maand, dikwijls pas na 22 maanden. Ook bij oudere meeuwen wordt het testosterongehalte in het bloed beïnvloed door sociale ervaring, waarschijnlijk doordat de *gonaden* dan eerder gaan groeien. Bij de meeste vogelsoorten met een vast broedseizoen groeien de gonaden voor de start van het broedseizoen en krimpen ze weer na dat seizoen.

gonaden = organen
die geslachtscellen
aankomen

Proces

Ook bij de ontwikkeling van het gedrag van de kokmeeuw lijkt vooral het *proces* belangrijk te zijn. Die conclusie zou tenminste kunnen worden afgeleid uit het belang van sociale ervaring. Daarbij zouden bijvoorbeeld weer essentiële leerprocessen kunnen plaatsvinden. De uitkomst dat testosteron vrijwel even effectief is als sociale ervaring levert echter een probleem. Leren is kennelijk toch niet zo belangrijk. Is testosteron zelf dan misschien een onmisbaar element in het ontwikkelingsproces? Dat zou in zekere mate het geval kunnen zijn. Het belang van testosteron kan echter ook in verband worden gebracht met de *doelmatigheid* van het gedrag in *elk ontwikkelingsstadium*. Kokmeeuwenmoeders blijken namelijk wat testosteron mee te geven aan de eieren die ze leggen (Groothuis e.a., 2000; Groothuis en Schwabl, 2002). In eieren die in het centrum van een kolonie worden gelegd is dat relatief veel. De jongen die daar geboren worden zijn daardoor weerbaarder tegen opdringende burens. Verder krijgt het laatste ei dat gelegd wordt door een vrouwtje wat extra testosteron. Omdat meeuwen al beginnen te broeden voor het laatste ei gelegd is, komt het jong uit het laatste ei beduidend later op de wereld dan de rest. Met extra weerbaarheid zou die achterstand ingelopen kunnen worden.

*Doelmatigheid
gedrag
ontwikkelingsstadia*

Zie ook hoofdstuk 4,
par. 3.3.

2.3 ZANGONTWIKKELING

vocalisatie =
geluidsproductie

Bij de jongen van veel vogelsoorten kunnen de geluiden en de zang die kenmerkend zijn voor hun soort zich ontwikkelen zonder *ervaring* met het horen van die geluiden van andere individuen. Dat geldt onder meer voor eenden, roofvogels, steltlopers en meeuwen. Bij de jongen van diverse vogelsoorten is die ervaring wel nodig (Thorpe, 1958). Dat hoeft nog niet te betekenen dat er een fundamenteel verschil is tussen deze groepen in de ontwikkeling van *vocalisaties*. In plaats van de ervaring met zang van soortgenoten zou andersoortige ervaring noodzakelijk kunnen zijn.

Soortgenoten

Het belang van ervaring met zang van *soortgenoten* is aangetoond voor vertegenwoordigers uit drie grote groepen: zangvogels, papegaaien en kolibries. In sommige gevallen blijken de jonge vogels alleen in staat te zijn om de zang van de eigen soort te leren. Bij andere soorten kan ook zang worden geleerd die lijkt op die van de eigen soort, mits het jong daaraan is blootgesteld geweest in een bepaalde levensfase. De hoeveelheid ervaring die nodig is verschilt nogal tussen soorten. Ten onrechte heeft men daarom in het verleden dikwijls een onderscheid gemaakt tussen *aangeboren* en *aangeleerde* zang. Ook veronderstelde men dat er *aangeboren gevoeligheden* voor bepaalde typen zang bestaan.

Gevoeligheid

Zangverwervings-
fasen:

- *passief opnemen*
(fase 1)
- *vastleggen*
(fase 2)
- *oefenen* (fase 3)

Zie hoofdstuk 6,
par. 3.

Er zijn nogal wat experimenten gedaan met jongen van soorten die *ervaring met het geluid van een soortgenoot* moeten hebben voor de ontwikkeling van het normale zangpatroon (Baptista e.a., 1993). Deze jongen werden gehuisvest in geluiddichte kamers voordat ze ervaring met zang hadden opgedaan. In die proefopstelling kregen ze gedurende een bepaalde periode een bepaald type zang of geluid voorgespeeld. Uit dergelijke proeven bleek dat er verschillende *fasen* kunnen worden onderscheiden in het proces waarin de zang verworven wordt. De eerste fase wordt gekenmerkt door het *passief opnemen van geluidsinformatie* uit de buitenwereld. Tijdens de tweede fase produceert het jong zelf nog steeds vrijwel geen zang, maar legt wel de relevante informatie vast in het *geheugen*. De derde fase wordt gekenmerkt door het *oefenen van het eigen vocale apparaat* aan de hand van de eerder vastgelegde informatie. Door deze opbouw in fasen leent ook de zangontwikkeling zich goed voor een *cognitieve benadering*.

– fase 1

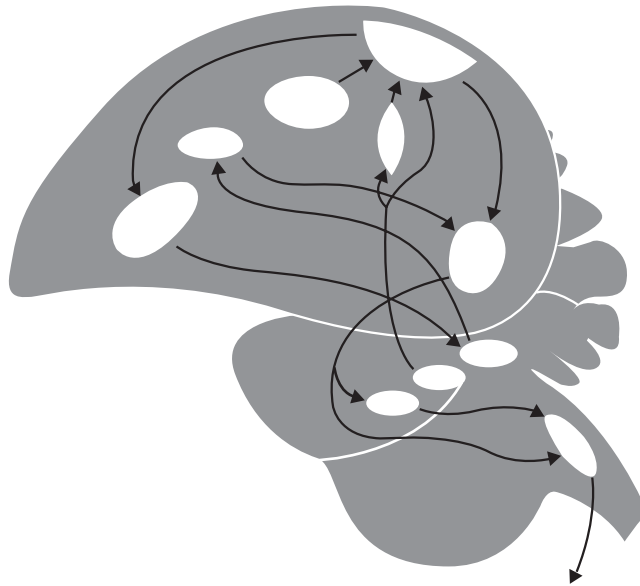
De precieze invulling van het basispatroon met drie fasen verschilt van soort tot soort. De *eerste fase* begint omstreeks de tijd dat de jongen uitvliegen en kan al op een leeftijd van enkele maanden worden afgesloten. Geluiden die het dier na die tijd kan waarnemen, hebben geen invloed meer op het uiteindelijke zangpatroon. Bij sommige soorten, echter, wordt de eerste fase niet afgesloten en kan de gevoeligheid voor geluiden uit de buitenwereld voortduren tijdens het gehele leven. Voorbeelden daarvan zijn de spreeuw en de kanarie. De mate waarin deze dieren gevoelig zijn voor nieuwe geluidsinformatie, vermindert vaak wel in de loop van de tijd. De *tweede*, grotendeels passieve fase kan bij sommige soorten, zoals de witkruingors (*Zonotrichia leucophrys*) uit Amerika, vele maanden duren, maar kan ook geheel ontbreken. In dat laatste geval gaat de eerste fase geleidelijk over in de derde. Bij vogels met een jaarlijkse *broedcyclus*, zoals de vink, begint de *derde fase* omstreeks het begin van het eerste broedseizoen. Dat is meestal op een leeftijd van ongeveer 10 maanden. Bij vogels uit de tropen en subtropen, zoals de

– fase 2

– fase 3

Flexibiliteit Uitkristalliseren		zebravink, kan dat al veel eerder gebeuren. Bij veel soorten blijft het zangpatroon <i>flexibel</i> , maar de derde fase kan ook eindigen met een 'uitgekristalliseerd' (gefixeerd) individu-specifiek zangpatroon. Dat gebeurt meestal op de leeftijd van ongeveer één jaar.
Gevoelige fase Mate van stimulatie		Het uiteindelijke zangpatroon hangt vooral af van de <i>geluids informatie</i> die het jonge dier gedurende de eerste fase heeft kunnen opnemen. Verder spelen tal van andere uitwendige factoren een rol in het proces van zangontwikkeling. De duur van de eerste <i>gevoelige fase</i> , bijvoorbeeld, blijkt af te hangen van de <i>mate van stimulatie</i> . Als een jong mannetje geen geluids-informatie aangeboden krijgt, zal de fase waarin het dier zang van andere individuen kan leren pas later worden afgesloten. Ook de wijze waarop de geluids-informatie in die fase wordt aangeboden is belangrijk. Zang van een levend modelmannetje is effectiever dan standaardzang die wordt afgespeeld via een luidspreker, en zang van een zichtbaar modelmannetje is effectiever dan zang van een niet-zichtbaar mannetje. Kennelijk wordt het leerproces versterkt door <i>sociale factoren</i> . Sommige soorten beschikken over een fabelachtig vermogen om zangtypen te onthouden. Bijvoorbeeld, verscheidene maanden nadat de informatie is verzameld kan een jong nachtegaalmanntje een enorm <i>repertoire</i> aan zangtypen reproduceren. Het mannetje hoeft een zangtype slechts een tiental keer te horen om het in zijn repertoire te kunnen opnemen.
Sociale factoren		Tijdens de <i>oefenfase</i> zijn uitwendige factoren belangrijk, zoals de manier waarop het dier zijn eigen zangprestaties <i>percipieert</i> . Als het gedurende die fase niet het eigen geluid kan horen, wordt de uiteindelijke zang gebrekkig en incompleet. Ook in deze fase ondersteunen sociale interacties het proces. De mate waarin bepaalde zangtypen in het uiteindelijke repertoire worden opgenomen kan onder meer afhangen van de <i>wijze waarop soortgenoten reageren</i> op de nog niet uitgekristalliseerde zang van een jong mannetje. Daarbij kunnen processen optreden die sterk lijken op <i>instrumenteel conditioneren</i> .
Zangrepertoire		
Oefenfase	perceptie = waarneming	
Instrumenteel conditioneren		
Neuroanatomie	syrinx = vocale apparaat	Er is inmiddels veel onderzoek verricht aan de <i>fysiologische mechanismen</i> die betrokken zijn bij de ontwikkeling van zang. In de hersenen zijn diverse kernen gelokaliseerd die een rol spelen, hetzij bij de <i>productie</i> , hetzij bij de <i>verwerving</i> van geleerde zang. Door <i>neuroanatomisch onderzoek</i> konden de verbindingen met het gehoorapparaat, de luchtpijp, de <i>syrinx</i> en het ademhalingssysteem worden opgespoord. Dit onderzoek bracht ook aan het licht dat de omvang van kernen (aantal cellen, celgrootte) en verbindingen veranderde in de loop van de tijd. De vorming van sommige structuren valt samen met het begin van de fase waarin de jonge vogel gevoelig is voor zang uit zijn omgeving. De fasering in het leerproces sluit goed aan bij het tijds patroon waarin structuren en verbindingen in de hersenen uitgroeien of uitgebreid worden. Verder zijn er voor sommige soorten aanwijzingen dat de omvang van enkele van deze structuren samenhangt met de tijd van het jaar. Ze zijn het grootst in het voorjaar, de periode waarin het meest gezongen wordt.
Effecten van laesies	laesie = letsel waarbij een deel van het zenuw-weefsel kan worden uitgeschakeld	Een globaal inzicht in de rol van de verschillende kernen is ook verkregen aan de hand van de <i>effecten van laesies</i> , en in mindere mate ook door elektrische prikkeling en het afleiden van de elektrische activiteit. Door het uitschakelen van sommige gebieden in jonge dieren kon worden verhinderd dat ervaring met zang werd vastgelegd in het geheugen. Als er bepaalde laesies werden aangebracht in de gevoelige periode was het gevolg dat er geen nieuwe ervaring meer kon worden

vastgelegd, maar dat de vroegere ervaring onaangetast bleef. Door het uitschakelen van andere gebieden bij oudere dieren kon de productie van een al dan niet uitgekristalliseerd zangpatroon worden verstoord. De precieze rolverdeling tussen kernen is niet helemaal duidelijk. Vaak lijken meerdere kernen ongeveer dezelfde rol te vervullen. Een overzicht van de belangrijkste gebieden en verbindingen in het vogelbrein die een rol spelen bij zang, is gegeven in figuur 7.4.



FIGUUR 7.4 Een overzicht van de belangrijkste gebieden en verbindingen (pijlen) in het vogelbrein die betrokken zijn bij zang en het leren van zang. De onderste pijl gaat naar de luchtpijp en de syrinx.

(naar: Nottebohm, 1993)

Testosteron

Het moment waarop zich bij veel vogelsoorten het zangpatroon geheel (of grotendeels) uitkristalliseert, blijkt samen te vallen met een toename van de *testosteronspiegel* in het bloed. Het vroegtijdig toedienen van dit hormoon kan leiden tot een verstoring van de normale ontwikkeling van de bij die zangontwikkeling betrokken hersengebieden en tot voortijdige fixatie van de zang. Het ligt voor de hand dat testosteron primair het centrale zenuwstelsel beïnvloedt en via die weg de zangontwikkeling tot stilstand brengt.

Causaal
gedragsonderzoek

ontogenie =
ontwikkeling van
bevruchte eicel tot
(volwassen)
individue

In het onderzoek naar de ontwikkeling van de zang zijn gedragsbiologen en fysiologen elkaar dichterbij genaderd dan op enig ander terrein. Ook in ander ontogenetisch onderzoek begint een vruchtbare samenwerking tussen ethologen en fysiologen op gang te komen. Dat heeft ongetwijfeld te maken met het feit dat ontwikkelingsprocessen in het gedrag in verband kunnen worden gebracht met ontwikkelingsprocessen in de hersenen. Bij veel *causaal gedragsonderzoek* ontbreekt dat aspect. Men gaat daarbij uit van een uitgekristalliseerd gedragsrepertoire en een evenzo stabiele causale structuur die aan dat gedrag ten grondslag ligt. Het leggen van relaties is onder dergelijke omstandigheden veel moeilijker door de veel geringere dynamiek.

3 Ontwikkeling van sociale banden

Binding met ouders

Zie de film: Fly away home.

Voor veel dieren is het belangrijkste leerproces tijdens de eerste levensfase de vorming van een *band met de ouders*. Ze moeten de ouders leren herkennen en leren onderscheiden van andere soortgenoten, en ze moeten de ouders leren volgen. De ouders verschaffen veiligheid, warmte en voedsel. Zonder die band kunnen jonge zoogdieren en vogels niet overleven. Vooral bij zoogdieren en vogels die zich direct na de geboorte zelfstandig bewegen, zoals herkauwers, paardachtigen, zeezoogdieren en nestvliedende vogels, moet dat leerproces zo vroeg mogelijk plaatsvinden. Bij nestvliedende vogels is het in detail onderzocht, onder meer door Konrad Lorenz (1935). Deze concludeerde dat de kuikens van hoenders, eenden en ganzen een sociale band vormen met een groot bewegend object waarmee ze gedurende de eerste uren van hun bestaan buiten het ei ervaring opdoen. Meestal is dat de moeder, maar het kan ook een individu van een andere soort zijn. Dikwijls fungeerde Lorenz zelf als pleegmoeder. Hij wandelde en zwom met jonge ganzen die in de broedmachine waren uitgekomen en die gedurende de eerste uren daarna uitsluitend contact met hem hadden gehad. De kuikens bleven hem wekenlang volgen.

3.1 INPRENTEN

Prägung
Filial imprinting

Onomkeerbaar

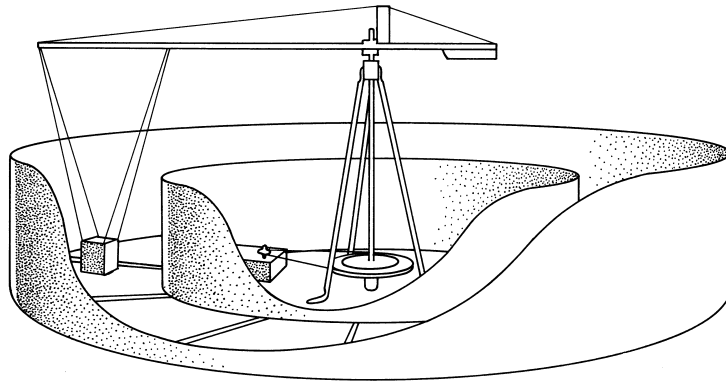
Zeer precies

Gevoelige periode

Het proces waarbij dergelijke eerste sociale banden gevormd worden, noemde Lorenz *Prägung*. In de Engelstalige literatuur wordt het begrip *filial imprinting* gebruikt. Lorenz beschouwde inprenten als een uniek leerproces, dat zich onderscheidt van alle andere leerprocessen. Hij beschouwde het als een *onomkeerbaar* proces. Een jonge gans die op een mens is ingeprent zou volgens Lorenz nooit meer een gans met kuikens volgen. Verder zou het gaan om een *zeer precies* leerproces. De kuikens van een bepaalde ganzenmoeder zouden vrijwel nooit aansluiting zoeken bij een andere ganzenmoeder. Ten slotte zou het inprenten gebonden zijn aan een *gevoelige periode*. Een kuiken dat gedurende die periode geen ervaring kreeg met een potentiële 'moeder', zou geen enkele sociale band vormen.

Inprenten op
levenloze objecten

De eigenschappen van inprenten zijn later door allerlei onderzoekers met verfijnde experimentele technieken onderzocht. Daarbij werd onder meer gebruik gemaakt van de mogelijkheid om kuikens in te prenten op *levenloze objecten*. Een voorbeeld daarvan is de kubus in figuur 7.5 (blz. 158), die met een roterende arm door een cirkelvormige loopgang wordt getrokken. Uit dit onderzoek bleek dat inprenten minder uniek is dan Lorenz aanvankelijk dacht. Het is *moeilijk* omkeerbaar, maar *niet onomkeerbaar*, kan *tamelijk precies* zijn en is min of meer gekoppeld aan een gevoelige periode (Bateson, 1979). Die periode eindigt meestal met de ontwikkeling van angst voor nieuwe prikkels. Een wezenlijk onderscheid met andere leerprocessen is er dus niet.



FIGUUR 7.5 Apparaat voor een experimentele analyse van inprenten. De kubus beweegt door de gang. Het kuiken kan de kubus volgen.

Naar een tekening van P.P.G. Bateson

*Fysiologische
mechanismen*

Intussen is men op het spoor van de *fysiologische mechanismen* die een rol spelen bij inprenten. In de hersenen van kuikens is een gebiedje gelokaliseerd dat een rol speelt bij dit proces. In dit gebied kunnen *laesies* worden aangebracht, vóórdat de kuikens ervaring kunnen opdoen met een voorwerp waarmee ze een band kunnen vormen. Als gevolg daarvan lukt het niet of nauwelijks om deze kuikens een voorkeur te laten ontwikkelen. Als de laesies worden aangebracht nadát die voorkeur is ontstaan, wordt het geheugen ernstig aangetast en verdwijnt de voorkeur (Horn, 1985, 1998).

*Onnatuurlijk en
min of meer
natuurlijk
imprintingsobject*

Deze conclusies konden worden getrokken uit een serie vernuftige proeven (Bolhuis en Honey, 1998). De kuikens werden tijdens hun eerste levensdagen in een loopwiel geplaatst van waaruit ze konden kijken naar een voorwerp waarmee ze een band konden vormen. Dat voorwerp was voor één groep kuikens een roterende en telkens opflitsende *rode kubus*, en voor een andere groep een bewegende *opgezette hen*. De moeite die de kuikens in deze eerste fase deden om dat voorwerp te benaderen kon worden afgemeten aan het aantal omwentelingen van het loopwiel. Enkele dagen na deze blootstelling werden de kuikens getest in een opstelling waarin zij het voorwerp waarop zij ingeprent waren, en het alternatief waarmee ze nog geen ervaring hadden, te zien kregen. Toen kon weer op grond van het aantal omwentelingen in de richting van elk van de twee keuzevoorwerpen een voorkeurscore berekend worden.

Predispositie

Het interessante van deze proeven was dat de *effecten van de laesies* verschilden tussen de dieren die blootgesteld waren aan de zeer opvallende rode kubus, en de dieren die alleen ervaring hadden met de veel minder in het oog springende opgezette hen. Verrassend genoeg bleek dat er in de test geen voorkeur meer was voor de kubus bij de kubusdieren. Er kon nog wel een (weliswaar niet erg sterke) voorkeur worden aangetoond voor de opgezette hen bij de dieren die ervaring hadden gehad met dit imprintingsobject. Kennelijk weten onervaren kuikens min of meer hoe een ouder er uit moet zien en is die kennis niet vastgelegd in het gebied waarin de laesie is uitgevoerd, maar ergens anders. De eigenschap waardoor sommige prikkels beter werken dan andere heet *predispositie*. Dat het beeld dat onervaren kuikens van een ouder hebben, niet erg specifiek is, kon worden vastgesteld in een proef waarin het voorwerp bestond uit de onderdelen van een hen (lichaam,

poten, vleugels, kop en staart) die op willekeurige wijze aan elkaar waren vastgemaakt. Een dergelijk voorwerp bleek even goed te werken als een opgezette hen in een normale houding.

Effectiviteit

Verschillen in de *effectiviteit* van prikkels blijkt ook uit andere proeven. Kuikens die ingeprent worden op een leeftijdsgenoot, gedragen zich rustiger dan kuikens die ingeprent zijn op een levenloos object, tenminste zolang die inprentingsobjecten aanwezig zijn. Als zij worden gebracht in een situatie zonder die objecten, blijken de kuikens die op een ander kuiken ingeprent zijn, juist veel onrustiger. Als het inprentingsobject dan vervangen wordt door een ander voorwerp, ziet men dat de kuikens die een band hebben gehad met het levenloze object, zich veel sneller hechten aan het nieuwe object dan de kuikens die ingeprent waren op een leeftijdsgenoot. Na enige tijd echter, krijgen de dieren uit beide groepen een vrijwel even sterke binding met het nieuwe object.

Erfelijke invloeden

Het is verleidelijk om het bestaan van predisposities in verband te brengen met *erfelijke eigenschappen*, zeker wanneer natuurlijke prikkels beter lijken te werken dan onnatuurlijke. Dat is gebeurd, en zelfs door middel van keurige genetische selectie-experimenten (Kovach, 1993). De proefdieren, Japanse kwartels, werden geselecteerd voor spontane voorkeuren voor de kleuren rood of blauw. In een ander experiment was de mate waarin op kleuren kon worden ingeprent, de te selecteren eigenschap. In beide experimenten was binnen 10 generaties een duidelijk verschil merkbaar met de uitgangssituatie. De nazaten van kwartels die geselecteerd waren op een voorkeur voor rood bleken gemiddeld een sterkere voorkeur voor die kleur te hebben dan kwartels in de uitgangspopulatie. Evenzo hadden de afstammelingen van kwartels die geselecteerd waren voor blauw, een sterkere voorkeur voor blauw ontwikkeld. Bij de selectie voor inprentbaarheid op kleur werden de kuikens, nadat hun spontane voorkeur voor rood of blauw vastgesteld was, blootgesteld aan een inprentingsobject waarvan de kleur niet overeenkwam met hun spontane voorkeur (dus dieren met een voorkeur voor rood kregen een blauw object en dieren met een voorkeur voor blauw een rood object). Na de inprentingsperiode werd opnieuw de kleurvoorkeur gemeten. De dieren met de kleinste en die met de grootste verschuiving in kleurvoorkeur werden dan weer gebruikt voor het produceren van een volgende generatie. Er was een opvallende parallel in beide selectie-experimenten. Dieren die geselecteerd waren op een sterke, spontane kleurvoorkeur bleken goed inprentbaar te zijn op een kleur. Omgekeerd hadden de dieren die geselecteerd waren op inprentbaarheid op een kleur, ook een sterke spontane voorkeur voor een kleur. De conclusie dat *verschillen in inprentbaarheid* op bepaalde objecten *kunnen* berusten op *erfelijke verschillen* is dan ook gerechtvaardigd.

3.2 SOCIALE ERVARING BIJ MENSEN EN APEN

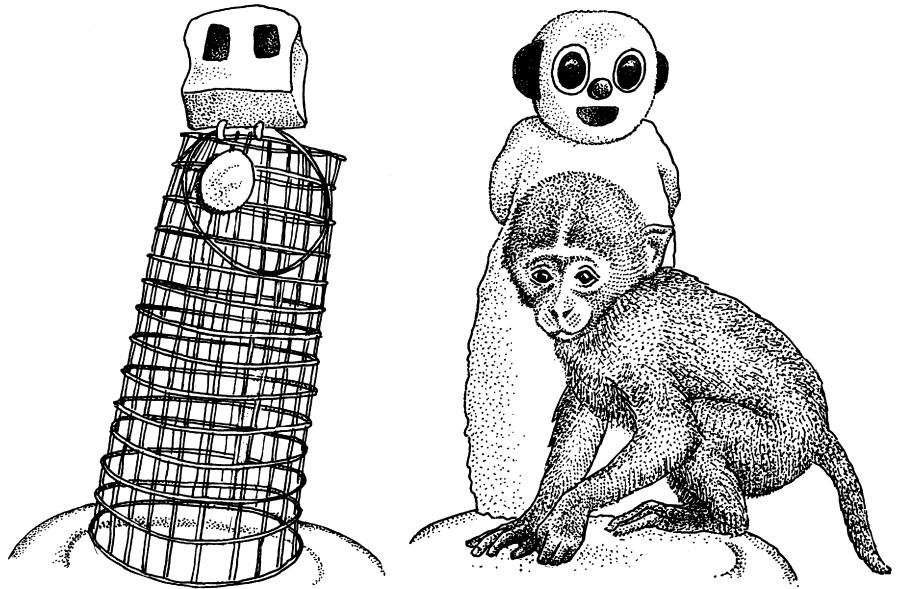
Zie ook het onderdeel 'Harlow' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.

Surrogaatmoeders

Welke factoren zijn bij de mens van belang voor de ontwikkeling tot een evenwichtig individu? Om een antwoord op die vraag te vinden deed de Amerikaanse psycholoog H.A. Harlow (1959) zeer ingrijpende experimenten met de baby's van rhesusapen. Deze dieren werden enkele uren na hun geboorte gescheiden van hun moeder en ondergebracht bij *surrogaatmoeders*, waarvan sommige bestonden uit een geraamte van ijzerdraad en sommige bekleed waren met een wollige zachte lap (figuur 7.6, blz. 160). Aapjes die opgroeiden met beide surrogaatmoeders

Zachte moeder

brachten het grootste deel van hun tijd door op de zachte moeder. Dat gebeurde ook wanneer alleen de ijzerdraadmoeder voorzien was van een melkgevend speen. Aapjes die ervaring hadden met een *zachte moeder* gedroegen zich betrekkelijk normaal, zelfs tijdens de afwezigheid van de surrogaatmoeder. Aapjes die zonder moeder of surrogaatmoeder waren grootgebracht of die alleen een ijzerdraadmoeder hadden gehad, toonden sterk gestoord gedrag. Dat werd gekenmerkt door een buitensporige angst voor nieuwe prikkels.



FIGUUR 7.6 Proefopstelling met twee surrogaatmoeders. Links de ijzerdraadmoeder en rechts de moeder bekleed met wollige lap.

Naar: Harlow, 1959

Ervaring met leeftijdsgenoten

Dat betekent nog niet dat ervaring met een wollige surrogaatmoeder voldoende zou zijn voor de ontwikkeling tot een normaal functionerend volwassen individu. Uit latere experimenten (Harlow en Harlow, 1962) bleek dat *ervaring met leeftijdsgenoten* veel belangrijker was dan ervaring met een zachte surrogaatmoeder. Aapjes die op een leeftijd tussen 80 en 180 dagen niet hadden kunnen spelen met leeftijdsgenoten toonden abnormaal gedrag. Als ze na een leeftijd van 180 dagen in een groep werden geplaatst, waren ze eerst extreem bang en na verloop van tijd zeer agressief. De vrouwtjes konden alleen met kunstmatige inseminatie zwanger worden gemaakt, maar waren niet in staat om een baby te verzorgen. Aapjes die alleen gedurende de eerste 80 dagen het contact met leeftijdsgenoten hadden gemist, ontwikkelden zich meestal nog wel tot normale volwassen individuen. Ervaring met leeftijdsgenoten was niet alleen belangrijk voor de jongen die bij surrogaatmoeders waren grootgebracht, maar ook voor de jongen die bij hun eigen moeder waren opgegroeid.

4 Seksuele voorkeuren

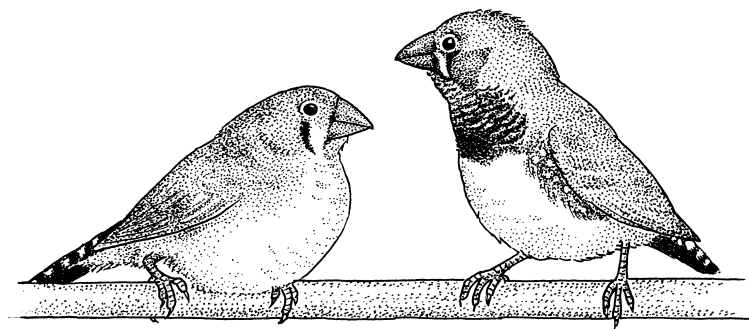
Bij vrijwel alle diersoorten die zich seksueel voortplanten, zoeken de geslachtsrijpe individuen hun voortplantingspartners onder soortgenoten. Dat proces lijkt zo vanzelfsprekend te zijn dat een erfelijke verklaring voor de hand ligt. Hoewel ook hier *predisposities* een rol zullen

Predisposities

Omgevingsfactoren

Cross-fostering

spelen, is uit veel recent onderzoek gebleken dat *omgevingsfactoren* uiterst belangrijk zijn. De seksuele voorkeur van zowel mannetjes als vrouwtjes voor eigen soortgenoten blijkt bij veel soorten te worden beïnvloed door ervaring met eigen ouders en eigen broers en zusters gedurende de eerste levensperiode. Als dieren worden grootgebracht bij pleegouders van een andere soort (de *cross-fostering*techniek) kan hun seksuele voorkeur op latere leeftijd afwijken van die van normaal opgegroeide soortgenoten. Proeven met zebra-vinken (figuur 7.7) en eenden suggereerden dikwijls dat de invloed van vroege ervaring sterker zou zijn op de seksuele voorkeur van mannetjes dan die van vrouwtjes. De voorkeur van vrouwtjes voor de eigen soort zou meer berusten op predisposities. Echter, die conclusie is niet gerechtvaardigd omdat de voorkeur van mannetjes en vrouwtjes vrijwel nooit op dezelfde wijze gemeten kan worden.



FIGUUR 7.7 Zebra-vinkmannetje (rechts) en vrouwtje (links)
Naar: Immelmann, 1976

Voorkeur voor eigen soort

Voorkeur voor andere sekse

Seksueel inprenten heeft twee aspecten. Naast de *voorkeur voor de eigen soort* ontwikkelt zich ook een (seksuele) *voorkeur voor de andere sekse*. Recent onderzoek heeft zich nogal toegespitst op deze voorkeur voor de andere sekse. Jonge zebra-vinkmannetjes, bijvoorbeeld (Vos e.a., 1993), blijken aan de hand van kenmerken van hun moeder te leren hoe hun latere partner eruit zou moeten zien. Dat kon worden vastgesteld door jongen te laten opgroeien bij ouderparen waarvan het ene individu normaal gekleurd was en het andere een witte mutant. Mannetjes die bij een normaal gekleurde moeder en een witte vader waren opgegroeid, vertoonden later in een keuzesituatie een seksuele voorkeur voor een normaal gekleurd mannetje boven een wit vrouwtje. Omgekeerd verkozen mannetjes die bij een witte moeder en een normaal gekleurde vader waren opgegroeid, meestal een wit mannetje boven een normaal gekleurd vrouwtje. Andere proeven suggereren dat de mannetjes van de zebra-vink niet alleen een seksuele voorkeur ontwikkelen voor individuen die er hetzelfde uitzien als hun moeder, maar tegelijkertijd ook een 'afkeer' voor individuen met kenmerken die typisch zijn voor hun vader. In deze proeven groeiden jonge mannetjes op bij twee witte ouders. Bij de witte mutant is het uiterlijke verschil tussen mannetjes en vrouwtjes beperkt tot de snavelkleur. Volwassen mannetjes hebben een rode snavel en volwassen vrouwtjes een oranje snavel. Dat verschil kan worden gemanipuleerd door snavel te verven. Dieren die opgroeien bij een vader met oranje snavel en een moeder met rode snavel blijken een seksuele voorkeur te ontwikkelen voor individuen met een rode snavel. De voorkeurskleur wijkt daarbij nog sterker af van oranje dan het rood van de moeder waarbij ze zijn opgegroeid. Dit zou een verklaring kunnen zijn voor vormen van *supernormaliteit*, maar ook voor het optreden van *seksuele selectie*.

Supernormaliteit
Seksuele selectie

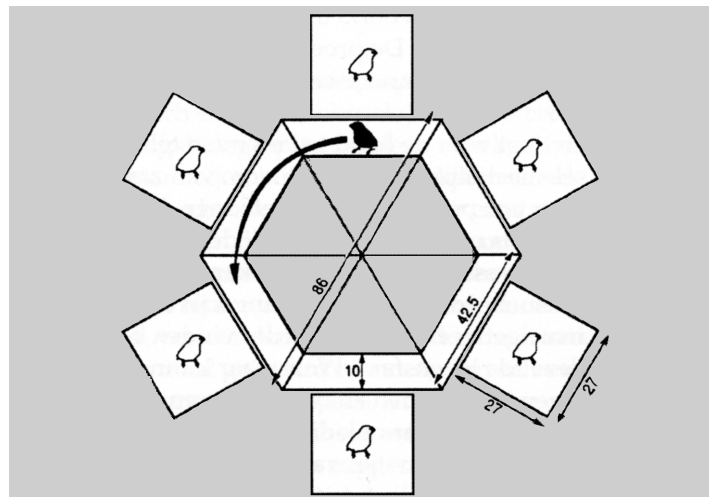
Zie hoofdstuk 4,
par. 2.4.

Zie hoofdstuk 12.

Geen generalisatie

Zie hoofdstuk 6,
par. 3.

Uit proeven met Japanse kwartels (Bateson, 1982) bleek dat de seksuele voorkeur gestuurd wordt door het uiterlijk van de ouders. Mannetjes en vrouwtjes toonden daarin een seksuele voorkeur voor enigszins verwante individuen van de andere sekse (volle neven of nichten) boven nauw verwante individuen (bekende en onbekende broers of zusters) en minder- of niet-verwante individuen. Deze uitkomst suggereert dat de ideale partner er een beetje anders moet uitzien dan het model waarmee op vroege leeftijd ervaring is opgedaan. Het verschil mag echter niet al te groot zijn. De verklaring die daarvoor werd aangevoerd is vooral functioneel. Een te grote overeenkomst zou kunnen leiden tot inteelt en een te geringe overeenkomst tot voorkeur voor individuen van andere soorten. Het mechanisme waardoor een dergelijke voorkeur totstandkomt, kan *niet* berusten op *generalisatie*. In dat geval zou de voorkeur voor nauwe verwanten minstens even hoog moeten zijn als die voor de wat minder verwante individuen. Kennelijk wordt het beeld van het model tamelijk precies bewaard. Dat kon worden bevestigd door proeven waarbij jonge zebrevinken eerst een maand werden verzorgd door het ene ouderpaar, en vervolgens nog eens een maand werden ondergeschoven bij een ander ouderpaar (Vos e.a., 1993). Als het uiterlijk van de beide pleegmoeders nogal verschilde (bijvoorbeeld de ene normaal en de andere wit) ontwikkelden de jonge mannetjes een voorkeur voor beide typen, maar niet voor typen die daar tussenin liggen. De proef werd onder andere gedaan in een 'Walletjes'-opstelling, waarin een mannetje een keuze kan maken uit diverse vrouwtjes (figuur 7.8).



FIGUUR 7.8 De 'Walletjes'-opstelling waarin een mannetje een keuze kan maken uit zes verschillende vrouwtjes

Naar: Vos e. a., 1993

Seksueel imprinten
en leren van zang
Gevoelige periode

Fixatie

Het is aannemelijk dat er een nauw verband bestaat tussen *seksueel imprinten* en het *leren van zang* (Baptista e.a., 1993). Beide processen worden gekenmerkt door een periode waarin het jonge dier extra *gevoelig* is voor de relevante prikkels uit de buitenwereld, de periode tussen het opdoen van de ervaring en de expressie van het gedrag kan in beide gevallen vrij lang duren, en zowel de seksuele voorkeur als de zang kan op een bepaalde leeftijd in meer of mindere mate *gefixeerd* raken. Verder vinden beide processen plaats in ongeveer dezelfde levensfase.

Antagonistisch
verband

antagonistisch =
tegengesteld

Weliswaar kunnen bij veel soorten beide seksen seksueel ingeprent worden en blijft het leren van zang in het algemeen beperkt tot de mannetjes. Dit verschil is echter nauwelijks steekhoudend omdat in het wild gevangen vrouwtjes van sommige vogelsoorten in staat zijn een herkenbaar liedje te zingen als ze met testosteron worden behandeld. Een opvallend verschil is dat jonge mannetjes hun moeder als model gebruiken voor het ontwikkelen van een seksuele voorkeur en hun vader voor het ontwikkelen van zang. Er zijn wat gegevens die erop wijzen dat de voorkeur voor het uiterlijk van de moeder gekoppeld is aan het vermogen om zang te leren van de vader. Mannetjes die een voorkeur hebben voor partners die veel op hun moeder lijken hebben ook uitstekend leren zingen. Er lijkt dus een 'antagonistisch' verband te bestaan tussen seksueel inprenten en het leren van zang. Beide processen kunnen dan worden toegeschreven aan één mechanisme, en opereren dus niet, zoals dikwijls gedacht is, onafhankelijk van elkaar.

5 Samenvatting

Bij het beschrijven van de ontwikkeling van gedrag zijn de begrippen *aangeboren* en *aangeleerd* weinig zinvol. Zij belemmeren verder onderzoek naar dat ontwikkelingsproces en verdoezelen dat een gedragskenmerk zich ontwikkelt zoals elk ander *fenotypisch kenmerk*. Dat gebeurt, zelfs al voor de geboorte, in een *wisselwerking* tussen erfelijke aanleg en omgeving, waarbij elk van de twee factoren even onmisbaar is.

Om de ontwikkeling van *complex gedrag* te begrijpen wordt dikwijls gezocht naar de *precursors* en *ontwikkelingsroutes*. Daarbij kan het accent worden gelegd op het *proces*, waarin mogelijk *essentiële leerprocessen* plaatsvinden door *sociale ervaring*. De tussenstadia worden dan beschouwd als noodzakelijke ontwikkelingsstadia. Het accent kan ook gelegd worden op de *doelmatigheid* van gedrag in elke ontwikkelingsfase. De procesbenadering overheerst. Doelmatigheid wordt echter niet uitgesloten. Speciale aandacht is besteed aan de *ontwikkeling van zang*, waarbij ervaring met *soortgenoten* en een *gevoelige periode* van belang zijn. In de zangontwikkeling kunnen *drie fasen* worden onderscheiden: *passief opnemen*, *vastleggen* en *oefenen*. Bij sommige soorten blijft de zang gedurende het hele leven *flexibel*, bij andere soorten *fixeert* het uiteindelijke zangpatroon (*uitkristalliseren*) rond de leeftijd van 1 jaar. Door onderzoek naar de *fysiologische aspecten* van de ontwikkeling van zang is een tamelijk duidelijk beeld ontstaan van de betrokken *hersengebieden*.

Eén van de belangrijkste *sociale banden* is die tussen jong en ouder. Bij nestvliedende vogels ontstaat die band direct na de geboorte door een leerproces dat bekend staat als *inprenten* (filial imprinting). Lorenz beschouwde dit als een *uniek leerproces*, dat *onomkeerbaar* is, gekoppeld is aan een *gevoelige periode* en een grote mate van *precisie* kent. Uit later onderzoek bleek dat inprenten alleen gradueel verschilt van andere leerprocessen. Een jong dier kan ook ingeprent worden op levenloze objecten, maar in het algemeen heeft het een *predispositie* waardoor inprenten op natuurlijke objecten *effectiever* verloopt. In de hersenen is een gebied gevonden waarin details zijn opgeslagen over het object waarop het dier ingeprent is. De predispositie wordt gereguleerd vanuit een geheel ander gebied. Een evenwichtige ontwikkeling van jonge apen en mensen hangt niet in de eerste plaats af van de band tussen jong en ouder, zoals Harlow aanvankelijk vermoedde. Sociale ervaring met leeftijdsgenoten blijkt nog belangrijker te zijn.

Bij de ontwikkeling van een *seksuele voorkeur* zijn twee aspecten van belang: de *eigen soort* en de *andere sekse*. Ook daarbij spelen *gevoelige perioden*, *predisposities* en *omgevingsfactoren* een rol. In de leerprocessen kan het *uiterlijk van de ouders* en het contrast tussen de vader en de moeder een belangrijke rol spelen. De ontwikkeling van een seksuele voorkeur blijkt in veel opzichten te verlopen zoals de ontwikkeling van zang.

Literatuur

- Baptista, L.F., D.A. Bell and P.W. Trail, 'Song learning and production in the white-crowned sparrow: parallels with sexual imprinting'. In: *Neth. J. Zool.* 43, 17-33, 1993.
- Bateson, P.P.G., 'How do sensitive periods arise and what are they for?' In: *Anim. Behav.* 27, 470-486, 1979.
- Bateson, P.P.G., 'Preferences for cousins in Japanese quail'. In: *Nature* 295, 236-237, 1982.
- Bolhuis, J.J. and R.C. Honey, 'Imprinting, learning and development: from behaviour to brain and back'. In: *Trends Neurosci.* 21, 306-311, 1998.
- Grijs, P., *Buikhuizen, dom en slecht*. Amsterdam, Vrij Nederland BV Weekbladpers, 1978.
- Groothuis, T.G.G., *On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull*. Groningen, Proefschrift, 1989.
- Groothuis, T.G.G., C.M. Eising and E. Le Gras, 'Hormooninjectie voor het kroost'. In: *Natuur & Techniek* 68-12, 36-38, 2000.
- Groothuis, T.G.G. and H. Schwabl, 'Determinants of within- and among-clutch variation in levels of maternal hormones in black-headed gull eggs'. In: *Funct. Ecol.* 16, 281-289, 2002.
- Harlow, H.F., 'Love in infant monkeys'. In: *Sc. Amer.* 200: 6, 68-74, 1959.
- Harlow, H.F. and M.K. Harlow, 'Social deprivation in monkeys'. In: *Sc. Amer.* 207: 6, 68-74, 1962.
- Horn, G., *Memory, imprinting and the brain*. Oxford, Clarendon Press, 1985.
- Horn, G., 'Visual imprinting and the neural mechanisms of recognition memory'. In: *Trends Neurosci.* 21, 300-305, 1998.
- Immelmann, K. *Einführung in der Verhaltensforschung*. Berlin, Parey, 1976.
- Jensen, A.R., 'How much can we boost IQ and scholastic achievement'. In: *Harvard Educat. Rev.* 39, 1-123, 1969.
- Kousbroek, R., *Ethologie en cultuurfilosofie*. Amsterdam, De Harmonie, 1972.
- Kovach, J., 'Constitution-environment interactions modelled by artificially selected colour preferences and imprinting in quail'. In: *Neth. J. Zool.* 43, 46-67, 1993.
- Kruijt, J.P., 'Ontogeny of social behaviour in Burmese junglefowl (*Gallus gallus spadiceus* Bonnaterre)'. In: *Behaviour, suppl.* 12, 1-201, 1964.
- Lorenz, K., 'Der Kumpan in der Umwelt des Vogels'. In: *J. f. Ornithol.* 83, 289-413, 1935.
- Nottebohm, F., 'The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds'. In: *Neth. J. Zool.* 43, 193-234, 1993.
- Oppenheim, R.W., 'Prehatching and hatching behavior: a comparative and physiological consideration'. In: Gottlieb, G. (ed.), *Behavioral embryology*. New York, Academic Press, 163-244, 1973.

Rogers, L.J., 'Light experience and asymmetry of brain function in chickens'. In: *Nature* 297, 223-225, 1982.

Thorpe, W.H., 'The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*'. In: *Ibis*, 100, 535-570, 1958.

Vos, D.R., J. Prijs and C. ten Cate, 'Sexual imprinting in zebrafinch males: A differential effect of successive and simultaneous experience with two colour morphs'. In: *Behaviour* 126, 137-154, 1993.

Blok 4

Functie en evolutie van gedrag

Van proximale naar ultieme factoren

1	Adaptatie	171
1.1	Voorbeelden gedragsadaptatie	171
1.2	Voetangels en klemmen	174
2	De economie van het individu	174
2.1	Kosten	174
2.2	Baten	175
2.3	Energiemetingen	175
2.4	Fitnessmetingen	177
3	Energie en voedsel	178
3.1	Korte-termijnbeslissingen van de spreeuw	179
3.2	Lange-termijnbeslissingen van trekvogels	184
4	Fitness en voortplanting	186
4.1	Partnerkeus en fitness	187
4.2	Voortplantingsstrategieën	191
5	Aanpassing tijdens de fylogenie	193
5.1	Het baltsgedrag van korhoenders	193
5.2	De satellietmannetjes bij kemphanen	195
5.3	Evolutie van broedzorg bij vogels	196
5.4	Broedzorg bij grote loopvogels	197
6	Samenvatting	200
	Literatuur	201

Van proximale naar ultime factoren

Het vrouwtje van de koekoek beschikt over eigenschappen die haar in staat stellen de zorg voor nakomelingen uit te besteden bij andere vogelsoorten (Davies en Brooke, 1988). De eieren worden gelegd in nesten van een pleegoudersoort, zoals kwikstaart, rietzanger, graspieper of gekraagde roodstaart. Een koekoeksvrouwtje is gespecialiseerd op één van die soorten, namelijk die waarbij ze ook zelf opgroeide. Ze zoekt een nest uit waarin nog wordt gelegd en verwijdt vaak één van de al aanwezige eieren. Het koekoeksei lijkt veel op die eieren, ongeveer even groot en met hetzelfde kleurpatroon, maar de jonge koekoek wijkt sterk af van de jongen van de pleegoudersoort. Omdat het koekoeksei korter bebroed hoeft te worden dan de eieren van de pleegoudersoort, is het koekoeksjong vaak de eerste die uitkomt. Spoedig daarna maakt het de mogelijke voedselconcurrenten onschadelijk. De eieren en de al uitgekomen jongen van de pleegouders worden over de rand van het nest naar buiten gekieperd (figuur 8.1). Dat heeft tot gevolg dat het koekoeksjong volgestopt wordt met al het voedsel dat naar het nest wordt gebracht, zodat het binnen enkele weken veel groter is dan de pleegouders (figuur 8.2).



FIGUUR 8.1 Jonge koekoek gooit ei uit het nest van een boompieper
Naar een foto van Eric Hoskin



FIGUUR 8.2 Volwassen graspieper voert een uitgevlogen jonge koekoek

Naar een foto van Eric Hoskin

Je zou je kunnen afvragen waarom deze pleegouders al die moeite doen. Waarom herkennen ze hun eieren niet beter? Waarom beginnen ze niet aan een nieuw nest nadat ze de koekoek hebben betrapt? Waarom gooien ze het afwijkende jong niet uit het nest zodra het uitkomt? Waarom blijven ze het koekoeksjong voeren wanneer het groter wordt dan henzelf?

De meeste pleegoudersoorten herkennen hun eieren wel degelijk. Een afwijkend koekoeksei wordt uit het nest gegooid of stuk gepikt. Het nest kan ook worden verlaten of er kan een nieuw nest over het verdachte legsel worden gebouwd. Meestal is de gelijkenis nogal frappant en wordt het koekoeksei geaccepteerd. In populaties van pleegoudersoorten die niet door koekoeken worden geparasiteerd, worden afwijkende eieren meestal wél geaccepteerd. Potentiële pleegouders zijn geneigd om hun nest op te geven als de koekoek opvallend te werk is gegaan. Als er gedurende 5 minuten een opgezette koekoek bij het nest wordt geplaatst, is de kans groot dat het daarna verlaten wordt. Een echte koekoek laat zich nauwelijks zien in de buurt van een nest. Het ei wordt in ongeveer 10 seconden gelegd, meestal heel stiekem, als beide pleegouders het nest hebben verlaten. Door het weghalen van een pleegouderei door de koekoek wordt het koekoeksei niet vaker geaccepteerd. Kennelijk worden de eieren niet geteld. Het weghalen heeft wel invloed op de kans dat de resterende eieren uitkomen. Als er te veel eieren in het nest liggen is het uitkomstsucces laag. Intrigerend blijft de vraag waarom de pleegouders dat afwijkende en reusachtige jong accepteren en met grote inzet voederen.

Wat is het geval? De koekoek maakt gebruik van een mechanisme van de pleegouder waardoor onder normale omstandigheden de verzorging van de eigen jongen bevorderd wordt. Het mechanisme bewerkstelligt dat oudervogels in het door hen gemaakte nest grote sperrende en krijgende bekken van jonge vogels volstoppen met lekkere hapjes. De koekoeksbek is een *supernormale* uitvoering van de bek van de jongen van de gastoudersoorten. Dat mechanisme is ontstaan door natuurlijke selectie. De selectiekracht die geleid heeft tot het ontstaan van dat mechanisme wordt

Supernormaliteit

Zie hoofdstuk 3, par. 2.4.

Ultieme factor = door natuurlijke selectie
Engels: ultimate

Proximale factor = mechanisme
Engels: proximate

Wapenwedloop

Proximaal: in- en uitwendige factoren

*Ultiem: overlevings- en voortplantingskansen, dus fitness
Adaptatie*

Fitness

Tegenschaduw

de *ultieme factor* genoemd. Het mechanisme zelf heet de *proximale factor*. In normale gevallen zijn die bekken altijd van eigen jongen. Jongen die nauwelijks sperren en lawaai maken zijn óf volledig verzadigd, óf sterk ondervoed en verzwakt en daardoor waarschijnlijk niet in staat om in leven te blijven. Voeren van die jongen zou in veel gevallen nadelige effecten kunnen hebben voor de overleving van de andere jongen. In de meeste gevallen zal dat proximale mechanisme er dus voor zorgen dat het voer wordt toebedeeld aan eigen hongerige, maar goed levensvatbare jongen. De koekoek parasiteert af en toe op dit mechanisme. In de meeste gevallen blijven de pleegoudersoorten gewoon voor eigen nakomelingen zorgen. Natuurlijke selectie heeft voor deze soorten echter nog geen passende oplossing geleverd tegen de enkele keer dat er een koekoeksei in hun nest terechtkomt. De eigen eieren worden beter herkend, maar de koekoek is eieren gaan leggen die beter lijken. Ongetwijfeld heeft natuurlijke selectie daarbij een rol gespeeld, maar noch de pleegouder, noch de koekoek heeft die '*wapenwedloop*' gewonnen.

In dit hoofdstuk wordt aandacht besteed aan het onderscheid tussen *ultieme* (evolutionaire) en *proximale* verklaringen voor gedrag (directe oorzaken). *Proximale factoren* worden onderzocht aan de hand van de relaties tussen gedrag en de *in- en uitwendige factoren* die het gedrag van een dier kunnen beïnvloeden. Dat is gebeurd in de voorafgaande hoofdstukken. *Ultieme factoren* worden onderzocht aan de hand van de relaties met *overlevings- en voortplantingskansen*, ofwel met de *fitness* van het dier. Eigenschappen die een positieve invloed hebben op deze fitness worden *adaptaties* genoemd. Daarvan worden verscheidene voorbeelden gegeven.

1 Adaptatie

Adaptaties zijn fenotypische eigenschappen (ook gedragskenmerken) waarvan de frequentie door natuurlijke selectie is toegenomen. Een adaptatie draagt bij aan de *fitness*: de geschiktheid om te overleven en om nakomelingen te produceren en groot te brengen.

1.1 VOORBEELDEN GEDRAGSADAPTATIE

Adaptaties in het gedrag hangen vaak duidelijk samen met morfologische kenmerken van het dier. Bijvoorbeeld, bij veel diersoorten zijn de lichaamsdelen die onder normale omstandigheden naar het licht worden toegekeerd tamelijk donker gekleurd. De delen die van het licht worden afgehouden zijn veel lichter van kleur. Onder normale omstandigheden valt er schaduw op de lichtste delen en lijkt het dier egaal van kleur. Voor het oog valt het dier weg tegen de achtergrond. De eigenschap komt ondermeer voor bij zoogdieren, vissen en insecten. Meestal is de rug donker en de buik licht, maar bij sommige soorten van vissen die met hun buik naar boven zwemmen is de rug het lichtste onderdeel. Dit principe van *tegenschaduw* draagt bij aan de camouflage en zou opgevat kunnen worden als een adaptatie tegen roofvijanden.

Hoe zou je dat kunnen aantonen?

Er moet dan worden bewezen dat individuen met het kenmerk beter beschermd zijn tegen vijanden dan individuen die het kenmerk missen maar er verder hetzelfde uitzien. Dat gaat niet zo makkelijk omdat bij de soorten met tegenschaduw, vrijwel alle individuen dat kenmerk bezitten.

predator =
roofvijand

Wel is het mogelijk om de kansen om door een predator gepakt te worden te vergelijken tussen individuen die een al dan niet normale houding ten opzichte van het licht aannemen (figuur 8.3).



FIGUUR 8.3 Tegenschaduw bij de hermelijnrups (*Cerura vinula*)

De rups links hangt in de normale rusthouding aan een takje, de rechter foto heeft betrekking op dezelfde rups, nadat deze met zijn rug naar het licht is gedraaid.

Naar foto's van Niko Tinbergen

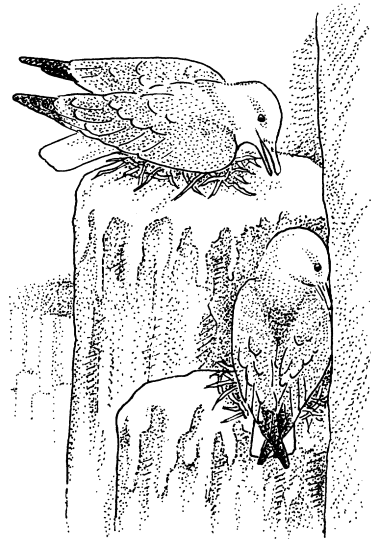
Het effect van de tegenschaduw gaat verloren wanneer de delen die onder normale omstandigheden van het licht afgewend zijn, naar het licht zijn toegekeerd. Het dier valt niet meer weg tegen de achtergrond en wordt ook veel opvallender voor predatoren. Dat is aangetoond in een proef waarin Vlaamse gaaien onbeweeglijke (dode) rupsen kregen aangeboden (De Ruiter, 1956). Sommige rupsen waren in de normale stand tegen takjes van hun voedselplant geplakt en sommige in de omgekeerde positie. De rupsen in omgekeerde positie (met de licht gekleurde delen naar het licht) werden altijd gevonden, de normale rupsen niet altijd of na langer zoeken.

Opvallende lege
eischalen

Een tweede klassiek voorbeeld van een gedragsadaptatie is het verwijderen van *eischalen* door kokmeeuwen na het uitkomen van de jongen. (Tinbergen e.a, 1962). De buitenkant van een lege eischaal is gecamoufleerd, maar de witte binnenkant trekt wel de aandacht. Vermoed werd dat door het wegbrengen van de lege eischaal het nest minder opvallend wordt gemaakt voor predatoren. Door het verwijderen van de lege eischalen zouden dus een groter aantal jongen in leven moeten blijven dan bij ouders die dit gedrag niet vertonen. De moeilijkheid bij het toetsen van deze hypothese is dat vrijwel alle meeuwen de lege eischalen wegbrengen. Het directe bewijs voor deze hypothese kan dus niet geleverd worden. Wat wel getoetst kan worden is de overleving van kunstmatige nesten in de buurt van de kolonie, dus kuultjes met wat nestelmateriaal en één of meer eieren die elders in de kolonie zijn verzameld, met of zonder lege eischalen. Zoals voorspeld werden de eieren in de nesten met een lege schaal veel sneller geroofd door kraaien en zilvermeeuwen dan die in de nesten zonder lege schaal. Bovendien bleek dat eieren met een lege schaal dichtbij sneller werden gevonden dan eieren met een lege schaal op grotere afstand. Er kan dus worden geconcludeerd dat het wegdragen van lege eischalen opgevat kan worden als een adaptatie tegen sommige predatoren.

*Nestelen tegen
steile rotsen*

Een derde klassiek voorbeeld van een gedragsadaptatie is beschreven voor drieteenmeeuwen. Deze broeden, net zoals de meeste andere meeuwensoorten, in kolonies. In tegenstelling tot die andere soorten, broeden ze op kleine uitsteeksels aan steile rotswanden (figuur 8.4). Het voortplantingsgedrag van drieteenmeeuwen verschilt in veel opzichten van dat van verwante soorten. Veel van de specifieke eigenschappen van de drieteenmeeuw kunnen worden opgevat worden als adaptaties voor het nestelen tegen de rotsen (Cullen, 1957).



FIGUUR 8.4 Drieteenmeeuwen op hun nesten

Naar: Tinbergen, 1959

Mannetjes proberen onmiddellijk na hun terugkeer in het broedgebied een geschikte nestplek op een rotsrichel te bezetten. Paarvorming vindt plaats op dat plekje en ook na de paarvorming wordt die plek vrijwel voortdurend bezet gehouden.

Zie hoofdstuk 3,
par. 4.1.

De beweegruimte voor een drieteenmeeuw op de nestplaats is minimaal. Veel van de sociale handelingen van verwante soorten, zoals de *ontmoetingsceremonie van de kokmeeuw*, zouden daar niet uitgevoerd kunnen worden. De paarvormingsrituelen en ontmoetingsceremonies van drieteenmeeuwen bevatten dan ook veel meer statische componenten dan die van de andere meeuwensoorten. Drieteenmeeuwen vechten niet zoals andere meeuwen, maar pakken hun tegenstander bij de snavel en proberen hem dan door te wrikken de rots af te duwen. De beperkte ruimte levert nogal wat risico's op voor het legsel en de jongen. Door één verkeerde beweging kan het ei of het jong naar beneden vallen. Dat gevaar wordt ingeperkt door een diepe nestkom die met veel zorg wordt gemaakt. Ook beginnen de jongen laat met vlieg oefeningen, waarbij ze zich altijd naar de rotswand richten. Er wordt nooit gevochten onder de kuikens. Het voordeel van het leven op de rotsen is de kleine kans om door een grondpredator zoals een vos of bunzing gepakt te worden. Het ontbreken van dat risico heeft waarschijnlijk ook consequenties gehad voor het gedrag en andere eigenschappen. De drieteenmeeuw is niet schuw, laat zelden alarmgeluiden horen, heeft niet-gecamouflerde kuikens en draagt geen lege eischalen weg.

1.2 VOETANGELS EN KLEMMEN

Ontstaan

Handhaving

Adaptaties zijn *ontstaan* in het verleden, dikwijls het verre verleden. De kennis over de selectiekrachten die in dat verleden werkzaam waren is beperkt. Met experimenten kan alleen worden nagegaan welke selectiekrachten een rol spelen bij de *handhaving* van eigenschappen. Het is niet uitgesloten dat de eigenschappen door andere selectiekrachten zijn *ontstaan*. Bijvoorbeeld, het wegdragen van eischalen zou kunnen zijn *ontstaan* bij een verre voorouder van onze moderne vogels. Sommige primitieve vogelsoorten legden eieren met een zeer dikke kalkschaal. Als er over zo'n ei een lege dop schoof, konden de kansen voor het nog niet uitgekomen kuiken wel eens verkeken zijn. Dat zou de selectiefactor kunnen zijn geweest die leidde tot het *ontstaan* van het wegdragen van eischalen bij vogels. De betekenis van die factor verminderde toen in de loop van de evolutie de eischalen dunner werden. Bij soorten met een nest in het open veld ging het belang van een goede camouflage domineren. Uit de experimenten blijkt dat die factor een rol speelt in de *handhaving* van de eigenschap bij sommige vogelsoorten. Immers, ouders die de eischalen niet wegbrengen, lopen een grotere kans op nestroof.

2 De economie van het individu

Hulpbronnen

Kosten en baten
Optimaliseren

Zie hoofdstuk 2.

Ook de manier waarop een individu zijn *hulpbronnen* exploiteert kan worden opgevat als een adaptatie. Daarbij gaat het op korte termijn over de manier waarop voedsel wordt gezocht en de hoeveelheid energie die daarbij wordt opgenomen. Meer in detail kan ook worden gekeken naar de specifieke voedingsbestanddelen. Uiteraard kost het voedselzoeken ook energie. Op langere termijn zijn er meer factoren van belang, zoals het tijdstip waarop het dier zich gaat voortplanten, de hoeveelheid energie die aan de voortplanting wordt besteed en de locatie waar het dier zich tijdelijk of permanent vestigt. Door natuurlijke selectie zijn individuen die hun hulpbronnen optimaal exploiteren in het voordeel bij individuen die dat niet doen. Daarom verwacht men dat de verdeling tussen de *kosten en baten* van gedrag zodanig is dat een maximale fitness wordt bereikt. Dat verschijnsel wordt *optimaliseren* genoemd. Dat houdt niet noodzakelijkerwijs in dat een dier zuinig omgaat met zijn hulpbronnen, maar wel dat grote investeringen alleen worden gedaan wanneer de verwachte baten dat kunnen rechtvaardigen. Bijvoorbeeld, het *bidden* van een torenvalk is een voedselzoekstrategie die relatief veel energie kost, vooral als er vrijwel geen wind is. Een torenvalk bidt alleen bij matige wind, kennelijk zolang de vliegkosten ruimschoots gecompenseerd worden door het jaagsucces.

Valuta

Bij het onderzoek van kosten en baten van gedrag is het belangrijk dat alle posten worden uitgedrukt in dezelfde '*valuta*'. De meest gebruikelijke daarbij is *energie* (Joule of calorie) voor berekeningen binnen termijnen die aanzienlijk korter zijn dan de generatieduur van de betreffende diersoort. Voor berekeningen over langere termijnen is de *fitness* (aantal nakomelingen) de aangewezen rekeneenheid.

2.1 KOSTEN

Energie

Ieder levend organisme gebruikt *energie* voor het verrichten van allerlei levensfuncties. Het energiebudget van een dier wordt besteed aan een aantal verschillende posten. Het totale gebruik is de som van de energie

metabolisme =
stofwisseling

nodig voor het *rustmetabolisme*, voor het handhaven van een constante lichaamstemperatuur (*temperatuurregulatie*), voor de *activiteit*, en eventueel voor *groei*, *verteren* van voedsel, *voortplanting*, enzovoorts. Deze kosten van gedrag hebben betrekking op het energiegebruik dat nodig is voor activiteit.

Kansen

Behalve de redelijk goed voorspelbare energetische kosten van gedrag kunnen er verscheidene kosten worden aangegeven, waarvan alleen de kans, dat ze zich zullen voordoen, kan worden voorspeld. Bijvoorbeeld, de *kansen* om door een predator gepakt te worden, om nakomelingen te verliezen of om lichamelijk letsel op te lopen, hangen ten nauwste samen met het gedrag dat wordt uitgevoerd. De hoogte van deze kosten kan meestal niet gemakkelijk in eenheden van energie worden weergegeven. Deze kosten houden vooral verband met de *fitness* van het dier.

Fitness

2.2 BATEN

Energie
Planten: zonne-energie

Ieder levend organisme moet op de een of andere manier *energie* vastleggen om de noodzakelijke levensfuncties te verrichten. Bij veel *planten* is dat zonne-energie. Vastleggen van die energie vindt plaats door middel van koolstofdioxide-assimilatie en de opname van mineralen uit de bodem. Deze baten kunnen meestal nauwkeurig worden afgeleid uit de eigenschappen van de plant, de sterkte van het zonlicht en de samenstelling van de bodem. Bij *dieren* is voedsel de energiedrager. Het gaat daarbij om organische moleculen van plantaardige of dierlijke oorsprong, om delen van planten of dieren of om complete organismen. De baten van het verzamelen van voedsel zijn meestal niet nauwkeurig te voorspellen en worden daarom bij voorkeur omschreven met de kans op het vinden van geschikt voedsel.

Dieren: voedsel

Fitness

Naast de baten die van belang zijn voor de energievoorziening van een individu (voedsel, water en zonnewarmte), kunnen er baten worden onderscheiden die een andere rol spelen voor de *fitness* van het dier. Daaronder valt vanzelfsprekend de groei van de nakomelingen door de overdracht van voedsel, maar ook het slagen van een ontsnapping voor een roofvijand, het positieve effect van het beschermen van de nakomelingen én het verwerven van een voortplantingspartner. Het belang van deze baten is moeilijk weer te geven in eenheden van energie.

2.3 ENERGIEMETINGEN

Kosten

Voor het meten van de afzonderlijke kosten en baten van handelingen is men in veel gevallen aangewezen op energiemetingen. Bij de bepaling van de *kosten* van gedrag kan worden gekozen uit verschillende methoden.

Calorimetrie

Zuurstofgebruik

De meest directe methode berust op het meten van de warmteproductie: *directe calorimetrie*. Bij vrij levende dieren is de variatie in warmteafgifte niet erg gemakkelijk te meten. Daarom wordt meestal gebruik gemaakt van methoden die berusten op *indirecte* calorimetrie. Eén van de meest betrouwbare methoden daarvoor is gebaseerd op het *zuurstofgebruik* en/of de koolstofdioxideafgifte door een dier. Daartoe wordt het dier opgesloten in een kleine ruimte waar lucht instroomt met een bekende samenstelling. Van de uitstromende lucht wordt het zuurstof- en/of koolstofdioxidegehalte gemeten. Deze methode verschaft een maat die

rechtstreeks verband houdt met het energiegebruik van het dier. Een nadeel van deze methode is dat plotselinge veranderingen in het zuurstofgebruik van het proefdier pas na enige tijd worden opgemerkt. Dat interval hangt af van het volume van de ruimte waarin het dier zich bevindt en van de doorstroomsnelheid. Een ander nadeel is dat de veranderingen in de registraties veel geleidelijker verlopen dan in werkelijkheid. De methode wordt daarom vooral toegepast voor metingen van het energiegebruik tijdens rust bij verschillende omgevingstemperaturen. Geschikt voor het analyseren van energiegebruik bij kortdurende handelingen is deze methode nauwelijks.

Isotopen:
'Zwaar' water

isotoop = atoom met
zelfde aantal
protonen maar
verschillend aantal
neutronen

Een tweede methode is gebaseerd op de omzetting van water dat gemerkt is met twee stabiele isotopen ('zwaar' water: waterstof met atoommassa 2 en zuurstof met atoommassa 18). Daartoe moet het proefdier tweemaal gevangen worden. De eerste keer wordt een kleine hoeveelheid van het dubbel gemerkte water ingespoten. De tweede keer wordt een bloedmonster genomen voor de bepaling van het resterende gehalte aan zuurstof- en waterstofisotopen in de lichaamsvloeistof. De snelheid van de omzetting van de zuurstof- en waterstofatomen uit de lichaamsvloeistof hangt af van het energiegebruik van het proefdier. Het zuurstofisotoop verlaat het lichaam via uitgedemd koolstofdioxide en uitgescheiden water, het waterstofisotoop alleen via uitgescheiden water. Uit de analyse van bloedmonsters blijkt met vrij grote nauwkeurigheid hoeveel energie gebruikt is tussen de beide vangsten. In tegenstelling tot de vorige, is deze methode geschikt voor energiemetingen aan vrij levende proefdieren. Voor het analyseren van energiegebruik bij kortdurende handelingen is ook deze methode ongeschikt.

Circulatiesnelheid

Een derde methode maakt gebruik van het verband tussen de *circulatiesnelheid* van het bloed en het energiegebruik. De circulatiesnelheid is een maat voor de zuurstofafgifte aan de weefsels. De hartslagfrequentie is een maat voor de circulatiesnelheid. Deze kan door middel van minizendertjes bij vrij levende dieren worden geregistreerd. Deze methode heeft het voordeel dat veranderingen in het energiegebruik vrijwel onmiddellijk leiden tot veranderingen in de circulatiesnelheid. Daarom is deze methode ook geschikt voor het analyseren van energiegebruik bij kortdurende handelingen. Een nadeel van de methode is dat de circulatiesnelheid door verschillende factoren wordt beïnvloed, die niet allemaal even makkelijk te meten zijn. Behalve de hartslagfrequentie levert bijvoorbeeld ook het hartslagvolume een bijdrage aan de circulatiesnelheid. De methode heeft daarom een beperkte betrouwbaarheid.

Afzonderlijke
handelingen
Tijdsbudgetten

Voor het bepalen van de kosten van *afzonderlijke handelingen* kan het nuttig zijn om te beschikken over *tijdsbudgetten* van de dieren waarvan het energiegebruik gemeten wordt. Een tijdsbudget is een weergave van de verdeling van de tijd over verschillende activiteiten of handelingen. Voor het opstellen van tijdsbudgetten moet het gedrag van de proefdieren gedurende lange tijd geregistreerd worden. Door een groot aantal energiemetingen met de daarbij behorende tijdsbudgetten te vergelijken, kunnen in veel gevallen de kosten van de afzonderlijke activiteiten door extrapolatie benaderd worden.

Baten
Voedsel

Voor een bepaling van de *baten* van gedrag moet worden gemeten hoeveel bruikbare energie het dier door dat gedrag overhoudt. Opname van energie geschiedt voornamelijk door middel van *voedsel*. De hoeveelheid

asvrij drooggewicht
= drooggewicht min
as na verbranding

bruikbare energie in voedsel kan worden benaderd door de totale energie-inhoud van het voedsel te verminderen met de energie-inhoud van de uitscheidingsproducten. Een ruwe maat daarvoor kan worden verkregen aan de hand van *het asvrije drooggewicht* van het voedsel. Soms worden directe metingen gedaan aan de vrijkomende energie bij verbranding van voedsel, keutels en braakballen.

2.4 FITNESSMETINGEN

Maximale fitness

Optimaal gedrag leidt per definitie tot een *maximale fitness*. Om inzicht te krijgen in het veronderstelde proces van optimalisatie zouden de kosten en baten van gedrag dus bij voorkeur in fitness-eenheden moeten worden gemeten. Nu is 'fitness' een begrip waarvan eigenlijk geen operationele definitie is te geven. Een enigszins betrouwbare benadering van de fitness van een dier, het totale voortplantingssucces, kan pas aan het eind van zijn leven worden gegeven. Hierdoor wordt het vrijwel onmogelijk om de afzonderlijke kosten en baten van gedrag weer te geven in fitness-eenheden. Toch is men voor het beschrijven van de kosten en baten van sommige handelingen aangewezen op die fitnessbenadering. Dat geldt bijvoorbeeld voor gedrag dat risico's oplevert voor het eigen leven of voor dat van de nakomelingen, of voor gedrag waardoor de kansen op voortplanting veranderen.

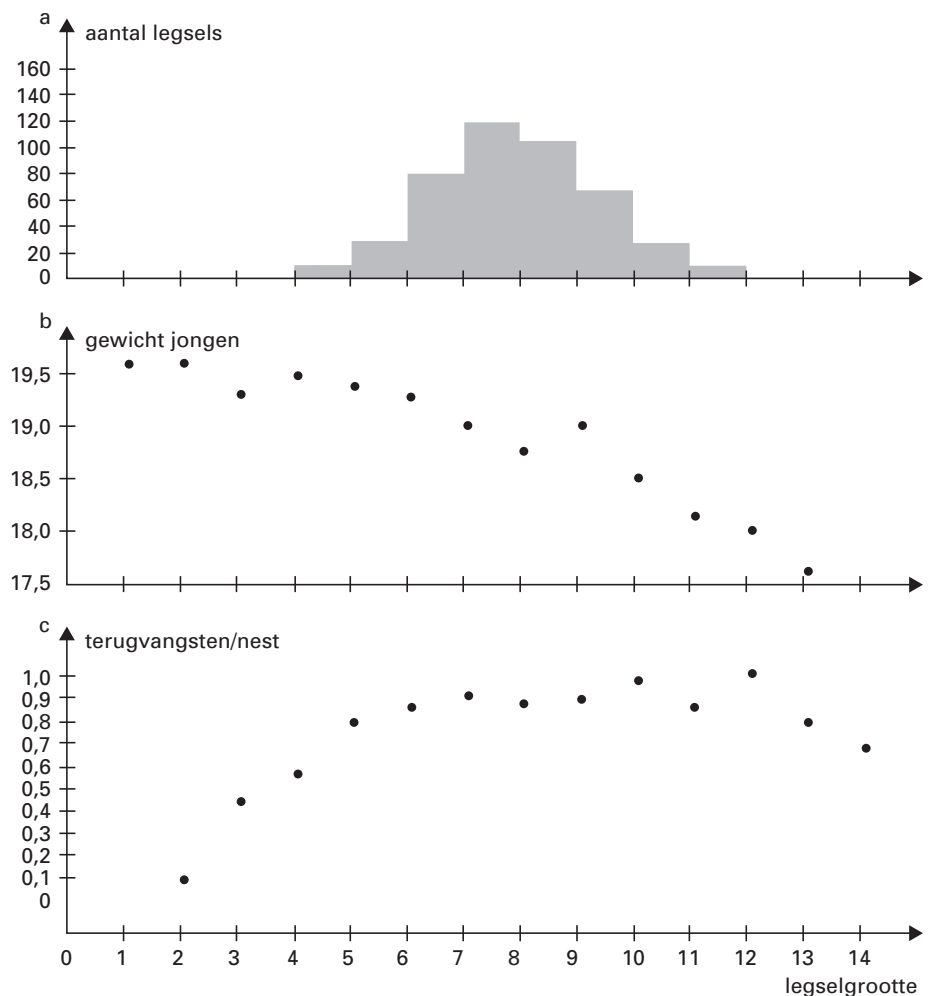
Strategie

Wanneer het gaat om de gecombineerde effecten van kosten en baten, kan een fitnessmeting ook zin hebben. Dieren die verschillen in gedrag, kunnen bijvoorbeeld ook verschillen in voortplantingssucces vertonen. Fitnessvergelijkingen leveren weinig of niets op wanneer het gaat om een verschil in één detailhandeling. Ze zijn vooral nuttig wanneer het gaat om een verschil in een programma van handelingen, of *strategie*, zoals het leggen van een bepaald aantal eieren, het specialiseren op een bepaalde prooi-soort of het aangaan van een bepaald type paarband.

*Legselgrootte
Voortplantings-
snelheid*

meer eieren, maar
lagere fitness!

Het is vooral David Lack (1954) geweest, die de aanzet heeft gegeven voor het trekken van fitnessvergelijkingen. Hij onderzocht de invloed van verscheidene factoren op de overlevingskansen van jonge vogels. De factor *legselgrootte*, of meer in het algemeen de *voortplantingssnelheid*, speelde daarbij een centrale rol (Lack, 1968). Het verband tussen legselgrootte en fitness blijkt onder meer uit een langdurig onderzoek aan de koolmees in Nederland en Engeland (figuur 8.5, blz. 178). Legselgrootte kan vrij sterk variëren (a). Grote legsels kunnen bijna even goed bebroed worden als middelmatige en kleine legsels. Het voeren van de jongen in grote legsels levert echter problemen op. De jongen uit de grootste legsels hebben bij het uitvliegen meestal een lager lichaamsgewicht dan de jongen uit middelmatig grote en kleine legsels (b). Jongen die bij het uitvliegen licht zijn, worden veel minder vaak aan het eind van de zomer teruggevangen dan zwaardere jongen. Er treedt dus waarschijnlijk een grotere sterfte op onder de lichte jongen dan onder de zwaardere jongen. De sterftekans wordt in belangrijke mate bepaald door het aantal jongen dat verzorgd moet worden (c). Dat kon worden aangetoond door het aantal jongen in een nest experimenteel te vergroten of te verkleinen. Die sterftekans kan zo'n belangrijke rol gaan spelen, dat er van de zeer grote legsels minder jongen worden teruggevangen dan van de middelmatige legsels. Dat betekent dus dat de fitness van vrouwtjes die zeer grote legsels produceren lager is dan die van vrouwtjes met middelmatige legsels.



FIGUUR 8.5 Variatie in legselgrootte (a) en de relatie tussen legselgrootte en gewicht (gram) bij uitvliegen (b) en tussen legselgrootte en aantal terugvangsten per nest (c) bij koolmezen

Naar: Perrins, 1965

3 Energie en voedsel

Optimaliseren

Korte termijn

Optimaliseren is een belangrijke invalshoek bij het onderzoek van gedrag dat te maken heeft met het zoeken en verzamelen van voedsel. Daarbij kunnen tal van beslissingen van het dier belangrijk zijn. Op de *korte termijn* zijn dat (1) de keuze van het soort voedsel, (2) de keuze van de aard van het voedsel, bijvoorbeeld prooigrootte, (3) de keuze van de plaats om te zoeken, (4) de keuze van het tijdstip om te zoeken en (5) de hoeveelheid voedsel om te transporteren.

Jaarcycli

Levenscycli

Vogeltrek

In de afgelopen jaren is een steeds grotere belangstelling ontstaan voor de energetische component van complete *jaarcycli* en zelfs van *levenscycli*. Vooral het onderzoek aan *vogeltrek* krijgt belangrijke impulsen door deze energetische benadering. Bij veel diersoorten, vooral vogels, speelt de voortplanting zich af in een gebied waar op dat tijdstip een grote hoeveelheid voedsel aanwezig is. Die is ruim voldoende voor de ouders en hun snel opgroeiende nakomelingen. Buiten de voortplantingsperiode is het voedselaanbod in het gebied ontoereikend. Zowel ouders als jongen

Langere termijn

moeten dan een ander gebied opzoeken om te kunnen overleven. De patronen hierin hangen voor een belangrijk deel samen met de jaarlijkse periodiciteit in het klimaat. Voortplanting vindt plaats in een gebied waar gedurende het voorjaar en de zomer erg veel voedsel kan worden gevonden. De rest van het jaar wordt doorgebracht in gebieden met wat constantere voedselproductie. De energetische baten in deze laatste gebieden moeten in ieder geval voldoende zijn voor het normale onderhoud, waaronder de rui bij veel vogels, plus het opbouwen van een reserve voor de reis terug naar het voortplantingsgebied. De weg die daarbij in de ruimte wordt afgelegd, kan bij sommige vogelsoorten bijzonder groot zijn, tot tienduizenden kilometers per jaar. Voor de *langere termijn* zal een dier dus ook beslissingen moeten nemen over (6) de verblijfplaats, (7) het opbouwen van reserves, (8) migratie en (9) andere activiteiten die veel energie kosten.

Veel van de beslissingen voor de korte termijn zijn onderzocht op Schiermonnikoog bij spreeuwen die voor hun jongen zorgen (Tinbergen, 1981). Veel van de beslissingen voor de langere termijn zijn onderzocht bij kanoetstrandlopers (Piersma, 1994) en andere trekvogels. Beide voorbeelden worden nader uitgewerkt

3.1 KORTE-TERMIJNBESLISSINGEN VAN DE SPREEUW

Spreeuwen zijn stads- en plattelandsvogels die zich onder een breed scala van ecologische omstandigheden kunnen handhaven. Een spreeuw weegt ongeveer 75 g en leeft van dierlijk en plantaardig voedsel. De jongen in het nest krijgen vooral larven van insecten te eten, waaronder rupsen. Berucht is de spreeuw in het begin van de zomer vanwege het plunderen van kersenboomgaarden. Rond het eind van de zomer en het najaar valt de spreeuw op door de enorme groepen die als samenhangende formaties door de lucht zwenken. Zo'n groep krijgt van menselijke bewoners zelden een gastvrij onthaal op de plaats waar massaal neergestreken wordt.

Keuze van het soort voedsel

Zie ook het onderdeel 'spreeuwen' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.

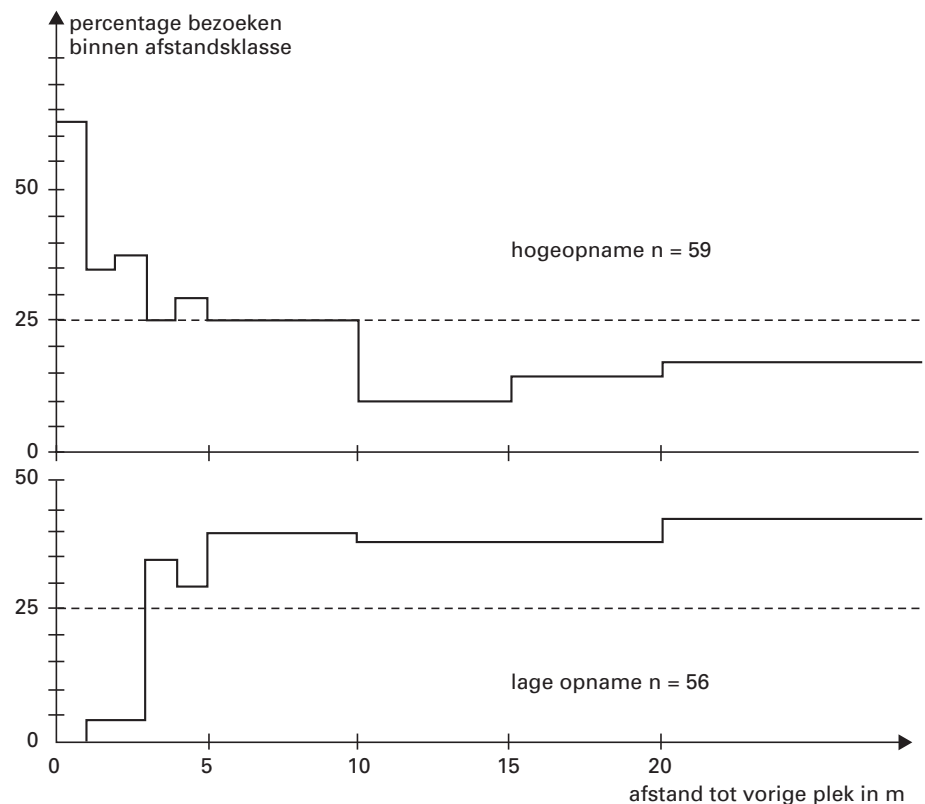
De spreeuwen van Schiermonnikoog voeren hun jongen voornamelijk met twee prooi-soorten: emelten (*Tipula paludosa*), dat zijn de larven van langpootmuggen, en bruine rupsen (*Cerapteryx graminis*). De emelten, die vooral in de graszode van de weilanden in de polder voorkomen, worden in grote hoeveelheden dichtbij de nesten gevonden. Voor de rupsen, die in de ruigten van de kwelder voorkomen, moet veel verder worden gevlogen en veel langer worden gezocht. De energetische kosten voor een spreeuw om één bruine rups te verzamelen, zijn dus aanmerkelijk hoger dan de energetische kosten om één emelt te verzamelen. De energetische baten van een bruine rups zijn vrijwel gelijk aan die van een emelt. Toch bestaat een zeer belangrijk deel van het voedsel van jonge spreeuwen uit bruine rupsen. Dat betekent dat de spreeuw *geen optimale balans* handhaaft tussen energetische inkomsten en uitgaven.

Wanneer bij de jongen de behoefte aan voedsel toeneemt, kan een spreeuw overschakelen op een dieet met verhoudingsgewijs minder bruine rupsen. Het experimentele bewijs hiervoor kan worden verkregen door extra (hongerige) jongen toe te voegen aan het nest. Bij dergelijke ingrepen kan een spreeuw voor langere tijd overschakelen op een dieet dat uitsluitend uit emelten bestaat. In dat geval lijkt het dier dus wel een optimale balans te handhaven tussen energetische inkomsten en uitgaven. Het langdurig voederen met uitsluitend emelten heeft echter

*Keuze van de plaats
om te zoeken*

grote nadelen. De jongen krijgen stoornissen in de ingewanden, het nest raakt vervuild en de kans op sterfte neemt aanzienlijk toe. Kennelijk ontbreken er bepaalde essentiële stoffen in een dieet van uitsluitend emelten. De voorkeur voor bruine rupsen zou daarom kunnen worden uitgelegd als een mechanisme voor de handhaving van de kwaliteit van de voeding voor de jongen door een optimale balans tussen de inkomsten en uitgaven, gemeten in *fitness-eenheden*.

Bij het zoeken naar emelten landen spreeuwen bij voorkeur op plekken met hoge dichtheden van deze prooi-soort. Proeven in het laboratorium hebben aangetoond dat deze voorkeur in ieder geval gedeeltelijk berust op leerprocessen. De snelheid van de voedselopname op een bepaalde plaats zou één van de belangrijkste factoren kunnen zijn bij dergelijke leerprocessen. Op grond van die *opnamesnelheid* zou het dier een redelijke voorspelling kunnen maken over de kans op succes bij volgende foerageertrips. De opnamesnelheid kan sterk variëren. Bijvoorbeeld, voor een bepaald individu lag deze bij 25% van de bezoeken aan de polder beneden de 1.88 emelten per minuut (laag) en bij 25% van de bezoeken boven de 3.15 emelten per minuut (hoog). Er bleek een frappant verband te bestaan tussen die opnamesnelheid en de plaats waar de spreeuw voor de volgende foerageertrip landde. Na bezoeken met een hoge opnamesnelheid landde de spreeuw bij het volgende bezoek op veel kortere afstand van de plaats van het vorige bezoek (figuur 8.6) dan na bezoeken met een lage opnamesnelheid.

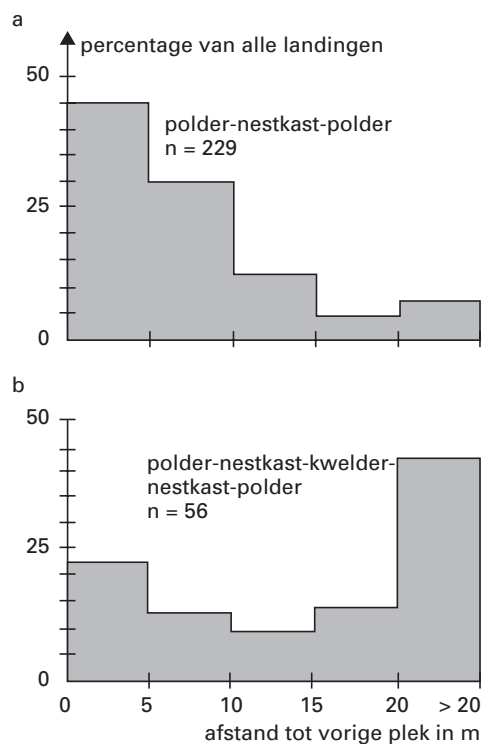


FIGUUR 8.6 Afstand tussen vorige opvliegplaats en volgende landingsplaats afhankelijk van de opnamesnelheid bij voedselzoekende spreeuwen

Aangegeven staat welk percentage van alle landingen binnen een bepaalde afstandscategorie werden uitgevoerd door spreeuwen die daarvoor een hoge of een lage opnamesnelheid hadden.

Naar: Tinbergen, 1981

Terugkeren naar plaatsen waar de opnamesnelheid hoog was levert aanvankelijk veel op. Het gebied kan echter uitgeput raken. Dit mechanisme leidt niet tot het vinden van nieuwe plaatsen met een hoge dichtheid aan voedsel. Een optimale plaatskeuze bij het zoeken naar voedsel moet daarom ook gekenmerkt worden door een neiging om de voedseldichtheid op onbekende plekken te exploreren. Bij een tijdelijk grote behoefte aan voedsel zal het dier zich vooral moeten richten op bekende plaatsen met een hoge voedseldichtheid, bij een tijdelijk wat minder grote behoefte aan voedsel kan de aandacht van het dier wat meer verlegd worden naar onbekende plaatsen. Het gedrag van de spreeuwen op Schiermonnikoog is hiermee in overeenstemming. Twee opeenvolgende foerageertrips voor emelten in de polder liggen bijna altijd dicht bij elkaar (figuur 8.7a). Opeenvolgende bezoeken aan de polder suggereren dat er grote behoefte is aan voedsel. De spreeuw maximaliseert de hoeveelheid energie die wordt aangevoerd. De spreeuw kan ook tussen twee foerageertrips in de polder een bezoek aan de kwelder brengen om een rups te zoeken. In dat geval liggen beide trips in de polder meestal niet dicht bij elkaar (figuur 8.7b). Bezoeken aan de kwelder suggereren dat er minder behoefte is aan voedsel. De spreeuw heeft tijd om hoogwaardige voedingsstoffen aan te voeren en om het voedselgebied beter te exploreren.



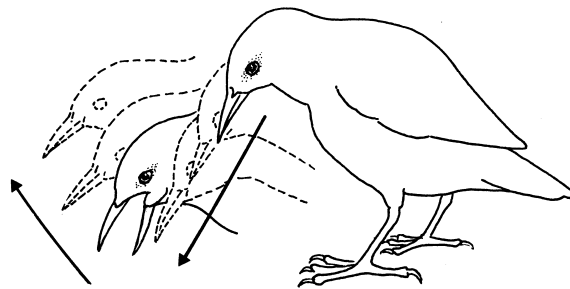
FIGUUR 8.7 Afstand tussen vorige opvlieplaats en volgende landingsplaats in de polder na een bezoek aan de nestkast (a) en na een tussenliggende foerageertocht naar de kwelder (b)

Aangegeven staat welk percentage van delandingen binnen elk van de afstandscategorieën plaatsvond.

Naar: Tinbergen, 1981

*Hoeveelheid voedsel
per bevoorradings-
vlucht*

Spreeuwen die voedsel voor hun jongen verzamelen, kunnen in één vlucht ongeveer 5-8 emelten naar het nest transporteren. Dat gebeurt alleen wanneer de emelten open en bloot op de bodem liggen. Gewoonlijk zitten de emelten in de grond en zoeken de spreeuwen door met de snavel in de grond te boren, te sperren en langs de snavelranden in het gaatje te turen (figuur 8.8). In dat geval worden vrijwel altijd minder emelten naar het nest gebracht. Bij deze zoektechniek moet de spreeuw eerder gevangen prooien tijdelijk opzij leggen. De tijd die nodig is voor het zoeken naar een tweede emelt is daardoor groter dan de tijd die gemiddeld wordt besteed aan zoeken naar de eerste emelt. Bovendien loopt de spreeuw het risico dat een opzij gelegde emelt terugkruipt in de bodem of wordt afgepakt.

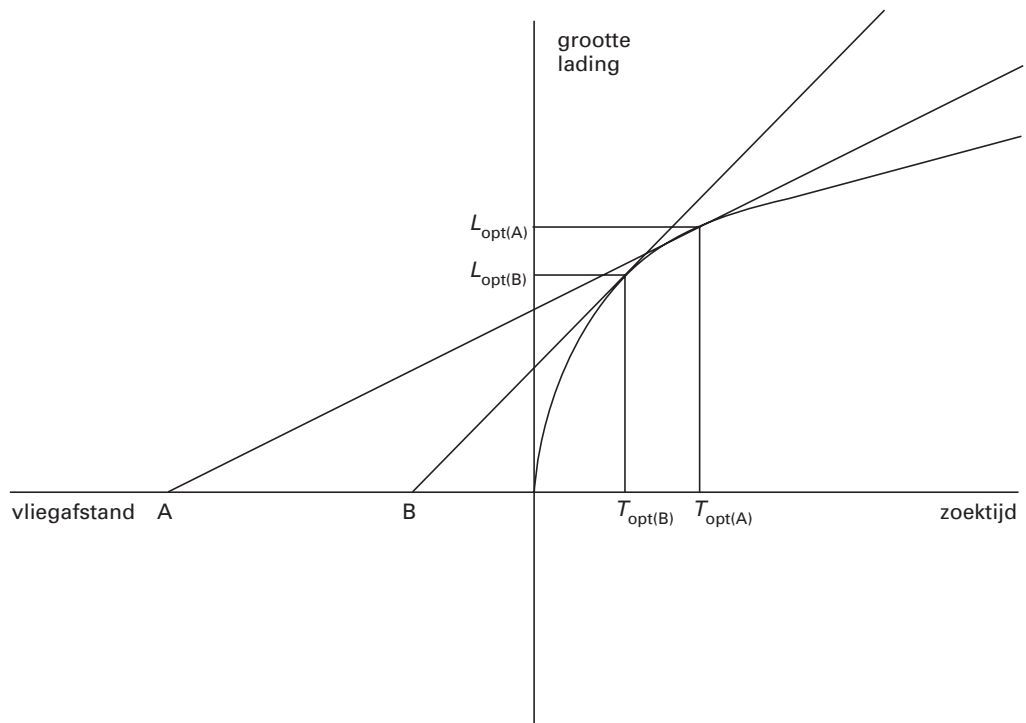


FIGUUR 8.8 Zoektechniek van een spreeuw

De sperbeweging wordt in de bodem of vegetatie gemaakt. De volledige beweging duurt minder dan een seconde.

Naar: Tinbergen, 1981

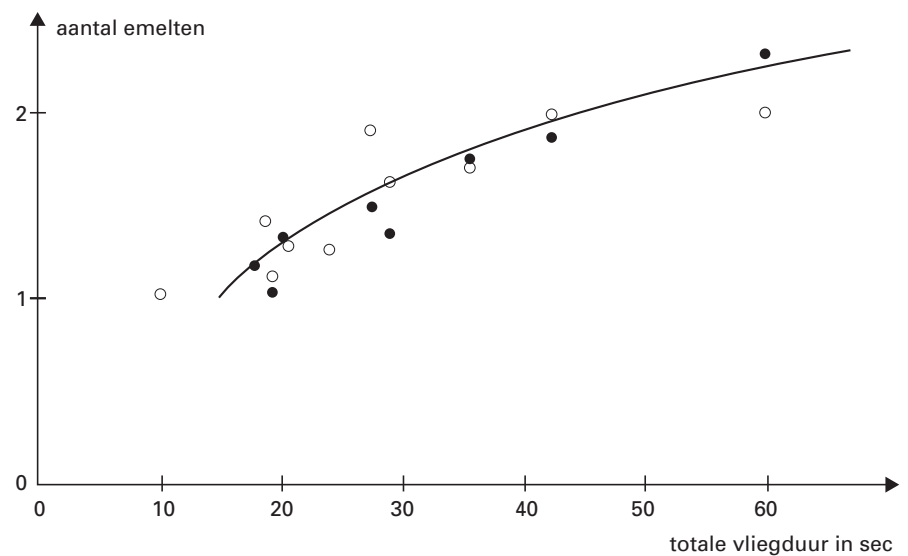
De kosten van een bevoorradingsvlucht worden bepaald door de afstand die moet worden gevlogen en de tijd die wordt besteed aan zoeken. De vliegafstand is een constante, de gemiddelde zoektijd per emelt neemt toe met het aantal emelten per vlucht. Het verband tussen deze kosten en de baten voor de nakomelingen kan grafisch worden weergegeven (figuur 8.9). De optimale te transporteren hoeveelheid emelten wordt gegeven door het punt waar de lijn vanuit de gegeven vliegafstand de kromme raakt die het verband aangeeft tussen zoektijd en opbrengst. Bij een grote vliegafstand (A) zou een grote hoeveelheid voedsel verzameld moeten worden ($L_{\text{opt}(A)}$), dus tamelijk veel tijd in het voedselgebied ($T_{\text{opt}(A)}$). Bij een korte vliegafstand zou een kleinere hoeveelheid voedsel verzameld moeten worden ($L_{\text{opt}(B)}$), dus weinig tijd in het voedselgebied ($T_{\text{opt}(B)}$). Het gedrag van de spreeuwen in het veld is hiermee in overeenstemming (figuur 8.10).



FIGUUR 8.9 Optimale duur van foerageertrip en optimale grootte van de lading in samenhang met de vliegafstand

Deze optimale waarden worden afgeleid met de raaklijn op de curve die het verband aangeeft tussen zoektijd en opbrengst (cumulatieve opname). Bij een grote vliegafstand (A) leidt dit tot een lange foerageertijd ($T_{\text{opt(A)}}$) en een grote lading ($L_{\text{opt(A)}}$), bij een kleine vliegafstand (B) leidt dit tot een kortere foerageertijd ($T_{\text{opt(B)}}$) en een kleinere lading ($L_{\text{opt(B)}}$).

Naar: Charnov en Orians, 1973



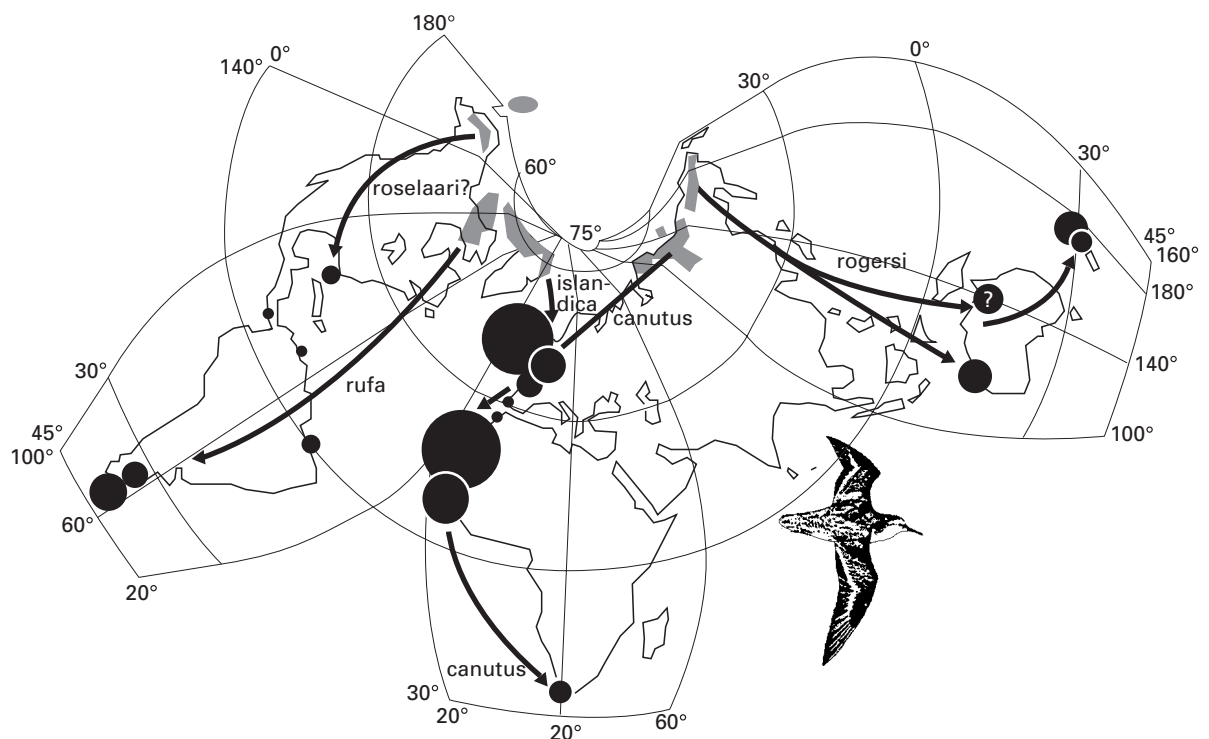
FIGUUR 8.10 Verband tussen vliegduur en grootte van de lading bij spreeuwen die emelten verzamelen

Zwart: mannetjes, wit: vrouwtjes

Naar: Tinbergen, 1981

3.2 LANGE-TERMIJNBESLISSINGEN VAN TREKVOGELS

Kanoetstrandlopers zijn te vinden in ons kustgebied, vooral in de herfst, de winter en het vroege voorjaar, dikwijls in zeer grote groepen. Ze broeden op het noordelijk halfrond, merendeels boven de poolcirkel en overwinteren deels in gematigde gebieden, deels in de tropen en deels tot in het zuiden van Afrika, Zuid-Amerika en Australië. Een kanoetstrandloper weegt ongeveer 150 g en eet bijvoorkeur dierlijk voedsel, zoals schelpdieren en wormen. De Waddenzee is een bijzonder belangrijk voedselgebied. Die functie wordt ernstig bedreigd door industriële kokkelvisserij.



FIGUUR 8.11 Verspreiding van vijf ondersoorten van broedende, trekkende en overwinterende kanoeten

Broedgebieden zijn gearceerd, trekroutes zijn met pijlen aangegeven en wintergebieden met zwarte cirkels. Het oppervlak van de cirkels is evenredig met het aantal overwinteraars. (uit: Piersma, 1994)

Verblijfplaats

Migratie

De kanoetstrandloper die aan de noordrand van midden-Siberië broedt, reist in het najaar via de kust van de Noordelijke IJszee, Scandinavië, onze waddenkust en de Atlantische kust soms tot aan het zuiden van Afrika. In het voorjaar wordt hetzelfde traject in omgekeerde richting afgelegd. Het patroon is vrij duidelijk te omschrijven met een vast voortplantingsgebied, vaste pleisterplaatsen, een vast ruigebied en vaste wintergebieden (figuur 8.11). De energiebehoefte van de migrant varieert in de loop van de tijd. In een langlopend onderzoek konden de belangrijkste posten van de energie-inname en van de energie-uitgave worden gemeten of met vrij grote nauwkeurigheid geschat. Tijdens de voortplanting en de rui is extra energie nodig. Dat geldt natuurlijk ook voor de periode waarin de trek plaatsvindt. Kanoetstrandlopers kunnen voor

*Energiebehoefte en
klimaat*

hun vertrek in korte tijd hun gewicht verdubbelen, en zijn daarna in staat om, bij gunstige wind, non-stop een afstand tot zo'n vijfduizend kilometer te vliegen. Tijdens zo'n vlucht verbranden ze bijna hun hele vetvoorraad en zelfs een vrij belangrijk deel van hun spiermassa. De energetische waarde daarvan komt ongeveer overeen met de volgens modellen berekende vlieggkosten. De *energiebehoefte* is ook afhankelijk van de plaats waar het dier zich bevindt. In een koud en winderig gebied is die behoefte vanzelfsprekend groter dan in een tropisch kustgebied. Die basale energiebehoefte kon onder diverse omstandigheden worden gemeten met behulp van een koperen namaak-kanoet, overtrokken met de huid van een echte kanoet. Met behulp van een verwarmingselement kon deze op lichaamstemperatuur worden gehouden. De hoeveelheid energie die daarvoor nodig is, moet vergelijkbaar zijn met de hoeveelheid energie die een echte kanoetstrandloper onder dergelijke omstandigheden uitgeeft.

Migratiepatroon

De eisen die de kanoetstrandloper aan zijn omgeving stelt veranderen gedurende de jaarcyclus. De keuze van een verblijfplaats wordt daar zoveel mogelijk mee in overeenstemming gebracht. Er zijn nauwkeurige metingen verricht over de beschikbaarheid van voedsel (en dus energie) in verschillende gebieden waar de kanoeten verblijven. Met behulp van die gegevens kan het *migratiepatroon* van verschillende populaties in ruimte en tijd worden beredeneerd.

Waarom trekt de populatie uit midden-Siberië na een kort verblijf in de Waddenzee door naar het westen en zuiden van Afrika, en waarom blijft de populatie uit Groenland in de Waddenzee overwinteren?

Dergelijke vragen zullen uiteindelijk kunnen worden beantwoord door de energetische alternatieven voor de verschillende populaties op een rij te zetten. Het is nu al duidelijk dat de beschikbaarheid van voedsel niet erg verschilt tussen de Waddenzee en westelijk Afrika. De onderhoudskosten voor de kanoet in westelijk Afrika liggen echter aanzienlijk lager dan in het waddengebied. Bovendien is de onzekerheid in het waddengebied groter. Als de migratiekosten worden meegerekend zijn er geen grote verschillen tussen de balansen van kosten en baten van de kanoeten die in het waddengebied overwinteren en zij die naar westelijk Afrika trekken.

Ringonderzoek

Bij het onderzoek naar de kosten en baten van migratie is het erg belangrijk om te weten welke weg de dieren afleggen en in welke gebieden bijgetankt wordt. In het verleden werd de vliegroute vastgesteld aan de hand van terugmeldingen van geringde dieren en van waarnemingen over de vliegrichting van vogels. Daarbij werd soms ook gebruik gemaakt van radar. Het *ringonderzoek* verliep tamelijk moeizaam omdat het overgrote deel van de geringde vogels niet teruggemeld werd. De vogels die wél werden teruggemeld waren meestal al geruime tijd daarvoor geringd. De kans op terugmelding hangt verder af van de dichtheid van de menselijke bewoning ter plaatse en het vóórkomen van jacht op de betreffende dieren. De interpretatie van de klassieke terugmeldgegevens is daarom erg ingewikkeld. Vandaar dat er pogingen zijn ondernomen om het interval tussen vangen en terugmelding te verkleinen. Hulpmiddelen daarbij zijn merktekens die van een afstand kunnen worden herkend en de moderne elektronica. In het migratieonderzoek bij ganzen worden daarom vaak grote pootringen gebruikt

met felle kleuren die met een telescoop van grote afstand kunnen worden afgelezen. In het migratieonderzoek bij steltlopers, waartoe ook de kanoet behoort, worden soms groepen vogels die op een bepaald tijdstip en een bepaalde plaats gevangen zijn, voorzien van een opvallende verfvlek. Vanzelfsprekend is er dan een netwerk van waarnemers nodig om een dergelijk experiment tot een succes te maken.

Electronica

Het migratieonderzoek aan kleine zwanen is met behulp van *elektronica* een stuk verder gekomen. Het interessante van deze vogels is dat hun vliegvermogen nauw samenhangt met het gewicht. Het gewicht van de vogel kan binnen tamelijk smalle marges variëren. Als het dier te licht wordt, verliest het kracht, als het te zwaar wordt kan het onvoldoende lift ontwikkelen. De reserve die een zwaan kan aanleggen voor de trek is maximaal 23% van het vetvrije gewicht. Met die reserve kan het dier maximaal 1200 km vliegen. Nu was bekend dat de dieren die bij ons overwinteren op de toendra's van noordelijk Rusland broeden. Daartoe moeten zij een afstand van ongeveer 3600 km overbruggen. Ze hebben daar ongeveer drie maanden voor nodig. Het was onduidelijk waar de dieren hun reserves aanvullen. Door enkele dieren te voorzien van een zendertje waarvan het signaal via een satelliet kon worden opgevangen, kon worden vastgesteld waar de dieren pleisterden (en bijtanken) en in welk tijdspatroon het traject wordt volbracht.

4 Fitness en voortplanting

Fitness

Overleven

Nakomelingen

Lifetime reproductive success

Kwaliteit

Centraal in het onderzoek naar de functie van het gedrag staat het begrip *fitness*. De vraag daarbij is in hoeverre het gedrag bijdraagt aan het *overleven* van het individu en ook hoe het bijdraagt aan het *aantal nakomelingen* dat hetzelfde individu in volgende generaties zal krijgen. Dat aantal wordt niet alleen bepaald door het *totale kindertal* van dat individu gedurende zijn hele leven, in de Engelstalige literatuur het '*lifetime reproductive success*', maar bovendien door de *kwaliteit* van die kinderen: de kansen dat die zich ook zullen reproduceren. Overleven alléén volstaat dus niet, voortplanting en zorg voor nakomelingen vervult een sleutelrol.

Hamilton

Trivers

Zie hoofdstuk 1,
par. 1.6 en
hoofdstuk 11

Tot omstreeks 1970 bestond er een enigszins naïef beeld over de wijze waarop een dier zijn rol vervult van producent van levenskrachtige nakomelingen: hard werkend, coöperatief, betrouwbaar als partner en vreedzaam naar jongere soortgenoten. Daarna begon men onder invloed van het werk van *W.D. Hamilton* en *R.L. Trivers* te beseffen hoe een dier zich zou moeten gedragen als product van de *natuurlijke selectie* die gedurende talloze generaties heeft ingewerkt. De voorbeeldige ouder moest wijken voor een luie, berekenende egotripper die voortdurend probeert werk af te schuiven naar anderen, zijn partner bedriegt en jongen van concurrenten ombrengt.

Theorie

Dat nieuwe beeld berustte aanvankelijk vooral op *theorie* (evolutie door natuurlijke selectie). De feiten die het nieuwe beeld ondersteunden, waren schaars en in sommige gevallen aanvechtbaar. Bovendien probeerde men zelden een hypothese te toetsen aan de hand van experimenten of gerichte waarnemingen. Veel vaker werd de omgekeerde weg gevolgd, waarbij men probeerde waarnemingen te verklaren door uit een arsenaal van hypothesen de meest passende te kiezen. Die procedure staat niet erg hoog in wetenschappelijk aanzien. De onderzoekers in dit

*Story-telling
adaptionists**Feiten**Bedrog**Broedparasitisme**Bigamie*

bi = twee

Polygamie

poly = veel

gamia = huwelijk

*Doden van
andermans
nakomelingen**Ouderschaps-
analyses**Erfelijke
overeenkomsten**Eiwitten**DNA-moleculen**Electroforese**'Vingerafdrukken'*

veld werden daarom wel betiteld als '*story-telling adaptionists*'. Er bleef dan ook enige weerstand bestaan tegen de boodschap die door hen werd uitgedragen. Vanaf ongeveer 1980 begon er een kentering plaats te vinden. Het *feitenmateriaal* dat steun gaf aan het nieuwe beeld, werd omvangrijker en overtuigender. *Bedrog* bij dieren blijkt aan de orde van de dag te zijn. Niet alleen de koekoek legt eieren in andermans nest, maar bij tal van diersoorten besteden sommige individuen de zorg voor hun jongen op slinkse wijze uit aan argeloze pleegouders (*broedparasitisme*). Bij soorten waarvan men meende dat mannetjes en vrouwtjes coöperatieve monogame paarbanden onderhielden, blijken ook *bigame* individuen- en *polygame* individuen voor te komen. In sommige gevallen daarvan weten dieren hun partners zelfs de suggestie te geven dat zij hun rol niet met een ander delen. Ook blijken er tal van 'buitenechtelijke' escapades plaats te vinden, soms onder dwang van één van de betrokkenen, maar vaak ook met instemming van beide partijen. Het *doden van andermans nakomelingen* blijkt evenmin een zeldzaamheid te zijn.

Al deze waarnemingen suggereren een effect op de fitness van de betrokkenen, maar de echte bewijzen daarvoor stapelden zich pas op toen kon worden nagegaan *wie de ouders waren* van individuen in natuurlijke populaties. Dat gebeurde vanaf ongeveer 1985 toen de *erfelijke overeenkomsten* konden worden bepaald tussen verschillende individuen. Dat gebeurde aan de hand van de snelheid waarmee met enzymen in stukjes geknipte *eiwitten* of *DNA-moleculen* zich in een elektrisch veld bewegen (*elektroforese*). Het is thans mogelijk om met zeer grote waarschijnlijkheid de verwantschap vast te stellen tussen de individuen waarvan men dergelijke '*vingerafdrukken*' heeft kunnen maken. De apparatuur daarvoor is nogal ingewikkeld en de analyses kunnen nog lang niet overal worden uitgevoerd. Van de betrokken dieren is echter maar weinig nodig, meestal een klein druppeltje bloed, maar er zijn ook al mogelijkheden om '*fingerprints*' te maken op grond van veren, haren en ander, niet noodzakelijkerwijze levend, materiaal.

4.1 PARTNERKEUS EN FITNESS

*Aantal partners**Welke partners*

Zie hoofdstuk 12.

Het aantal nakomelingen en hun kwaliteit hangt af van het *aantal* partners en van *welke* partners gekozen worden. De optimale keuze verschilt meestal tussen mannetjes en vrouwtjes. Mannetjes kunnen een vrijwel onbeperkt aantal eieren bevruchten en vrouwtjes kunnen meestal maar een beperkt aantal eieren produceren. Daardoor kunnen mannetjes vaak hun fitness verhogen door verscheidene vrouwtjes te monopoliseren. Vrouwtjes winnen meestal weinig of niets door meer dan één mannetje te monopoliseren. Anders wordt het wanneer de fitness afhangt van de verzorging van de jongen door twee of meer volwassen individuen. Deze – vaak ingewikkelde en verrassende – *beslissingen* en *belangenconflicten* worden besproken aan de hand van onderzoek aan heggenmussen en pimpelmezen.

*Beslissingen**Belangenconflicten**Heggenmus**Monogamie*

mono = één

*Voortplantings-
units**Polygynie*

gyne = vrouw

Polyandrie

andros = man

Polygynandrie

De *heggenmus*, een onopvallend grijs vogeltje van tuinen en parken, is, in tegenstelling tot wat werd aangenomen, meestal niet *monogaam* (Davies, 1992). Er komen ook *voortplantingsunits* voor die bestaan uit één mannetje met twee of meer vrouwtjes (*polygynie*), één vrouwtje met twee of meer mannetjes (*polyandrie*) en zelfs groepen waarin van beide seksen twee of meer individuen vertegenwoordigd zijn (*polygynandrie*). Alle vrouwtjes in een groep leggen gewoonlijk eieren, en elk in een eigen nest.

Vrouwtjes leggen zelden of nooit eieren in nesten van andere vrouwtjes. Mannetjes paren zelden of nooit met vrouwtjes uit andere voortplantingsunits. Een goede maat voor de fitness van een vrouwtje is dus het aantal uitvliegende jongen afkomstig uit al haar nesten. Voor een mannetje kan een dergelijke maat alleen worden gebruikt als hij de enige man is in de groep. Als er meer mannetjes in de groep zijn, hangt de fitness van ieder mannetje af van het aandeel van de eieren dat hij heeft kunnen bevruchten. In zo'n voortplantingsunit blijkt de waargenomen copulatieverdeling een goede maat te zijn voor fitness, dus het aantal jongen op grond van DNA-analyse.

*Belangenconflict
tussen seksen*

*Belangenconflict
tussen mannetjes*

De fitness van een vrouwtje is relatief hoog als er één vrouwtje in een groep is met meer mannetjes, en relatief laag als er meer vrouwtjes in een groep zijn met maar één mannetje. De gemiddelde fitness van een mannetje vertoont het omgekeerde beeld. Die is juist hoog in een groep met één mannetje met meer vrouwtjes en laag in een groep met één vrouwtje met meer mannetjes. De *belangen* liggen dus duidelijk *verschillend voor de twee seksen*. In polyandrische voortplantingsunits is ook nog sprake van een *belangenconflict tussen de mannetjes*. Het mannetje met de hoogste dominantiepositie blijkt de meeste copulaties te kunnen verrichten en dus ook de meeste nakomelingen te krijgen. Voor een vrouwtje is het echter ook belangrijk dat de ondergeschikte mannetjes paringsmogelijkheden krijgen. De inzet van deze mannetjes bij de verzorging van haar jongen blijkt namelijk recht evenredig te zijn met de mogelijkheden die zij hebben gehad om te paren. Deelname van ondergeschikte mannetjes aan de broedzorg, leidt tot een verhoging van het aantal jongen van een polygaam vrouwtje. Dat bevordert de fitness van het dominante mannetje natuurlijk niet. Deze probeert dan ook copulaties van ondergeschikte mannetjes te verhinderen door het vrouwtje intensief te bewaken. Toch kan het aandeel van deze mannetjes nog tamelijk groot zijn omdat het vrouwtje actief meewerkt aan hun mogelijkheden om te paren.

Infanticide

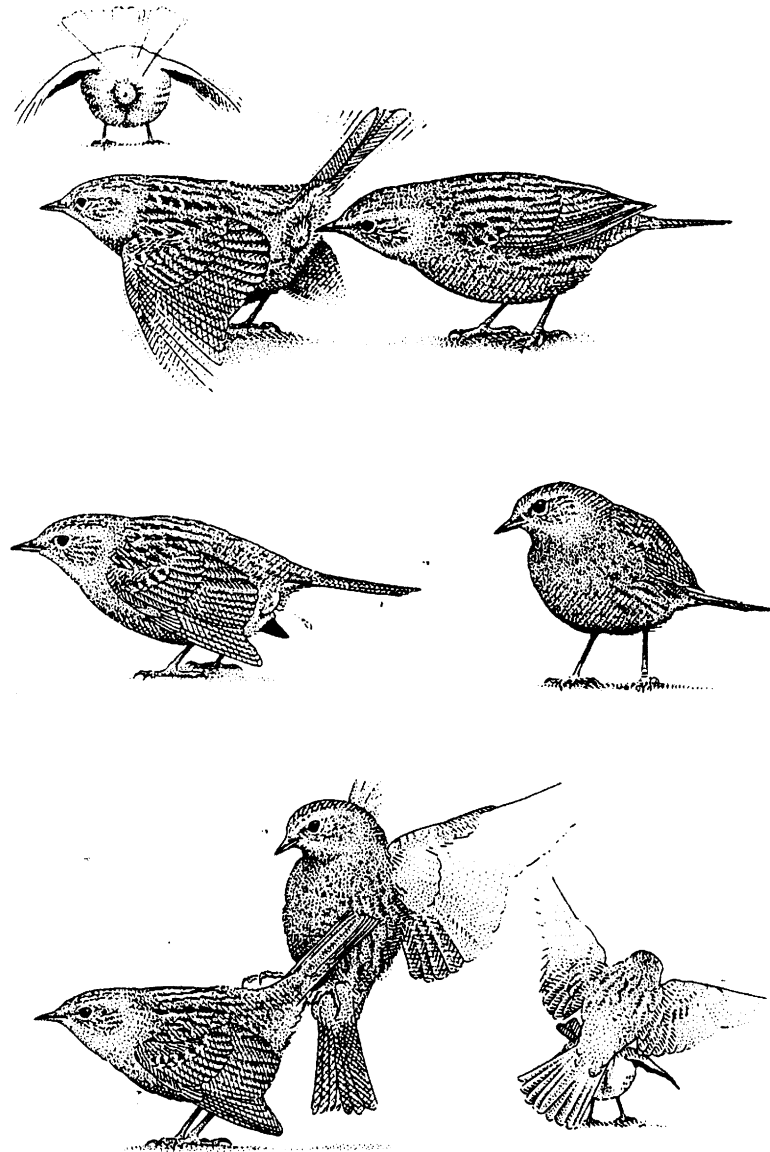
Een extra reden voor het vrouwtje om ondergeschikte mannetjes te laten delen in de paringen is de veiligheid van het nest. Ondergeschikte mannetjes die geen of nauwelijks copulatiekansen hebben gehad, kunnen verantwoordelijk zijn voor de verstoring van nesten. Het ondergeschikte mannetje kan voordeel hebben van een dergelijke actie. Het vrouwtje zal dan eerder een vervolglegsel produceren waarin hij een wat substantiëlere reproductieve rol zou kunnen krijgen. Dit verschijnsel, *infanticide* of kindermoord, komt voor bij veel meer diersoorten, zoals apen en leeuwen, vooral nadat een mannetje de leiding van een groep heeft overgenomen.

Copulatiefrequentie

Cloaca-pikken

Het belangenconflict tussen de mannetjes van de heggenmus blijkt ook uit de bijzonder hoge *copulatiefrequentie* die kan oplopen tot een gemiddelde van 3 per uur. Het gewicht van de testes van de mannetjes is dan ook veel groter dan bij de meeste andere vogels van vergelijkbare grootte. Het aantal beschikbare spermacellen is zelfs ongeveer een factor duizend hoger. Voorafgaand aan de eigenlijke copulatie wordt een merkwaardig gedrag vertoond waarbij het mannetje *met de snavel* in de buurt van de *cloaca* van het vrouwtje pikt. Het vrouwtje reageert daarop met de uitstoot van een druppeltje vocht. Pas daarna volgt de copulatie (figuur 8.12). Analyse van zo'n druppeltje toonde aan dat het om sperma

ging, ongetwijfeld van een eerdere copulatiepartner. Eieren van vogels worden *meestal* bevrucht door het meest recent ontvangen sperma, maar sperma van eerdere copulaties is zeker niet kansloos. Bij het cloacapikken door het mannetje wordt een belangrijk deel van het door het vrouwtje opgeslagen sperma uitgestoten. Dit gedrag zou een aanpassing kunnen zijn om de effectiviteit van de eigen copulatie te vergroten.



FIGUUR 8.12 Cloacapikken en copulatie bij de heggenmus
(Bron: Davies, 1992)

Ook voor het copulatiegedrag van veel andere diersoorten hebben wetenschappers nogal wat belangstelling gekregen. Hoge copulatie-frequenties komen vooral voor onder omstandigheden waarbij gepaarde vrouwtjes gemakkelijk met meer dan één mannetje kunnen paren (Birkhead en Møller, 1992). Dat is het geval bij soorten waar de mannetjes hun partners niet erg effectief kunnen bewaken, bijvoorbeeld bij

EPC

vogels die in kolonies leven. Het gebeurt ook bij polyandrische soorten en bij soorten waar geforceerde paringen kunnen optreden, zoals bij eenden. Bij de meeste vogelsoorten moeten mannetje en vrouwtje samenwerken om een succesvolle copulatie tot stand te brengen. Toch is gedurende de laatste jaren gebleken dat bij zeer veel ogenschijnlijk monogame soorten copulaties plaatsvinden met partners waarmee geen paarband wordt onderhouden. In de literatuur worden deze paringen vaak aangeduid als 'EPCs' (extra pair copulations).

Pimpelmees

Het belang van EPCs blijkt bijvoorbeeld uit onderzoek dat aan *pimpelmezen* werd verricht (Dhondt, 1987). Bij deze soort komen monogame paren voor, maar ook voortplantingsunits bestaande uit één mannetje met twee of meer vrouwtjes. Andere combinaties zijn uiterst zeldzaam. Het voortplantingssucces van polygame mannetjes, gemeten als het aantal grootgebrachte jongen, is in het algemeen hoger dan dat van monogame mannetjes. Het voortplantingssucces van de vrouwtjes wordt vrij sterk bepaald door de kwaliteit van het territorium, maar bij gelijke kwaliteit is het succes van monogame vrouwtjes hoger dan dat van vrouwtjes van polygame mannetjes. Polygamie blijkt overigens alleen in territoria van hoge kwaliteit voor te komen.

*Monogame
vrouwtjes minst
trouw*

De fitness van pimpelmezen wordt nogal sterk beïnvloed door EPCs. Met DNA-technieken kon worden vastgesteld dat in ongeveer een derde deel van de nesten buitenechtelijk verwekte jongen voorkomen. Daarbij gaat het om ongeveer 11% van alle jongen in de populatie (Kempenaers e.a., 1992). De investering van een mannetje in de verzorging van een jong dat niet door hemzelf verwekt is, gaat ten koste van zijn eigen fitness. Het is daarom niet verwonderlijk dat de mannetjes hun vrouwtjes intensief bewaken. Daarmee kan immers – in zekere mate – worden voorkomen dat het vrouwtje met andere mannetjes copuleert. Monogame mannetjes bewaken hun partner zeer intensief. Polygame mannetjes zijn niet in staat om zoveel aandacht aan elk van hun vrouwtjes te besteden. De bewaking van de vrouwtjes waarmee polygame mannetjes in tweede of derde instantie een paarband sluiten, is meestal weinig optimaal. De verwachting zou dan ook zijn dat die vrouwtjes een groot aandeel van de EPCs krijgen. Dat blijkt niet het geval te zijn. De *meeste buitenechtelijke copulaties* worden geworven door *monogame vrouwtjes*. Juist in de periode dat ze het vruchtbaarst zijn, verlaten zij op slinkse wijze het territorium van de partner en gaan op bezoek bij een ander. Sommige mannetjes ontvangen op deze wijze erg veel bezoek van vrouwtjes uit naburige territoria. De partners van die mannetjes gaan zelf maar heel zelden op stap. Dat blijkt onder meer uit DNA-afstammingsonderzoek aan de jongen die deze mannetjes te verzorgen krijgen. Daaronder zitten hoogst zelden jongen die verwekt zijn door andere mannetjes. Onder de jongen in het nest van mannetjes met vrouwtjes die naburige territoria bezoeken bevinden zich wel vaak buitenechtelijke kinderen. Kennelijk is er verschil in attractiviteit tussen mannetjes, maar heeft een vrouwtje ook een partner nodig om te helpen bij de broedzorg. De beste keus voor een vrouwtje lijkt een *copulatiepartner* van hoge *kwaliteit* te zijn. Omdat deze hoge-kwaliteit-mannetjes slechts een beperkt aantal nesten kunnen verzorgen, zullen sommige vrouwtjes genoeg moeten nemen met een broedzorgpartner van lagere kwaliteit.

*Kwaliteit
copulatiepartner*

4.2 VOORTPLANTINGSSTRATEGIEËN

Naast de keuze van (een) partner(s) moeten er ook andere beslissingen worden genomen over de wijze van voortplanting die grote gevolgen hebben voor de fitness van een dier. Het gaat vooral om de te volgen strategie en daarbij kunnen de volgende keuzes van belang zijn:

- Deelneming aan de voortplanting, wachten of helpen.
- Alternatieve strategieën.
- Produceren van eieren of sperma.
- Produceren van dochters of zonen.

*Voortplanten,
wachten of helpen*

Voortplanting is een activiteit met aanzienlijke kosten. Deze bestaan tenminste uit de energetische kosten voor de productie van eieren en sperma. Daarnaast zijn er de kosten van het verwerven van een voortplantingspartner en voor de soorten met enige vorm van paarband ook de kosten van het binden van de partner. Soorten met broedzorg hebben tenslotte nog de kosten van het warm houden, voeren en verdedigen van de nakomelingen. Die kosten leiden vrijwel altijd tot een verlaging van de kans om opnieuw jongen groot te brengen. Wanneer dat *fitnessverlies* groter zou zijn dan de *fitnesswinst* uit de baten van de voortplantingspoging, dus dan het aantal overlevende nakomelingen, zou het dier zich op dat moment beter niet kunnen voortplanten. Volgroeide, maar nog jonge individuen van veel diersoorten stellen hun voortplanting dan ook even uit tot latere leeftijd. Bij sommige diersoorten kunnen deze individuen gedurende die periode wel een bijdrage leveren aan voortplantingspogingen van hun ouders. De kosten die zij daarvoor moeten maken, zijn in het algemeen aanzienlijk kleiner dan de kosten die gemaakt moeten worden voor een zelfstandige voortplantingspoging. De baten bestaan niet alleen uit ervaringen die bij zelfstandige voortplantingspogingen van dienst kunnen zijn, maar ook uit de verhoging van de *fitness van de ouders en de verwanten*. Dit helpen van de ouders komt ondermeer voor bij wolven, enkele kraaiachtigen en bijeneters.

*Fitnessverlies
Fitnesswinst*

*Fitness van
verwanten*

Zie hoofdstuk 11.

*Alternatieve
strategieën*

Zie hoofdstuk 5,
par. 3.

Bij sommige diersoorten bestaan er *alternatieve methoden* om tot voortplanting te komen. Een Afrikaanse bonte ijsvogel kan bijvoorbeeld een bestaand broedpaar helpen. Bij het uiteenvallen van dat paar heeft de helper een goede kans om een partner met broedervaring te krijgen. Het alternatief is werven onder ongepaarde soortgenoten van de andere sekse, maar broedervaring ontbreekt dan meestal. Bij de *kemphaan* verwerven de *honkmannen* paringen door een miniterritorium te vestigen, terwijl *satellieten* dat doen door te parasiteren op territoriumbezit van anderen. Bij de krekel is iets dergelijks aan de hand. Bij edelherten bestaat de belangrijkste methode voor het verwerven van copulaties uit het verdedigen van een harem. Het alternatief is een snelle paring in een harem waarvan de eigenaar een conflict uitvecht met een derde mannetje. Bij de meeste diersoorten met alternatieve voortplantingsstrategieën kan *ieder individu elk van de alternatieven* vertonen. De balans tussen kosten en baten verschilt meestal tussen strategieën. Voor het veroveren van een harem door een hertenbok is een enorme investering nodig. De baten (veel paringen) die daar tegenover staan, kunnen deze kosten ruimschoots compenseren. De kosten van het parasiteren op een ander-mans harem zijn gering. De baten daarvan per seizoen zijn eveneens

*Alle individuen
zelfde mogelijk-
heden*

Verschillende typen individuen	gering. De strategie die het minst oplevert, wordt alleen gekozen wanneer er geen andere mogelijkheden openstaan. Het dier maakt er in de underdogpositie toch nog het beste van. Bij sommige diersoorten echter, worden de <i>alternatieve strategieën door verschillende typen individuen</i> vertoond. De kempiaan en de krekel zijn voorbeelden daarvan. Als die verschillen erfelijk zijn zal het succes van beide strategieën vergelijkbaar zijn.
Eieren of sperma?	Bij sommige diersoorten, zoals slakken, maar ook bepaalde vissen, hebben de individuen zowel mannelijke als vrouwelijke geslachtsorganen. Dergelijke soorten noemt men <i>hermafrodit</i> . Voor een individu dat zowel eieren als sperma kan produceren kan het voor de fitness nogal wat uitmaken wanneer de mannelijke en wanneer de vrouwelijke rol wordt vervuld. Bij veel diersoorten hangt het voortplantingssucces in de mannelijke rol af van <i>dominantie</i> , die meestal samenhangt met
Hermafrodit	lichaamsgrootte. Bij dergelijke soorten begint een individu zijn leven als vrouwtje en verandert meestal pas van geslacht wanneer de lichaamsgrootte boven het gemiddelde is gekomen. Die geslachtsverandering wordt in veel gevallen beïnvloed door sociale factoren. Bij de diersoorten waar competitie geen belangrijke rol speelt, kunnen de <i>kosten van de productie van eicellen en sperma</i> de doorslag geven. Voor de productie van sperma is verhoudingsgewijs slechts een geringe investering noodzakelijk. Het zou daarom al door jonge, nog niet geheel volgroeide, individuen geproduceerd kunnen worden. Voor de productie van eieren is een grotere investering noodzakelijk, die nauwelijks te combineren is met groei. Bij dergelijke soorten begint een individu zijn leven als mannetje en verandert meestal van geslacht wanneer het helemaal volgroeid is. Bij sommige hermafrodiete soorten zijn de <i>mannelijke en vrouwelijke gonaden gelijktijdig in voortplantingsconditie</i> . De strategie met de optimale balans tussen kosten en baten bestaat uit het produceren van eieren en sperma wanneer de voortplantingspartner dat ook zal doen, dus als de relatie <i>wederkerig</i> is. Dat blijkt ook meestal te gebeuren. Bij de huisjesslak, bijvoorbeeld, waarvan de eieren inwendig worden bevrucht, treedt vrijwel altijd wederzijdse bevruchting op tussen beide voortplantingspartners. Bij sommige andere soorten produceren voortplantingspartners meestal een lange reeks van kleine porties bevruchte eieren, die om beurten worden gelegd.
Dominantie doorslaggevend: mannetjes groot	
Kosten geslachts-cellen doorslaggevend: vrouwtjes groot	
Gelijktijdig mannetje en vrouwtje: wederkerigheid met voortplantingspartner	gonade = geslachtsorgaan
Dochters of zonen?	De kosten-batenbalans voor het produceren van een dochter kan sterk verschillen van die voor een zoon. De fitnessbaten hangen samen met het aantal kleinkinderen dat door die nakomeling kan worden geproduceerd. Dat aantal is in de eerste plaats afhankelijk van de <i>sekseverhouding</i> in de populatie. Wanneer er bijvoorbeeld meer mannetjes in de populatie zijn dan vrouwtjes, levert een zoon gemiddeld minder kleinkinderen op dan een dochter. Het aantal kleinkinderen is in de tweede plaats afhankelijk van het <i>voortplantingssysteem</i> . Bij een systeem met <i>monogame</i> paren is de variatie in voortplantingssucces van zonen en dochters ongeveer gelijk aan elkaar. Echter, bij een <i>polygaam</i> of <i>promiscue</i> voortplantingssysteem met een sterke <i>competitie</i> tussen mannetjes is de variatie in voortplantingssucces bij zonen veel groter zijn dan bij dochters. In dat geval mag worden verwacht dat een sterke zoon meer kleinkinderen zal produceren dan een dochter, en dat een zwakke zoon vrijwel geen kleinkinderen zal produceren. Daarom kunnen extra investeringen bij het grootbrengen van zonen worden terugverdiend. Ouders die zich geen extra investeringen kunnen veroorloven, zouden dus beter dochters
Sekseverhouding	
Voortplantingssysteem	
Monogamie, polygamie, promiscuïteit, competitie	

Eiproductie

Zie hoofdstuk 3,
par. 5.3.

kunnen grootbrengen dan zonen (Trivers & Willard, 1973). Omgekeerd zijn er soorten waarvan de fitness van mannetjes nauwelijks beïnvloed wordt door grootte, maar dat het aantal eieren dat een vrouwtje kan leggen wel afhangt van haar grootte. Bij die soorten loont een extra investering in een dochter. De mogelijkheden voor ouders om het geslacht van hun nakomelingen te bepalen lijken nogal beperkt. Bij sommige groepen van insecten, zoals mieren, bijen en wespen, is die mogelijkheid er wel. Het vrouwtje bepaalt door een ei al dan niet te bevruchten (uit de spermavoorraad van een eerdere paring) of de nakomeling een dochter of zoon wordt. Bij *parasitaire wespen* hangt de eiproductie van de vrouwtjes sterk af hun grootte. Voor een mannetje is grootte van minder belang. Op een kleine gastheer wordt daarom meestal een onbevucht ei (zoon) gelegd en op een grote gastheer een bevrucht ei (dochter). Ook bij soorten waar dochters én zonen zich uit bevruchte eicellen ontwikkelen, blijkt de sekseverhouding te kloppen met de fitnessverwachtingen. Kennelijk zijn er ook bij die soorten mechanismen waarmee sekseverhouding kan worden beïnvloed. Hoe dat precies gebeurt is niet duidelijk. Bij sommige soorten blijken de embryo's van een bepaalde sekse dikwijls voortijdig af te sterven, maar ongetwijfeld zijn er meer manieren waarop de sekseverhouding kan worden aangepast.

5 Aanpassing tijdens de fylogenie

Fylogenie
Stamboom

Zie par. 1.2.

De *fylogenie* is de leer van de afstamming van soorten. De *stamboom* van soorten wordt opgesteld aan de hand van overeenkomsten in morfologische eigenschappen, gedrag, eiwitten en DNA, en met behulp van fossielen. Hoe en wanneer gedragsadaptaties in die stamboom zijn ontstaan is meestal onduidelijk. Gebeurtenissen die in het verleden hebben plaatsgevonden kunnen immers niet worden getoetst door experimenten. Bovendien bieden fossielen erg weinig aanknopingspunten over gedrag. Toch kunnen vergelijkingen tussen (verwante) soorten wel enig idee geven over het ontstaan van gedragskenmerken. Gegevens over voorhistorische ecosystemen kunnen dat beeld versterken. Inzicht in de aanpassing van gedrag tijdens de fylogenie berust vooral op reconstructies, dus voorbeelden.

Zie hoofdstuk 5,
par. 3.

In het laatste deel van dit hoofdstuk worden daarom twee van die voorbeelden uitgewerkt. Ze gaan beide over het ontstaan van *lekgedrag*, maar in twee verschillende vogelgroepen, ruigpoothoenders en strandlopers. Zo'n reconstructie kan aanleiding zijn voor verdere hypothesevorming, in dit geval over de evolutie van broedzorg bij vogels. Zonder toetsing is een hypothese niet veel meer dan speculatie. Daarom ga ik een stap verder met een toets bij een andere vogelgroep, de grote loopvogels.

5.1 HET BALTSGEDRAG VAN KORHOENDERS

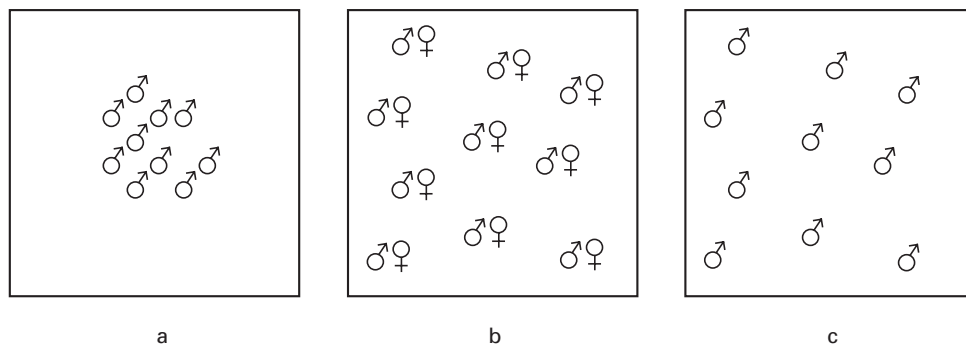
lek = Zweeds woord
voor 'speelveld'

Korhoenders waren redelijk algemene broedvogels van onze hoogvenen. Thans zijn ze bijna uit Nederland verdwenen. De vrouwtjes maken het nest en verzorgen het legsel en de jongen. De mannetjes vertonen, net zoals de kemphanen, groepsbalts op een lek. Zij kunnen daar met meerdere vrouwtjes paren. Op de lek verdedigt ieder mannetje een territorium van enkele honderden vierkante meters (figuur 8.13, blz. 194). De buitenste territoria lopen door tot ver in het omringende gebied. Voedsel wordt ook buiten de territoria gezocht.



FIGUUR 8.13 Korhanen aan de grens van hun territoria
Naar: Kruijt en Hogan, 1967

Het korhoen behoort tot de familie van de ruigpoothoenders (Tetraonidae). Binnen die familie zijn nog drie andere soorten, allemaal van de Noordamerikaanse steppen, die zich vrijwel net zoals korhoenders gedragen (figuur 8.14a). Daarnaast zijn er enkele soorten waarvan het mannetje meestal met één vrouwtje is gepaard dat binnen zijn voedsel-territorium broedt. Dit vrouwtje krijgt geen of weinig hulp bij de verzorging van het legsel (figuur 8.14b). Daaronder vallen enkele soorten van de arctische toendra en het hooggebergte, zoals het sneeuwhoen, het moerassneeuwhoen en het Schots sneeuwhoen. Ook het hazelhoen, dat in bossen leeft, behoort tot deze groep. Ten slotte is er nog een derde groep van soorten die geen paarband onderhouden, maar waarvan de mannetjes wel voedselterritoria verdedigen (figuur 8.14c). Hieronder vallen vier Noord-Amerikaanse soorten van de bossen, en het auerhoen, dat ook kenmerken van de leksoorten vertoont.



FIGUUR 8.14 a Verdeling van territoria over het leefgebied van leksoorten
b verdeling van de territoria over het leefgebied van monogame ruigpoothoenders
c Verdeling van de territoria van ruigpoothoenders zonder paarband maar met voedselterritorium

Naar: De Vos, 1979

Het oudst bekende fossiel van een ruigpoothoender is afkomstig uit het Mioceen: 11 tot 25 miljoen jaar geleden. Waarschijnlijk waren er dus al ruigpoothoenders voordat er veel toendra- en steppevegetaties waren. De gemeenschappelijke voorouder van onze recente ruigpoothoenders zou daarom in de bossen geleefd moeten hebben. Deze hypothese wordt gesteund door de samenstelling van het dieet van ruigpoothoenders tijdens de winter. Het leefgebied kan dan volledig bedekt zijn met

sneeuw. Vrijwel alle recente ruigpoothoenders leven dan van boomknoppen en dennenaalden. Het gedrag van de recente ruigpoothoenders is dus waarschijnlijk afgeleid van gedrag dat past bij het leven in bossen. Het gedrag van de huidige bosbewoners - geen paarband maar wel een voedselterritorium - komt daar waarschijnlijk het dichtst bij. Het gedrag van korhoenders verschilt hiervan in minstens drie opzichten.

- Korhoenders exploiteren zeer grote gebieden om aan de kost te komen.
- Ze verdedigen meestal maar een klein territorium.
- Ze houden zich dikwijls op in grote groepen.

Al deze kenmerken lijken samen te hangen met de grootschalige verspreiding van voedselbronnen in het steppe-ecosysteem, waarbij de verdediging van een gebied dat gedurende alle jaargetijden voedsel kan bieden, onmogelijk wordt (De Vos, 1979).

5.2 DE SATELLIETMANNETJES BIJ KEMPHANEN

Zie par. 4.2 en hoofdstuk 5, par. 3.

Lekgedrag

Promiscuïteit

Polygynie

Monogamie

Dubbel-legsel-systeem

Polyandrie

Voorouder

Dubbel-legsel?

Broedzorg vader

Bij de kemphaan zijn twee groepen mannetjes te onderscheiden met duidelijk verschillende rollen: honk- en randmannetjes, en satellieten. Onder de verwanten van de kemphaan is geen duidelijke tegenhanger van dit verschijnsel te vinden. Onder deze strandlopers (daartoe behoren tal van kleine vogelsoorten die in grote groepen langs onze kusten trekken) en in ruimere zin de steltlopers (waartoe bijvoorbeeld ook onze weidevogels, zoals tureluur, grutto en kievit behoren) komen slechts enkele andere soorten voor met *lekgedrag*. Daarnaast zijn er enkele soorten waarbij geen duidelijk lekgedrag wordt vertoond, maar de relaties tussen mannetjes en vrouwtjes wel *promiscue* zijn. Er wordt dan geen vaste paarband aangegaan. Verder zijn er enkele soorten waarvan de mannetjes gelijktijdig paarbanden aangaan met diverse vrouwtjes (*polygynie*). Bij al deze soorten worden nest en jongen alleen door de vrouwtjes verzorgd. Bij de meeste soorten die verwant zijn aan de kemphaan worden de nakomelingen echter door vrouwtjes én mannetjes verzorgd, in bijna al die gevallen zelfs meer door het mannetje dan door het vrouwtje. De voortplantingseenheid bestaat in die gevallen uit een *monogaam* paar. Bij enkele soorten blijft de paarband maar kort bestaan. Na de voltooiing van het eerste legsel gaan mannetje en vrouwtje op zoek naar een nieuwe partner waarmee een tweede legsel wordt geproduceerd. Het mannetje keert terug naar zijn eerste nest en het vrouwtje blijft bij haar tweede. In dit *dubbel-legselsysteem* hebben mannetje en vrouwtje elk de complete zorg voor een nest en de jongen. Tenslotte zijn er ook nog enkele soorten waarbij nest en jongen alleen door de mannetjes worden verzorgd. Bij die soorten produceren de vrouwtjes meestal meer dan één legsel en gaan korte of langere paarbanden aan met meerdere mannetjes (*polyandrie*).

De gemeenschappelijke voorouder van al deze soorten moet een voortplantingssysteem hebben gehad waaruit:

- broedzorg, apart of samen door de vader en de moeder, en
- een breed spectrum van paarvormingssystemen (monogamie, polygynie, promiscuïteit en polyandrie) kon ontstaan.

Dat zou een monogaam systeem kunnen zijn geweest, maar het *dubbel-legselsysteem* lijkt een nog geschiktere kandidaat. Bij de recente soorten met dat systeem, zoals de drieteenstrandloper, wordt het eerste legsel verzorgd door de vader. Dit biedt een uitgangspunt voor het ontstaan van soorten met broedzorg door *alleen de vader*. Het laatste legsel wordt verzorgd door de moeder. Dat biedt een uitgangspunt voor het ontstaan

Broedzorg moeder
Monogamie

Polygynie,
promiscuïteit en
lekgedrag

Twee typen

van soorten met broedzorg door *alleen de moeder*. Er bestaat een paarband tot de voltooiing van het eerste legsel, een uitgangspunt voor het ontstaan van *monogame soorten*. Het mannetje probeert te paren met andere vrouwtjes voordat het begint met broeden, een uitgangspunt voor het ontstaan van *polygynie, promiscuïteit en lekgedrag*. Het vrouwtje probeert te paren met één of meer andere mannetjes voordat zij haar vervolglegsel produceert, een uitgangspunt voor het ontstaan van *polyandrie*. Het dubbel-legselsysteem biedt zelfs een uitgangspunt voor het ontstaan van *twee typen mannetjes*. Een vrouwtje kan namelijk verschillende keuzes maken bij de copulatiepartner voor het eerste en het tweede legsel. Het mannetje waarmee ze voor haar eerste legsel een paarband aangaat, zal in verreweg de meeste gevallen de zorg over dat legsel op zich nemen. Bij zo'n eerste legsel kan het vrouwtje een maximaal aantal nakomelingen krijgen als ze een mannetje kiest met verzorgende kwaliteiten. Bij de keuze van een copulatiepartner voor het laatste legsel zijn die eigenschappen niet belangrijk. Zij zorgt dan immers zelf voor het legsel. Dan kan ze een maximaal aantal nakomelingen krijgen als ze een mannetje kiest met uitstekende erfelijke eigenschappen. Het dubbel-legselsysteem biedt dus een basis voor selectie op twee van elkaar verschillende typen van mannetjes: verzorgende mannetjes en mannetjes die moeten laten zien dat ze van uitstekende kwaliteit zijn.

Bij de kempfaan komen geen verzorgende mannetjes voor. Niettemin passen de verschillen tussen honk- en randmannetjes en satellieten tamelijk goed bij die tussen de ideale copulatiepartners voor eerste en tweede legsel. Honk- en randmannetjes zijn op de lek bijna voortdurend bezig met het tonen van hun uitstekende kwaliteit. Satellieten brengen veel tijd door in de nabijheid van vrouwtjes, vliegen mee met groepen vrouwtjes en overwinteren in dezelfde gebieden als de vrouwtjes. De honk- en randmannetjes gaan 's winters meestal minder ver naar het zuiden.

5.3 EVOLUTIE VAN BROEDZORG BIJ VOGELS

Reconstructie

Bij de steltlopers bleek de zorg door de ouders een sleutelfactor bij het begrijpen van de samenhang tussen de sociale systemen. Broedzorg geeft de mogelijkheden aan voor de sociale organisatie van een diersoort. Kennis over de evolutie van broedzorg zou daarom belangrijk kunnen zijn om sociaal gedrag te begrijpen. De *reconstructie* die we gaan maken is vooral theoretisch. We gaan uit van een soort waar nog geen nakomelingen verzorgd worden en bekijken de voorwaarden waaraan voldaan moet worden voor het ontstaan van broedzorg door de moeder, door de vader of door beide ouders. Het gaat dus om een verre voorouder van onze huidige vogels. Spelregel bij de reconstructie is dat elke evolutionaire verandering in gedrag moet leiden tot een toename van het aantal nakomelingen dat in leven blijft, dus tot een verhoging van de fitness. Verder kunnen veranderingen alleen zeer geleidelijk plaatsvinden. Een stadium zonder broedzorg zal dus nooit abrupt overgaan in een stadium met veel broedzorg.

Beide ouders

Moeder

Het ontstaan van broedzorg door *beide ouders* lijkt dus onwaarschijnlijk, ondanks het feit dat de noodzakelijke genetische veranderingen bijna altijd bij beide seksen optreden. Voor het ontstaan van broedzorg door de *moeder* moet alleen aan de basisvoorwaarde worden voldaan: haar fitness

Vader	moet worden verhoogd door die zorg. Investeren in zorg betekent dat er minder in het aantal eieren kan worden geïnvesteerd, maar netto zullen er meer jongen overblijven. Voor het ontstaan van broedzorg door de <i>vader</i> moet aan een extra voorwaarde worden voldaan: de vader moet aanwezig zijn op het moment dat de nakomelingen verschijnen. Bij vogels (en zoogdieren) is dat niet zo vanzelfsprekend. Er kan vrij veel tijd verlopen tussen het moment van copulatie en het moment waarop de eieren gelegd, of de jongen gebaard worden. De vader is alleen aanwezig wanneer er een <i>band</i> is tussen beide ouders. Die band kan het gevolg zijn van het verdedigen van een voedselterritorium door het mannetje waarbinnen ook het vrouwtje aan de kost komt. De band kan ook het gevolg zijn van het bewaken van het vrouwtje door het mannetje na een copulatie. Het mannetje kan daarmee verhinderen dat het vrouwtje met andere mannetjes paart en dus bevorderen dat haar eieren door zijn sperma worden bevrucht. Dat kan een positief effect op zijn fitness hebben. Het succes van deze tactiek hangt echter samen met de kans dat het bevruchte vrouwtje nog eens met een ander mannetje zal paren, en met de kans dat het mannetje nog andere vrouwtjes zal kunnen bevruchten. Als er veel mannetjes proberen te paren loont bewaken meestal wel, maar als er nog veel vrouwtjes bevrucht kunnen worden loont bewaken meestal niet. Doordat <i>bewaken niet altijd loont</i> zal een vrouwtje niet altijd kunnen rekenen op broedzorg door de vader.
Paarband	
Bewaken loont niet altijd	
Tweede ouder	
Partnertrouw	
Dubbel-legsel-systeem	Bij een soort waar de moeder of de vader al zorg draagt voor het broed, zou ook de <i>tweede ouder</i> een bijdrage kunnen leveren. Bij een soort waar de moeder zorgt, is het onwaarschijnlijk dat de vader zich van meet af aan even sterk met het broed zal bezighouden als de moeder. Moeder versaat nooit en vader gaat een aanvullende rol spelen. Bij een soort waar de vader zorgt, kan de moeder wél een gelijkwaardige rol gaan vervullen. Er zijn immers aanwijzingen dat de <i>partnertrouw</i> van de vader twijfelachtig is, en daarmee zijn aanwezigheid bij het verschijnen van de eieren. De broedzorg van de moeder kan dus een alternatief worden voor de zorg van de vader indien deze verstek laat gaan. Uit een dergelijk systeem zou heel goed het <i>dubbel-legselsysteem</i> kunnen ontstaan. Het zou bovendien, beter dan enig ander systeem, het uitgangspunt kunnen zijn geweest voor een gelijkwaardige broedzorg door beide ouders. Dat systeem is erg algemeen onder de vogels. Daarom ligt de <i>hypothese</i> voor de hand dat broedzorg bij recente vogels is ontstaan via het dubbel-legselsysteem uit broedzorg door alleen de vader (Van Rhijn, 1984).
Hypothese	

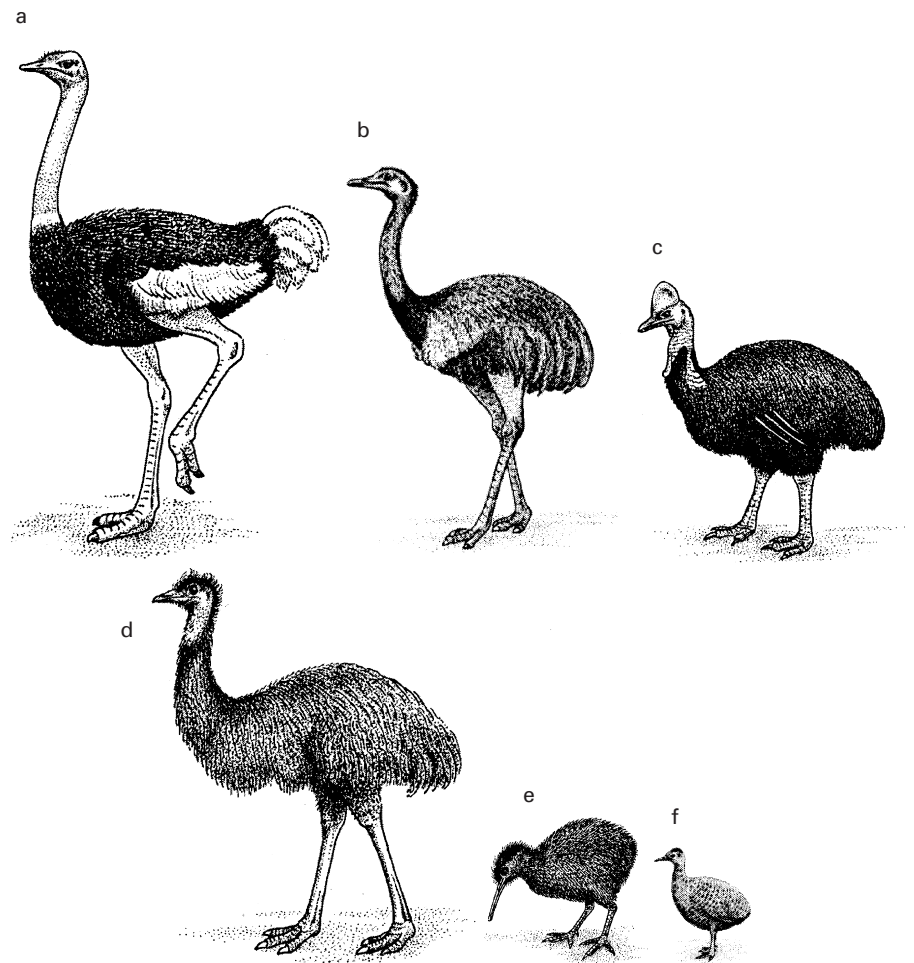
5.4 BROEDZORG BIJ GROTE LOOPVOGELS

Voorspelling	Broedzorg door alleen de vader komt erg weinig voor bij vogels. Dat zou een argument kunnen zijn om de hierboven geformuleerde hypothese te verwerpen. Het kan echter ook betekenen dat de evolutie van nieuwe vormen van sociale organisatie vergemakkelijkt wordt door broedzorg van alleen de vader. Die mogelijkheid is aannemelijk omdat de broedzorg van het mannetje niet erg betrouwbaar lijkt te zijn. Laten we dus eens kijken wat de consequentie is van dat idee. Een belangrijke <i>voorspelling</i> is dat binnen verwante groepen met soorten waarin alleen de vader zorgt een grotere variatie in patronen van sociale organisatie voorkomt dan binnen andere verwante groepen. Hoewel er maar weinig groepen zijn met soorten met vaderzorg, lijkt de voorspelling te kloppen. Het volgende voorbeeld illustreert deze variatie.
--------------	--

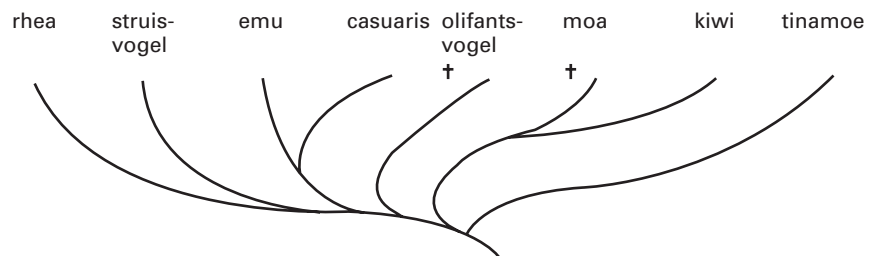
Ratieten

Voorbeeld

De grote loopvogels (*ratieten*) vormen een groep waarin vaderzorg voorkomt. De groep bestaat uit een tiental recente soorten, waaronder de struisvogel (figuur 8.15a) uit Afrika, de rhea (figuur 8.15b) uit Zuid-Amerika, de casuaris (figuur 8.15c) en de emu (figuur 8.15d) uit Australië, en de kiwi (figuur 8.15e) uit Nieuw-Zeeland. De uitgestorven moa's uit Nieuw-Zeeland en olifantsvogels uit Madagascar behoren ook tot deze groep. De groep is extra interessant door de verspreiding over het hele zuidelijk halfrond én door het ontbreken van vliegvermogen. Het ontstaan van veel van deze soorten houdt kennelijk verband met het ontstaan van de geografische barrières (oceanen) tussen de zuidelijke continenten. De verschillende evolutionaire lijnen moeten dus al zeer lang geleden van elkaar gescheiden zijn. Ten slotte, nauw verwant aan de ratieten zijn de in Zuid-Amerika levende groep van stuithoenders of tinamoes (figuur 8.15f), die uit bijna vijftig soorten bestaat. De stamboom is aan de hand van morfologische, fysiologische en genetische kenmerken opgesteld (figuur 8.16).



FIGUUR 8.15 De belangrijkste grote loopvogels op dezelfde schaal (a) struisvogel, (b) rhea, (c) casuaris, (d) emu, (e) kiwi en (f) tinamoe.



FIGUUR 8.16 Stamboom van de grote loopvogels

Naar: Cracraft, 1974

*Broedzorg mannetje**Groepen vrouwtjes**Soms ook broedzorg
vrouwtje**Monogamie**Vrouwtjesgroepen:
veel kleine eieren**Monogamie: enkele
grote eieren**Verschillen tussen
nauw-verwante
soorten**Fitness voordeel
vrouwtje*

Bij alle ratiëten en de tot dusverre bestudeerde stuithoenders vervult de *vader* een belangrijk deel van de *broedzorg*. Het mannetje bouwt meestal het nest, broedt en zorgt voor de jongen. Het vrouwtje beperkt zich in veel gevallen tot het leggen van de eieren. Bij de grote rhea (Bruning, 1974) vechten de mannetjes om het bezit van *groepen van 6 tot 8 vrouwtjes*. Zo'n groep legt gedurende ruim een week 20 tot 50 eieren in één gemeenschappelijk nest en vertrekt vervolgens naar een ander mannetje. Per broedseizoen worden door zo'n groep een tiental legsels geproduceerd. Het mannetje broedt ruim een maand. De eieren komen kort na elkaar uit. Binnen 36 uur na het uitkomen verlaat het mannetje samen met de jongen het nest, en blijft gedurende 3 tot 4 weken de kuikens bescherming bieden. Bij de struisvogel groeperen de vrouwtjes zich ook, maar blijven dan als harem bij één mannetje. Het broeden wordt verdeeld tussen dat mannetje en zijn *belangrijkste vrouwtje*. De emu gedraagt zich bijna zoals de rhea. De casuaris is *monogaam*, maar de zorg voor eieren en jongen is bijna geheel in handen van het mannetje. De kiwi gedraagt zich zoals de casuaris. Binnen de groep van stuithoenders komen zowel rhea-achtige als casuarisachtige broedzorgsystemen voor.

De variatie in broedzorg die onder de ratiëten wordt aangetroffen, suggereert dat bij de gemeenschappelijke voorouder van deze soorten het mannetje verantwoordelijk was voor de broedzorg, terwijl vrouwtje vooral energie stopte in het produceren van eieren. De broedzorg van de vader is nog steeds bij alle onderzochte soorten belangrijk. De soorten met *vrouwtjesgroepen* (rhea, struisvogel, emu, diverse stuithoenders en wellicht de uitgestorven moa's) produceren tamelijk *kleine eieren* in verhouding tot hun lichaamsgrootte. Daarvan kunnen er een groot aantal door één individu worden bebroed. De soorten met een *monogame paarband* (casuaris, kiwi en diverse stuithoenders) zijn betrekkelijk klein, maar de vrouwtjes leggen slechts één of enkele *extreem grote eieren*. De uitgestorven olifantsvogels, die eieren met een inhoud van 8 liter legden, waren waarschijnlijk ook monogaam. Interessant is dat tussen de *meest verwante soorten* emu + casuaris en moa + kiwi toch grote verschillen bestaan. Bij de struisvogel is een vorm van broedzorg door de moeder ontstaan die haar een duidelijk *fitnessvoordeel* oplevert. De omvang van de groepslegsels is dikwijls te groot voor effectieve bebroeding door één enkel individu. Het mannetje probeert 's nachts alle eieren onder zich te houden, maar zijn belangrijkste vrouwtje, die overdag broedt, gooit selectief eieren van andere harem-vrouwen uit het nest (Bertram, 1979). Zij blijkt in staat te zijn om haar eigen eieren te herkennen.

6 Samenvatting

Tot dusverre heeft het accent gelegen op de *proximale factoren* voor gedrag: de directe oorzaken, of wel de morfologische-, fysiologische-, genetische- en omgevingsfactoren die het gedrag van een *individu* direct beïnvloeden. In dit hoofdstuk wordt de omslag gemaakt naar de *ultieme factoren*, de selectiekrachten die in de loop van de evolutie invloed hebben gehad op gedrag. De ultieme factoren hebben geleid tot geleidelijke veranderingen in de erfelijke eigenschappen van *soorten*. Daardoor zijn *adaptaties* ontstaan, aanpassingen aan de omgeving, ook in het gedrag. Daarvan zijn enkele klassieke voorbeelden besproken. Bij de *interpretatie* van gedragsadaptaties is voorzichtigheid geboden omdat de selectiekrachten waardoor ze thans worden *gehandhaafd* kunnen verschillen van die waardoor ze zijn *ontstaan*.

Een belangrijke groep van gedragsadaptaties houdt verband met de wijze waarop een individu zijn *hulpbronnen* exploiteert. Daaraan zijn *kosten en baten* verbonden. Onder de kosten vallen de energie die nodig is om het gedrag te vertonen en de risico's die aan het gedrag verbonden zijn. Onder de baten vallen voedsel, groei, copulaties en nakomelingen. Natuurlijke selectie werkt niet direct op kosten of baten, maar in de eerste plaats op de opbrengst, datgene wat overblijft voor het dier. De *maximale opbrengst* wordt bereikt wanneer het dier zich *optimaal* gedraagt. Bij een kosten-batenanalyse moeten alle posten uiteraard in dezelfde *valuta* worden uitgedrukt: *energie* als het om korte-termijnprocessen gaat, en *fitness* als het om processen gaat die één of meer generaties omvatten.

Voedselzoekgedrag levert energie (voedsel), maar kost ook energie. Energie (Joule of calorie) is dan ook de rekeneenheid in het onderzoek aan dit gedrag. *Optimaal* voedselzoeken betekent dat de juiste *beslissingen* op het juiste moment moeten worden genomen. Op *korte termijn* zijn dat de keuze van het soort en de aard van het voedsel, de plaats waar en de tijd waarop gezocht wordt, en de hoeveelheid. Op *langere termijn* zijn dat de keuze van een verblijfplaats, de opbouw van reserves, migratie en timing van voortplanting en rui.

De baten en kosten van *voortplantingsgedrag* worden gemeten in fitness-eenheden. De totale opbrengst wordt het *life-time reproductive success* genoemd. Met behulp van DNA-technieken kan dat steeds beter worden bepaald. Er bestaat nogal wat variatie in voortplantingsgedrag, waarbij *bedrog* (bijv. *broedparasitisme*) en *geweld* (bijv. *infanticide* – het doden van de nakomelingen van een concurrent) niet zeldzaam is. Een belangrijk aspect is de *partnerkeus*. *Aantal* en *eigenschappen* van de partners kunnen daarbij een rol spelen. Tussen de leden van een voortplantingseenheid kunnen allerlei *belangenconflicten* ontstaan. Een tweede aspect is de te volgen *voortplantingsstrategie*. Ook daarbij kunnen tal van keuzemogelijkheden voorkomen: (1) deelnemen aan de voortplanting, wachten of helpen, (2) alternatieve strategieën, (3) produceren van eieren of sperma, en (4) produceren van dochters of zonen.

Aan de hand van twee voorbeelden over *lekgedrag* is ten slotte geschetst hoe het proces van *adaptatie* in de loop van de *fylogenie* zou kunnen verlopen. Korhoenders hebben zich vanuit een leefsituatie in het bos waarschijnlijk aangepast aan een ecosysteem met hulpbronnen die zo verspreid liggen dat geen voedselterritoria verdedigd kunnen worden.

De satellieten bij de kempfaan kunnen in verband worden gebracht met een mogelijke *vooroudersoort met twee legsels*, waarvan de eerste door het mannetje wordt bebroed en de tweede door het vrouwtje. De variatie in voortplantingssystemen bij de strandlopers suggereert dat bepaalde sociale systemen gemakkelijk evolueren tot andere. Daarom is nagegaan onder welke de voorwaarden broedzorg door de moeder kan ontstaan en onder welke broedzorg door de vader. De variatie in broedzorg en sociale organisatie bij vogels doet vermoeden dat *broedzorg door de vader* een eerste stap in de evolutie van broedzorg bij vogels kan zijn geweest. De variatie die bij grote loopvogels wordt gevonden ondersteunt dit idee.

Literatuur

- Bertram, B.C.R., 'Ostriches recognize their own eggs and discard others'. In: *Nature* 279, 233-234, 1979.
- Birkhead, T.R. and A.P. Møller, *Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences*. London, Academic Press, 1992.
- Bruning, D.F., 'Social structure and reproductive behaviour in the greater rhea'. In: *Living bird* 13, 251-294, 1974.
- Charnov, E.L., 'Optimal foraging: the marginal value theorem'. In: *Theor. Popul. Biol.*, 9, 129-136, 1976.
- Cracraft, J., 'Phylogeny and evolution of ratite birds'. In: *Ibis* 116, 494-521, 1974.
- Cullen, E., 'Adaptations in the kittiwake to cliff nesting'. In: *Ibis* 99, 275-302, 1957.
- Davies, N.B., *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford, Oxford University Press, 1992.
- Davies, N.B. and M. de L. Brooke, 'Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations'. In: *Anim. Behav.* 36, 262-284, 1988.
- Dhondt, A.A., 'Reproduction and survival of polygynous and monogamous blue tit *Parus caeruleus*'. In: *Ibis* 129, 327-334, 1987.
- Kempenaers, B., G.R. Verheyen, M. van den Broeck, T. Burke, C. van Broeckhoven and A.A. Dhondt, 'Extra-pair paternity caused by female preference in the blue tit'. In: *Nature* 357, 494-496, 1992.
- Kruijt, J.P. and J.A. Hogan, 'Social behavior on the lek in black grouse, *Lyrurus tetrix tetrix* (L.)'. In: *Ardea* 55, 203-240, 1967.
- Lack, D., *The natural regulation of animal numbers*. Oxford, Clarendon Press, 1954.
- Lack, D., *Ecological adaptations for breeding in birds*. Cambridge, Cambridge University Press, 1968.
- Perrins, C.M., 'Population fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major* L'. In: *J. Anim. Ecol.* 34, 601-647, 1965.
- Piersma, T., *Close to the edge: energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in knots*. Groningen, Proefschrift, 1994.
- Rhijn, J.G. van, 'Phylogenetical constraints in the evolution of parental care strategies in birds'. In: *Neth. J. Zool.* 34, 103-122, 1984.
- Ruiter, L. de, 'Countershading in caterpillars. An analysis of its adaptive significance'. In: *Arch. Neerl. Zool.* 11, 285-341, 1956.
- Tinbergen, J.M., 'Foraging decisions in starlings (*Sturnus vulgaris* L.)'. In: *Ardea* 69, 1-67, 1981.
- Tinbergen, N., 'Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report'. In: *Behaviour* 15, p. 1-70, 1959.

- Tinbergen, N., G.J. Broekhuysen, F. Feekes, J.C.W. Houghton, H. Kruuk and E. Szulk, 'Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L., a behaviour component of camouflage'. In: *Behaviour* 19, 74-117, 1962.
- Trivers, R.L. and D.E. Willard, 'Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring'. In: *Science* 179, 90-92, 1973.
- Vos, G.J. de, 'Adaptedness of arena behaviour in black grouse (*Tetrao tetrix*) and other grouse species (*Tetraonidae*)'. In: *Behaviour* 68, 277-314, 1979.

Communicatie tussen soortgenoten

1	Signaalhandelingen	206
1.1	Transmissie en ontvangst	207
1.2	Verschillen tussen signaalhandelingen	210
2	Signalen	212
2.1	Informatie	212
2.2	Zenders, ontvangers, boodschap, betekenis en context	214
2.3	Interactie tussen zender en ontvanger	215
3	Speltheoretische aspecten	216
3.1	Modellen voor interacties tussen dieren	217
3.2	De evolutionair stabiele strategie, ESS	218
3.3	Symmetrische en asymmetrische confrontaties	220
4	Een synthese van twee benaderingswijzen	221
4.1	Asymmetrie en kwaliteit	221
4.2	Hulpbronnen die gedeeld kunnen worden	224
4.3	Individuele herkenning	225
4.4	Gemeenschappelijke belangen	226
5	Samenvatting	227

Literatuur	229
------------	-----

Communicatie tussen soortgenoten

Als klein jongetje woonde ik schuin tegenover een sigarenwinkel annex postagentschap. Ik werd daar wel eens heen gestuurd om postzegels te kopen en een enkele keer voor sigaretten. Mijn vader had me, met een knipoog, aangeraden om goed te luisteren naar de sigarenwinkelier. Diens verbale gedrag was nogal opmerkelijk en bestond uit een aaneenschakeling van nietszeggende frasen: inderdaad, juist, goedzo, mooi weer, ja, ja. Hij was in staat dat minutenlang vol te houden, waarbij de klant nauwelijks gelegenheid kreeg om te reageren. Misschien wel zo gemakkelijk. Als karikatuur van 'het gesprekje in de winkel' deed deze man het niet slecht. Immers, los van de technische details over het aan te schaffen product en de betaling, is de bedoeling onduidelijk van veel retoriek in de winkel (bij de bushalte, op een verjaardag, enzovoorts). Dikwijls lijkt het erop dat er gesproken wordt omdat stilte onprettig is. Ook geïnterviewde politici laten zich door die strategie leiden. De journalist krijgt fantastische antwoorden waarbij ongemerkt de vraag onder tafel verdwijnt. Toch wordt dit beschouwd als *communicatie*.

De *informatieve* waarde van een gesprek kan dus nogal beperkt zijn. Dat komt ten dele doordat mensen langs elkaar heen praten en alleen naar zichzelf luisteren, maar ook door de neiging om de werkelijkheid over jezelf en je eigen prestaties mooier te maken dan die is. Dat zie je natuurlijk al weer bij al die politici die moeten scoren om opnieuw gekozen te worden. Je ziet het ook bij mensen die beginnen te dreigen of die aan het flirten zijn, en zelfs bij onderzoekers die een onderzoeksbeurs willen binnenhalen. *Opscheppen*, daar zijn we pas goed in, niet alleen in woord en gebaar, maar in alles waarmee we ons sociaal willen onderscheiden. Denk maar eens aan dure statusauto's die sommige mensen aan de rand van het faillissement brengen.

Bijna alle levende organismen bevinden of bewegen zich in de buurt van soortgenoten. Dat komt onder andere doordat individuen van dezelfde soort ongeveer dezelfde eisen stellen aan hun leefomgeving. Een dier zou het voor zichzelf gemakkelijker kunnen maken door gebruik te maken van de informatie die in het gedrag van soortgenoten zit verborgen. Het zou zo bijvoorbeeld beter aan de kost kunnen komen en dat kan tot een verhoging van de fitness leiden. Omgekeerd zou het prijsgeven van informatie waarmee een ander z'n voordeel kan doen, wel eens nadelig kunnen zijn voor een dier. Een ander zou mee kunnen gaan vissen in dezelfde vijver of zou beter in staat worden gesteld om de informatieverstrekker te verslaan. Het prijsgeven van betrouwbare informatie kan dus soms leiden tot een verlaging van de fitness. Door anderen juist op een dwaalspoor te zetten kan dat fitnessverlies worden voorkómen. Door natuurlijke selectie zijn de aspecten van gedrag die nadelig zijn voor de fitness (waar mogelijk) verdrongen door aspecten waarmee de fitness bevorderd wordt. De informatie in het gedrag is dus vooral geëvolueerd in de richting die de meeste voordelen biedt voor de zender, die zo het gedrag van anderen 'tracht' te manipuleren. Ontvangers van informatie hebben – ook al door natuurlijke selectie – een gezonde dosis achterdocht

gekregen bij het analyseren van de betekenis van de informatie van anderen. Communicatie tussen dieren (en mensen) kan dus niet omschreven worden als een onbelemmerde uitwisseling van informatie die alleen maar voordelen oplevert voor alle partijen.

1 Signaalhandelingen

Gedrag van een dier dat in de buurt van soortgenoten wordt vertoond kan erg spectaculair zijn. De functie ervan is niet altijd nauwkeurig aan te geven. Wel is meestal duidelijk dat het gaat om 'een mededeling voor soortgenoten' die vooral te maken heeft met voortplanting en verdediging van 'bezit'. Het kan gaan om het lokken of vinden van een voortplantingspartner, het onderhouden van een band met partner, ouder of jong, het afschermen van de partner tegen avances door concurrenten, het verdedigen van een nest, een voedselbron of een territorium (bijv. Bradbury en Vehrencamp, 1998; Verstegen, 1999). De elementen van dergelijk gedrag worden *signaalhandelingen* genoemd.

Signaalhandeling

Door zorgvuldig waarnemen en experimenteren kan worden vastgesteld welk type *mededelingen* in een signaalhandeling liggen opgesloten. Het is lang niet altijd gemakkelijk om een eenvoudige hypothese op te stellen over de inhoud van de mededelingen. Dat geldt bijvoorbeeld voor vogelzang. Bij veel soorten beginnen de mannetjes te zingen zodra ze een eigen territorium gevestigd hebben. Vaak hebben ze dan nog geen partner gevonden. Door te zingen maakt een mannetje zijn gebied aantrekkelijk voor vrouwtjes en verhoogt het de kans gepaard te raken en nakomelingen te krijgen. Zang heeft een heel ander effect op mannelijke soortgenoten. Die worden erdoor weerhouden om in de buurt te komen.

Mededeling

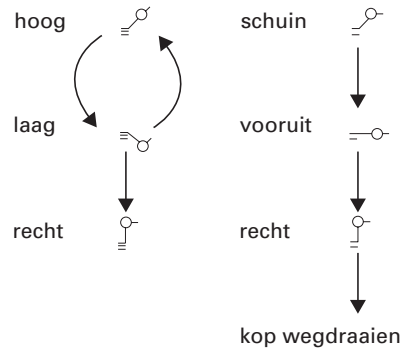
Sommige signaalhandelingen lijken opvallend vast van vorm te zijn. Vooral onderzoekers uit de beginperiode van de ethologie, zoals Lorenz en Tinbergen, legden de nadruk op die *vormvastheid*. Volgens hen zou dat ook bijdragen aan de fitness van een dier omdat het de kans op misverstanden bij soortgenoten zou verminderen. In die tijd was men nog niet op het idee gekomen dat het soms ook wel eens nadelig voor een dier kan zijn om betrouwbare informatie prijs te geven.

Vormvastheid

Zie de omslag van dit boek.

Op het eerste gezicht is er inderdaad sprake van vormvastheid. Bijvoorbeeld, bijna elke zangvogelsoort is herkenbaar aan het geluid, ontmoetingen tussen honden lopen meestal volgens een vast ritueel, en wie ooit in een meeuwenkolonie is geweest, kent waarschijnlijk ook de stereotype ontmoetingsceremonie van deze vogels. Bij kokmeeuwen gebeurt dat ieder voorjaar, kort nadat ze een chocoladebruine kop hebben gekregen. In de winter is daarop een 'koptelefoon' afgetekend. Een andere meeuw wordt dan benaderd met een luide roep, de 'long call', de nek schuin omhoog gestrekt, snavel omhoog of horizontaal en de vleugels vrij van het lichaam (hoog of schuin, figuur 9.1). Vervolgens buigt de meeuw de nek diep naar beneden, maar houdt de snavel omhoog gericht of horizontaal (laag of vooruit). Deze twee handelingen kunnen een aantal malen herhaald worden, maar de 'laag' of 'vooruit' kan ook overgaan in een handeling waarbij de nek verticaal omhoog wordt gehouden en de snavel horizontaal (recht). Het aardige van zo'n ontmoetingsceremonie is dat de twee betrokken meeuwen vrijwel gelijktijdig hetzelfde gedrag vertonen (houdingen én roepen). In de 'recht' staan ze dan aanvankelijk tegenover elkaar, met de snavel gericht op elkaar. Al spoedig draaien

beide vogels dan – ook weer gelijktijdig – de koppen van elkaar weg. Tinbergen beschouwde dat als een handeling waarmee aangegeven wordt dat er geen agressie in het spel is (Tinbergen, 1959).



FIGUUR 9.1 Schematische weergave van de volgorde van houdingen tijdens ontmoetingsceremonies van kokmeeuwen

Aangegeven zijn de hoeken van de lichaamsas, nek en snavel en de stand van de vleugels (één streepje iets los van het lichaam, twee streepjes ver los van het lichaam).

Uit nadere analyse van signaalhandelingen is gebleken dat die vormvastheid beperkt is. Vogelzang is weliswaar kenmerkend voor de soort, maar er zijn soms – denk aan de nachtegaal – oneindig veel variatiemogelijkheden. Bij diverse soorten kan een deel van die variatie worden gebruikt om *individuen* te kenmerken. Aan de hand daarvan herkennen bijvoorbeeld buren elkaar. Ook individuen beschikken meestal nog over een uitgebreid repertoire waarmee de zang gevarieerd kan worden. In de ontmoetingsceremonies van kokmeeuwen zijn ook allerlei varianten herkenbaar (van Rhijn, 1981). Zo kan de reeks ‘hoog’ (of schuin) – ‘laag’ (of vooruit) één, twee, drie of zelfs meer malen worden herhaald, voordat deze met de ‘recht’ wordt afgesloten. Verder kan de snavel omhoog gericht worden of min of meer naar voren (hoog of schuin, laag of vooruit, zie figuur 9.1) en de vleugels in verschillende mate vrij van het lichaam worden gehouden. Hoewel er grenzen zijn aan de vormvariatie van signaalhandelingen, kan deze variatie toch nog aanzienlijk zijn. Dit zou kunnen betekenen dat dieren hun mededelingen op een onnauwkeurige manier verstrekken. Het zou ook kunnen wijzen op een *nuancering* van mededelingen. Inderdaad blijken bepaalde, soms nauwelijks herkenbare varianten van houdingen of geluiden, heel andere reacties uit te lokken dan de standaard variant.

Signaalhandelingen hebben diverse eigenschappen die hun mededelfunctie voor soortgenoten ondersteunen. Ze kunnen soortgenoten meestal gemakkelijk bereiken (*transmissie*) en zijn ook geschikt om door de zintuigen van soortgenoten te worden opgevangen (*ontvangst*). Signalen met tegengestelde mededelingen verschillen meestal sterk (*contrasten*) en signalen die bij de paarvorming worden gebruikt accentueren de soortverschillen (beperking *risico hybridisatie*).

1.1 TRANSMISSIE EN ONTVANGST

De transmissiemogelijkheden voor mededelingen worden beïnvloed door afstand, medium en licht. Nachtactieve dieren en diepzee dieren maken in het algemeen nauwelijks of geen gebruik van *visueel opvallende gedragspatronen*, zoals opvallende houdingen en kleur, tenzij ze daar zelf

Individuele kenmerken

Zie ook par. 4.3.

Nuancering van mededelingen

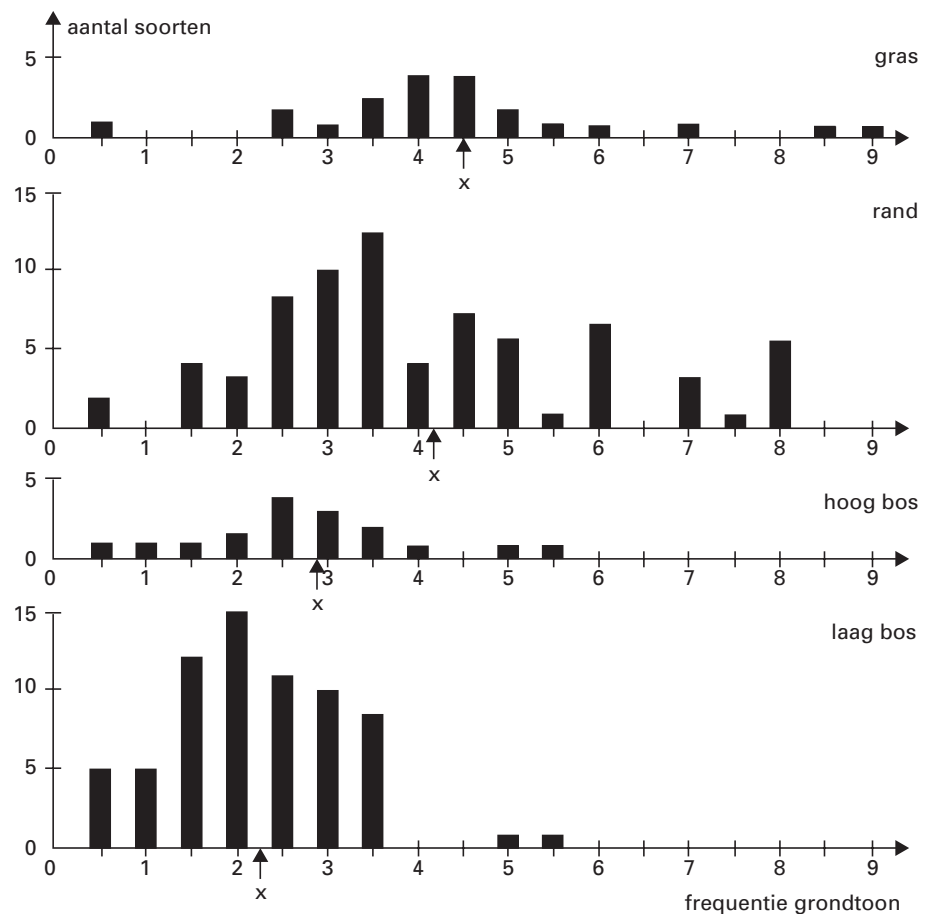
Visueel opvallende patronen

licht bij produceren, zoals vuurvliegjes. Visueel opvallende patronen worden vooral gebruikt door dagactieve dieren uit een open omgeving, in andere gevallen alleen wanneer de dieren elkaar dicht genaderd zijn bij voldoende licht.

Trillingen

Geluiden

Trillingen kunnen via lucht, water of het vaste substraat (bodem of planten) worden doorgegeven. Er vindt veel onderzoek plaats over de transmissie van *geluid* via de lucht (bijv. Naguib, 1998). Het blijkt onder meer af te hangen van afstand, obstakels, vochtigheid en temperatuur. Bij lage temperaturen en hoge vochtigheid, dus tijdens de schemering en de nacht, is de transmissie optimaal. Lage geluiden dragen in het algemeen verder dan hoge geluiden. Vooral in een bos worden de hoge geluiden snel verstrooid door de dichte vegetatie. Voor het produceren van lage geluiden is echter een groter orgaan en meer energie nodig dan voor hoge geluiden. Kleine dieren kunnen die lage geluiden daarom niet goed produceren. Kleine vogels lossen dat transmissieprobleem gedeeltelijk op door vooral bij zonsopgang te zingen, hoge zangposten te kiezen en een hoge positie te kiezen om te luisteren naar de geluiden van soortgenoten. De soorten van vooral de dichte tropische wouden investeren extra in de productie van gemiddeld lagere geluiden (zie figuur 9.2).



FIGUUR 9.2 Gemiddelde grondtoonfrequenties van vogelsoorten van vier verschillende typen omgevingen: grasland, randgebieden langs bossen, hoge bossen en lage bossen

Langs de x-as staat de frequentie van de grondtoon in klassen van 500 Hz, langs de y-as staat het aantal soorten. De gemiddelden voor de vier omgevingen staan aangegeven met pijltjes.

Naar: Morton, 1975

Afstand

Transmissie van geluid kan ook via water, zelfs vijf maal zo snel als door de lucht. Onder het wateroppervlak kunnen lange geluidsgolven (erg lage geluiden) grote afstanden overbruggen, mede doordat het geluid via de onderkant van het grensvlak water-lucht wordt voortgeplant. De geluiden van walvissen van ongeveer 20 Hz, zijn onder gunstige omstandigheden zelfs hoorbaar tot op duizenden kilometers! Signaalhandelingen die op grote *afstand* waarneembaar zijn, lijken vooral (en misschien wel uitsluitend) voor te komen wanneer het inderdaad nuttig kan zijn om andere dieren op een flinke afstand te bereiken. Naar menselijke maatstaven is die afstand bij walvissen kolossaal. De afstand die een tjirpende krekel kan overbruggen, is weliswaar veel geringer, maar in verhouding tot de lichaamsgrootte van die krekel toch nog wel aanzienlijk. Signaalhandelingen, die alleen op zeer kleine afstand waarneembaar zijn, lijken vooral op te treden wanneer een mogelijke reactor in de onmiddellijke nabijheid is van het actieve dier. Bij sommige spinnen en insecten worden trillingen geproduceerd die via het substraat, meestal een blad van een plant, worden doorgegeven. Soortgenoten hebben organen, vaak in hun poten, waarmee die trillingen kunnen worden opgevangen.

Feromonen

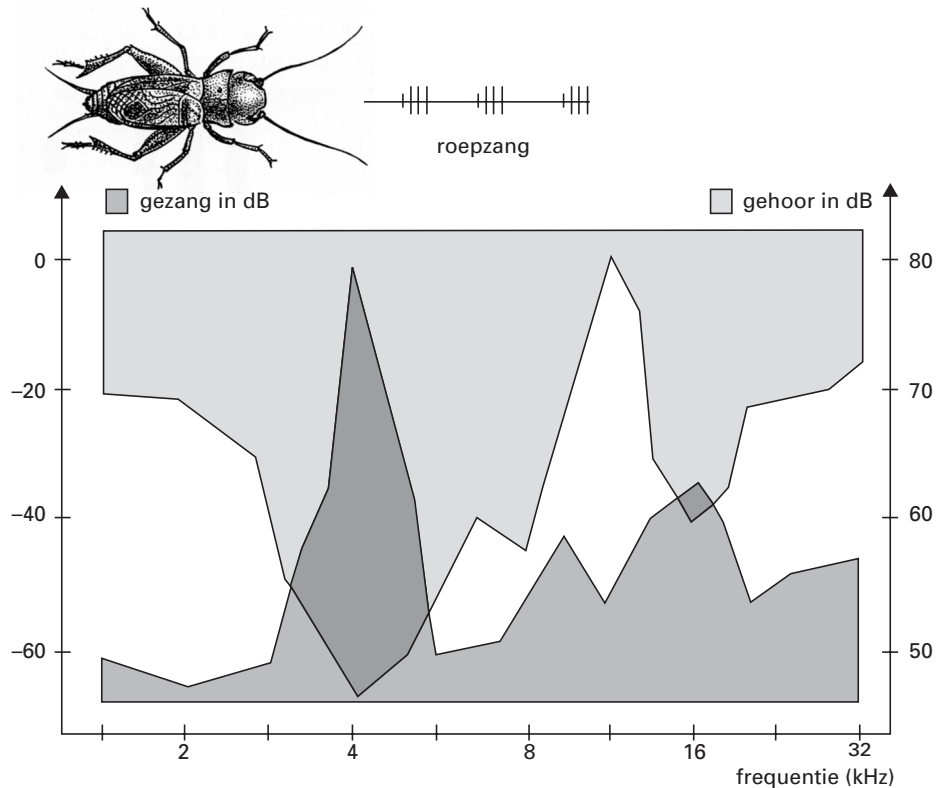
Feromonen zijn ingewikkelde chemische stoffen die afgegeven worden door dieren en die informatie kunnen overbrengen aan soortgenoten en soms ook andere dieren. Ze spelen een belangrijke rol in de communicatie tussen dieren, zelfs bij de mens, maar dan dikwijls zonder dat we ons daar bewust van zijn. Het afgeven van een feromoon kan worden beschouwd als een signaalhandeling. De transmissie van deze geurstoffen hangt vooral af van wind (atmosfeer), stroming (water) en strategische plaatsing (geurmerken op het substraat). Als wind of stroming verwaarloosd kan worden, verspreiden feromonen zich toch tamelijk snel in de lucht door diffusie. Na vrij korte tijd zijn ze daardoor niet meer waarneembaar. In water verloopt de diffusie trager en blijft de stof op een bepaalde plek langer hangen. Geurmerken worden afgezet op het substraat, van waar ze geleidelijk in de omringende lucht worden opgenomen. Ze worden vooral afgezet op plekken waar de geur kan worden opgemerkt door soortgenoten. Geurmerken kunnen bestaan uit een mengsel van stoffen, waarvan sommige kunnen worden waargenomen door soortgenoten en andere, vooral proteïnen, dienen om deze geurstoffen vast te houden en langzaam in de lucht te verspreiden (Hurst *et al.*, 1998).

Waarneming

De zintuigen van een dier zijn meestal bijzonder geschikt om de signaalhandelingen van soortgenoten *waar te nemen*. Vogels zijn overwegend dagactief zijn en maken vooral gebruik van de visueel opvallende signaalhandelingen en geluiden. Zoals verwacht, hebben ze een uitstekend ontwikkeld gezichts- en gehoorvermogen waarmee de signaalhandelingen van soortgenoten kunnen worden opgemerkt. Zoogdieren zijn meer nachtactief en maken minder gebruik van visueel opvallende signaalhandelingen. Zij beschikken meestal niet over een erg goed ontwikkeld gezichtsvermogen. Zoogdieren maken in het contact met soortgenoten vooral gebruik van feromonen en beschikken wél over een uitstekend ontwikkeld reukvermogen. Het verband tussen de kenmerken van een signaalhandeling en de gevoeligheid van het zintuig kan bijzonder gedetailleerd zijn. Zo blijkt de krekel extra gevoelig te zijn voor de geluidsfrequenties van de pieken in het frequentiespectrum van de geluidssignalen van de soort (figuur 9.3, blz. 210). Een ander voorbeeld is

Zie hoofdstuk 3,
par. 2.2.

de gevoeligheid voor rood van het oog van jonge zilvermeeuwen. Die past heel goed bij de sleutelprikkel waardoor bedelen wordt opgewekt: de rode vlek op de snavel van de oudermeeuw.



FIGUUR 9.3 Gevoeligheid van het gehoororgaan en kenmerken van de tsjirp van een mannetje van de krekel

De lijn die het lichtgrijze gebied afbakt geeft de drempelwaarde aan waarbij het gehoororgaan nog signalen opvangt. De lijn die het donkergrijze gebied afbakt geeft het frequentiespectrum van de tsjirp weer. X-as frequentie in Hz, y-as (links) sterkte van het geluid (dB) van de tsjirp, en y-as (rechts) gevoeligheid van het gehoororgaan (dB).

Naar: Huber, 1977

1.2 VERSCHILLEN TUSSEN SIGNAALHANDELINGEN

De vormverschillen tussen signaalhandelingen van één soort hangen vaak samen met verschillen tussen de veronderstelde mededelingen. Twee signaalhandelingen die in vorm *tegenpolen* van elkaar zijn, lijken ook wat betreft de inhoud van hun mededelingen dikwijls volledig tegengesteld aan elkaar te zijn. Darwin (1872) noemde dit het principe van de *antithese* (figuur 9.4).

Tinbergen (1952) suggereerde dat in de *vorm* van vrijwel alle dreig-handelingen componenten van zowel aanvallen als vluchten te herkennen zijn en in het seksuele gedrag componenten van aanvallen, vluchten en de paring. Hij veronderstelde dat de motivaties om aan te vallen, te vluchten en te paren een rol hebben gespeeld in de evolutie van de *vorm* van deze handelingen. Dat idee werd bekend als de *conflict-hypothese*. Baerends (1975) werkte dit verder uit en suggereerde dat de *directe veroorzaking* van deze handelingen nog steeds onder invloed staat

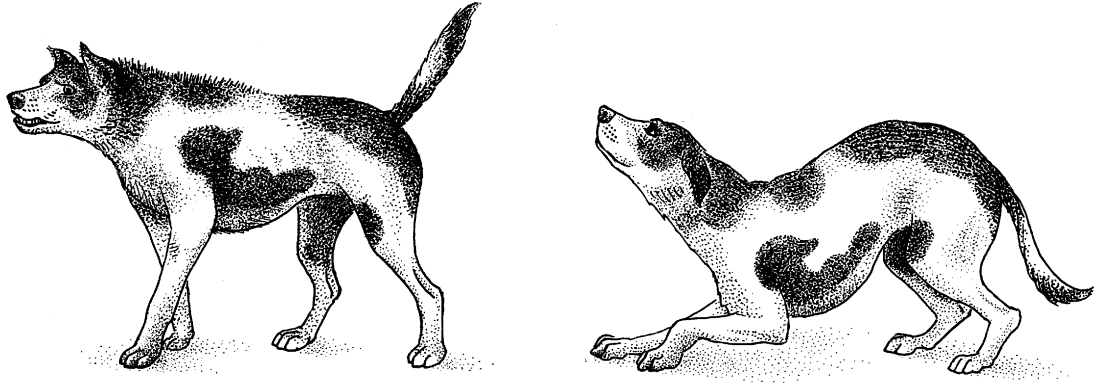
Tegenpolen

Antithese

Conflict-hypothese

Zie hoofdstuk 4,
par. 1.4.

van de motivaties om aan te vallen en te vluchten. Dreighandelingen met veel aanvalscomponenten zouden gemakkelijk kunnen overgaan in echte aanval. Dreighandelingen met veel vluchtcomponenten zouden gemakkelijk kunnen overgaan in vlucht. Veel verder dan deze theorie is het niet gekomen. De conflicthypothese wordt *nauwelijks* meer beschouwd als verklaring voor de evolutie van de vorm van signaalhandelingen en voor hun directe veroorzaking.



FIGUUR 9.4 Een voorbeeld van het principe van de antithese

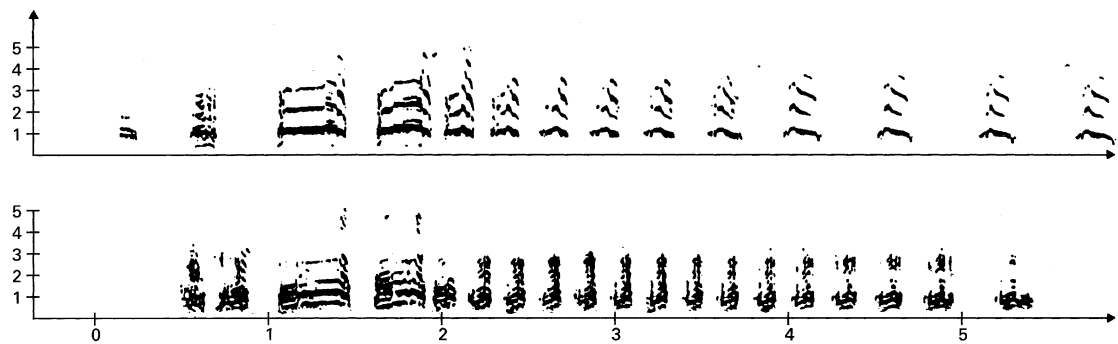
De hond links benadert een andere hond dreigend. Rechts benadert dezelfde hond zijn baas op een aanhankelijke en ondergeschikte manier.

Naar: Darwin, 1872

Contrasten tussen
verwante soorten

Zie ook het onderdeel 'geluiden' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.

Tussen soorten kan sprake zijn van sterke *contrasten* tussen signaalhandelingen met vrijwel dezelfde functie. Dikwijls gaat het daarbij om het gedrag dat vooraf gaat aan paarvorming en paring. Bij *verwante diersoorten* kan hierdoor het risico van hybridisatie worden verminderd. Dat is belangrijk omdat hybridisatie meestal leidt tot een aanzienlijk fitness verlies. De 'technische' ingreep die nodig is voor het creëren van zo'n contrast kan soms heel eenvoudig zijn. Bijvoorbeeld, bij zilvermeeuwen en kleine mantelmeeuwen verschillen de 'long calls' op het oor heel duidelijk van elkaar. Deze kreten spelen een sleutelrol bij de paarvorming. De twee meeuwensoorten broeden in Nederland in gemengde kolonies en vormen in uitzonderlijke situaties mengparen, waarvan het succes uiteindelijk bijzonder gering is. Soortherkenning is dus belangrijk. Alles wijst er op dat de geluidsverschillen tussen beide soorten analoog zijn aan de verschillen tussen geluiden van open en gesloten orgelpijpen. De twee soorten zijn in staat om hun geluidsorgaan op beide manieren te gebruiken. Voor de 'long call' wordt echter gebruik gemaakt van maar één van die twee manieren, bij de ene soort met de open, en bij de andere met de gesloten pijp (figuur 9.5, blz. 212).



FIGUUR 9.5 Geluidsspectrogrammen van een 'long call' van een zilvermeeuw (boven) en van een kleine mantelmeeuw (onder)

De x-as geeft de tijd in seconden, de y-as de frequentie van de geluiden (in kHz) en de zwarting geeft een aanwijzing over de sterkte van het geluid. Merk op dat de grondtonen (onderste zwarte bandjes) van de kleine mantelmeeuw aanzienlijk lager zijn dan die van de zilvermeeuw.

Naar: Hoogeveen en Noordhof

2 Signalen

De volgende stap in het begrijpen van communicatie is het onderzoeken van de *aard* en de *mogelijkheden* van de mededelingen die door signaalhandelingen worden doorgegeven. Dat komt neer op een analyse van de *effecten* van signaalhandelingen, de *signalen*. Daarbij wordt eerst aandacht besteed aan de *hoeveelheid informatie* die in een signaal of in een reeks van handelingen kan worden vastgelegd. Vervolgens wordt ingegaan op de processen die een rol kunnen spelen bij de *overdracht van informatie*. Tenslotte wordt uiteengezet op welke wijze *experimenteel* is aan te tonen dat er inderdaad wordt gereageerd op signalen van soortgenoten.

2.1 INFORMATIE

Voor het beschrijven van gebeurtenissen is *informatie* nodig, voor algemene gebeurtenissen weinig, voor zeldzame gebeurtenissen veel. *Signalen* kunnen die informatie verschaffen. Een voorwaarde is dan wel dat het signaal gekoppeld kan worden aan bepaalde gebeurtenissen. Een rood knipperlicht bij een spoorweginval, bijvoorbeeld, kan in verband worden gebracht met een naderende trein. De hoeveelheid informatie die in een signaal is vastgelegd wordt beschouwd als afhankelijk van de kans waarmee de aan dat signaal gekoppelde gebeurtenis optreedt. Als die gebeurtenis zeldzaam is, geeft het signaal veel informatie, als de gebeurtenis dikwijls voorkomt, geeft het signaal weinig informatie. Zo geeft rode licht bij een spoorweginval waar dagelijks slechts één trein passeert veel meer informatie dan het licht bij een spoorweginval waar twaalf maal per uur een trein langs dendert. Weliswaar is het signaal steeds het zelfde, maar de verhouding rood/niet rood verschilt zodanig dat men bij de overgang met één trein per dag extra op zijn hoede is bij rood.

Rode lichten zijn niet erg handig als maat voor de *hoeveelheid informatie*. Daarvoor worden, net als bij een computer, bits, bytes, megabytes en gigabytes gebruikt. Hoe meer bits, hoe preciezer een toestand

Effecten: signalen
Hoeveelheid
informatie
Overdracht
Experimenten

Informatie
Signalen

Hoeveelheid
informatie

Binaire keuze

omschreven kan worden. Een bit is een *binaire keuze*, dus twee mogelijkheden: 1 of 0, plus of min, wel of niet, wit of zwart. Met elke binaire keuze wordt 50% van de onzekerheid op dat moment weggenomen. Er zijn bijvoorbeeld vijf binaire keuzen nodig om uit de getallen 1 tot en met 32 (2^5) één bepaald getal te selecteren. Bij de eerste keuze kan de helft van de getallen worden uitgesloten, bij de tweede $\frac{3}{4}$, bij de derde $\frac{7}{8}$, bij de vierde $\frac{15}{16}$ en bij de vijfde keuze kan het juiste getal worden vastgesteld.

De signalen die een dier produceert zijn natuurlijk geen enen of nullen. Dieren produceren in het algemeen veel meer dan twee signalen. Om dat arsenaal van signalen optimaal te benutten zou elk even vaak gebruikt moeten worden. De hoeveelheid informatie per signaal hangt dan af van het aantal beschikbare signalen. Om die hoeveelheid informatie te berekenen moet een wiskundige truc worden uitgehaald. Van het aantal signalen moet de logaritme worden genomen met het grondtal 2 (vanwege de *binaire* benadering). Een dier met acht verschillende signalen zou dus per signaal $^2\log 8 = 3$ bits informatie kunnen verschaffen. In dat geval zou ieder signaal in $\left(\frac{1}{2}\right)^3$ (dat is dus $\frac{1}{8}$) van de gevallen worden vertoond. Dit beeld wordt verstoord wanneer de signalen, zoals gewoonlijk, niet even vaak voorkomen. Wanneer bijvoorbeeld één van de signalen in maar liefst 50% van de gevallen wordt vertoond, zou dat signaal veel minder informatie verschaffen, feitelijk slechts één bit.

Complete gedrag

Onzekerheid

Tot dusverre is gekeken naar de hoeveelheid informatie *per signaal*. Dikwijls is het echter handiger om het *complete gedrag* van een dier als uitgangspunt te nemen voor de analyse van de hoeveelheid informatie die het kan produceren. In dat geval meet men de hoeveelheid *onzekerheid* in het gedrag. Bij een dier met N even vaak voorkomende signalen wordt deze gedefinieerd als:

$$H = ^2\log N$$

Gemiddelde onzekerheid

Dus bij een dier dat altijd hetzelfde gedrag vertoont is die onzekerheid nul en bij een dier met 2 verschillende handelingen één. De *gemiddelde onzekerheid* in het gedrag van een dier met N niet even frequent voorkomende handelingen wordt gedefinieerd als:

$$\hat{H} = - \sum_{i=1}^N p_i \cdot ^2\log p_i$$

waarin p_i de kans voorstelt van de i -de handeling.

Dus de onzekerheid in het gedrag van een dier met vier even frequent voorkomende handelingen is $^2\log 4 = 2$, en de gemiddelde onzekerheid in het gedrag van een dier met vier handelingen waarvan de eerste en de tweede elk in $\frac{1}{8}$ van de gevallen worden vertoond, de derde in $\frac{1}{4}$ en de vierde in $\frac{1}{2}$ van de gevallen is

$$\begin{aligned} \hat{H} &= - \left\{ \left(\frac{1}{8} \cdot -3 \right) + \left(\frac{1}{8} \cdot -3 \right) + \left(\frac{1}{4} \cdot -2 \right) + \left(\frac{1}{2} \cdot -1 \right) \right\} \\ &= - \left(-\frac{3}{8} - \frac{3}{8} - \frac{2}{4} - \frac{1}{2} \right) = - \left(-\frac{14}{8} \right) = 1\frac{3}{4} = 1,75 \end{aligned}$$

en dus kleiner dan in het geval met vier even frequent voorkomende handelingen.

Shannon-Weaver-
formule

De H in deze als *Shannon-Weaverformule* bekend staande vergelijking wordt maximaal wanneer alle handelingen even frequent voorkomen. Dit betekent ook dat een dier een maximale hoeveelheid informatie kan verstrekken wanneer het alle beschikbare handelingen even vaak gebruikt. Verder kan een reeks van handelingen een maximale hoeveelheid informatie opleveren, wanneer de kans dat een bepaalde handeling vertoond wordt, niet afhangt van het voorafgaande gedrag. Er zijn geen voorbeelden bekend die suggereren dat handelingen worden vertoond op een manier die tot een maximale hoeveelheid informatie leidt. De conclusie moet dan ook zijn dat er veel meer en veel vaker gedrag wordt vertoond dan nodig is voor het bekend maken van een bepaalde hoeveelheid informatie. Informatietheoretisch houdt dit in dat gedrag een sterke mate van *redundantie* vertoont. Het betekent ook dat de kans toeneemt dat de informatie inderdaad wordt opgepikt door soortgenoten.

Redundantie

redundantie=
overmaat aan
informatie

Overgedragen
informatie

Deze informatietheoretische benadering van gedrag geeft de mogelijkheid om na te gaan of een dier gebruik maakt van de informatie in het gedrag van soortgenoten. Ook de hoeveelheid *overgedragen informatie* kan weer in een simpel getal (bits) worden weergegeven. Wanneer de gemiddelde onzekerheid in het gedrag van dier X wordt weergegeven als $\hat{H}(X)$, de gemiddelde onzekerheid in het gedrag van dier Y als $\hat{H}(Y)$ en de gemiddelde onzekerheid in een volgordematrix van reacties van Y op X als $\hat{H}(XY)$, bedraagt de hoeveelheid overgedragen informatie:

$$T(X : Y) = \hat{H}(X) + \hat{H}(Y) + \hat{H}(XY)$$

2.2 ZENDERS, ONTVANGERS, BOODSCHAP, BETEKENIS EN CONTEXT

Zender

De informatie die in een signaal is vastgelegd, heeft betrekking op het dier dat het signaal produceert: de *zender*. Die informatie kan te maken hebben met bepaalde vaste eigenschappen van de zender, zoals identiteit, sekse en diersoort, maar ook met variabele toestanden, zoals leeftijd en motivatie. Ieder dier dat gevoelig is voor bepaalde aspecten van het signaal wordt *ontvanger* genoemd. Wanneer een ontvanger op een bepaald signaal reageert met gedrag, kan het dier vervolgens weer als zender worden beschouwd.

Ontvanger

Boodschap
Betekenis

Communicatie is zelden een proces waarbij alle informatie die in een signaal is vastgelegd, overkomt bij ontvangers. Dikwijls wordt een deel van de informatie gemist. Vaak kan ook een deel onjuist overkomen door onnauwkeurigheid in de waarneming van ontvangers. Het is daarom belangrijk om twee aspecten van signalen te onderscheiden, namelijk de *boodschap* en de *betekenis* (Smith, 1977). Onder boodschap wordt alle informatie begrepen die de zender in het signaal heeft verpakt. Onder betekenis rekent men alleen die informatie die door de ontvanger uit het signaal wordt afgeleid.

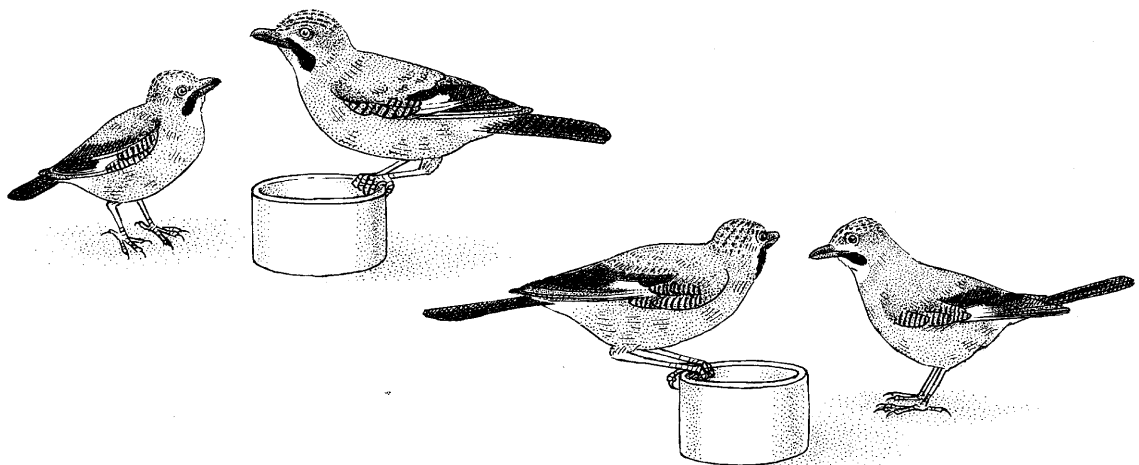
Relatie
Context

De betekenis van een bepaald signaal hoeft niet alleen af te hangen van de zintuiglijke vermogens van ontvangers, maar kan ook beïnvloed worden door de *relatie* die er tussen zender en ontvanger bestaat, of wel door de *context* waarin het signaal gegeven wordt. Bijvoorbeeld, een boodschap van een mannetje van een zilvermeeuw waarin identiteit én motivatie tot naderen liggen opgesloten, zal voor de partner een heel andere betekenis hebben dan voor de buurman.

2.3 INTERACTIE TUSSEN ZENDER EN ONTVANGER

Analyse van signalen geeft een idee over de inhoud van boodschappen. Wanneer er bijvoorbeeld tussen individuen van dezelfde diersoort duidelijke en constante verschillen bestaan in een bepaald type signaal, kan geconcludeerd worden dat de boodschap informatie over identiteit bevat. Over de betekenis van signalen kunnen conclusies worden getrokken aan de hand van de reacties van ontvangers. Wanneer er verschillend wordt gereageerd op hetzelfde type signaal van verschillende zenders kan pas worden besloten dat ook in de betekenis informatie over identiteit is opgenomen.

De inhoud van boodschappen wordt dikwijls afgeleid uit het begeleidende gedrag van de zender. Wanneer een bepaald signaal veelvuldig wordt gevolgd door duidelijke aanvallen, wordt meestal de conclusie getrokken dat de boodschap agressief van aard is. Zo'n conclusie is niet gerechtvaardigd, omdat voorbijgegaan wordt aan de wisselwerking die er tussen zender en ontvanger kan optreden. Stel dat er inderdaad een signaalhandeling zou bestaan met de uiterst agressieve boodschap: 'Als je niet weggaat, krijg je heel erg op je donder'. Stel bovendien dat de betekenis voor de ontvanger een getrouwe afspiegeling van deze boodschap zou zijn. In een dergelijk geval zou de ontvanger er goed aan doen om inderdaad weg te gaan. De zender zal daarom zelden in de gelegenheid zijn om dat pak slaag echt uit te delen. In zo'n geval is de relatie tussen boodschap en begeleidend gedrag van de zender (de sanctie) uiterst zwak. Om meer te weten te komen over de inhoud van een boodschap moet dus niet alleen naar het begeleidende gedrag van de zender worden gekeken, maar ook naar dat van de ontvanger.

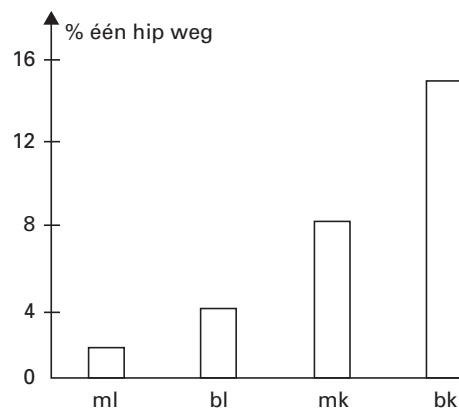


FIGUUR 9.6 Dreigen met één oog (links boven) of met twee ogen (rechts onder) naar een ondergeschikte door een dominante gaai op een voerbak

Naar: Bossema en Burgler, 1980

Dat kan duidelijk worden geïllustreerd aan een analyse van conflicten tussen Vlaamse gaaien die in gevangenschap werden gehouden (Bossema en Burgler, 1980). Tussen gaaien in een groep ontstaan vaste dominantieverhoudingen; conflicten worden altijd door het dominante dier gewonnen. Confrontaties kunnen worden uitgelokt door een bakje

met lekker voer aan te bieden. Zo'n voedselbron zal door één dier gemonopoliseerd worden, gewoonlijk de hoogste in de rangorde. Soms proberen ondergeschikten toch om iets mee te eten (figuur 9.6, blz. 215). Het dominante dier tracht dit te voorkomen met behulp van twee simpele dreighandelingen, namelijk aankijken met één oog en aankijken met twee ogen. Beide handelingen kunnen worden vertoond wanneer de ondergeschikte zich nog op een flinke afstand bevindt, maar ook wanneer dat dier dichterbij is gekomen. Ondergeschikten kunnen op veel manieren reageren op de dreighandelingen: ze kunnen het signaal negeren en gaan eten, of ze kunnen terugkijken, de kop wegdraaien, omdraaien, rond de voerbak hippen, of weggaan. De kans dat het dominante dier zal aanvallen, blijkt af te hangen van dreighandeling, afstand én reactie van de ondergeschikte vogel. Na dreigen met twee ogen op korte afstand volgt bijna altijd een aanval als het ondergeschikte dier zich niet onmiddellijk uit de voeten maakt. De ondergeschikte kiest in het algemeen eieren voor zijn geld. De reactie van de ondergeschikte vogel hangt sterk af van dreighandelingen en afstand (figuur 9.7).



FIGUUR 9.7 Percentage van de gevallen (y-as) waarin de ondergeschikte uitwijkt voor dreigen met één (m) of twee ogen (b) door de dominante gaai op de voerbak op lange (l) of korte afstand (k)

Naar: Bossema en Burgler, 1980

3 Speltheoretische aspecten

Rond 1975 kwam er in de gedragsbiologie een ontwikkeling op gang waardoor het oude communicatieonderzoek in de prullebak dreigde te belanden. Een belangrijke rol daarin speelde een wat excentrieke Britse geneticus, *John Maynard Smith* (zie voor een overzicht: J. Maynard Smith, 1982), die met behulp van de *speltheorie* oplossingen probeerde te verzinnen voor de evolutie van dreig- en vechtgedrag. Speltheorie werd al lange tijd gebruikt door strategen, economen en psychologen om kosten en baten van strategische keuzes te analyseren. Maynard Smith introduceerde deze aanpak onder evolutiebiologen. Zijn eerste opzienbarende conclusie was dat een dier geen betrouwbare mededelingen behoorde te verschaffen.

*John Maynard
Smith*

Speltheorie

3.1 MODELLEN VOOR INTERACTIES TUSSEN DIEREN

De speltheorie levert modellen voor interacties tussen individuen met tegenstrijdige belangen. De aanleiding voor de toepassing in de gedragsbiologie werd gevormd door de tamelijk ingehouden wijze waarop dieren meestal een conflict oplossen. Er worden veel ongevaarlijke dreighandelingen vertoond en er vindt zelden een beschadigend gevecht plaats. De verklaring dat dit nuttig zou zijn voor de soort werd als onbevredigend terzijde geschoven. Immers, een individu die door gevaarlijke aanvallen meer tegenstanders uit de weg kan ruimen dan door ongevaarlijke dreighandelingen, zou met gevaarlijke aanvallen zijn fitness kunnen bevorderen. De modellen waren aanvankelijk vooral bedoeld om de waarde van allerlei evolutionaire interpretaties te toetsen. Men formuleerde enkele simpele voorwaarden (spelregels) en keek vervolgens naar de winst en het verlies voor de fitness bij enkele 'vechtstrategieën'.

Basismodel
Duif en havik

*Winst- en
verliesrekeningen*

Het *basismodel* gaat uit van twee alternatieve strategieën: dreigen en vechten (*duif en havik*). Een dreiger wordt verondersteld een bepaalde tijd te dreigen, of te vluchten wanneer hij wordt aangevallen. Een vechter valt aan en vecht door tot dat de ander opgeeft, of totdat hij zelf gewond raakt. De kosten en de baten worden voor het gemak uitgedrukt in getallen: effecten op de fitness. Dat gebeurt tamelijk arbitrair. Hier wordt een voorbeeld uitgewerkt met de volgende effecten op de fitness: verwonding = -50, dreigen = -1, vechten = 0, winnen = +20. De winst- en verliesrekeningen voor de vier combinaties van dreigers en vechters kunnen daaruit worden berekend (tabel 9.1). Een dreiger wint in de helft van de gevallen van een andere dreiger. Hij wint dus $+\frac{20}{2}$ en verliest -1 aan dreigkosten. Een dreiger wint niets in een conflict met een vechter, maar hoeft ook geen tijd te besteden aan dreigen. De vechter wint alles in die situatie. Een vechter zal in de helft van de gevallen winnen van een andere vechter (winst $+\frac{20}{2}$) en in de andere helft verliezen (verlies $-\frac{50}{2}$ door verwonding).

TABEL 9.1

	tegen dreiger (p)	tegen vechter ($1 - p$)
winst/verlies voor dreiger	$\frac{20}{2} - 1 = 9$	0
winst/verlies voor vechter	20	$\frac{20}{2} - \frac{50}{2} = -15$

Uit tabel 9.1 blijkt dat vechters het beter doen tegen dreigers dan dreigers tegen dreigers; bovendien dat dreigers het beter doen tegen vechters dan vechters tegen vechters. Dat betekent dat een populatie van alleen dreigers kan worden geïnfiltreerd door vechters, maar ook dat een populatie van alleen vechters geïnfiltreerd kan worden door dreigers. Er is een stabiel evenwicht tussen dreigers en vechters wanneer de gemiddelde winst-en-verliesrekening voor een dreiger gelijk is aan die voor een vechter. Wanneer nu het deel dreigers in de populatie gesteld wordt op p en het deel vechters op $1-p$, zal er sprake van evenwicht moeten zijn bij:

$$9p = 20p - 15 \times (1 - p) = 35p - 15$$

dus $26p = 15$ en $p = \frac{15}{26}$

Blufmodel

Een uitbreiding hiervan is het *blufmodel*. Dat veronderstelt een extra strategie. Een bluffer valt aan, maar vecht niet door of vlucht wanneer hij wordt aangevallen. De winst-en-verliesrekeningen voor de vier combinaties tussen dreigers en buffers zijn gegeven in tabel 9.2. Uit die tabel blijkt dat buffers het beter doen tegen dreigers dan dreigers tegen dreigers; verder dat buffers het tegen buffers ook beter doen dan dreigers tegen buffers. Dat betekent dat een populatie van dreigers kan worden geïnfiltreerd door buffers, maar dat een populatie van buffers niet kan worden geïnfiltreerd door dreigers. Onder de gegeven omstandigheden zijn buffers dus altijd in het voordeel. De dreiger sterft dus uit.

TABEL 9.2

	tegen dreiger (p)	tegen bluffer ($1 - p$)
winst/verlies voor dreiger	9	0
winst/verlies voor bluffer	20	$\frac{20}{2} = 10$

De winst- en verliesrekeningen voor de vier combinaties tussen vechters en buffers zijn gegeven in tabel 9.3. Uit die tabel blijkt dat buffers het beter doen tegen vechters, dan vechters tegen vechters; bovendien dat vechters het beter doen tegenover buffers, dan buffers tegen buffers. Dat betekent dat een populatie van vechters kan worden geïnfiltreerd door buffers, maar ook dat een populatie van buffers kan worden geïnfiltreerd door vechters. Er is een stabiel evenwicht wanneer de gemiddelde winst- en verliesrekening voor een vechter gelijk is aan die voor een bluffer. Wanneer nu het deel vechters in de populatie gesteld wordt op p en het deel buffers op $1 - p$, zal er sprake van evenwicht moeten zijn bij :

$$-15p + 20 \times (1 - p) = 10(1 - p), \text{ of wel } p = \frac{10}{25} = 0,4$$

TABEL 9.3

	tegen vechter (p)	tegen bluffer ($1 - p$)
winst/verlies voor vechter	$\frac{20}{2} - \frac{50}{2} = -15$	20
winst/verlies voor bluffer	0	$\frac{20}{2} = 10$

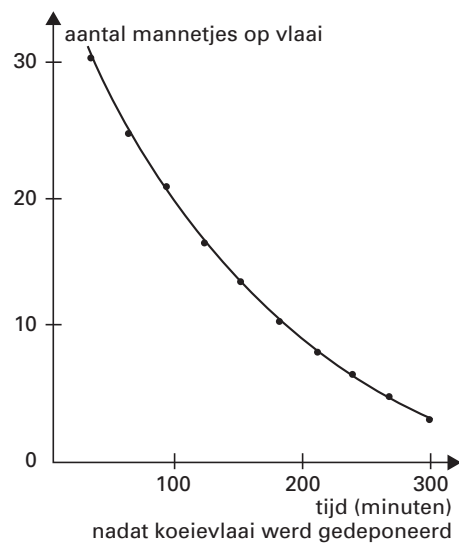
3.2 DE EVOLUTIONAIR STABIELE STRATEGIE, ESS

*Evolutionair
Stabiele Strategie:
ESS*

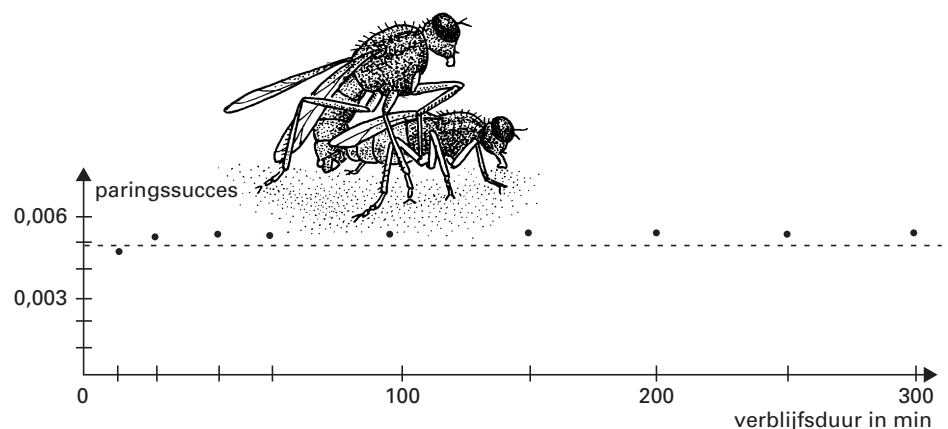
De toestand die bij het evenwicht ontstaat wordt een *Evolutionair Stabiele Strategie* (ESS) genoemd. Voor de fitness effecten die in de tabellen 9.1, 9.2 en 9.3 betekent dat het volgende:

- Wanneer er alleen dreigers en vechters kunnen ontstaan, bestaat de ESS uit 58% ($\frac{15}{26}$) dreigers en 42% vechters.
- Wanneer er alleen dreigers en buffers kunnen ontstaan, bestaat de ESS uit 100% buffers.
- Wanneer er alleen vechters en buffers kunnen ontstaan, bestaat de ESS uit 40% ($\frac{10}{25}$) vechters en 60% buffers.

	Definitie	Een ESS wordt gedefinieerd als een strategie die niet meer verdrongen kan worden door een mutante strategie wanneer de ESS door de meeste individuen in een populatie wordt toegepast. Een strategie kan daarbij ook worden opgevat als een bepaald mengsel van strategieën. Een ESS kan <i>puur</i> zijn, en bestaat dan uit slechts één enkele strategie. Dat was het geval in het voorbeeld van dreigers en bluffers, waarbij alleen de bluffers overbleven. Een ESS kan ook <i>gemengd</i> zijn, en bestaat dan uit een mengsel van strategieën. Dat was het geval in de andere twee voorbeelden (dreiger en vechter, vechter en bluffer). Een gemengde strategie kan bestaan wanneer verschillende typen individuen verschillende strategieën benutten. De mate waarin de typen voorkomen kan worden afgeleid uit de evenwichtswaarde. Een gemengde strategie kan ook bestaan wanneer ieder individu in een populatie elk van de strategieën kan benutten met de daarbij behorende waarschijnlijkheden.
Pure strategie		
Gemengde strategie		
Negatief exponentiële verdeling		Confrontaties binnen een populatie van alleen dreigers kunnen ook als een gemengde ESS worden beschreven. Uitgangspunt daarbij is dat het dier dat het langste dreigt winnaar wordt. Als de dreigduur kan veranderen door mutaties, is er nooit een pure ESS mogelijk in een populatie, waarin alle conflicten door middel van dreigen worden opgelost. Immers, wanneer alle dieren t seconden zouden dreigen, kan een mutant die $t + 1$ seconden dreigt, alle andere individuen verslaan. De gemiddelde kosten die voor een conflict gemaakt worden mogen niet hoger zijn dan de gemiddelde baten. Als ze wel hoger zouden zijn, is een mutant die niet meer deelneemt aan conflicten, beter af dan de rest. Omgekeerd, wanneer de gemiddelde kosten lager zouden zijn, is een mutant die iets meer kosten maakt ook beter af. Gemiddelde kosten en baten moeten dus ongeveer in evenwicht zijn met elkaar. De uiteindelijke ESS blijkt te bestaan uit een <i>negatief exponentiële verdeling</i> van dreigduurfrequenties. Het is zeer nadelig voor een individu wanneer het de geplande dreigduur kenbaar maakt. Dat zou immers zeer voordelig zijn voor een mutant die – na het opvangen van dat signaal – net iets langer dreigt. Er zijn tal van aanwijzingen dat dergelijke gemengde ESS-en in de natuur voorkomen. Bijvoorbeeld, de verblijfsduur van mannetjes van de mestvlieg op een koeienvlaai zou hierdoor verklaard kunnen worden. Zij wachten bij de vlaai vrouwtjes op aan de kant waar de mestgeur heen waait en waar vandaan de vrouwtjes komen aanvliegen. Deze vrouwtjes paren op de vlaai en leggen er hun eieren. Op een verse vlaai, die bijzonder aantrekkelijk is voor vrouwtjes, zitten veel mannetjes, maar naarmate de vlaai ouder wordt neemt dat aantal af volgens een negatief exponentieel verband (figuur 9.8, blz. 220). Oudere vlaaien zijn minder aantrekkelijk voor vrouwtjes. Door de afname van het aantal mannetjes blijven toch de paringskansen voor de volhouders vrijwel gelijk (figuur 9.9, blz. 220).



FIGUUR 9.8 Aantal mannetjes mestvliegen op een koeivlaid (y-as), afgezet tegen de ouderdom van die vlaid (x-as)
Naar: Parker, 1978



FIGUUR 9.9 Copulatiekans van het mannetje van de mestvlieg (y-as), afgezet tegen zijn verblijfsduur (x-as)
Naar: Parker, 1970

3.3 SYMMETRISCHE EN ASYMMETRISCHE CONFRONTATIES

De tot dusverre behandelde modellen zijn erg simpel, waarschijnlijk te simpel voor toepassing bij hogere dieren. Een belangrijk uitgangspunt is dat de confrontaties *symmetrisch* zijn, dat wil zeggen dat de deelnemers niet over informatie beschikken over de winstkansen van elkaar. Onder dergelijke omstandigheden is de winstverwachting gelijk aan 0,5. In de natuur is dat zelden het geval. Er zijn grote, veelal sterke, maar ook kleine, veelal zwakke individuen. Verder is bij conflicten over een prooi dikwijls een onderscheid te maken tussen de ontdekker (of vanger) en de mededinger. Tenslotte zijn er ook nog gevallen waarin de waarde van de prooi verschillend is voor de conflictdeelnemers, bijvoorbeeld door verschillen in honger. Interacties tussen dergelijke individuen zijn allemaal *asymmetrisch*. Het uitwisselen van informatie over asymmetrie blijkt bijna

Symmetrie

Asymmetrie

*Vreedzame
oplossing*

*Resource Holding
Power – RHP*

Intenties

altijd een ESS te zijn. De speltheorie voorspelt verder dat beschadigende gevechten worden vermeden wanneer de winstverwachting afwijkt van 0,5. De ESS bij een asymmetrisch conflict is altijd een *vreedzame oplossing*.

Asymmetrieën komen vooral tot uitdrukking in de zogenoemde *Resource Holding Power* of RHP van individuen, waarmee vooral hun fysieke kracht bij de verdediging van eigen bezit wordt bedoeld. Deze RHP wordt door de speltheoretici scherp onderscheiden van de *intenties* van een dier, waarover geen informatie gegeven zou mogen worden. Met intenties wordt vooral bedoeld op een vooropgezet plan over de te volgen strategie. In de literatuur zijn de begrippen RHP en intenties overigens niet erg helder gedefinieerd.

4 Een synthese van twee benaderingswijzen

Ultieme redenering Zie hoofdstuk 8.

*Proximale
redenering*

Speltheoretici concludeerden op grond van *ultieme redeneringen* dat er tijdens conflicten tussen individuen geen uitwisseling van informatie over de 'intenties' van de dieren mag plaatsvinden. De opvatting van de meeste ethologen in die tijd (rond 1975) stond daar lijnrecht tegenover. Deze was echter gebaseerd op *proximale redeneringen*. Zij gingen er van uit dat de dreighandelingen die tijdens conflicten vertoond worden meestal de aanval- en vluchtkansen van de betrokken individuen weerspiegelen. De Britse psycholoog Peter Caryl (1979) was de eerste die deze strijdigheid van opvattingen duidelijk onder woorden bracht. Hij was van mening dat de ethologische opvatting onjuist is. Hij analyseerde de beschikbare gegevens opnieuw en kon geen relatie aantonen tussen dreiggedrag en de aanval- en vluchtkansen. Zijn conclusie was echter wat voorbarig omdat hij verzuimde rekening te houden met de wisselwerkingen tussen individuen. Zijn redenering was verder nogal verwarrend omdat hij de begrippen 'intentie' en 'motivatie' als synoniemen behandelde. Het begrip 'intentie' geeft een doelstelling aan en het begrip 'motivatie' een veroorzakende toestand. Dat is niet hetzelfde. Vooral daardoor werd de integratie tussen speltheoretische en causaal ethologische gezichtspunten nogal vertraagd.

De belangrijkste conclusie die uit de speltheoretische modellen kan worden getrokken is, dat een onbelemmerde uitwisseling van informatie tussen individuen onwaarschijnlijk is. Communicatie, als dat wordt gedefinieerd als het uitwisselen van betrouwbare informatie, is alleen onder bepaalde omstandigheden mogelijk. Soms kan op grond van uiterlijke kenmerken van individuen worden voorspeld wie van de twee een gevecht zal winnen. In dat geval is het in het voordeel van beiden om te communiceren in plaats van te vechten. Ook wanneer uiterlijke kenmerken geen aanwijzing geven over de uitkomst van een gevecht is het soms toch in het voordeel van beiden om niet te vechten. Dat kan het geval zijn wanneer beiden belangstelling hebben voor dezelfde deelbare hulpbron, wanneer beiden elkaar kennen, of wanneer beiden een gemeenschappelijk belang hebben.

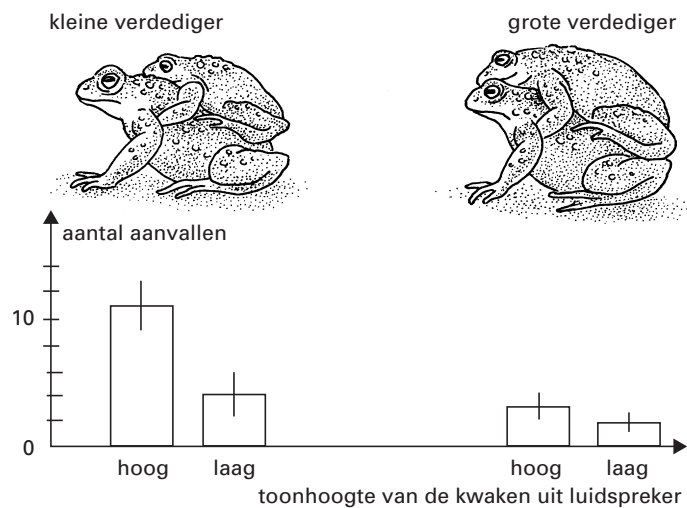
4.1 ASYMMETRIE EN KWALITEIT

*Verschillen in
kracht*

Ongelijke winstkansen voor de deelnemers aan een conflict worden onder meer veroorzaakt door *verschillen in kracht*. Die kunnen worden afgeleid uit verschillen in grootte. Kleine individuen verliezen meestal van grote individuen als het tot een gevecht komt. Grootte is echter lang

Zie ook par. 1.1.

niet altijd gemakkelijk te schatten bij zoogdieren en vogels. Ze hebben haren of veren die bijna altijd worden opgezet wanneer naar een ander dier wordt bedreigd. Hoe langer de haren of veren, of hoe beter ze worden opgezet, hoe groter het dier lijkt. Het visuele beeld is dus lang niet altijd een goede voorspeller van kracht. Dikwijls worden daarom alternatieven als aanwijzing gebruikt. Lichaamsgrootte bepaalt natuurlijk ook de grootte van organen. De consequenties daarvan zijn nogal sterk voor de organen waarmee geluiden worden geproduceerd: hoe groter de klankkast, hoe lager het geluid, en bovendien, hoe lager het geluid, hoe meer energie dat kost. De frequentie van geluiden geeft daarom een betrouwbare aanwijzing over 'kracht'. Die aanwijzing wordt ook gebruikt door allerlei diersoorten. Bijvoorbeeld padden gebruiken de toonhoogte van het geluid van een concurrent bij hun beslissing om een gevecht aan te gaan. In het voorjaar trekken padden nogal massaal naar poelen om eieren te leggen en te bevruchten. Ze arriveren daar meestal gepaard. De mannetjes zitten daarbij op de rug van de vrouwtjes. Op weg naar de poelen en bij de poelen zelf, ontstaan conflicten tussen vrije en gepaarde mannetjes. Voordat er aangevallen wordt wisselen de mannetjes geluiden uit. Davies en Halliday (1978) toonden in een experiment aan dat deze geluiden gevechten kunnen voorkómen. Met behulp van elastiekjes konden zij verhinderen dat de gepaarde mannetjes geluid produceerden. In plaats daarvan werden bij confrontaties met vrije mannetjes hoge of lage standaardgeluiden van padden afgespeeld. Figuur 9.10 laat zien dat zowel de hoogte van het geluid als de grootte van de gepaarde man van invloed zijn op het aantal aanvallen door ongepaarde mannen.



FIGUUR 9.10 Aantal aanvallen tegen kleine en grote gepaarde mannetjespadden, waarbij hoge en lage paddengeluiden werden afgespeeld

Naar: Davies en Halliday, 1978

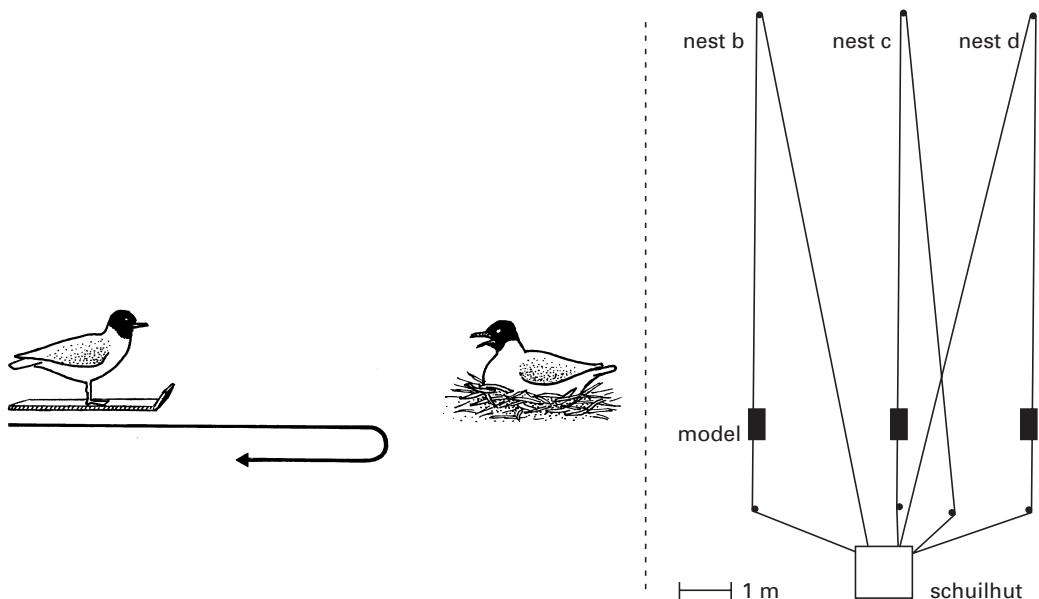
Verschillen in inzet

Ongelijke winstkansen voor de deelnemers aan een conflict kunnen ook worden veroorzaakt door *verschillen in inzet*. Een territoriumeigenaar kan om verschillende redenen geneigd zijn om meer energie in een gevecht te stoppen dan een indringer. Van territoriumeigenaren mag daarom verwacht worden dat deze betrouwbare mededelingen verschaffen over

Zie hoofdstuk 3,
par. 4.2 en
figuur 3.6.

Zie par. 2.3.

hun status. Dat zou met een erg simpel signaal kunnen, zoals de spiraalvlucht van het bonte zandoogje. Dieren kunnen ook eenvoudige waarschuwingen geven aan soortgenoten die gevolgd worden door een aanval als daar niet adequaat op wordt gereageerd. Het dreigen met één of twee ogen door de Vlaamse gaai is daar een voorbeeld van. De effecten van waarschuwingen en reacties daarop kunnen nog beter worden gemeten met een experimentele aanpak, zoals in een onderzoek met dwergmeeuwen (*Larus minutus*). Deze vogels laten voorafgaand aan een aanval bijna altijd een bepaald geluid horen, de ie-jet. Om vast te stellen wat nu de boodschap van dat geluid is, kreeg een broedende dwergmeeuw een namaak-tegenstander (een opgezette dwergmeeuw) aangeboden, die op een sleetje dichterbij of verder weg kon worden getrokken (zie figuur 9.11). Wanneer de 'tegenstander' na de eerste ie-jet onmiddellijk werd teruggetrokken, volgde er nooit een aanval van de broedende meeuw. Wanneer de 'tegenstander' na de ie-jet wel werd doorgetrokken, volgde er altijd een aanval. De mededeling in de ie-jet zou dus omschreven kunnen worden met 'als je niet weggaat, val ik aan!'



FIGUUR 9.11 Proef waarin vanuit een schuiltent een opgezette meeuw op een sleetje via een touw naar en van de broedende dwergmeeuwen getrokken kan worden

Naar: Veen en Piersma, 1986

Versillen in
conditie

Zie par. 1 en
figuur 9.1.

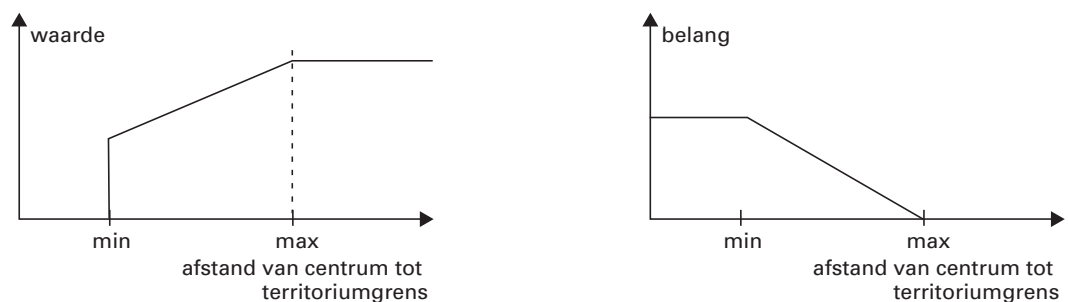
Zie hoofdstuk 3,
par. 4.2.

Ongelijke winstkansen of ongelijke kansen om een partner te krijgen, kunnen ook samenhangen met *verschillen in conditie* of met eigenschappen die onder bepaalde omstandigheden een bijdrage aan de fitness kunnen leveren. De kwaliteit van een individu als tegenstander of als partner wordt bepaald door een combinatie van factoren. Meestal komt het pas tot een werkelijk gevecht óf tot een langdurige paarband na een deugdelijke uitwisseling van informatie over een mogelijke asymmetrie. De ontmoetingsceremonie tussen kokmeeuwen zou opgevat kunnen worden als een middel om dergelijke informatie te verkrijgen en te verschaffen. Dat geldt ook voor het al eerder besproken gedrag van edelherten (burlen en parallel lopen), dat gevolgd kan worden door het in elkaar haken van geweien.

4.2 HULPBRONNEN DIE GEDEELD KUNNEN WORDEN

*Territorium**Waarde**Minimale grootte*
*Maximale grootte**Onderhandelings-
ruimte**Belang*

Een *territorium* is een gebied dat vooral vanwege de hulpbronnen wordt verdedigd door de eigenaar. Dat kan voedsel zijn, maar ook nest- en schuilgelegenheid. In het algemeen geldt dat, hoe groter het territorium, hoe beter het de behoeften van de eigenaar dekt. Daarom hangt de *waarde* die een eigenaar aan zijn territorium toekent meestal af van de grootte. Wel moet een territorium een *minimum* aan hulpbronnen bevatten. Zonder dit minimum heeft het territorium geen waarde voor de eigenaar omdat die er dan niet kan leven en zich zeker niet kan voortplanten. Zo zal in een groot gebied met egaal verdeelde hulpbronnen een *minimale grootte* voor een territorium gelden. Er is ook een *maximum*. De hoeveelheid hulpbronnen in een territorium kan zelfs voldoende zijn voor de eigenaar met een maximaal aantal partners én een maximaal aantal nakomelingen. In dat geval kan een uitbreiding van het territorium niet meer leiden tot een verhoging van de waarde. Het verdedigen van een groter territorium loont dus niet. John Maynard Smith (1982) werkte een model uit waarmee duidelijk werd dat er tussen de minimum en maximum grootte een *onderhandelingsruimte* bestaat tussen potentiële eigenaren. Bij de verdeling van het totale gebied kunnen betrouwbare mededelingen een belangrijke rol spelen. Bij die verdeling gaat het er vooral om hoeveel *belang* een territoriumeigenaar hecht aan een gebied. Het hoogste belang kent de eigenaar toe aan het meest centrale deel dat de minimale grootte van een territorium heeft. Immers zonder een gebied van die grootte zou het dier niet kunnen leven. Als een territorium de maximale grootte heeft wordt geen belang meer gehecht aan verdere uitbreidingen. Tussen de minimale grootte en de maximale neemt het belang (in dit model) rechtlijnig af met de afstand tot het centrum (zie figuur 9.12).



FIGUUR 9.12 Waarde van territoria van verschillende grootte (links) en belang van delen van dergelijke territoria voor de eigenaar (rechts)

min = minimale grootte, max = grootte waarboven de waarde niet meer toe kan nemen

Naar: Maynard Smith, 1982

Drie strategieën

Maynard Smith ging na wat het succes was van *drie verschillende strategieën* om de totale ruimte te verdelen. De eerste, *de vechter*, dreigt maximaal binnen de genzen van het maximale territorium. Als de tegenstander dan niet vlucht valt de vechter aan. Als het dier het gevecht verliest geeft het zijn hele terrein op. De tweede, *de bluffer*, dreigt ook maximaal binnen het maximale territorium, maar trekt zich terug op het minimale territorium zodra het aangevallen wordt. De bluffer vecht alleen op het minimale territorium en geeft dat op als het een gevecht verliest. De derde tenslotte, de betrouwbare, dreigt met een intensiteit

die overeenkomt met het belang dat aan dat deel van het territorium wordt gehecht. Dat is maximaal binnen de minimale territoriumgrenzen, en afnemend naar nul bij de maximale territoriumgrenzen. De betrouwbare trekt zich enigszins terug wanneer een tegenstander met een hogere intensiteit dreigt en breidt z'n gebied uit wanneer de tegenstander met een lagere intensiteit dreigt. Wanneer de betrouwbare bedreigd of aangevallen wordt binnen de minimale territoriumgrenzen vecht het dier zo nodig terug. Maynard Smith verdeelde de territoriumeigenaren egaal over de ruimte. Alleen wanneer de *afstanden tussen de centra* van de territoria *groter* waren dan de straal van een minimaal territorium *plus* de straal van een maximaal territorium, konden vechters en dreigers de betrouwbaren verdringen. Dat was dus alleen mogelijk bij een lage dichtheid. Bij een hogere dichtheid bleken de betrouwbaren superieur, dus wanneer de *afstanden tussen de centra* van de territoria *kleiner* waren dan de straal van een minimaal territorium *plus* de straal van een maximaal territorium. Het resultaat is dan dat de uiteindelijke grenzen worden gelegd waar de belangen van burens met elkaar in evenwicht zijn.

Eerlijke communicatie over de waardering van een betwiste hulpbron blijkt ook in werkelijkheid voor te komen. Bijvoorbeeld, hongerige noordse stormvogels dreigen effectiever naar kapende soortgenoten en kunnen daardoor een buitgemaakte vis langer in hun bezit houden. Stormvogels duiken meestal in een groep op elke vis die van een schip of bij een afslag wordt weggegooid. Alle groepsleden proberen dan eerst om zoveel mogelijk van de ingewanden van de vis te bemachtigen. Zodra die ingewanden verdwenen zijn, slaagt meestal één stormvogel erin om de vis in bezit te krijgen. Deze vogel eet, dreigt naar anderen en moet meestal na verloop van tijd de vis weer aan een andere stormvogel afstaan. Bij de analyse van de dreighoudingen bleek dat de kans dat een vis wordt geïkaapt afhangt van de dreighouding van de visbezitter. Sommige houdingen van de visbezitters zijn effectief, andere niet of nauwelijks. Verder bleek dat stormvogels die met de meest effectieve dreighoudingen een vis kapen, die ook het langste in hun bezit houden. Het duidelijkste argument dat werd aangevoerd voor de rol van honger was de vermindering in effectiviteit van de dreighoudingen naarmate de visbezitter meer van de vis gegeten had.

4.3 INDIVIDUELE HERKENNING

De uitwisseling van betrouwbare mededelingen speelt een belangrijke rol tussen individuen die elkaar geregeld treffen. De relatie tussen twee dieren (bijvoorbeeld de dominantie) kan worden vastgesteld tijdens een eerste ontmoeting. Als daaruit een asymmetrie tussen beiden is gebleken, kan dat als sleutel worden gebruikt voor hun relatie tijdens volgende ontmoetingen. Mogelijke conflicten kunnen dan vreedzaam worden geschikt (Van Rhijn en Vodegel, 1980; Axelrod en Hamilton, 1981).

Zie ook par. 3.3.

*Individuele
herkenning*

Dergelijke schikkingen zijn alleen mogelijk wanneer dieren elkaar *individueel herkennen*. Dat blijkt dikwijls het geval te zijn. Er bestaat veel meer variatie in patronen, gedrag, geluid en geur van individuen van dezelfde soort dan we op het eerste gezicht zouden vermoeden. Variatie kennen we vooral van de soort die wij goed kennen, de mens, en dan vooral de West-Europese mens. We zijn uitstekend getraind om twee Nederlanders van elkaar te onderscheiden, maar dat wordt (voor ons) al een stuk moeilijker als het om twee Japanners gaat. Voor de stedeling zijn

bijna alle koeien gelijk, maar de boer houdt ze haarfijn uit elkaar. De koeien doen dat zelf ook en handhaven – net als kippen – een tamelijk strakke hiërarchie. Variatie is er bijvoorbeeld in de ‘long call’ van meeuwen en sterns. Bij de gekuifde sterns, zoals de grote sterns (*Sterna sandvicensis*) in Nederland, die in dichte kolonies broeden, is die variatie tussen individuen bijna onbeperkt. Verschillende ‘long calls’ van hetzelfde individu wijken echter nauwelijks van elkaar af. Bij andere soorten, zoals de dwergmeeuw en de drieteenmeeuw (*Rissa tridactyla*) is aangetoond dat partners elkaar op grond van de informatie in de ‘long call’ kunnen herkennen.

Individuele herkenning is niet alleen aangetoond tussen partners en tussen ouders en jongen, maar ook tussen tegenstanders. Bij het ontstaan en de handhaving van een dominantiehiërarchie, zoals bij kippen of bij gaaien in gevangenschap, is individuele herkenning erg belangrijk. Individuele herkenning tussen eigenaren van aangrenzende territoria werd in 1975 aangetoond bij de Noordamerikaanse witkeelgors (*Zonotrichia albicollis*). Deze reageert fel wanneer het liedje van een onbekende soortgenoot op de grens van zijn territorium met een bandrecorder wordt afgespeeld (Brooks & Falls, 1975). Wanneer het liedje van de buurman wordt afgespeeld vanaf het plekje waar die buurman thuis hoort, reageert de territoriumeigenaar nauwelijks. Als het wordt afgespeeld van een plek waar een andere buurman hoort te zitten, wordt er ook fel gereageerd. Daarna vonden diverse andere onderzoekers hetzelfde fenomeen bij tal van andere zangvogelsoorten. Op analoge wijze reageren territoriale steenlopers (*Arenaria interpres*) op kunststofmodellen met de visuele kenmerken van vreemdelingen en burens.

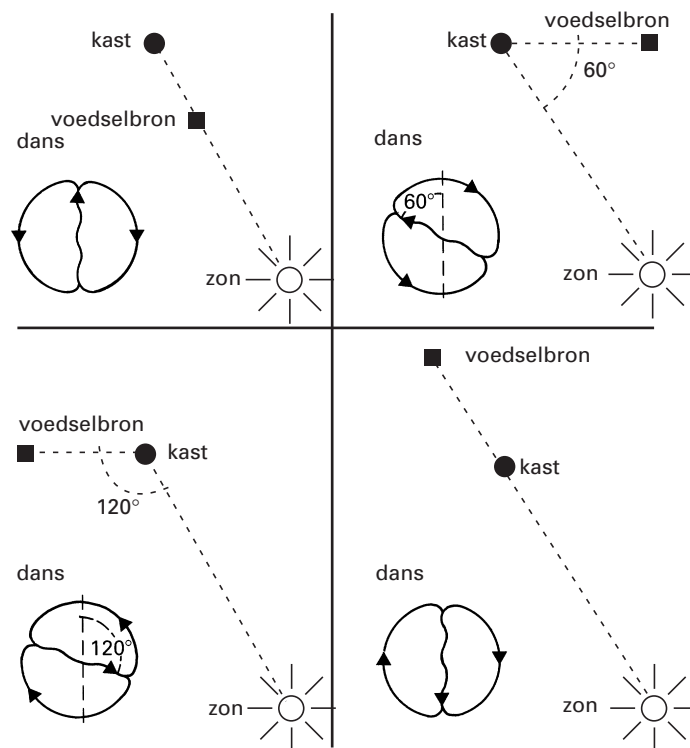
Vreedzame schikkingen

Individuele herkenning kan leiden tot *vreedzame schikkingen* van conflicten. Vreedzame schikkingen zijn belangrijk in situaties waarin escalatie van een gevecht gepaard kan gaan met grote risico's voor de deelnemers. Dat is het geval wanneer de inzet van beide deelnemers hoog is en wanneer de wapens gevaarlijk zijn. Individuele herkenning van bijvoorbeeld bidsprinkhaankreeften (*Stomatopoda*) is wellicht ontstaan als gevolg van de grote risico's van vechten. Bidsprinkhaankreeften zijn rovers uit tropische zeeën die maximaal 20 cm groot worden. Hun voorste potenpaar heeft zich ontwikkeld tot een spies- of slagwapen, waarmee prooien worden vastgehaakt of doodgeknuppeld. De grotere soorten met slagwapens zijn in staat om vrij dikke aquariumruiten te vernielen. Deze wapens worden ook gebruikt in conflicten met soortgenoten. Tegenstanders zouden gemakkelijk doodgeslagen kunnen worden. De schade blijft echter beperkt omdat vrijwel alle slagen gericht worden op het zwaar gepantserde staartstuk van de tegenstanders. Verder wordt er bijna alleen gevochten tussen dieren die ongeveer even groot zijn en die nog niet eerder gevochten hebben. In confrontaties tussen dieren die al eerder gevochten hebben, verdwijnt de vroegere verliezer zonder dat er geslagen hoeft te worden. De geur van de vroegere winnaar is al voldoende om de tegenstander te laten vertrekken.

4.4 GEMEENSCHAPPELIJKE BELANGEN

De ontwikkeling van een verfijnd communicatiesysteem is mogelijk wanneer zender en ontvanger beide gebaat zijn bij de uitwisseling van betrouwbare mededelingen. Dat kan het geval zijn bij partners die alleen als koppel hun jongen kunnen grootbrengen, bijvoorbeeld bij meeuwen

in een kolonie. Dat is ook het geval bij de sociale insecten zoals de honingbij. De werksters daarvan zorgen gezamenlijk voor de nakomelingen van hun koningin en leggen een gemeenschappelijke voorraad wintervoedsel aan. Zij beschikken over een zeer doelmatig stelsel van signalen om de locatie van rijke voedselbronnen aan de medebewoners van hun kast mee te delen (Von Frisch, 1946). Wanneer een werkster terugkeert van een plek met veel voedsel, wordt in de kast de bijendans uitgevoerd. Met die dans wordt informatie over richting en de afstand tot de voedselbron gegeven (figuur 9.13). De hoek tussen de richting van de zon en de richting van het voedsel wordt aangegeven met de hoek van de waggelende beweging binnen de cirkeldans. De afstand wordt aangegeven met de snelheid van het waggelen.



FIGUUR 9.13 De dans van een honingbij op een raat in de kast als weergave van de ligging van een rijke voedselbron ten opzichte van zon en bijenkast

Naar: Von Frisch, 1946

Zie hoofdstuk 3,
par. 4.3.

Ook hogere dieren kunnen signalen geven waarmee het gedrag van een grote groep soortgenoten wordt beïnvloed. Dat gebeurt waarschijnlijk bij dieren die zich in grote groepen verplaatsen, zoals trekvogels. Denk bijvoorbeeld aan de formaties waarin ganzen en spreeuwen vliegen. Denk ook aan het eerder besproken 'stemgedrag' van de Afrikaanse buffel.

5 Samenvatting

Communicatie is het proces van uitwisseling van informatie tussen individuele dieren of mensen. Dat proces verloopt niet altijd onbelemmerd.

Handelingen die gebruikt worden om informatie aan anderen te verstrekken heten signaalhandelingen. Aanvankelijk werd verondersteld dat de vorm waarin deze informatie wordt gepresenteerd nauwelijks variabel is, maar later bleek dat er wel degelijk variatie kan bestaan, onder meer tussen individuen. Informatie kan op verschillende manieren worden gegeven, bijvoorbeeld als een visueel patroon, een geluid, of een geur. De *transmissie* (overdracht) van deze informatie hangt af van omgevingskenmerken. De transmissie van visuele patronen is afhankelijk van licht en die van geluid wordt sterk beïnvloed door obstakels, zoals bomen. Gedrag en zintuigen van dieren zijn afgestemd op het zo goed mogelijk *ontvangen* van de informatie die voor hen van belang is. De vorm van signaalhandelingen is in verband gebracht met contrasten tussen mededelingen (*antithese*) en tussen verwante soorten, en met conflicten tussen aanval en vlucht (*conflicthypothese*).

Signalen kunnen nader worden geanalyseerd met behulp van de *informatietheorie*. De hoeveelheid informatie kan daarbij worden weergegeven in bits (*binaire keuzen*). Van belang daarbij zijn de onzekerheid H en de gemiddelde onzekerheid $\hat{H}$ die berekend kunnen worden met de *Shannon-Weaver formule*. Dieren zijn zelden zuinig met het verstrekken van informatie: de *redundantie* is hoog. Communicatie kan worden beschouwd als een proces waarin een *zender* en een *ontvanger* participeren. De zender geeft *boodschappen* en de ontvanger interpreteert deze en geeft er een *betekenis* aan. De betekenis kan afhangen van de *context* waarin de boodschap wordt gegeven. Door gedrag van zowel zender als ontvanger te analyseren kan worden vastgesteld hoeveel informatie wordt overgedragen. Daarbij kan de rol van zender en ontvanger telkens wisselen.

Ook de *speltheorie* heeft in belangrijke mate bijgedragen aan het communicatieonderzoek, met name onder invloed van *John Maynard Smith*. In zijn modellen voor interacties tussen dieren (o.a. het duif-havik model) konden de *winst en verliesrekeningen* voor de deelnemers worden opgemaakt in *fitness-eenheden*. Ook kon worden vastgesteld welke strategie *evolutionair stabiel* is (de ESS), met andere woorden: niet kan worden verdrongen door een alternatieve strategie. Zo'n ESS kan *puur* of *gemengd* zijn. Als de gemengde strategie bestaat uit één handeling met een variabele duur, bijvoorbeeld dreigen, zijn de frequenties van de duren verdeeld volgens een *negatief exponentiële kromme*. Confrontaties tussen dieren kunnen *symmetrisch* en *asymmetrisch* zijn. In het laatste geval kunnen conflicten vreedzaam worden opgelost. De asymmetrie kan het gevolg zijn van een verschil in '*Resource holding power*' (RHP: bijvoorbeeld kracht). Over dergelijke verschillen wordt in het algemeen duidelijke informatie verschaft. Over '*intenties*' (de bedoelingen van het dier) wordt vaak geen betrouwbare informatie gegeven.

De conclusies van de speltheorie leken in strijd te zijn met de opvattingen van traditionele ethologen. Dat kwam voor een belangrijk deel door verschillen in benadering. Traditionele ethologen hadden een *proximale* aanpak en waren op zoek naar de directe oorzaken van het gedrag. De speltheoretici keken naar de *ultieme factoren* voor het gedrag. Door de aanvankelijk erg simpele modellen werd het accent gelegd op symmetrische confrontaties en het verbergen van betrouwbare informatie. Bij een nauwkeuriger beschouwing bleek dat verreweg de meeste confrontaties *asymmetrisch* zijn door verschillen in kwaliteit, inzet en conditie.

Wanneer hulpbronnen gedeeld kunnen worden ontstaat er een *onderhandelingsruimte* met eerlijke communicatie als ESS. Ook wanneer individuen elkaar *individueel herkennen* en wanneer er *gemeenschappelijke belangen* bestaan, blijken eerlijke communicatie en vreedzame schikkingen regel te zijn.

Literatuur

- Axelrod, R. and W.D. Hamilton, 'The evolution of cooperation'. In: *Science* 211, 1390-1396, 1981.
- Baerends, G.P., 'An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays'. In: Baerends, G.P., Beer, C.G. & Manning, A. (eds), *Function and evolution in behaviour. Essays in honour of Niko Tinbergen*. Clarendon Press, Oxford, 187-227, 1975.
- Bossema, I. and R.R. Burgler, 'Communication during monocular and binocular looking in European jays (*Garrulus g. glandarius*)'. In: *Behaviour* 74, 274-283, 1980.
- Bradbury, J.W. and S.L. Vehrencamp, *Principles of animal communication*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., 1998.
- Brooks R.J. and J.B. Falls, 'Individual recognition by song in white throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbours and strangers'. In: *Canadian J. Zool.* 53, 879-888, 1975.
- Caryl, P.G., 'Communication by agonistic displays: what can game theory contribute to ethology?' In: *Behaviour* 68, 136-169, 1979.
- Darwin, C.R., *The expression of emotions in man and animals*. John Murray, London, 1872.
- Davies, N.B. and T.R. Halliday, 'Deep croaks and fighting assessment in toads, *Bufo bufo*'. In: *Nature* 274, 683-685, 1978.
- Frisch, K. von, 'Die Tanz der Bienen'. In: *Ostrr. Zool. Zeit.* 1, 1-48, 1946.
- Hurst, J.L., D.H.L. Robertson, U. Tolladay & R.J. Beynon, 'Proteins in urine scent marks of male house mice extend the longevity of olfactory signals'. In: *Anim. Behav.* 55, 1289-1297, 1998.
- Maynard Smith, J., *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Naguib, M., 'Perception of degradation in acoustic signals and its implications for ranging'. In: *Behav. Ecol. Sociobiol.* 103, 139-142, 1998.
- Rhijn, J.G. van, 'Units of behaviour in the black-headed gull, *Larus ridibundus*, L.'. In: *Anim. Behav.* 29, 586-597, 1981.
- Rhijn, J.G. van and R. Vodegel, 'Being honest about one's intentions, an evolutionary stable strategy for animal conflicts'. In: *J. theor. Biol.* 85, 623-641, 1980.
- Smith, W.J., *The biology of communicating*. Harvard University Press, Cambridge, Mass, 1977.
- Tinbergen, N., 'Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution'. In: *Quart. Rev. Biol.* 27, 1-32, 1952.
- Tinbergen, N., 'Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report'. In: *Behaviour* 15, 1-70, 1959.
- Verstegen, J. (red.), *DierenTaal. Over communicatie bij dieren*. K.L. Pollstichting voor Onderwijs, Kunst & Wetenschap, Sdu Uitgevers, Den Haag, 1999.

Relaties tussen soorten

1	Divergentie	232
2	Adaptieve radiatie	236
3	Isolerende mechanismen	238
4	Afhankelijkheden tussen soorten	240
4.1	Competitie	241
4.2	Predator-prooi-relaties	241
4.3	Camouflage, afschrikking en mimicry	242
4.4	Alarmsignalen	244
4.5	Gastheer-parasietrelaties	246
4.6	Voortplantingsassociaties	247
4.7	Mutualisme	248
5	Samenvatting	248

Literatuur	250
------------	-----

Relaties tussen soorten

Tussen dieren van verschillende soorten bestaan talloze overeenkomsten in gedrag. Denk bijvoorbeeld aan de manier waarop een koe, een gans een rups en een slak aan de kost komen: grazen – zich etend verplaatsen door een omgeving vol eetbaar plantaardig materiaal. Voor sommige soorten staat die gedekte tafel niet zo vanzelfsprekend klaar. Ze moeten geduld hebben: wachten en op het juiste moment toeslaan – denk aan de loerende kat, de reiger aan de waterkant, de kikker die met een razend-snelle tong een vlieg uit de lucht plukt, een snoek die ligt te wachten en een spin die in z'n web zit. Andere soorten moeten er meer voor doen: zoeken, een hapje eten en opnieuw zoeken – denk aan de egel, de mol, de spreeuw, de pad en de hommel. Weer andere soorten krijgen hun prooi alleen te pakken door er in vliegende vaart achteraan te gaan – denk aan de wolf, het jachtluipaard, de sperwer en de libel. Overeenkomsten zijn er door het hele dierenrijk, maar natuurlijk ook verschillen. Tussen verwante soorten zijn die overeenkomsten vaak nog duidelijker. Denk bijvoorbeeld aan de meeuwen en sterns, die vrijwel allemaal in kolonies broeden, waar mannetje en vrouwtje er hetzelfde uitzien, zich vrijwel hetzelfde gedragen, overwegend monogaam zijn, een hechte paarband onderhouden, in de kolonie alleen een klein nestterritorium verdedigen en daarbuiten een enorme actieradius hebben. Denk ook eens aan de herkauwers: koeien, schapen, geiten, herten, buffels en antilopen: grazen, kauwen, slapen, dikwijls duidelijke verschillen tussen de rollen van mannetjes en vrouwtjes, dikwijls polygaam en merendeels levend in kuddeverband met tamelijk duidelijke dominantieverhoudingen tussen individuen.

Overeenkomsten en verschillen hebben voor een belangrijk deel te maken met afstamming en aanpassing aan ecologische omstandigheden. Bij dat laatste kunnen ook andere dieren een rol spelen. Bijvoorbeeld, in een populatie konijnen die bejaagd worden door vossen overleven alleen individuen met een doelmatige ontsnappingsstrategie. Omgekeerd, overleven vooral die vossen die slim genoeg zijn om ook de snelle konijnen te pakken te krijgen. Kortom, als dat gedrag beïnvloed wordt door erfelijke factoren, gaan in de loop van generaties konijnen sneller lopen en vossen slimmer worden. Dergelijke '*wapenwedlopen*' tussen soorten vinden op ontelbare plaatsen in de dierenwereld plaats: tussen predator en prooi, gastheer en parasiet, en tussen concurrenten die dezelfde hulpbronnen benutten. In tegenstelling tot wat je op grond van afstamming zou verwachten, onderscheiden veel soorten zich in hun gedrag van hun naaste verwanten en maken daarmee de partnerkeus een stuk simpeler en doeltreffender.

Invloeden van de ene diersoort op de andere hoeven niet altijd een offensief of defensief karakter te hebben. Sommige soorten hebben positieve invloeden op elkaar, zoals de koereiger en het nijlpaard. De eerste vindt een rijk gedekte tafel op de huid van de tweede en de tweede wordt van zijn jeuk verlost en van zaken die de gezondheid van huid en lichaam bedreigen. In dergelijke gevallen kan de evolutie het gedrag hebben

Wapenwedloop

Engels: arms race
Zie ook inleiding
hoofdstuk 8.

gestuurd in een richting waarbij beide soorten optimaal van elkaar profiteren. Ook tussen grazende zoogdieren op de Afrikaanse savanne en voedselzoekende vogels op het drooggevalen wad kan zo'n relatie bestaan die voor alle deelnemers profijtelijk is. Gevaar wordt eerder ontdekt als er veel ogen en oren zijn en de voedselconcurrentie blijft beperkt omdat verschillende soorten verschillende voedselvoorkeuren hebben. Een ander voorbeeld is de relatie tussen mensen en hun huisdieren. In veel gevallen wordt die gekenmerkt door wederzijdse hechting en wederzijdse voordelen. De sturende rol van evolutionaire processen is daarbij van minder betekenis omdat de mens zelf is gaan selecteren om rassen te fokken voor allerlei specialistische taken: trekken van een kar, produceren van melk, vangen van ongedierte, helpen bij de jacht, bewaken van een erf en hoeden van een kudde.

1 Divergentie

De eigenschappen van soorten veranderen geleidelijk in de loop van de evolutie. Die verandering is afhankelijk van de omstandigheden waaraan die soorten worden blootgesteld. Verwante soorten worden in de loop van de evolutie zelden aan dezelfde omstandigheden onderworpen. Dat heeft tot gevolg dat de eigenschappen, waaronder de gedragskenmerken, van dergelijke soorten uit elkaar groeien. Dit proces wordt *divergentie* genoemd.

Divergentie

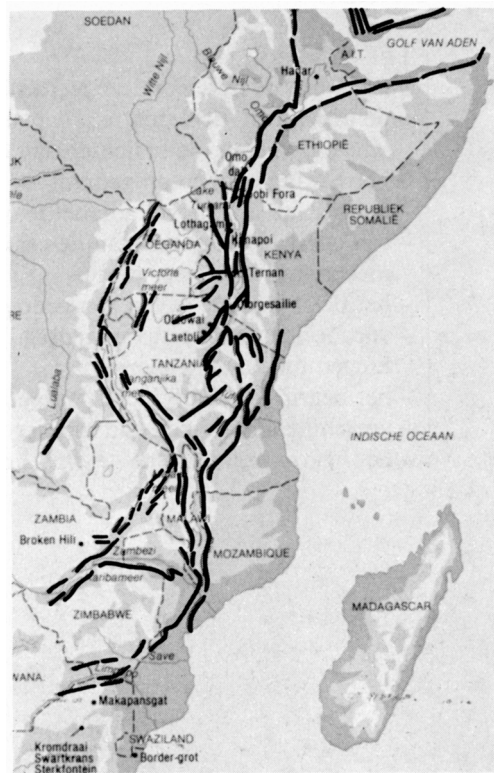
Cyhliden

Zie ook het boek
'Darwins hofvijver'
van Tijs
Goldschmidt.

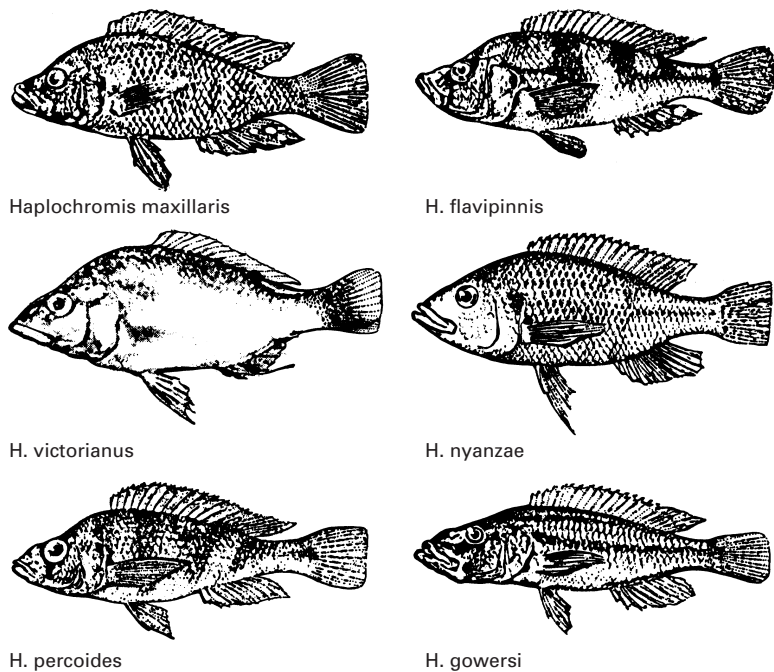
Divergentie is bijvoorbeeld erg duidelijk te zien bij de *cychliden*, een groep vissen die uit vele honderden soorten bestaat (zie bijv. Barel & Witte, in van Strien, 1999). De meeste leden van deze groep leven in de drie grote meren van de Oost-Afrikaanse Riftvallei, die wordt gekenmerkt door een zwakke aardkorst waarin veel scheuren en plooiingen zijn opgetreden (figuur 10.1). De meren zijn niet met elkaar verbonden. Het diepste (ruim 1400 m) Tanganyikameer ontstond ongeveer 10 miljoen jaar geleden, het Malawimeer ongeveer 2 miljoen jaar geleden en het grootste, maar ook minst diepe (tot maximaal 80 m) Victoriameer is vermoedelijk slechts driekwart miljoen jaar oud. In elk van de drie meren leven minstens 150 cichlidensoorten. Vrijwel alle soorten hebben een verspreidingsgebied dat tot één van deze meren beperkt is. De rijke cichlidenfauna in elk van de meren is waarschijnlijk ontstaan uit één of enkele soorten die in de rivieren leefden. Daarbij verliepen de processen in de drie meren onafhankelijk van elkaar. De drie fauna's geven drie doorsneden van verschillende ouderdom door de evolutiegeschiedenis van de cichliden. In het Tanganyikameer, met de langste evolutiegeschiedenis, is de differentiatie van de vorm tussen de soorten het grootst en ontbreken moeilijk te classificeren overgangen. In het Victoriameer, met de kortste evolutiegeschiedenis, is deze vormdifferentiatie minder ver ontwikkeld en worden tamelijk veel overgangen tussen soorten gevonden. Toch is ook in dat meer de vormenrijkdom groot, met ruimte voor een zeer breed scala van *voedselspecialisten* die in alle meren worden teruggevonden. Naast de divergentie die in elk van de meren heeft plaatsgevonden, zijn er dus ook *parallele ontwikkelingen*. Sommige soorten eten alleen dood organisch materiaal, verder zijn er algeneters, planktoneters, schelpenkrakers en viseters. Met name onder de viseters worden nog verder gaande specialismen aangetroffen. Sommige soorten eten alleen eieren, andere alleen jonge visjes, andere alleen bepaalde vissoorten en weer andere alle vissen binnen een bepaalde grootteklasse (figuur 10.2).

Voedselspecialisten

*Parallele
ontwikkelingen*

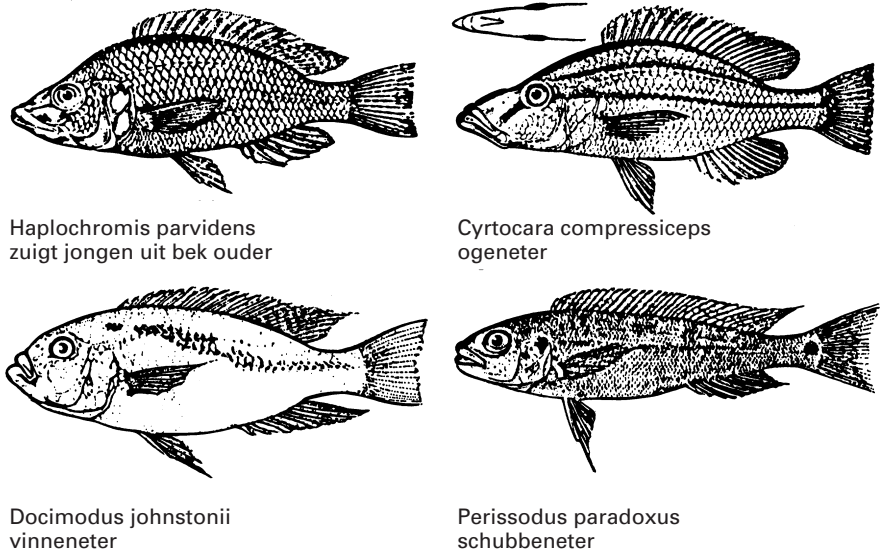


FIGUUR 10.1 Kaart van Oost-Afrika met daarop de breuklijnen in de aardkorst, de grote meren en de grote rivieren.
Naar: Leakey, 1982



FIGUUR 10.2 Verschillende, ongeveer even grote, visetende cichliden uit het Victoriameer.
De bovenste soort eet alleen embryo's en larven van cichliden. De prooigrootte neemt toe van boven naar beneden. De soorten uit de rechter kolom eten nog grotere prooien dan die uit de linker. De onderste soort eet cichliden van ongeveer 6 cm.
Naar: Barel, 1980

Er zijn viseters die hun prooi vanuit een hinderlaag verrassen, maar er zijn er ook die hun prooi achtervolgen. Sommige viseters benutten alleen bepaalde delen van hun prooi. Er zijn soorten die alleen vinnen eten, soorten die alleen ogen eten, soorten die alleen schubben eten, en zelfs soorten die het broed van andere soorten eten door dat uit de bek van de oudervis te zuigen (figuur 10.3). Deze adaptaties blijken vooral uit de vorm van de kop, met name van de bek.



FIGUUR 10.3 Verschillende aanpassingen onder de visetende cichliden.

Naar: Barel, 1980

Territorium

Substraatbroeders

Paarband

Bekbroeders

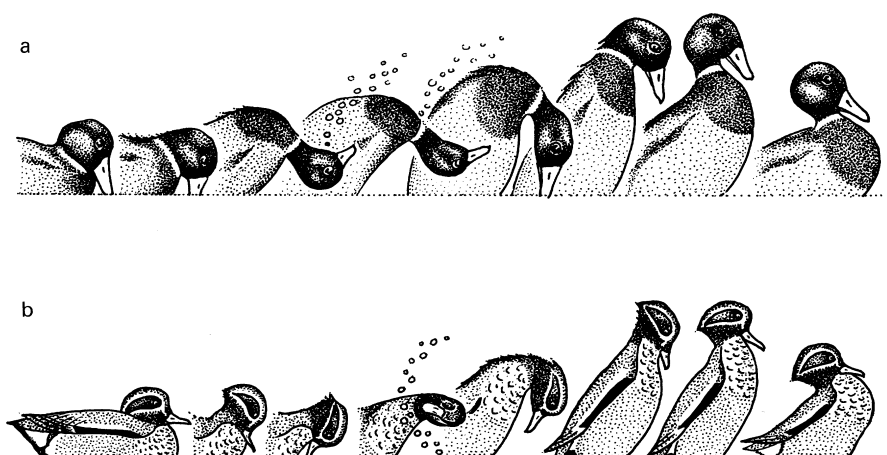
Ook in het gedrag van de verschillende cichlidensoorten heeft nogal wat divergentie plaatsgevonden. Daarnaast zijn er ook duidelijke overeenkomsten tussen soorten uit verschillende meren, die moeten worden toegeschreven aan parallele ontwikkelingen. Bij vrijwel alle soorten verdedigt het mannetje een *territorium*. Er bestaan twee basistypen van voortplantingsgedrag. Bij de soorten die het ene basistype vertonen, de *substraatbroeders*, worden de territoria van de mannetjes bezocht door vrouwtjes die in voortplantingsconditie beginnen te komen. Uiterlijk verschillen zij niet of nauwelijks van mannetjes, maar zij worden getoleerd door hun gedrag. Bij sommige soorten vestigen de vrouwtjes ook zelf territoria binnen die van de mannetjes. De *paarband* wordt na een vrij lange baltsperiode gevormd, en leidt tot de afzetting van eieren op een harde ondergrond. Beide ouders verzorgen om beurten het broed door er een stroom vers water over te leiden met waaierbewegingen van de vinnen. Uitgekomen larven worden in de bek genomen en in een door de ouders gegraven kuil uitgespuugd. De jongen vertonen zodra ze kunnen zwemmen, de neiging om de ouders te volgen. De ouders blijven in de buurt gedurende de eerste weken van het stadium waarin ze vrij rondzwemmen. Bij de soorten met het andere basistype, de *bekbroeders*, graaft het mannetje een diepe kuil in zijn territorium. Vrouwtjes die eieren kunnen gaan leggen, verschillen sterk in uiterlijk van de mannetjes. Zij kunnen op eigen initiatief, of door het actief werven door het mannetje, een territorium binnenzwemmen. Na een korte balts worden haar eieren in de kuil afgezet en door het mannetje bevrucht. Vervolgens worden die

eieren in de bek genomen, bij de meeste soorten door het vrouwtje. De eieren, later de larven, worden in de bek gehouden totdat de jongen zelfstandig kunnen zwemmen. Daarna blijft de verzorgende ouder nog enige tijd bij de jongen. Tijdens gevaar gaan de jongen zelf terug naar de bek van de ouder.

Zie hoofdstuk 9,
par. 1.2 en
figuur 9.5.

Zie hoofdstuk 8,
par. 5.2.

Divergentie in gedrag tussen nauw verwante soorten is in diverse andere groepen uitvoerig onderzocht, zoals bij fruitvliegen, eenden en waad- en moerasvogels. Meestal blijkt dat verschillende soorten varianten ontwikkeld hebben op een gemeenschappelijk thema. Voorbeelden daarvan zijn de *longcalls* van zilvermeeuwen en kleine mantelmeeuwen en de *balts* van eenden. Soms zijn de handelingen zelf vrijwel identiek, zoals de 'knor-piep' van wilde eend en wintertaling (zie figuur 10.4), maar verschillen hun frequenties en komen ze voor in andere reeksen van handelingen. Soms is er echter vrijwel geen gelijkenis meer tussen het gedrag van verwante soorten. Voorbeeld is de *broedzorg* bij de vogelorde *Charadriiformes* (alken, meeuwen, plevieren en snipachtigen). Veel soorten binnen deze orde worden gekenmerkt door een monogame paarband tussen mannetje en vrouwtje met broedzorg van beide ouders. Bij een redelijk aantal soorten kan een vrouwtje gelijktijdig betrekkingen hebben met meerdere mannetjes (polyandrie) en wordt het legsel meestal alleen door het mannetje verzorgd. Bij enkele soorten kan een mannetje gelijktijdig betrekkingen hebben met meerdere vrouwtjes (polygynie) en wordt het legsel meestal alleen door het vrouwtje verzorgd. Bij sommige soorten worden geen langdurige betrekkingen tussen leden van verschillende sekse onderhouden. Daaronder zijn enkele soorten waarvan de vrouwtjes twee legsels achter elkaar produceren, waarvan het eerste door de vader wordt verzorgd en het tweede door de moeder. Onder de soorten zonder vaste relaties vertonen sommige lekgedrag, zoals de kemphaan, en worden de legsels door de vrouwtjes verzorgd. Binnen deze orde lijkt dus zo ongeveer alles voor te komen wat er op het gebied van sociale structuur en ouderzorg mogelijk is. Toch kunnen ook in deze groep gemeenschappelijke patronen worden herkend, door een nauwkeurige vergelijking tussen soorten.



FIGUUR 10.4 De 'knor-piep' van de wilde eend (a) en van de wintertaling (b) naar filmbeelden van Konrad Lorenz.
Copyright 1958, Scientific American

2 Adaptieve radiatie

Ecologische nis

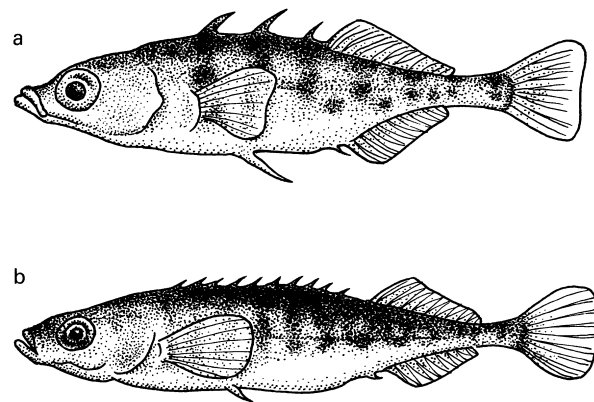
Divergentie tussen nauw verwante soorten ontstaat meestal doordat zij zich tijdens en na de soortvorming aanpassen aan verschillende ecologische omstandigheden. Zij worden daarbij onderworpen aan verschillende selectiekrachten. Dit heeft tot gevolg dat de betreffende soorten steeds meer kenmerken gaan vertonen die voordelen hebben in de door hen bezette *ecologische nis*. Dit proces van aanpassing van de afstammelingen van een vooroudersoort aan verschillende ecologische omstandigheden, wordt adaptieve radiatie genoemd. De vormdifferentiatie tussen de verschillende cichlidensoorten in de Afrikaanse meren is er een opmerkelijk voorbeeld van. Ook de verschillen in gedrag tussen nauw verwante soorten kunnen dikwijls in verband worden gebracht met verschillen in ecologische omstandigheden.

Driedoornige stekelbaars

Mannetjes van de *driedoornige stekelbaars* vestigen hun territoria in tamelijk open en niet al te diep water. Ze maken hun nesten op de zandbodem. Door hun opvallende rode buik zijn ze daar tijdens de baltsfase al van vrij grote afstand zichtbaar. Door deze opvallendheid worden de mannetjes gemakkelijk opgemerkt door kuitrijpe vrouwtjes, die dan in scholen rondtrekken. Een nadeel van deze opvallendheid is dat ook de aandacht van predatoren wordt getrokken. De drie grote stekels blijken echter een redelijk betrouwbare bescherming te bieden tegen niet al te grote roofvissen. Desmond Morris (1958) bestudeerde – voordat hij belangstelling voor het gedrag van mensen begon te krijgen – de *tiendoornige stekelbaars*. De stekels van dit dier vormen een veel minder efficiënt verdedigingsmiddel tegen rovers (figuur 10.5). De tiendoornige stekelbaars heeft zo'n verdedigingsmiddel niet zo nodig, omdat deze zich vooral in dicht begroeid water ophoudt. Hier verdedigen de mannetjes én de vrouwtjes territoria die elkaar niet overlappen. Territoriale dieren, vooral de mannetjes, zijn herkenbaar aan een tamelijk donkere kleur. Na het vestigen van een territorium bouwt het mannetje een ingewikkeld geconstrueerd nest, meestal in de vegetatie, maar soms ook op de zandbodem. Als dat nest klaar is breekt de baltsfase aan, waarbij het mannetje een nog donkerder buik krijgt met twee scherp contrasterende lichtblauwe buikvinnen en een tamelijk lichte rug. In die fase vertoont het mannetje balts voor de vrouwtjes uit de aangrenzende territoria. Zodra hun eieren rijp zijn leggen ze deze in het nest van het mannetje (figuur 10.6). Het gedragsverloop lijkt daarbij sterk op dat bij de *driedoornige stekelbaars* en bestaat uit zigzaggen (a), balts van het vrouwtje (b), langzaam leiden naar het nest (c), tonen van de nestopening (d), sidderen van het mannetje op de staart van het vrouwtje en eileg (e), en ten slotte bevruchten van de eieren en weggagen van het vrouwtje (f). De balts onderscheidt zich vooral van die van de driedoornige stekelbaars door het langzame en opvallende leiden naar het nest. Dat is waarschijnlijk noodzakelijk om in de dichte vegetatie contact met het vrouwtje te houden en de weg aan te geven naar het verborgen nest. Wanneer de legsels van meerdere buurvrouwen verzameld zijn, begint het mannetje met het verzorgen van het broed. Het wordt daarbij agressiever en gaat waaiergedrag vertonen. De hoeveelheid waaieren blijft veel lager dan bij de driedoornige stekelbaars. Dat hangt waarschijnlijk samen met de gunstige plaats van het nest tussen zuurstof producerende planten. Na het uitkomen worden de jongen nog verscheidene dagen beschermd tegen andere vissen. De agressie van het mannetje neemt daarbij nog verder toe en het territorium kan daarbij worden vergroot.

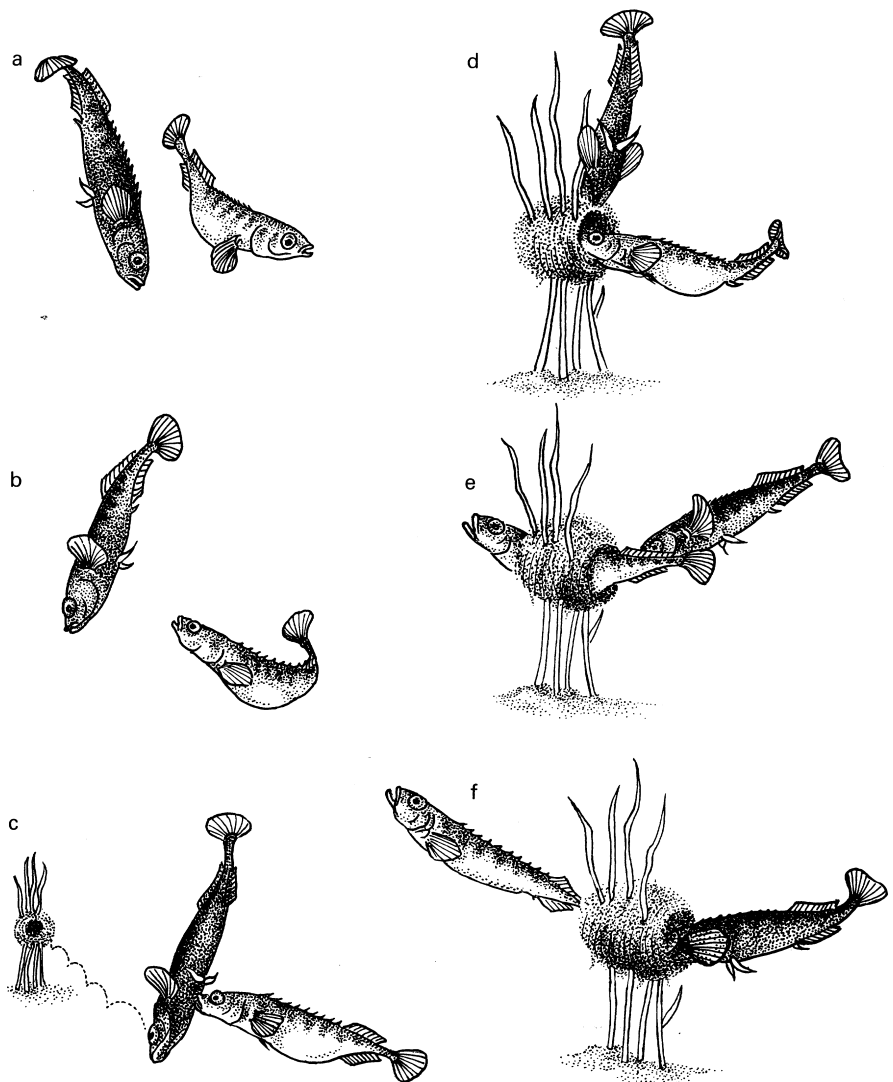
Tiendoornige stekelbaars

Zie hoofdstuk 3,
par. 4.1 en
figuur 3.5.



FIGUUR 10.5 De stekels van de driedoornige (a) en van de tiendoornige stekelbaars (b).

Naar: Morris, 1958



FIGUUR 10.6 Balts en eileg van de tiendoornige stekelbaars.

Nadere uitleg in de tekst

Naar: Morris, 1958

De verschillen in gedrag tussen de driedoornige en de tiendoornige stekelbaars lijken goed te passen bij de verschillen tussen hun ecologische nis. Waarschijnlijk heeft de driedoornige stekelbaars zich, dank zij de grote stekels, los kunnen maken van de veilige dichtbegroeide omgeving. Deze veronderstelling wordt gesteund door morfologische gegevens die suggereren dat de lange stekels van de driedoornige stekelbaars ontstaan zijn uit korte stekels, zoals die van de tiendoornige stekelbaars.

Meeuwen

Zie hoofdstuk 8,
par. 1.1 en
figuur 8.4.

Zie hoofdstuk 9,
par. 1.2 en
figuur 9.5.

Ook de verschillen in gedrag tussen *meeuwensoorten* lijken goed te passen bij de verschillen in ecologische nis (bijvoorbeeld Tiberghen, 1959). Een voorbeeld daarvan, het unieke gedragsrepertoire van de *drieteenmeeuw*, is al besproken. Veel aspecten uit het gedrag van die soort konden worden toegeschreven aan het nestelen op smalle rotsrichels. Een ander voorbeeld, dat ook al besproken is, betreft het verschil in toonhoogte tussen de *long calls* van *zilvermeeuwen* en *kleine mantelmeeuwen*. De hoge long call van de zilvermeeuw draagt tamelijk ver, zelfs wanneer er sprake is van een sterke achtergrondruis. De lage long call van de kleine mantelmeeuw draagt minder ver en verdwijnt sneller in het geruis op de achtergrond. Kleine mantelmeeuwen verkieszen wat vaker de open zee bij het zoeken naar voedsel, blijven in vrij dichte groepen en hebben daar weinig last van achtergrondruis. Zilvermeeuwen worden vaker alleen aangetroffen in de brandingszone, en moeten dan zowel het geluid van de branding als de grotere afstand overstemmen. Bij de keuze van een nestelplaats lijken kleine mantelmeeuwen een wat sterkere voorkeur te hebben dan zilvermeeuwen voor soortgenoten op vrij korte afstand en voor gebieden met niet al te veel achtergrondruis.

Kleine en grote soorten

Uit vergelijkingen van gedrag binnen groepen van verwante soorten kunnen dikwijls bepaalde trends gevonden worden die te maken kunnen hebben met aanpassing aan ecologische omstandigheden. *Kleine soorten*, die kwetsbaar zijn voor predatie, gedragen zich in het algemeen onopvallend. Ze zijn meestal actief gedurende de nacht, zijn solitair of leven in paren of kleine groepjes, en communiceren vooral door middel van geluiden die moeilijk te lokaliseren zijn of door middel van chemische signalen. Hun *grotere verwanten* zijn vaker actief gedurende de dag, leven vaak in groepen, soms grote groepen, en maken vrij vaak gebruik van opvallende visuele signalen in hun communicatie met soortgenoten.

Verspreiding van hulpbronnen

Soorten die *hulpbronnen* (voedsel, nestgelegenheid) gebruiken, die geconcentreerd in de ruimte voorkomen, verdedigen dikwijls territoria die overeenkomen met hun leefgebied. Denk bijvoorbeeld aan een bosje dat voldoende voedsel en nestgelegenheid biedt voor een merelpaar met hun jongen. Hun verwanten met hulpbronnen die egaal over een grote ruimte verdeeld zijn, houden zich vaker op in groepen. Deze soorten kunnen soms, zoals meeuwen, korhoen en kemphaan, territoria verdedigen, maar dan alleen voor het veiligstellen van één van de facetten van hun levensbehoeften (nest of paring). Dergelijke territoria omvatten maar een (klein) deel van het leefgebied van de eigenaar.

3 Isolerende mechanismen

Allopatrisch

allo = anders
patria = vaderland

Verwante soorten kunnen in volkomen gescheiden geografische gebieden voorkomen. Men noemt deze *allopatrische soorten*. Erfelijke vermenging is dan uitgesloten. Verwante soorten kunnen echter ook in hetzelfde geografische gebied worden aangetroffen: denk bijvoorbeeld

<i>Sympatrisch</i>	sym = samen	aan de cichliden van de Afrikaanse meren. Men noemt deze <i>sympatrische soorten</i> . Zij behouden hun identiteit door isolerende mechanismen die genetische vermenging met andere soorten tegengaan. Sommige van die mechanismen, in het Engels de <i>premating mechanisms</i> , verhinderen dat er met succes tussen soorten gepaard wordt. Daarvan worden drie verschillende vormen onderscheiden (Mayr, 1963):
<i>Premating mechanisms</i>		
<i>Ecologische isolatie</i>		– potentiële partners van verschillende soorten ontmoeten elkaar niet omdat ze verschillende leefgebieden bewonen of omdat ze hetzelfde leefgebied op verschillende tijdstippen benutten (<i>ecologische isolatie</i>)
<i>Gedragsisolatie</i>		– potentiële partners van verschillende soorten ontmoeten elkaar wel maar paren niet (<i>gedragsisolatie</i>)
<i>Mechanische isolatie</i>		– potentiële partners van verschillende soorten proberen wel te copuleren, maar de overdracht van sperma is niet mogelijk door de vorm van het mannelijke en vrouwelijke copulatieorgaan (<i>mechanische isolatie</i>).
<i>Postmating mechanisms</i>		Andere isolerende mechanismen, de <i>postmating mechanisms</i> , oefenen hun invloed pas uit nadat er een paring heeft plaatsgevonden. Bijvoorbeeld, bevruchting van het ei zou niet mogelijk kunnen zijn met sperma van een andere soort, de zygote zou kunnen afsterven, de hybriden zouden minder levenskrachtig kunnen zijn, of geheel of gedeeltelijk steriel.

In vrijwel alle gevallen dat potentiële partners van verwante soorten elkaar wel eens ontmoeten, speelt gedragsisolatie een belangrijke rol. De balts van een individu van de ene soort leidt dan niet tot een reactie van een individu van de andere soort. Copulaties tussen soorten worden daardoor vermeden.

<i>Fruitoliegen:</i> <i>Drosophila pseudo-</i> <i>obscura</i> en <i>D.</i> <i>persimilis</i> <i>Sibling species</i>	= dubbelganger- soort	Twee Amerikaanse fruitvliegsoorten, <i>Drosophila pseudo-obscura</i> en <i>Drosophila persimilis</i> lijken zo sterk op elkaar, dat ze alleen door kenners kunnen worden onderscheiden. Dergelijke sterk verwante soortenparen, die zich nauwelijks van elkaar onderscheiden, worden <i>sibling species</i> genoemd. Ze komen voor in hetzelfde geografische gebied, maar hybriden tussen beide soorten zijn in het veld nog nooit gevonden. De volgende factoren zijn daarbij belangrijk: – <i>D. persimilis</i> komt vaker voor in koelere en vochtiger leefgebieden dan <i>D. pseudo-obscura</i>, – de voedselvoorkeur van de twee soorten is wat verschillend, – <i>D. pseudo-obscura</i> is vooral tegen de avond actief en <i>D. persimilis</i> vooral in de vroege ochtend, – vrouwtjes van beide soorten accepteren mannetjes van de eigen soort als copulatiepartner, maar gaan nauwelijks in op de balts van mannetjes van de andere soort, – copulaties tussen individuen van verschillende soorten worden bemoeilijkt door een mechanische barrière en gaan daarom gepaard met minder spermaoverdracht dan tussen individuen van dezelfde soort, – hybride mannetjes zijn steriel, en – de nakomelingen van hybride vrouwtjes zijn niet erg levenskrachtig. De belangrijkste factor hiervan is de sterke voorkeur van vrouwtjes voor de balts van mannetjes van de eigen soort. Het zo goed als volledig ontbreken van hybriden in de natuur kan door geen van de andere factoren worden verklaard. Door middel van proeven waarin verschillende zintuigen werden uitgeschakeld, kon worden vastgesteld dat de vrouwtjes mannetjes van hun eigen soort door geur- en geluidsprakkers kunnen herkennen. <i>Pseudo-obscura</i> mannetjes maken twee typen geluiden. De eerste wordt na tamelijk korte intervallen herhaald (zes per seconde) en bestaat uit een pulsje met een toonhoogte van 525 Hz. De tweede wordt
---	--------------------------	---

na zeer korte intervallen herhaald (24 per seconde) en bestaat uit een pulsje met een toonhoogte van 250 Hz. *Persimilis* mannetjes maken slechts één geluid dat vijftienmaal per seconde herhaald wordt en bestaat uit een pulsje met een toonhoogte van 525 Hz.

In het laboratorium ontstaan soms wel hybriden tussen beide soorten. Dat gebeurt vooral wanneer er geen soortgenoten zijn om mee te paren en bij lage temperaturen. Onder dergelijke omstandigheden heeft men door kunstmatige selectie de gedragsisolatie kunnen versterken en verzwakken. Erfelijke factoren blijken hierbij dus een rol te spelen.

Geografische isolatie

Tot omstreeks 1990 overheerste de opvatting dat soortvorming alleen kan plaatsvinden wanneer twee populaties gedurende geruime tijd *geografisch* van elkaar gescheiden worden. Doordat er dan geen genen meer kunnen worden uitgewisseld, zullen ze divergeren en zich aanpassen aan verschillende ecologische omstandigheden. Daarbij kan een onderscheid ontstaan in gedrag, gevoeligheid van zintuigen, habitat-voorkeur en ritmiek. Als de geografische barrière verdwijnt tussen beide populaties, ontstaat de mogelijkheid van hybridisatie. Als dat echter leidt tot fitnessverlaging, zal natuurlijke selectie de voorkeur versterken voor eigen populatiegenoten als voortplantingspartner. Daarmee kan een effectief isolerend mechanisme ontstaan. Een mooi voorbeeld van deze vorm van soortsvorming is beschreven voor de grondvinken van de Galapagos eilanden (Lack, 1947). Dit scenario van *allopatrische soortsvorming* wordt gesteund door onderzoek waarin mannetjes en vrouwtjes van twee verschillende nauw verwante soorten werden bijeen gebracht in het laboratorium. Daarbij kan je uitgaan van populaties die in hetzelfde gebied voorkomen (*sympatrisch*), of van populaties die uit een gebied komen waar geen sibling species aanwezig zijn (*allopatrisch*). Dan blijkt dat de kans op *hybridisatie* tussen *allopatrische populaties* veel groter is dan tussen *sympatrische populaties*.

Allopatrische soortsvorming

Sinds kort is duidelijk geworden dat geografische isolatie niet altijd nodig hoeft te zijn voor nieuwe soortvorming. Sommige mutaties kunnen invloed hebben op de voorkeur voor eigenschappen van de andere sekse. Kleine veranderingen in de zintuigen kunnen grote gevolgen hebben voor voorkeuren en dus voor gedrag. Daardoor kan binnen een soort een groep ontstaan, waarvan de leden alleen onderling paren. Op die manier komen er twee populaties waartussen geen uitwisseling van genen plaatsvindt. Het effect is hetzelfde als van geografische isolatie. Ook onder deze omstandigheden kunnen beide populaties zich door specialisatie aanpassen aan verschillende ecologische omstandigheden. De *sympatrische soortsvorming* wordt dus geregisseerd door zintuigen en gedrag. Er zijn sterke aanwijzingen dat een belangrijk deel van de soortvorming van de cichliden in het Victoriameer op deze wijze, dus *sympatrisch*, heeft plaatsgevonden (Seehausen e.a., in van Strien, 1999).

Sympatrische soortsvorming

4 Afhankelijkheden tussen soorten

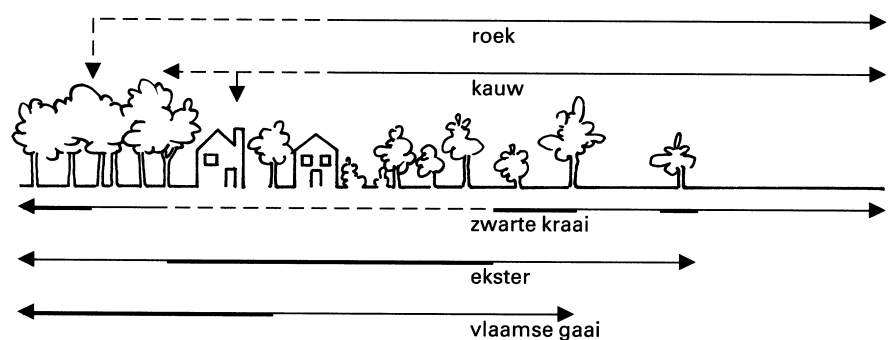
In dit hoofdstuk zijn tot dusverre de gedragskenmerken van soorten voornamelijk beschouwd vanuit de fylogenie, door vergelijkingen te trekken tussen verwante soorten. In de loop van de evolutie zijn er ook andere relaties ontstaan tussen soorten, bijvoorbeeld doordat ze dezelfde leefruimte gebruikten, de ene soort de ander exploiteerde, of wederzijds van elkaar afhankelijk werden. Dergelijke relaties komen niet alleen tussen verwante soorten voor, maar ook tussen soorten uit niet-verwante groepen.

Interspecifieke
competitie

4.1 COMPETITIE

Soms komen er verschillende soorten in een bepaald leefgebied voor, die afhankelijk zijn van ongeveer dezelfde hulpbronnen, zoals voedseltype en nestplaatslocatie. Een dergelijke situatie leidt tot competitie tussen soorten, *interspecifieke competitie* genoemd. Het gevolg daarvan hoeft niet noodzakelijkerwijs te zijn dat er soorten verdrongen worden. Dat gebeurt hooguit wanneer soorten een *geheel identieke* ecologische nis bezetten. Door allerlei aanpassingen in het gedrag blijken de meeste soorten zich naast elkaar te kunnen handhaven, elk op zijn eigen wijze.

Bijvoorbeeld, de in Nederland voorkomende kraaiachtigen (zwarte kraai, kauw, roek, ekster en Vlaamse gaai) kunnen gedurende het hele jaar naast elkaar voorkomen (Bossema e.a., 1986). Ze zijn voor een belangrijk deel aangewezen op dezelfde hulpbronnen en hebben als gevolg daarvan vrij veel onderlinge conflicten, maar met duidelijke machtsverhoudingen. Een kraai die een territorium verdedigt, is dominant over individuen van alle vier andere soorten. Een ekster is de baas over een gaai en meestal over een kauw. Roeken en eksters zijn ongeveer tegen elkaar opgewassen, en een roek is dominant over een kauw. Kraaien spelen dus een overheersende rol. Ze proberen indringers van alle vier andere soorten te verjagen en hun nesten te plunderen of over te nemen. Deze ondergeschikte soorten zijn toch in staat om zich te handhaven. Dat komt voor een belangrijk deel door verschillen in terreinkeus (figuur 10.7). Kauwen, eksters en roeken trekken zich veel minder aan van menselijke activiteit. Kauwen handhaven zich ook door in hopen te nestelen, bijvoorbeeld schoorstenen, en in groepen te foerageren. Roeken handhaven zich door in dichte kolonies te broeden en te foerageren in groepen. Eksters dekken zich in tegen verstoring, door hun nest met doornige takken te overkappen. Gaaien ontwijken de kraaien door in dichte bosvegetaties te blijven.



FIGUUR 10.7 Habitatkeuze door de verschillende kraaiachtigen.

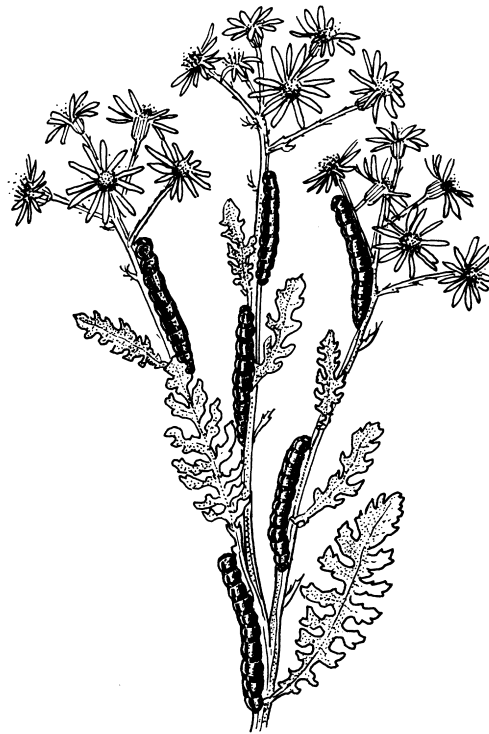
De dunne lijnen geven aan waar gevoerageerd wordt, de dikke lijnen waar gebroed en gevoerageerd wordt, en de stippellijn geeft het gebied aan dat door kraaien gemeden wordt. Naar: Bossema e.a., 1986

4.2 PREDATOR-PROOI-RELATIES

Predatoren

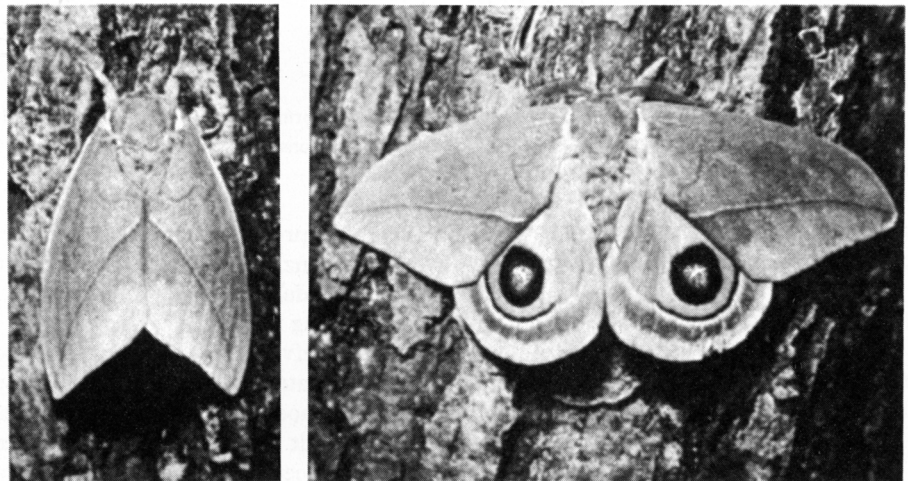
Natuurlijke selectie heeft bij *predatoren* geleid tot het ontstaan en de verfijning van adaptaties die het vangen van prooien vergemakkelijken. Dergelijke adaptaties kunnen te maken hebben met het vangen van prooien in het algemeen, zoals de snelheid van een jachtluipaard, maar ook met het bemachtigen van speciale prooien. Een voorbeeld van dit

<i>Prooi-soorten</i> <i>Groepen</i>	laatste is de zeeotter die mossels opent door ze op een steen te slaan. De steen is hier speciaal voor uitgezocht en wordt bij het duiken tussen voorpoot en lichaam meegenomen. Bij het staan dobbert de otter op z'n rug met de steen op z'n buik. Bij <i>prooi-soorten</i> gaat het juist om adaptaties die deze soorten minder kwetsbaar maken voor een predator. Denk bijvoorbeeld aan alle zangvogeltjes die in hollen, holle bomen en nestkasten zijn gaan broeden. Ook is het vaak veiliger om in <i>groepen</i> te foerageren dan alleen. Groepen worden wel eerder ontdekt door een predator, maar omgekeerd wordt de predator eerder ontdekt door de groep. Groepen hebben soms ook mogelijkheden om het een predator lastig te maken en hem in verwarring te brengen.
Zie hoofdstuk 6, par. 2.2. De schelpdier-visserij is hierdoor nogal omstreden.	Verreweg de meeste predatoren voeden zich met verscheidene prooi-soorten, maar sommige zijn voor een belangrijk deel afhankelijk van één soort. Zo bestaat het menu van wezel, hermelijn en velduil voor meer dan 50% uit woelmuizen, dat van mollen en dassen uit meer dan 50% uit regenwormen en dat van ransuilen tot ongeveer 80% uit veldmuizen. <i>Spreuwen</i> voeren hun jongen in het nest vaak overwegend met <i>emelten</i> en kanoetstrandlopers, scholeksters en bergeenden zijn voor een belangrijk deel afhankelijk van <i>kokkels</i> op het wad. Het ligt voor de hand dat deze predatoren adaptaties hebben waarmee ze hun favoriete prooi-soort op een efficiënte manier kunnen bemachtigen. Prooi-soorten worden bijna altijd bejaagd door veel verschillende predatoren. Het aantal predatoren is kleiner in ecosystemen met weinig soorten, zoals in toendragebieden, maar zelden heeft één predatorsoort een dominante invloed. Adaptaties die bescherming bieden tegen een specifieke predatorsoort helpen dus meestal weinig. Prooi-soorten hebben daarom vooral adaptaties die algemene bescherming bieden. Dat kan camouflage zijn, onopvallend gedrag, een slechte smaak, beschermende structuren (denk aan egel, schildpad en schelpdier), gevaarlijke tanden, nagels, angels (bijen en wespen) ter verdediging, het nabootsen van een soort met dergelijke verdedigingsmiddelen (denk aan de gelijkenis tussen zweefvliegen en bijen en wespen) en een neiging om vooral in groepen te opereren.
<i>Camouflage</i> <i>Opvallendheid</i> Zie hoofdstuk 6, par. 2.1 en figuur 6.5. Zie hoofdstuk 8, par. 1.1 en figuur 8.3.	4.3 CAMOUFLAGE, AFSCHRIKKING EN MIMICRY Veel diersoorten hebben kleurpatronen, structuren en gedrag waardoor ze 'wegvallen' in hun omgeving en moeilijk te vinden zijn door hun natuurlijke predatoren. Voorbeeld hiervan zijn de <i>camouflage</i> van de berkenspanrups en het principe van de <i>tegenschaduw</i>. Onder bepaalde omstandigheden kan ook <i>opvallendheid</i> een mechanisme zijn om de kans op roof te verminderen. Opvallendheid is bijvoorbeeld nuttig voor de leden van een soort die giftig is of slecht smaakt. Na het proeven van een dergelijk dier zal een predator de soortgenoten daarvan meestal met rust laten, vooral wanneer die zich in de buurt van het zojuist genuttigde dier bevinden. Opvallendheid werkt dus extra goed als de niet of slecht eetbare dieren in groepen voorkomen. Zo'n waarschuwingssysteem wordt bijvoorbeeld gebruikt door de rups <i>Callimorpha jacobaeae</i>, die soms in grote aantallen bij elkaar gevonden wordt op jacobskruiskruid (figuur 10.8). Die plant is voor veel dieren giftig door alkaloiden, maar de rups kan deze in een voor zichzelf onschadelijke vorm opslaan (van der Meijden en Vrieling, in van Strien, 1999).



FIGUUR 10.8 Slecht smakende (giftige), opvallend rood-zwart gebandeerde rupsen op het jacobskruiskruid.

Naar: Krebs en Davies, 1981



FIGUUR 10.9 Oogvlekken bij de vlinder *Automeris acutissima*.

Links: rusthouding; rechts: gedrag na verstoring

Foto: E. Priesner

Afschrikking
Oogvlekken

Voor individuen van goed smakende prooi-soorten kan opvallendheid nuttig zijn wanneer deze leidt tot *afschrikking* van de predator. Afschrikking wordt bijvoorbeeld vertoond door vlindersoorten met *oogvlekken* op de vleugels (figuur 10.9). De oogvlekken worden getoond door de vleugels uit te slaan op het moment dat de predator de prooi probeert te

Associatie

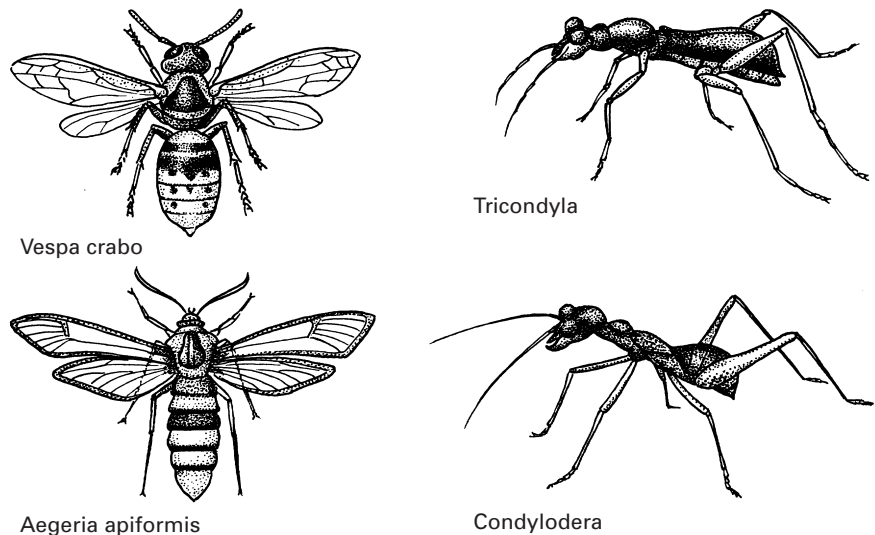
pakken. De effectiviteit van deze schrikpatronen is experimenteel onderzocht en blijkt samen te hangen met de vorm en de timing, dus met het gedrag. De gevoeligheid van predatoren van vlinders voor oogvlekken en andere concentrische structuren berust waarschijnlijk op *associatie* met de eigen natuurlijke vijanden. Het kan van levensbelang zijn om tijdig te vluchten en dus om gevoelig te zijn voor loerende ogen die met de aanwezigheid van een vijand in verband kunnen worden gebracht. Oogvlekken kunnen ook de predator afleiden. In plaats van naar het lichaam van de vlinder pikt deze dan een stukje uit de vleugel (Kooi en Brakefield, in van Strien, 1999).

Nabootsen

Mimicry van Bates

Voor individuen van goed smakende prooi-soorten kan opvallendheid ook nuttig zijn wanneer deze verband houdt met het uiterlijk en de gewoonten van niet-eetbare soorten. De goed smakende prooi-soort kan als het ware een giftig, gevaarlijk of anderszins oneetbaar model nabootsen (figuur 10.10). Door deze *mimicry van Bates* zal de predator de goed smakende prooi-soort vermijden als het oneetbare model in voldoende mate aanwezig is. De effectiviteit van het nabootsen wordt dus bepaald door de samenhang tussen de frequenties van nabootser en model. Het uiterlijk van veel zweefvliegsoorten kan worden opgevat als mimicry van Bates. De angeldragende wespen of bijen vormen daarbij het oneetbare model. Ook *oneetbare soorten* kunnen *elkaar nabootsen*. Dit fenomeen wordt *mimicry van Müller* genoemd. Voordeel daarvan is dat alle betreffende soorten minder risico lopen om door een predator gepakt te worden. De opvallende gelijkenis tussen bijen en wespen kan worden beschouwd als een voorbeeld van mimicry van Müller.

Mimicry van Müller



FIGUUR 10.10 Mimicry van Bates.

Links: de vlinder *Aegeria apiformis* (onder) gebruikt de wesp *Vespa crabo* als model. Rechts: de sprinkhaan *Condylodera* (onder) bootst de slecht smakende loopkever *Tricondyla* na. Naar: Heymer, 1977

4.4 ALARMSIGNALEN

Geluiden

Vogels en veel andere dieren geven bij het gepakt worden of bij het ontdekken van een naderende predator alarmsignalen. Dat zijn dikwijls *geluiden*, maar bij sommige soorten, bijvoorbeeld vissen, kunnen

Chemische stoffen:
feromonen

Schreckstoff

Zie hoofdstuk 2,
par. 1.3.

Aanvallen

Zie hoofdstuk 1,
par. 1.4.

In verwarring
brengen

Engels: mobbing

Directe vlucht

Opzoeken dekking

chemische stoffen (feromonen) ook een belangrijke rol spelen. Voor deze laatste wordt ook wel de door *Von Frisch* ingevoerde naam *Schreckstoff* gebruikt. Op die signalen wordt meestal niet alleen door soortgenoten gereageerd, maar ook door niet-soortgenoten (Chivers en Smith, 1998). Alarmsignalen kunnen verschillende reacties opwekken. Ze kunnen leiden tot het *aanvallen* of het *in verwarring brengen* van de predator. Dat kan erg belangrijk zijn voor een prooi die gepakt is, maar die misschien nog kan ontsnappen, en ook als er dieren gevaar lopen die niet goed kunnen ontsnappen, zoals jongen in een nest. Vogels met jongen in open nesten, zoals merels en kieviten, reageren daarom meestal met aanval op de predator. Alarmsignalen kunnen ook leiden tot *directe vlucht* en het *opzoeken van dekking*. Dat gebeurt vooral wanneer het gevaar groot is en de mogelijkheden voor verdediging gering. Spreeuwen vluchten bijvoorbeeld onmiddellijk wanneer er een sperwer verschijnt.

Gevoeligheid

Eigen soort

Andere soorten

parallel = naast
elkaar in dezelfde
richting evolueren

convergentie = naar
elkaar toe evolueren

Een passende reactie op alarmsignalen vermindert de kans om door een predator gepakt te worden. Het is van levensbelang om niet alleen *gevoelig* te zijn voor de alarmsignalen van *eigen soortgenoten*, maar ook voor die van *andere soorten* die bejaagd worden door dezelfde predatoren. Een dergelijke eigenschap kan het gevolg zijn van een brede gevoeligheid voor allerlei typen alarmsignalen, maar ook van *parallele* of zelfs *convergente* evolutie van de alarmsignalen bij verschillende soorten. Bij vogels lijkt dit laatste het geval te zijn geweest. De alarmgeluiden van verschillende soorten lijken veel op elkaar en soorten reageren snel op elkaar. De ‘Schreckstoffen’ van vissen lijken veel minder op elkaar. Bij sommige soorten komen dergelijke stoffen alleen vrij wanneer de huid van een vis beschadigd wordt, zoals bij het gepakt worden door een predator. Bij sommige andere soorten worden deze stoffen afgegeven bij het waarnemen van een predator. Er zijn sterke aanwijzingen dat de gevoeligheid voor ‘Schreckstoffen’ van andere soorten beïnvloed wordt door leerprocessen.

Fitnessvoordeel

Reageren

Zelf produceren

Veel soorten kunnen meer dan één alarmsignaal geven. Volgens sommige onderzoekers is het type van signaal afhankelijk van de predatorsoort. Volgens andere onderzoekers is het type vooral afhankelijk van de ernst van de dreiging. De *fitnessvoordelen* van het passend *reageren* op alarmsignalen van anderen zijn duidelijk. Het *zelf produceren* van alarmsignalen levert veel minder duidelijke voordelen op. In het geval dat het slachtoffer, dat al gepakt is, dergelijke signalen afgeeft zou het voordeel kunnen berusten op het verwarren van de predator of het mobiliseren van hulp. In het geval dat de signalen worden afgegeven door een dier dat de predator heeft ontdekt wordt het fitnessvoordeel twijfelachtig. Door te alarmeren vestigt zo’n dier de aandacht vooral op zichzelf en vergroot de eigen *opvallendheid*. Het ontstaan van het geven van alarmgeluiden zou echter wel voordeel bieden als:

Opvallendheid

- het alarmsignaal vooral een vorm van ouderzorg is, die bestemd is voor nakomelingen en andere verwanten,
- een dier dat zich in een groep bevindt, bij het ontdekken van een predator op afstand, zijn groepsgenoten aanzet om weg te duiken en zo aan de aandacht van de predator ontsnapt,
- een dier dat zich in een groep bevindt, bij het ontdekken van gevaar, zijn groepsgenoten aanzet om samen te vluchten, en zo het risico van alleen vluchten omzeilt, en
- een dier dat met alarmsignalen de aandacht op zich zelf vestigt, kennelijk in staat is zich zelf in veiligheid te brengen.

Al deze verklaringen passen bij de moderne ideeën over de evolutie van gedrag. Geen van deze verklaringen wordt echter gesteund door overtuigende experimentele resultaten. De laatste verklaring (aandacht op zich zelf vestigen) lijkt wat minder waarschijnlijk dan de andere, omdat alarmsignalen dikwijls eigenschappen hebben die hen moeilijk te lokaliseren maakt. Dat zou bovendien kunnen betekenen dat er geen grote nadelen verbonden zijn aan het geven van alarmgeluiden.

4.5 GASTHEER-PARASIETRELATIES

De betrekking tussen een parasiet en zijn gastheer is vergelijkbaar met die tussen een predator en zijn prooi, maar wel veel specifiek. Parasieten zijn dikwijls gespecialiseerd op één type gastheer, predatoren exploiteren bijna altijd meerdere prooi-soorten. Parasieten kunnen – door mee te eten – de gezondheid van hun gastheer aantasten, ze kunnen ook dodelijk zijn voor hun gastheer. Dat kan alleen duurzaam zijn als slechts een deel van de gastheren wordt geparasiteerd. De specifieke relatie heeft immers als nadeel dat *overexploitatie* van de gastheer door de parasiet leidt tot het verdwijnen van die gastheer. Als de parasiet afhankelijk is van één gastheer zal vervolgens ook de parasiet uitsterven. Gastheer-parasiet relaties zijn daarom meestal redelijk goed ‘uitgebalanceerd’: mutanten die een deelpopulatie van gastheren over-exploiteren sterven samen met die deelpopulatie uit. Omgekeerd zijn mutanten van de gastheer die betere bescherming bieden tegen de parasiet wel in het voordeel. Meestal leidt dat echter niet tot het verdwijnen van de parasiet, maar tot tegen-aanpassingen bij de parasiet door mutaties die opgewassen zijn tegen de bescherming van de gastheer. Op deze wijze kan ook bij gastheer-parasiet-relaties een ‘*wapenwedloop*’ plaatsvinden.

Overexploitatie

Wapenwedloop

Zie inleidingen van de hoofdstukken 8 en 10.

Zie hoofdstuk 3, par. 5.3.

In het gedragsonderzoek werd aanvankelijk betrekkelijk weinig aandacht besteed aan de relaties tussen gastheren en parasieten. Een uitzondering daarop vormde het Leidse en Wageningse sluipwespenonderzoek (van Alphen, in van Strien, 1999). Eerder is daar al een *voorbeeld* van besproken. Die aandacht neemt nog steeds toe, vooral gezien de belangstelling voor een biologische aanpak van plagen.

Opvallende kenmerken

Symmetrie

Zie hoofdstuk 12.

Sinds 1982 groeit de belangstelling voor parasieten (Hamilton en Zuk, 1982; Hamilton en Poulin, 1997). Er zijn duidelijke aanwijzingen dat allerlei uiterlijke kenmerken van gastheren beïnvloed kunnen worden door parasieten. Het gaat daarbij meestal om parasieten die de gezondheid aantasten. De afwezigheid van parasieten blijkt vaak uit *opvallende kenmerken*, zoals de rode kam van een haan, de fel oranje snavel van het mannetje van de merel, of de rode buik van het mannetje van de stekelbaars. Als het dier wel parasieten heeft is die kleur fletser. Parasieten kunnen ook invloed uitoefenen op *symmetrische kenmerken* tijdens de groei van een jong individu. Wanneer een dier opgroeit met veel parasieten, ontwikkelt het een weinig perfecte symmetrie, met weinig of geen parasieten wordt de symmetrie in het algemeen beter. Het klassieke voorbeeld daarvan is de staart van de zwaluw met twee punten aan weerszijden. De genoemde opvallende structuren én de symmetrie spelen een rol bij de keuze van een partner, of wel bij de *seksuele selectie*.

Seksuele selectie

4.6 VOORTPLANTINGSASSOCIATIES

<i>Uniseksuele soorten</i>	Bij de meiose wordt het aantal chromosomen gehalveerd tot een haploïde cel.	Een bijzondere vorm van afhankelijkheid bestaat bij sommige uniseksuele 'soorten' en bij sommige 'soortengroepen'. <i>Uniseksuele soorten</i> bestaan alleen uit vrouwtjes. Hun nakomelingen ontstaan niet uit eicellen die bevrucht zijn door een spermacel, maar uit een onbevruchte eicel. Op verschillende manieren kan worden bereikt dat de nakomelingen weer het zelfde aantal chromosomen hebben als de ouder: de <i>meiose</i> kan worden overgeslagen, na de <i>meiose</i> kan het aantal chromosomen weer verdubbelen zonder dat de cel zich deelt, of door versmelting van twee <i>haploïde</i> eicellen. Deze vorm van voortplanting heet <i>parthenogenese</i>. Dat komt voor bij diverse ongewervelde dieren, soms als alternatief voor seksuele voortplanting (bijvoorbeeld bij bladluizen), soms ook als enige vorm van voortplanting. Het komt ook voor bij enkele gewervelde diersoorten, waaronder sommige vissen en enkele salamanders en hagedissen. Het komt tamelijk veel voor binnen de groep van de tandkarpers, een groep vissen waartoe ook het Zuid Amerikaanse guppy behoort, die zeker bekend is onder aquariumhouders. Bij het guppy en diverse andere <i>biseksuele</i> verwanten komen wel twee seksen voor. Hun eieren worden inwendig bevrucht door mannetjes van de eigen soort. Copulaties met mannetjes van andere soorten leiden bij de vrouwtjes van zo'n biseksuele soort nooit tot het ontstaan van levensvatbare nakomelingen. Hoewel dit <i>postmating isolerend mechanisme</i> doeltreffend werkt tegen de vermenging tussen soorten, zijn er bovendien <i>premating isolerende mechanismen</i> werkzaam, waarvan gedragsisolatie waarschijnlijk de belangrijkste is.
<i>Biseksuele soorten</i>	Zie hoofdstuk 3, par. 5.2.	Bij de uniseksuele tandkarpersoorten brengen de vrouwtjes uitsluitend dochters voort met alleen de genen van hun moeder. Het isolerend mechanisme tussen dergelijke populaties en de sympatrisch voorkomende tandkarpersoorten is gebaseerd op de wijze waarop geslachtscellen worden gevormd en niet op het gedrag. Het heeft echter wel interessante consequenties voor het gedrag, omdat de mannetjes van de sympatrisch levende soorten daarbij een belangrijke rol kunnen spelen. Bij sommige soorten is voor de start van de ontwikkeling van de onbevruchte eicellen namelijk wel een <i>copulatie</i> nodig. Dat kan alleen met een mannetje van een verwante biseksuele soort. De ontwikkeling komt pas op gang nadat de membraan van een eicel door een spermacel is doorboord. De spermacel sterft vervolgens af en vermenging van erfelijk materiaal is dus uitgesloten. Deze vorm van parthenogenetische voortplanting wordt <i>gynogenese</i> genoemd. Bij sommige andere soorten vindt niet alleen een copulatie maar ook een bevruchting plaats. Door een speciaal mechanisme worden bij de vorming van eicellen alleen de erfelijke eigenschappen van de moeder doorgegeven. Deze vorm van voortplanting wordt <i>hybridogenese</i> genoemd. Hoewel er bijzonder effectieve barrières bestaan tegen de uitwisseling van genen tussen deze 'soorten', kan door de onderlinge afhankelijkheid toch enige twijfel ontstaan over de afgrenzing van het soortsbegrip.
<i>Copulatie</i>		Twijfel over die afgrenzing is er zeker bij <i>soortengroepen</i>, zoals die bekend zijn bij kikkers, zoals onze groene kikker. Daarvan bestaan ten minste drie typen die als soort zijn beschreven, de middelgrote, de gewone groene kikker (<i>Rana esculenta</i>), de kleinste, de kleine groene kikker (<i>Rana</i>

lessonae), en de grootste, de heikikker (*Rana ridibunda*). De mannetjes van deze drie 'soorten' kwaken in het voorjaar in gemengde groepen in poelen, lokken daarmee vrouwtjes aan en bevruchten hun legsels. Het legsel van een *lessonae* vrouwtje dat door een *lessonae* mannetje wordt bevrucht, levert *lessonae* nakomelingen op. Het legsel van een *ridibunda* vrouwtje dat door een *ridibunda* mannetje wordt bevrucht, levert *ridibunda* nakomelingen op. Het legsel van een *esculenta* vrouwtje dat door een *esculenta* mannetje wordt bevrucht, levert in het algemeen geen levenskrachtige nakomelingen op. Kruisingen tussen *lessonae* en *esculenta* en tussen *lessonae* en *ridibunda* leveren *esculenta* op, en kruisingen tussen *esculenta* en *ridibunda* leveren *ridibunda* nakomelingen op. Het voortbestaan van *Rana esculenta* wordt kennelijk bepaald door beide andere typen. Verrassend genoeg is *esculenta* meestal toch het meest algemene type, zijn die mannetjes het luidruchtigste en lokken ze de meeste vrouwtjes aan.

4.7 MUTUALISME

Mutualisme

Bij de relaties tussen soorten die tot dusverre beschreven zijn, zijn de kosten en de baten niet symmetrisch verdeeld. Ze worden gekenmerkt door een vorm van exploitatie door individuen van de ene soort ten koste van de andere soort. Bij sommige relaties tussen soorten lijken de kosten en baten veel evenwichtiger verdeeld te zijn over de betrokkenen. Alle partijen trekken op de een of andere manier profijt uit een dergelijke relatie, die wordt aangeduid met het begrip *mutualisme*. Dit type relatie kan vóórkomen tussen soorten die fylogenetisch ver uit elkaar staan. De volgende voorbeelden geven een indruk hiervan:

- Veel planten zijn voor hun voortplanting afhankelijk van het bezoek van bestuivende insecten die, op hun beurt, weer afhankelijk zijn van de nectar en het stuifmeel van die planten.
- Vlaamse gaaien zijn gedurende de winter en in de periode met vliegvlugge jongen voor een belangrijk deel afhankelijk van de in het voorafgaande najaar verstopte eikels. Omgekeerd is de eik voor zijn verspreiding voornamelijk afhankelijk van de Vlaamse gaai, die – in tegenstelling tot andere eikelverzamelaars – de zaden stuk voor stuk op grote afstand van de ouderboom in de grond stopt.
- Poetsers – kleine visjes of kreeftjes die zich voeden met de parasieten die zich op de huid van grotere vissen bevinden – zijn voor hun dagelijks menu afhankelijk van één of meer gastheervissen. Omgekeerd zijn de gastheervissen voor het behoud van een gezonde huid afhankelijk van de activiteiten van de poetser.

5 Samenvatting

Tussen soorten kunnen twee typen relaties bestaan: (1) evolutionaire verwantschap en (2) afhankelijkheden. Tussen evolutionair verwante soorten kunnen aanzienlijke verschillen bestaan, zowel in morfologische kenmerken als in gedrag. Het 'uiteengroeien' van soorten in de loop van de evolutie wordt *divergentie* genoemd. Dit *beschrijvende begrip* is besproken aan de hand van morfologische en gedragskenmerken van cichliden en enkele andere groepen van soorten. Het 'uiteengroeien' wordt in belangrijke mate bepaald door de ecologische omstandigheden waarin de verschillende soorten terechtkomen. Ze passen zich aan in de loop van de evolutie aan verschillende ecologische nissen. Dat *proces* van aanpassing in verschillende richtingen wordt *adaptieve radiatie* genoemd.

Ook voor dit proces kunnen de cichliden model staan. Voor de leden van soorten die aan bepaalde ecologische omstandigheden zijn aangepast is het van belang dat de nakomelingen ontstaan uit versmelting van hun geslachtscellen met die van soortgenoten. Er moeten dus *isolerende mechanismen* bestaan om vermenging tegen te gaan. Men onderscheidt twee groepen mechanismen. De *pre-mating* mechanismen voorkómen een paring. Daaronder vallen *ecologische isolatie*, *gedragsisolatie* en *mechanische isolatie*. De *post-mating* mechanismen voorkomen dat hybriden zich ontwikkelen of verspreiden. Isolerende mechanismen zijn in het algemeen sterk tussen twee soorten die *sympatrisch* (in het zelfde gebied) leven, en blijken minder sterk te zijn tussen *allopatrische* soorten (uit verschillende gebieden). Nieuwe soorten ontstaan meestal *allopatrisch* door een geografische scheiding. De isolerende mechanismen evolueren vooral wanneer de geografische barrière wordt opgeheven. Nieuwe soorten kunnen ook *sympatrisch* ontstaan. Dat proces begint in het algemeen met het ontstaan van gedragsisolatie tussen verschillende typen van dezelfde soort.

Er bestaan veel verschillende typen afhankelijkheidsrelaties tussen soorten. Er kan *competitie* bestaan doordat (een deel van) de hulpbronnen worden gedeeld door twee soorten. Tussen soorten kan ook een relatie bestaan van eten en gegeten worden: *predator-prooi*. Bij de prooi-soort zullen in de loop van de evolutie eigenschappen ontstaan waarmee de kans om te worden gepakt verminderd wordt: camouflage, verwarren, afschrikken en nabootsen. Een effectief afschrikingsmechanisme kan ontstaan wanneer de soort slecht smaakt of giftig is. Soorten die wel goed smaken kunnen deze kenmerken imiteren (*mimicri van Bates*). Ook slecht- of oneetbare soorten kunnen elkaars kenmerken imiteren (*mimicri van Müller*). De kans om gepakt te worden kan ook worden verkleind door passend te *reageren op alarmsignalen* van anderen. Dat kunnen geluidsignalen zijn (vooral bij vogels en zoogdieren), maar ook chemische signalen (*feromonen*, *Schreckstoffen*, vooral bij vissen). Het evolutionaire voordeel van het *geven van alarmsignalen* is niet geheel duidelijk. Een predator jaagt in het algemeen op verschillende prooi-soorten en prooi-soorten worden in het algemeen bejaagd door verschillende predatoren. Tussen *gastheer en parasiet* bestaat dikwijls wel een één op één relatie. In de loop van de evolutie beschermt de gastheer zich steeds beter tegen de parasiet en wordt de parasiet steeds beter in het omzeilen van die bescherming. Dat proces wordt wel met een *bewapeningswedloop* vergeleken. De mate waarin een gastheer wordt geparasiteerd kan dikwijls worden afgelezen aan bepaalde kleurkenmerken. *Partnerkeus* kan hierdoor worden beïnvloed. Soorten kunnen ook afhankelijk van elkaar zijn in voortplantingsassociaties, zoals bij uniseksuele vissen en soorten-groepen zoals bij onze groene kikker. Tenslotte, kan de relatie tussen sommige soorten ook wederzijds voordeel opleveren, zoals tussen koereiger en nijlpaard. Dit wordt *mutualisme* genoemd.

Literatuur

- Bossema, I., Roell, A. and Baeyens, G., 'Adaptations to interspecific competition in five corvid species in the Netherlands'. In: *Ardea* 74, 199-210, 1986.
- Chivers, D.P. and Smith, R.J.F., 'Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus'. In: *Écoscience* 5, 338-352, 1998.
- Hamilton, W.D. and Zuk, M., 'Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites'. In: *Science* 218, 384-387, 1982.
- Hamilton, W.J. and Poulin, R., 'The Hamilton and Zuk hypothesis revisited: a meta-analytical approach'. In: *Behaviour* 134, 299-320, 1997.
- Lack, D., *Darwin's finches*. Cambridge, Cambridge University Press, 1947.
- Mayr, E., *Animal species and evolution*. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1963.
- Morris, D., 'Reproductive behaviour of the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.)'. In: *Behaviour, suppl.* 6, 1-154, 1958.
- Strien, W. van (red.), *Evolutie betraapt: Onderzoekers in het voetspoor van Darwin*. Utrecht, KNNV Uitgeverij, 1999.
- Tinbergen, N., 'Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report'. In: *Behaviour* 15, 1-70, 1959.

Blok 5

Sociaal gedrag

Sociobiologie

- 1 Natuurlijke selectie 253
 - 1.1 Het individu als eenheid van selectie 254
 - 1.2 Altruïsme 256
 - 1.3 De groep als eenheid van selectie 257
 - 1.4 Verwanteselectie 257
 - 1.5 Wederkerigheid 259
- 2 Reproductie 259
 - 2.1 Aseksuele voortplanting 260
 - 2.2 Seksuele voortplanting 260
 - 2.3 Recombinatie 260
 - 2.4 Seksualiteit 261
 - 2.5 Sekseverhouding 262
- 3 Sociale systemen 263
 - 3.1 Inventarisatie van voortplantingseenheden 263
 - 3.2 Evolutie van paarvorming 265
 - 3.3 Inventarisatie van andere sociale verbanden 266
 - 3.4 Evolutie van groepsvorming 266
- 4 Kritiek 267
- 5 Samenvatting 267

Literatuur 269

Sociobiologie

E.O. Wilson

In 1975 verscheen van de hand van *E.O. Wilson* het boek 'Sociobiology, the new synthesis'. Het deed internationaal nogal wat stof opwaaien, vooral omdat het een breed publiek confronteerde met de erfelijke wortels van sociaal gedrag, ook dat van de mens. Onder psychologen, sociologen en de schrijvers van columns was dat in die jaren volstrekt ongehoord. Zelfs verwijzingen in die richting werden genadeloos afgestraft. In Nederland had de schrijver Kousbroek al in 1972 ongemeen heftig uitgehaald naar 'de ethologen' in de Huizinga-lezing 'Ethologie en cultuurfilosofie'. Hij maakte zich nogal kwaad over de analogieën die er tussen mens en dier werden gemaakt. De lezing werd gevolgd door een felle polemiek in *Vrij Nederland* en de NRC. Daarin ageerde Kousbroek tegen de uitreiking van de Nobelprijs in 1973 aan Konrad Lorenz. Diens wetenschappelijke opvattingen over erfelijkheid van agressie zouden (volgens Kousbroek) niet deugen en beïnvloed zijn door Nazi-ideeën. De storm die Wilson's boek vergezelde had dus al gewoed in Nederland, maar laaide weer op toen de criminoloog Buikhuizen, die in Leiden een nieuwe leerstoel ging bezetten, zich wilde gaan richten op biosociaal onderzoek. Buikhuizen vond dat er in de sociale wetenschappen voldoende aandacht werd besteed aan de invloed van culturele factoren op sociaal gedrag. Hij zag daarnaast veelbelovende mogelijkheden voor de studie van de rol van biologische factoren. Hij kreeg echter scherpe kritiek van vakgenoten en werd 'neergesabeld' door de columnist Piet Grijns in *Vrij Nederland* (1978).

Evolutionaire psychologie

Buikhuizen heeft moeten afzien van zijn plannen, maar in de tussentijd is de biologische en evolutionaire benadering wel degelijk doorgedrongen onder psychologen en sociologen. De 'evolutionaire psychologie' is anno 2000 een gerespecteerde en bijzonder populaire tak van wetenschap geworden. Helemaal zonder incidenten verloopt dat niet. In 2004 diende een studente in Utrecht met succes een klacht in tegen een docent die de verbanden tussen rassen, hersengrootte en IQ had toegelicht, zonder aan te geven dat de betreffende theorie van *Rushton* (2000) niet geheel onomstreden is.

J.P. Rushton

Evolutie van sociaal gedrag

Sociobiologie, zoals omschreven door Wilson, is een onderzoeksrichting die al voor het verschijnen van zijn boek 'Sociobiology' bestond. Het belangrijkste thema daarbij is het zoeken van verklaringen voor de *evolutie van sociaal gedrag*. De belangstelling voor deze richting nam rond 1975 explosief toe met het verschijnen van diverse boeken, waaronder 'The naked ape' van D. Morris (1967), 'The economy of nature and the evolution of sex' van M.T. Ghiselin (1974) en 'The selfish gene' (1976) en 'The blind watchmaker' (1986) van R. Dawkins.

1 Natuurlijke selectie

Evolutie is het proces waarbij de samenstelling van populaties van planten en dieren van generatie op generatie verandert. Een belangrijke factor bij die verandering is de mate waarin erfelijke eigenschappen

Natuurlijke selectie		(genen) hun dragers geschikt maken voor het produceren en grootbrengen van nakomelingen. In het algemeen nemen de relatieve frequenties toe van de gunstige erfelijke eigenschappen, ten koste van de minder gunstige alternatieven. Dit proces heet <i>natuurlijke selectie</i> (Darwin, 1859; Fisher, 1930; Williams, 1966).
Seksuele selectie	Zie hoofdstuk 12.	<i>Seksuele selectie</i> (Darwin, 1871; O'Donald, 1980, Andersson, 1994) kan worden opgevat als een speciaal onderdeel van de natuurlijke selectie. Seksuele selectie houdt in dat de relatieve frequenties van sommige genen toenemen omdat deze hun dragers aantrekkelijker maken voor de andere sekse óf betere kansen geven in de competitie met seksegenoten.

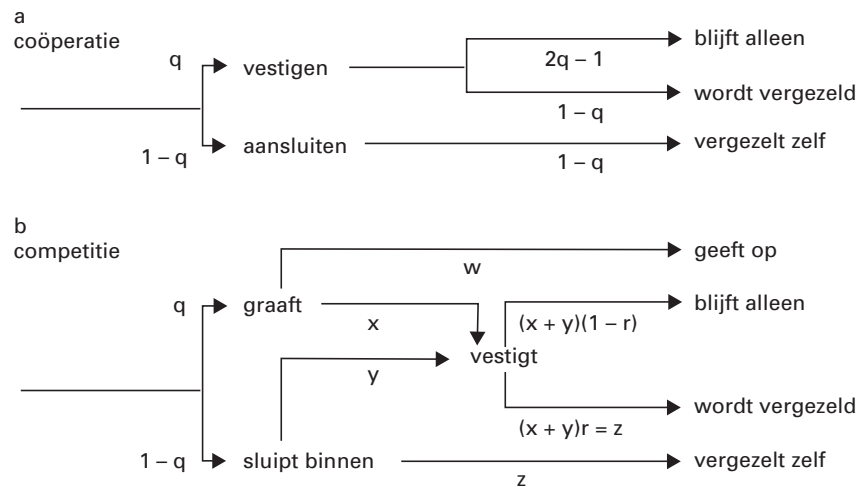
1.1 HET INDIVIDU ALS EENHEID VAN SELECTIE

Competitie	reproductie = voortplanting	Evolutie berust op <i>competitie</i> tussen genen via de dragers. Het gedrag van een individu zou dan (op het eerste gezicht) gericht moeten zijn op de eigen <i>reproductie</i> ten koste van de reproductie van soortgenoten. Samenwerkingsverbanden waarbij het ene individu helpt ten koste van het eigen voortplantingssucces en ten bate van het voortplantingssucces van het andere individu, lijken – opnieuw bij een globale beschouwing – niet te passen in dit idee over evolutie. Daarom moet eerst worden bekeken hoe de competitie tussen individuen zich afspeelt. Een belangrijke vraag daarbij is hoe conflicten over noodzakelijke levensbehoeften opgelost kunnen worden. John Maynard Smith (1982) heeft veel invloed gehad op de aanpak van dit soort vragen. Met een <i>speltheoretische benadering</i> stelde hij de kosten en de baten vast van een conflict voor elk van de deelnemers. Daarbij voerde hij het begrip evolutionair stabiele strategie (ESS) in.
Speltheorie	Zie hoofdstuk 9, par. 3.2.	
ESS		

De eerste ideeën die zich rond het ESS-begrip ontwikkelden waren aanvankelijk louter theoretisch. Dat leverde wel enkele interessante conclusies op. Bijvoorbeeld, een ESS kan puur of gemengd zijn, en in symmetrische confrontaties gelden andere regels dan in asymmetrische. Naarmate de theoretische basis groeide, begon ook de behoefte aan concrete voorbeelden groter te worden. Voorbeelden van pure ESSen in asymmetrische situaties bleken ruim voorhanden te zijn. Daarbij gaat het steeds om een competitieve situatie die beslist wordt in het voordeel van de ene deelnemer en in het nadeel van de andere. De kosten voor beide deelnemers blijven bijna altijd beperkt dankzij de ESS. Voorbeelden van gemengde strategieën in symmetrische situaties zijn er veel minder, waarschijnlijk omdat volledig symmetrische situaties nogal schaars zijn.

Vergelijk ook hoofdstuk 4, par. 2.1

De ESS-benadering kan ook worden gebruikt om vast te stellen wat de meest waarschijnlijke theorie is uit een vergelijking van enkele alternatieven. Dat is bijvoorbeeld gebeurd voor het gedrag van een Amerikaanse graafwesp (Brockmann e.a., 1979). Voor elk ei (dat op een rups wordt gelegd) kan het óf zelf een holletje graven, óf gebruik maken van het holletje dat al door een andere wesp is gegraven. Dat kan dus worden opgevat als een gemengde ESS. Het resultaat is dat sommige holletjes door één wesp worden beheerd en sommige door twee. Dit gedrag zou verband kunnen houden met enige samenwerking, óf met competitie. Met speltheoretische principes konden beide alternatieven worden doorgerekend. Daartoe werden voor elk alternatief twee strategieën gedefinieerd (zie figuur 11.1).

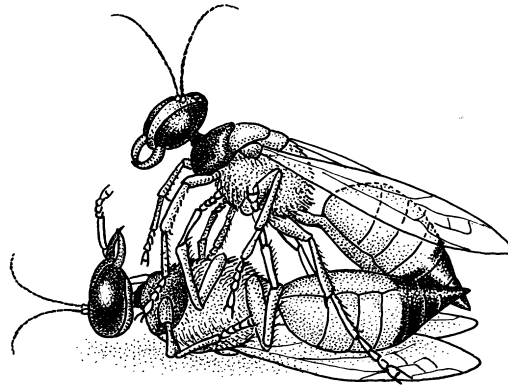


FIGUUR 11.1 Twee modellen van een gemengde ESS bij graafwespen
Naar: Brockmann e.a., 1979

Als er sprake zou zijn van samenwerking (a) kunnen de strategieën 'vestigen' en 'aansluiten' worden onderscheiden. Verondersteld wordt dat een wesp die vergezeld wordt *beter* af is dan een wesp die alleen blijft. Stel dat de kans q is op vestigen, dan is de kans op aansluiten $1 - q$. Voorwaarde is natuurlijk dat q groter of gelijk is aan $1 - q$. Het deel uit de populatie dat zelf vergezelt is vanzelfsprekend $1 - q$. Het deel dat vergezelt wordt is even groot $(1 - q)$ en het deel dat alleen blijft is $q - (1 - q) = 2q - 1$.

Als er sprake zou zijn van competitie (b) kunnen de strategieën 'graven' en 'binnensluipen' worden onderscheiden. Verondersteld wordt dat een wesp die vergezeld wordt *slechter* af is dan een wesp die alleen blijft. Er is gebrek aan goede nestplaatsen. Daarom proberen de wespen bestaande nestplaatsen binnen te sluipen. Stel dat de kans q is op graven, dan is de kans op binnensluipen $1 - q$, ook hier onder voorwaarde dat q groter of gelijk is aan $1 - q$. Verder wordt verondersteld dat een deel (w) graaft, maar de nestelpoging opgeeft, een deel (x) graaft en als eerste een nest vestigt, een deel (y) binnensluipt en als eerste een nest vestigt, en een deel (z) binnensluipt en zich aansluit. De som $w + x + y + z = 1$. Voor de vestigers ($x + y$) is de kans op vergezeld worden r , en de kans op alleen blijven $1 - r$.

Voor alle mogelijkheden in de modellen a en b kon worden bepaald hoe dikwijls ze voorkwamen, hoe groot de kans was op het leggen van eieren, en hoeveel tijd er in het totaal mee gemoeid was voordat er aan een volgend legsel begonnen kon worden. Op die wijze kon de winst-en-verliesrekening worden opgemaakt voor de verschillende strategieën. In het vestigen-aansluiten-model (a) bleken er grote verschillen te bestaan in het succes van de twee strategieën. In het graven-binnensluipen-model (b) kwamen de successen van beide strategieën sterk met elkaar overeen. De conclusie moet dus luiden dat de gemengde ESS in het tweede model de meest waarschijnlijke optie is. Het competitieve model ligt ook meer voor de hand vanwege de hevige gevechten die optreden tussen tussen gravers en binnensluipers (figuur 11.2, blz. 256). De betrokkenen kunnen daarbij zelfs poten verliezen en vleugels beschadigen.



FIGUUR 11.2 Vechtende graafwespvrouwtjes

Naar: Brockmann en Dawkins, 1979

1.2 ALTRUÏSME

Niet alle sociale verschijnselen kunnen aan competitie worden toegeschreven. Bijvoorbeeld in kolonies van bijen, wespen en mieren worden de eieren meestal door slechts één vrouwtje (de koningin) gelegd. Alle andere vrouwelijke individuen in de groep (de werksters) zijn betrokken bij de verzorging van de koningin, de eieren en de larven. Zij voeren de koningin en de larven, slepen voedsel van buiten aan en verdedigen het volk. Deze werksters verhogen dus de fitness van hun koningin ten koste van hun eigen fitness. Dat zou altruïsme genoemd kunnen worden (figuur 11.3).

effect op de eigen fitness	effect op de fitness van anderen	
	verhoging	verlaging
verhoging	coöperatie	egoïsme
verlaging	altruïsme	wraakgierigheid

FIGUUR 11.3 Typering van gedrag afhankelijk van de effecten op fitness

De meest extreme vormen van een dergelijk altruïsme komen voor bij de sociale insecten. De sociale structuur van sommige zoogdiersoorten doet hier enigszins aan denken. Zo is er in de kolonies van de naakte molrat slechts één vrouwtje dat zich voortplant. Dit knaagdier uit Ethiopië leeft ondergronds, in groepen van tot 300 individuen, die vrijwel allemaal de rol van helper vervullen. Familiegroepen van de dwergmangoest, een klein roofdier uit zuidelijk Afrika, en roedels van de wolf hebben meestal ook maar één vrouwtje dat zich voortplant. Daarbij gaat het echter om groepen van ten hoogste 20 dieren. Bij andere sociaal jagende roofdieren, zoals leeuwen, hyenahonden en gevlekte hyena's is een grote mate van samenwerking noodzakelijk om met succes een prooidier te overheersen. Bij sommige vogelsoorten, zoals bijeneters, krijgen de twee ouders hulp van andere volwassen soortgenoten bij de verzorging van hun jongen. Soms gaat het daarbij om nakomelingen uit een eerder seizoen, soms om niet-verwante individuen.

1.3 DE GROEP ALS EENHEID VAN SELECTIE

Wynne-Edwards

Groepsselectie:
coöperatie en
altruïstisch gedrag

De Schotse zoöloog V.C. Wynne-Edwards (1962, 1986) vermoedde dat het bestaan van altruïstisch gedrag een gevolg is van natuurlijke selectie op groepsniveau. Die gedachte steunde op een wat geïdealiseerd beeld van populaties, waarvan de omvang tamelijk precies op een optimaal niveau gehandhaafd zou blijven. Wynne-Edwards suggereerde dat goed functionerende groepen (met coöperatie tussen individuen) minder goed functionerende groepen zouden verdringen. Door dit proces van *groepsselectie* zou het ontstaan van *coöperatief* en *altruïstisch* gedrag verklaard kunnen worden (figuur 13.3). Coöperatie en altruïsme zouden volgens hem ten grondslag liggen aan vrijwel elke vorm van groepsvorming. Groepsselectie zou bovendien leiden tot samenwerking voor een gemeenschappelijk doel: een optimale exploitatie van alle hulpbronnen.

Fixatie

= vastleggen van
een nieuwe erfelijke
eigenschap door
verdringing van de
oude

Genetic drift

= verschuivingen in
de frequenties van
genen door toevalReproductieve
isolatie

Wynne-Edwards' boek was eigenlijk de belangrijkste prikkel waardoor het denkproces op gang werd gezet over de evolutionaire mogelijkheden voor sociaal gedrag. Vrij kort na de verschijning van zijn boek kreeg hij dan ook een storm van kritiek van vakgenoten te verwerken. Dat kwam omdat hij nauwelijks rekening had gehouden met de manier waarop altruïstische eigenschappen konden worden *gefixeerd* binnen populaties. Uit een nadere analyse (Williams, 1966, 1971; Maynard Smith, 1976) bleek dat fixatie alleen mogelijk zou zijn voor altruïstische eigenschappen met geringe nadelen voor de dragers. Dat zou dan moeten gebeuren door '*genetic drift*' binnen kleine, vrijwel gesloten (reproductief geïsoleerde) groepen. Een altruïstische groep kan een niet-altruïstische groep verdringen als die *reproductieve isolatie* gehandhaafd blijft. Alleen door een volledige voortplantingsbarrière tussen groepen kan worden voorkomen dat superieure niet-altruïstische individuen een kans krijgen in de competitie met altruïstische individuen. Het is tamelijk onwaarschijnlijk dat deze combinatie van voorwaarden dikwijls is opgetreden in de geschiedenis van het ontstaan der soorten. De verklaring voor het bestaan van altruïstisch gedrag moet daarom in een andere richting worden gezocht, door selectie op genen via de dragers (individueen).

1.4 VERWANTENSELECTIE

Verwantenselectie
W.D. Hamilton

Engels: kin selection

replica = kopie

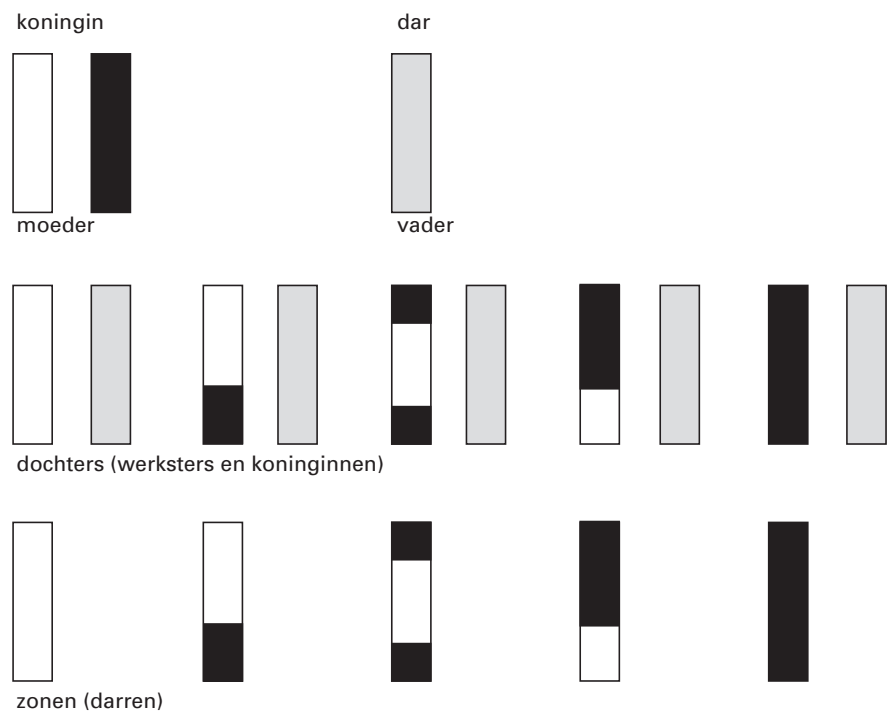
Verspreiding van de
replica's:Inclusieve fitness
Fitness afwegingEngels: Inclusive
fitness

Ook zonder de onwaarschijnlijke tussenkomst van groepsselectie, is het wel degelijk mogelijk om de evolutie van altruïstisch en coöperatief gedrag te verklaren. Daarvoor zijn enkele bruikbare theorieën ontwikkeld. De eerste daarvan, die van de *verwantenselectie*, heeft betrekking op het helpen van familieleden. Deze theorie van W.D. Hamilton (1964) veronderstelde dat individuen, ten koste van hun eigen fitness, de fitness van verwanten kunnen verhogen. De gedachte hierachter berust op het feit dat familieleden, via afstamming, verscheidene replica's bezitten van dezelfde genen. Hoe sterker de graad van verwantschap, hoe groter het aantal replica's van dezelfde genen. De verspreiding van die replica's in een volgende generatie wordt niet alleen bevorderd door het zelfstandig voortplanten, maar ook door het bieden van hulp bij de voortplanting van verwanten. Het fitnessbegrip kan worden uitgebreid tot de mate van *verspreiding van die replica's*. Daarvoor is het begrip *inclusieve fitness* ingevoerd. De keuze tussen het zelfstandig voortplanten en het bieden van hulp kan dus afhangen van een *fitness afweging*: een vergelijking van kosten en baten van beide opties. Bijvoorbeeld, een individu heeft de mogelijkheid om een zoon of dochter te helpen bij de voortplanting. Die hulp kan ertoe leiden dat zoon of dochter meer nakomelingen krijgen.

Sociale insecten

Een belangrijke factor bij die fitness afweging is de kans van 50% dat een bepaald gen van zoon of dochter door afstamming identiek is aan dat van de ouder. Dat betekent dat er fitnesswinst is wanneer de hulp van de ouder leidt tot een aantal extra nakomelingen dat meer dan twee maal zo hoog is als het aantal dat de ouder bij dezelfde investering zelfstandig kan grootbrengen.

Hamilton maakte ook duidelijk waarom altruïsme zo sterk vertegenwoordigd is onder de *sociale insecten*. Koninginnen en werksters van bijen, wespen en mieren hebben een dubbele set chromosomen (diploïd) en darren, die uit onbevuchte eieren ontstaan, hebben een enkele set (haploïd). Dit heeft tot gevolg dat de kans dat een vrouwtje een bepaald gen door afstamming gemeenschappelijk met een zuster heeft, gelijk is aan 100% voor zover het de genen van hun vader betreft en 50% voor zover het de genen van hun moeder betreft, dus gemiddeld 75% (figuur 11.4).



FIGUUR 11.4 Schematische weergave van het genotype van een koningin, van een dar, van vijf willekeurige dochters van beiden en van vijf willekeurige zonen van de koningin

De kans dat een vrouwtje een bepaald gen deelt met haar broer, is maar 25%. De kans dat een dar een bepaald gen deelt met een zuster, is echter 50%. De kans dat een vrouwtje een bepaald gen door afstamming deelt met haar zoon of dochter, is (per definitie) 50%. Voor werksters geldt dus, dat het grootbrengen van zusters meer fitnesswinst oplevert dan het grootbrengen van eigen nakomelingen. De kans dat het broed in een volk bestaat uit zusters is aanzienlijk. Koninginnen leven meestal lang, maar worden slechts éénmaal in hun leven bevrucht. Werksters leven meestal kort. Koninginnen leggen veel meer bevruchte eieren (nieuwe werksters en koninginnen) dan onbevuchte (darren). Bij de termieten, een tropische groep van sociale insecten, zijn zowel de vrouwtjes als de mannetjes

diploïd. Ook hier is de verwantschap tussen de koloniegenoten hoog. Dat komt omdat zich slechts twee individuen in een kolonie voortplanten (de koning en de koningin).

1.5 WEDERKERIGHEID

R.L. Trivers

*Wederkerig
altruïsme*

*Individuele
herkenning*

De theorie van Hamilton voorspelt dat de verwantschapsgraad binnen een coöperatieve groep van individuen hoog moet zijn. Voor veel coöperatieve groepen, met name bij de sociale insecten, komt deze voorspelling goed uit, maar niet voor alle groepen. Samenwerkingsverbanden, zoals tussen roofvissen en de veel kleinere poetsers, en tussen bestuivende insecten en hun waardplanten, kunnen zeker niet geëvolueerd zijn via verwantenselectie, omdat ze tot verschillende soorten behoren. De Amerikaan *R.L. Trivers* (1971) ontwikkelde een theorie waarin individuen ten koste van, of met risico's voor hun eigen fitness, de fitness van andere niet-verwante individuen kunnen verhogen. Voorwaarde is daarbij wel dat de baten voor de ontvanger hoger zijn dan de kosten voor de gever, én dat er een redelijke kans bestaat dat de ontvanger, eventueel later, een wederdienst bewijst. Deze vorm van samenwerking staat bekend als *wederkerig altruïsme*. Gemiddeld genomen levert dat fitness voordeel op voor beide betrokkenen. Een belangrijke voorwaarde voor wederkerigheid is dat een altruïst moet kunnen discrimineren tussen altruïstische en niet-altruïstische ontvangers. *Individuele herkenning* kan daarbij van groot belang zijn. Bluffers – die verzuimen een wederdienst te bewijzen – kunnen door de mand vallen vanwege individuele herkenning. In de goed geanalyseerde gevallen van wederkerig altruïsme blijkt inderdaad dat er talrijke contacten zijn tussen dezelfde individuen. Het is erg waarschijnlijk dat die individuen elkaar herkennen, bijvoorbeeld aan de hand van kleurpatronen en plaatsgebondenheid.

2 Reproductie

Parthenogenese

= de ontwikkeling van nakomelingen uit onbevuchte eicellen

De voortplanting van veel levende organismen berust op de versmelting van geslachtscellen van verschillende individuen. Deze wijze van voortplanting staat op gespannen voet met het idee dat natuurlijke selectie zich zou afspelen op het niveau van individuen en genen. Als de rol van de vader beperkt blijft tot het leveren van sperma voor de bevruchting van de eicellen, zijn er evolutionaire ontwikkelingen denkbaar waardoor mannetjes overbodig worden. Er zou dan een mutant vrouwtje kunnen ontstaan met geslachtscellen die zich zonder bevruchting kunnen ontwikkelen tot embryo's. Stel dat het om embryo's gaat die genetisch identiek zijn aan de moeder, dus allemaal vrouwtjes. De perspectieven voor zo'n *parthenogenetisch* vrouwtje zijn bijzonder goed. Wanneer het evenveel nakomelingen produceert als een niet-mutant vrouwtje, zal de verhouding vrouwtjes:mannetjes in de populatie snel veranderen ten gunste van vrouwtjes. Het aandeel parthenogenetische vrouwtjes neemt daarbij in hoog tempo toe en binnen enkele tientallen generaties is er geen seksuele voortplanting meer mogelijk.

Meiose

= celdeling die vooraf gaat aan de vorming van geslachtscellen

Voor een dergelijke mutatie is het alleen nodig dat eicellen zich kunnen gaan ontwikkelen tot een embryo voordat het aantal chromosomen gehalveerd wordt tijdens de *meiose*. Men zou verwachten dat de daarvoor noodzakelijke genetische verandering niet groot hoeft te zijn. Toch komen dergelijke mutaties zelden voor. Onder de hogere diersoorten komen maar heel weinig parthenogenetische soorten voor. Kennelijk is de seksuele voortplanting behoorlijk stevig vastgelegd in het *genoom*.

Genoom

= totale erfelijke materiaal

2.1 ASEKSUELE VOORTPLANTING

Parthenogenese

gameten =
geslachtscellen

Veel lagere diersoorten planten zich *meestal* parthenogenetisch voort door normale celdelingen of door afsplitsing van delen van het ouder-individu. Deze nakomelingen zijn genetische kopieën van hun ouder. *Parthenogenese* hoeft niet altijd te leiden tot nakomelingen die genetisch identiek zijn aan de ouder. Parthenogenese wordt gedefinieerd als de ontwikkeling van nakomelingen uit eicellen die niet bevrucht zijn door mannelijke *gameten*. Daaronder vallen ook de haploïde zonen van diploïde moeders, zoals bij sommige sociale insecten. Parthenogenese waarbij vrouwtjes alleen dochters voortbrengen komt voor in verschillende varianten. Men onderscheidt het meiotische en het ameiotische type. Bij het eerste treedt een normale meiose op. De halvering van het chromosoomaantal wordt gevolgd door een verdubbeling als gevolg van versmelting van meiose producten. Bij het tweede type treedt geen meiose op. Het eerste type hoeft niet te leiden tot genetisch identieke nakomelingen, het tweede type wel.

Bij veel lagere diersoorten, bijvoorbeeld bladluizen en duizendpoten, is parthenogenese een belangrijke vorm van voortplanting, maar zelden de enige. Bij hogere diersoorten komt deze vorm van voortplanting erg weinig voor. Er bestaan enkele parthenogenetische vissoorten. Bij sommige daarvan ontwikkelen de eieren zich alleen als er een schijnbevruchting heeft plaatsgevonden met een mannetje van een nauwverwante soort. Het sperma speelt bij deze soorten alleen een rol bij het op gang brengen van de ontwikkeling van de eieren. Er wordt geen erfelijk materiaal overgedragen. Parthenogenese komt verder nog voor bij enkele salamander- en hagedissensoorten.

2.2 SEKSUELE VOORTPLANTING

Individuen van vrijwel alle diersoorten beschikken over de mogelijkheid om zich seksueel voort te planten, hoewel bij veel van deze soorten asexuele voortplanting beduidend vaker voorkomt. Zelfs micro-organismen kunnen zich seksueel voortplanten. Bij soorten waarvan de individuen zich meestal parthenogenetisch voortplanten, bestaat soms de mogelijkheid van seksuele voortplanting. Dit gebeurt alleen onder bepaalde omstandigheden. Zo produceren bladluizen en watervlooien in het voorjaar eerst een aantal parthenogenetische generaties (alleen vrouwtjes) en tegen de winter een seksuele generatie (vrouwtjes én mannetjes). Bij de meeste parthenogenetische vertebraten is geen seksuele voortplanting aangetoond. Bij die soorten zijn meestal wel duidelijke verbanden met seksuele voortplanting te herkennen, zoals de schijnbevruchting bij sommige vissoorten.

2.3 RECOMBINATIE

Genetische
recombinatie

Seksuele voortplanting leidt tot *genetische recombinatie*, en het ontstaan van een groep nakomelingen, waarvan elk een (vrijwel) unieke combinatie van genen heeft. Recombinatie is een algemeen verschijnsel in het planten- en dierenrijk, dat waarschijnlijk erg vroeg in de evolutie is ontstaan, mogelijk al bij een organisme waarvan alle thans levende organismen zijn afgeleid. Om het belang van seksuele voortplanting te begrijpen, moet men zich afvragen welke selectiekrachten hebben kunnen inwerken op het proces van recombinatie van genen.

Groepsselectie	Genetische recombinitie werd, tot enkele tientallen jaren terug, alleen beschouwd als een eigenschap die voordelen biedt aan de populatie waarin deze voorkomt. De populatie zou sneller kunnen evolueren en zich daardoor sneller kunnen aanpassen bij veranderingen in het milieu (Williams, 1971). Dit proces zou in stand gehouden moeten worden door <i>groepsselectie</i>. In dit speciale geval is dat nog niet eens zo onwaarschijnlijk, omdat aan één van de belangrijkste voorwaarden voor groepsselectie is voldaan. Aseksuele groepen zijn per definitie reproductief geïsoleerd van de zich seksueel voortplantende populaties. Uit wiskundige modellen bleek echter dat recombinitie zelden leidt tot een snellere evolutie (Maynard Smith, 1978).
Individuele fitness	Seksuele voortplanting kan ook positieve effecten hebben op de <i>individuele fitness</i>. Recombinitie van genen van individuen die aangepast zijn aan verschillende omgevingen, kan leiden tot combinaties die perfect kunnen gedijen in een nieuwe omgeving. Daar zouden zij minder goed aangepaste aseksueel voortgebrachte individuen kunnen verdringen. Dit voordeel geldt alleen wanneer de omgeving weinig uniform is en wanneer het aantal nakomelingen per ouderpaar erg groot is. Bij de hogere vertebraten, die maar weinig nakomelingen per ouderpaar krijgen, lijkt niet direct sprake te zijn van een voordeel voor individuen. De meest voor de hand liggende hypothese voor deze groep soorten luidt dat recombinitie zeer sterk verankerd ligt in het genoom, waardoor mutaties naar parthenogenese onwaarschijnlijk zijn (Williams, 1975). Bij de soorten waarvan beide ouders een rol spelen in de broedzorg, zoals bij veel monogame vogelsoorten, bestaat een extra blokkade tegen de evolutie van parthenogenese. Dan zou immers een deel van de broedzorg wegvallen en dat kan forse negatieve gevolgen hebben voor de fitness.
2.4 SEKSUALITEIT <i>Typen van individuen</i> <i>Verskillende geslachtscellen</i> <i>Paringstypen</i>	
Recombinitie	Seksuele voortplanting wordt gekenmerkt door (1) de versmelting van erfelijk materiaal van verschillende <i>typen van individuen</i> (bijvoorbeeld verschillende seksen), en/of (2) <i>zygoten</i> die worden gevormd uit versmelting van morfologisch <i>verschillende geslachtscellen</i>. Bij bacteriën en ééncelligen is seksualiteit in het algemeen alleen gekoppeld aan het voorkomen van verschillende typen van individuen. Dat kunnen er twee zijn, maar er zijn ook talrijke soorten met meer dan twee <i>paringstypen</i>, soms vier, soms acht. Erfelijk materiaal wordt bijna alleen uitgewisseld tussen leden van verschillende paringstypen (vergelijkbaar met seksen). Het paren met een individu van een ander type zou een adaptatie kunnen zijn tegen de uitwisseling van genen met kloongenoten. Immers, als een organisme dat zich meestal aseksueel voortplant willekeurig een partner zou kiezen voor seksuele voortplanting is de kans groot dat het een kloongenoot treft. Paren met een individu van een ander type garandeert verschillen in genotype en dus mogelijkheden voor recombinitie. Het ligt voor de hand te veronderstellen dat genetische recombinitie ook voor deze organismen tot fitnessverhoging kan leiden.
Anisogamie	Bij meercellige organismen wordt de zygote in de meeste gevallen gevormd uit morfologisch verschillende geslachtscellen. Dit fenomeen heet <i>anisogamie</i>. De verschillende typen geslachtscellen (mannelijke en vrouwelijke) worden dikwijls door verschillende typen van individuen (mannetjes en vrouwtjes) geproduceerd. Dergelijke soorten heten

<i>Gonochorisme</i>	= tweehuizig
<i>Hermafrodieten</i>	= éénhuizig

gonochoristisch of *tweehuizig*. Dit laatste begrip wordt vooral in de plantkunde gebruikt voor soorten met individuen die óf alleen meeldraden hebben óf alleen stampers. Daarnaast zijn er veel soorten, *hermafrodieten* genaamd of (bij planten) *éénhuizige soorten*, waarvan ieder individu beide typen geslachtscellen kan produceren.

Het bestaan van twee typen geslachtscellen zou een rol kunnen spelen bij het vermijden van inteelt. Dat ligt voor de hand bij de gonochoristische soorten waarvan de eicel buiten het lichaam van de ouders wordt bevrucht. Dit gebeurt bijvoorbeeld bij vissen en amfibieën, maar ook bij de meeste ongewervelde diersoorten die in het water leven. Voor hermafrodieten levert het bestaan van twee typen geslachtscellen geen afdoende bescherming tegen inteelt. De eicel zou immers door een mannelijke geslachtscel van hetzelfde individu bevrucht kunnen worden. Meestal wordt dit echter uitgesloten doordat individuen hun vrouwelijke en mannelijke geslachtscellen op verschillende tijdstippen verspreiden. Zelfbevruchting komt slechts bij een klein deel van de hermafrodiete soorten voor, en dan alleen onder omstandigheden met lage dichtheden van weinig mobiele individuen van dezelfde soort. In dergelijke situaties is een hermafrodiet altijd in het voordeel in vergelijking met een individu van een gonochoristische soort. Voor de hermafrodiet is iedere volwassen soortgenoot een potentiële voortplantingspartner, voor de gonochorist zijn slechts sommige van de volwassen soortgenoten (meestal 50%) geschikt als voortplantingspartner. Hermafrodieten hebben daarom vaak succes als pionier in nieuwe gebieden.

ESS

Zie par. 1.1.

Isogamie

Het is niet duidelijk of het tegengaan van inteelt iets te maken heeft gehad met de evolutie van anisogamie. Met behulp van wiskundige modellen hebben Parker e.a. (1972) aannemelijk kunnen maken dat het grootteverschil tussen mannelijke en vrouwelijke geslachtscellen kan worden opgevat als een ESS. De fitness van de producent van geslachtscellen wordt in hun model afhankelijk gesteld van de kansen dat deze gameten van dezelfde soort te ontmoeten, en de kans dat de na die ontmoeting gevormde zygote overleeft. De modellen gingen uit van een veronderstelde oorspronkelijke toestand met fusie volgens toeval tussen gameten van één en hetzelfde type (*isogamie*). De uitgangssituatie had wel enige continue variatie in grootte. Verondersteld werd dat de fitness van een zygote afhing van de totale grootte, dus van de groottes van beide gameten waaruit deze was gevormd. Op grond van deze uitgangspunten kon de fitness worden berekend van individuen die gameten met een bepaalde grootte produceerden. Daarbij bleek dat de fitness van individuen met erg kleine gameten hoog was, evenals de fitness van individuen met grote gameten. De fitness van individuen met gameten van middelmatige grootte was veel lager. De hoge fitness van individuen met erg kleine gameten kon alleen gehandhaafd blijven wanneer er voldoende dieren met grote gameten in de populatie bleven. Door deze twee verschillende *optima in fitness* kan worden verklaard dat er een *disruptieve selectie* heeft plaats gevonden, die uiteindelijk leidde tot anisogamie. Daarom is het aannemelijk dat er bij de hogere diersoorten niet meer dan twee seksen zijn ontstaan.

Fitnessoptima

disruptief = in twee tegenovergestelde richtingen

2.5 SEKSEVERHOUDING

Bij de zich seksueel voortplantende diersoorten produceren sommige individuen alleen kleine gameten (spermacellen) en andere alleen grote gameten (eicellen). Bij veel gonochoristische soorten zijn er ongeveer

evenveel spermacelproducenten (mannetjes) als eicelproducenten (vrouwtjes). Deze verhouding van 1: 1 kan worden verklaard door natuurlijke selectie (Fisher, 1930). Omdat iedere zygote uit één eicel en één spermacel ontstaat, is de bijdrage van mannetjes aan de volgende generatie, genetisch gezien, precies even groot als de bijdrage van vrouwtjes. De totale fitness van alle mannetjes van een zich seksueel voortplantende soort is dus even hoog als de totale fitness van alle vrouwtjes. Als er in een populatie relatief weinig mannetjes zouden zijn, zou hun gemiddelde fitness hoog zijn in vergelijking met die van de vrouwtjes. Onder dergelijke omstandigheden kan een dier zijn fitness verhogen door meer zonen dan dochters te produceren. Omgekeerd, als er relatief weinig vrouwtjes zijn, kan een dier zijn fitness verhogen door meer dochters te produceren.

Natuurlijke selectie hoeft niet onder alle omstandigheden te leiden tot een sekseverhouding van 1: 1, bijvoorbeeld wanneer de kosten om een zoon te produceren niet gelijk zijn aan die voor een dochter. Wanneer er meer in zonen geïnvesteerd moet worden dan in dochters, zal de optimale sekseverhouding ten gunste van vrouwtjes uitvallen. Bij sommige soorten komen mannetjes alleen tot voortplanting wanneer zij in een uitstekende conditie verkeren. Dikwijls wordt die conditie medebepaald door de hoeveelheid zorg die de ouders in zo'n mannetje hebben geïnvesteerd. Bij soorten waar dit het geval is, zou het voor ouders die weinig in hun nakomelingen kunnen investeren, gunstig zijn om vooral dochters te produceren, en voor ouders die veel in hun nakomelingen kunnen investeren, gunstig zijn om vooral zonen te produceren (zie bijvoorbeeld Trivers, 1985). De gegevens die intussen verzameld zijn wijzen niet vaak op een effect van hoeveelheid zorg van de ouders op de sekseverhouding van de nakomelingen. In de gevallen waarin wel een afwijking van de 1:1 verhouding werd gevonden, was de richting bijna altijd in overeenstemming met de hypothese.

3 Sociale systemen

Zie hoofdstuk 12.

De sociale organisatie van een soort wordt gestuurd door natuurlijke selectie, reproductie, en, zoals in *het volgende hoofdstuk* zal blijken: seksuele selectie. Daarnaast zijn de huidige ecologische omstandigheden van belang en de evolutionaire voorgeschiedenis, vooral de sociale organisatie van de voorouders. De variatie in sociale systemen is bijzonder groot (zie bijvoorbeeld Shuster en Wade, 2003). Daarbij kan onderscheid worden gemaakt tussen variatie op het niveau van de voortplantingseenheid (relatie tussen ouders) en die op het niveau van grotere sociale groepen, zoals broedkolonies, kuddes grazers of zwermen trekvogels of sprinkhanen.

3.1 INVENTARISATIE VAN VOORTPLANTINGSEENHEDEN

Bij sommige primitieve waterdieren worden de gameten in het water verspreid. De kans op bevruchting wordt daarbij meestal vergroot door *synchronisatie* tussen de individuen van een populatie. Daarbij spelen dikwijls chemische prikkels een rol. Bij veel plantensoorten is de vorming van zygoten afhankelijk van wind of insecten. Ouderindividen in deze voortplantingssysteem onderhouden geen speciale relatie. Bij sommige dieren is een zekere mate van samenwerking noodzakelijk om tot een paring te komen of tot een bevruchting van eicellen, óf om jongen groot te brengen. Dan ontstaat er wel een *relatie* tussen beide ouderindividen.

Synchronisatie

Relatie

<i>Promiscuïteit</i>		Dat kan een kortstondige affaire zijn (minuten of zelfs seconden), maar bij sommige soorten kan zo'n relatie ook langdurig stand houden (jaren, dagen, soms uren). Kortdurende relaties beginnen meestal even voordat er gameten zullen worden afgestaan of overgedragen. Ze eindigen onmiddellijk na de afdracht, overdracht of ontvangst van gameten of nog eerder als de beoogde partner wordt afgewezen. Bij veel soorten met dit patroon zullen beide partners later weer andere relaties aangaan voor volgende bevruchtingen. Een dergelijk <i>promiscue systeem</i> komt onder vrijwel alle diergroepen voor. Bij ongewervelde dieren worden relaties tussen de seksen overwegend gekenmerkt door promiscuïteit. Bij vissen en amfibieën (waarvan de eieren meestal uitwendig worden bevrucht) en reptielen (met inwendige bevruchting) zijn relaties ook overwegend promiscue. Bij vogels is promiscuïteit beperkt tot een gering aantal soorten, en voornamelijk gekoppeld aan <i>lekgedrag</i>. Bij zoogdieren is promiscuïteit een vrij algemeen verschijnsel.
<i>Lekgedrag</i>	Zie hoofdstuk 5, par. 3.	
<i>Bewaken</i>	vertebraten = gewervelde dieren: zoogdieren, vogels, reptielen, amfibieën en vissen evvertebraten = ongewervelde dieren zoals insecten	Alternatieven voor promiscuïteit zijn vooral bij de <i>vertebraten</i> te vinden. Bij die soorten wordt de relatie tussen de seksen niet beëindigd na de afdracht, overdracht of ontvangst van gameten. Dat betekent nog niet dat beide ouders betrokken zijn bij de broedzorg. De relatie kan al verbroken worden op het moment dat de eieren of jongen verschijnen. Dergelijke tamelijk kort durende banden (dagen, soms uren) worden dikwijls gekenmerkt door bewakingsgedrag van het mannetje. Het begeleidt het vrouwtje bijna voortdurend en houdt andere mannetjes op een afstand. Dat gedrag kan worden opgevat als een adaptatie waarmee voorkomen wordt dat de eicellen van het vrouwtje alsnog door sperma van andere mannetjes worden bevrucht. Vormen van <i>bewaken</i> van een copulatie-partner tot aan de eileg zijn zelfs bij <i>evvertebraten</i> aangetoond. Bij de inwendig bevruchtende vertebraten (sommige vissen, reptielen, vogels en zoogdieren) wordt bewaken vertoond door enkele soorten met een tamelijk korte periode tussen copulatie en baring van eieren of jongen. Dat is het geval bij vogels. De periode tussen copulatie en eileg duurt in deze groep meestal niet langer dan enkele dagen. Bij veel vogelsoorten wordt het vrouwtje in die periode geen moment alleen gelaten door haar partner. Bij reptielen kan de periode tussen copulatie en baring veel langer duren, soms wel een jaar. Bewaken komt dan ook nauwelijks voor in deze groep. Zoogdieren vertonen soms vormen van bewaken na de copulatie, maar zelden langer dan tot het eind van de vruchtbare periode van het vrouwtje. Bewaken zou kunnen worden opgevat als een <i>eerste evolutionaire stap</i> in de richting van een <i>monogame paarband</i>.
<i>Monogamie</i>	Zie hoofdstuk 8, par. 5.3.	
<i>Broedzorg</i>		De langer durende relatievormen (jaren, maanden, soms weken) hebben bijna altijd iets te maken met de <i>broedzorg</i> (zie bijvoorbeeld Clutton-Brock, 1991). Soms vervullen mannetjes en vrouwtjes daarbij een gelijke rol. In die gevallen onderhouden zij bijna altijd een monogame paarband. Deze kan in het volgende seizoen worden gecontinueerd, of zelfs zonder onderbrekingen gehandhaafd blijven. <i>Langdurige monogamie</i> met gemeenschappelijke zorg voor nakomelingen komt voor bij sommige vissen, veel vogels en enkele zoogdieren.
<i>Langdurige monogamie</i>		Als mannetje en vrouwtje een ongelijke rol hebben in de broedzorg, is de ene sekse (veelal het mannetje) meestal gespecialiseerd in het verdedigen van de noodzakelijke levensbehoeften, zoals voedsel en een veilige nestplaats. Ook dan kan er een monogame paarband bestaan. Monogamie

<i>Polygynie</i> <i>Harem</i>	= één mannetje met twee of meer vrouwtjes	met verschillende broedzorgrollen van mannetje en vrouwtje komt voor bij sommige vissen, sommige reptielen, veel vogels en sommige zoogdieren. Onder dergelijke omstandigheden kunnen ook <i>polygyne</i> en <i>polyandrische</i> banden ontstaan. <i>Polygynie</i> – of een <i>haremsysteem</i> – komt vooral voor wanneer mannetjes in staat zijn om een territorium te verdedigen met voldoende voedsel en andere levensbehoeften voor twee of meer vrouwtjes. <i>Polygynie</i> is bekend van vogels, maar vooral van zoogdieren, zoals veel herten en runderen. <i>Polyandrie</i> komt voor in de omgekeerde situatie: wanneer vrouwtjes territoria verdedigen waarin twee of meer mannetjes kunnen leven. <i>Polyandrie</i> is bijzonder zeldzaam en alleen bekend van enkele vogelsoorten.
<i>Polyandrie</i>	= één vrouwtje met twee of meer mannetjes	

3.2 EVOLUTIE VAN PAARVORMING

<i>Samenwerking</i>		De kans op bevruchting van eicellen is in de loop van de evolutie vergroot door een steeds intensievere <i>samenwerking</i> tussen de ouder-individuen. Door natuurlijke selectie zijn bij mannetjes mechanismen ontstaan voor het bevruchten van een maximaal aantal eicellen. Ze produceren, bijvoorbeeld, veel beweeglijke spermacellen en verdedigen plekken waar veel vrouwtjes in voortplantingsconditie komen. Bij vrouwtjes zijn mechanismen ontstaan die ervoor zorgen dat zich zoveel mogelijk van de geproduceerde eicellen tot zygoten kunnen ontwikkelen. Inwendige bevruchting is daar een voorbeeld van. Door de noodzaak van samenwerking ontstond bij veel soorten een relatievorm waarin het vrouwtje een zekere <i>investering</i> van het mannetje vroeg voordat zij hem als copulatiepartner accepteerde. Deze investering van het mannetje vormde een rem op zijn neiging om zoveel mogelijk vrouwtjes te bevruchten (Trivers, 1972) en bevorderde partnerbinding.
<i>Monogamie</i>		Er bestaat een nauwe samenhang tussen de relatievorm en het broedzorgpatroon: (1) de mate waarin mannetjes moeten investeren voordat zij kunnen copuleren en (2) de mate waarin zij kunnen of moeten bijdragen aan de overlevingskansen van hun nakomelingen. Beide factoren worden beïnvloed door de ecologische omstandigheden waaronder de soort leeft. Er kan een <i>monogame paarband</i> ontstaan wanneer een mannetje in staat is om de belangrijkste levensbehoeften voor hemzelf en één vrouwtje met nakomelingen te verdedigen. Er kan een <i>polygyn systeem</i> ontstaan wanneer het mannetje in staat is om de belangrijkste levensbehoeften voor hemzelf en meerdere vrouwtjes met nakomelingen te verdedigen (Orians, 1969).
<i>Polygynie</i>		
<i>Polyandrie</i>	Zie hoofdstuk 8, par. 5.2.	Monogame systemen ontstaan vooral wanneer mannetjes direct bijdragen aan de overlevingskansen van hun nakomelingen, door te broeden, of voedsel aan te voeren. <i>Polyandrie</i> is waarschijnlijk ontstaan uit een monogame paarband, waarin het mannetje bovenmatig moest investeren. Het scenario dat eerder werd geschetst voor de steltlopers is in overeenstemming met dit idee.
<i>Continuering</i>		<i>Continuering</i> van paarbanden tussen verschillende voortplantingspogingen in hetzelfde seizoen of tussen seizoenen, blijkt dikwijls een afweging van kosten en baten. Een laag broedsucces leidt bijvoorbeeld vaak tot het niet continueren van een paarband. De kans voor partners om bij elkaar te blijven hangt bij sommige soorten ook af van de kwaliteit van het territorium.

3.3 INVENTARISATIE VAN ANDERE SOCIALE VERBANDEN

Bij veel diersoorten leven individuen gedurende hun hele leven of een deel daarvan in grote sociale verbanden. Dikwijls zijn dat groepen met leden die tot één soort behoren, maar er niet zelden behoren de groepsleden tot twee of meer soorten. Zo broeden meeuwen en sterns vaak in gemengde kolonies en grazen herkauwers en zebra's op de Afrikaanse steppe meestal in gemengde kuddes. Daarnaast kunnen dieren slapen in een groep (een roest) en baltsen in een groep (bijvoorbeeld op een lek).

Helpers

Verwantenselectie

Zie par. 1.4.

Zie par. 1.2.

Bij sommige diersoorten wordt een groep gevormd rond een voortplantingseenheid, vooral wanneer de zorg voor de nakomelingen een hoge investering vraagt die niet alleen door de ouders opgebracht kan worden. Bij vogelsoorten zoals bijeneters en Afrikaanse ijsvogels kan het broedpaar vergezeld worden door andere vogels die *meehelpen* bij de verzorging van de jongen. Dikwijls gaat het daarbij om volwassen nakomelingen van het broedpaar die zelf nog niet aan de voortplanting deelnemen. Deze vorm van helpen kan worden opgevat als een vorm van *verwantenselectie*. Soms gaat het echter om niet verwante 'helpers'. Het voordeel voor deze individuen berust waarschijnlijk op de mogelijkheid om een goede partner of een goed territorium te verwerven. Groepsvorming rond een voortplantingseenheid komt niet alleen bij vogels voor. Het is ook bekend bij zoogdieren: de naakte molrat, dwergmangoesten, roofdieren die in groepen jagen, zoals de wolf, en enkele primatensoorten. De volken van sociale insecten (bijen, wespen, mieren en termieten) zijn ook een verlengstuk van slechts één voortplantingseenheid.

3.4 EVOLUTIE VAN GROEPSVORMING

Informatie over voedsel

Exploitatie voedselbronnen

Groepsvorming kan het gevolg zijn van allerlei selectiekrachten, waarvan voedsel en predatie waarschijnlijk de belangrijkste zijn. Eén van mogelijke voordelen voor een individu om in een groep te slapen of te nestelen is de mogelijkheid om *informatie over voedsel* te krijgen. Dit idee wordt ondersteund door enkele waarnemingen en experimentele gegevens. Het foerageren in groepen kan als voordeel hebben dat de voedselbronnen, door samenwerking, *beter geëxploiteerd* worden, of dat er nieuwe voedselbronnen kunnen worden aangeboord. Dit laatste blijkt bijvoorbeeld uit de enorme prooien die door sociaal jagende roofdieren kunnen worden buitgemaakt.

Predatie

Hamilton (1971) probeerde met wiskundige modellen aan te tonen dat een individu in een groep veiliger is voor *predatoren* dan wanneer het alleen is. Zijn belangrijkste conclusie was dat de kans om gepakt te worden kleiner wordt naarmate er meer anderen gepakt kunnen worden. De veiligheid neemt toe naarmate de groep groter wordt én naarmate het betreffende individu zich meer in het centrum van de groep bevindt. De waarde van deze conclusie is beperkt omdat er geen rekening werd gehouden met de opvallendheid van groepen en van zich schuil houdende solitaire individuen. Groepen bieden vooral bescherming ten opzichte van predatoren wanneer de leden van die groep gezamenlijk vijanden aanvallen of op een andere wijze samenwerken om de schade te beperken.

4 **Kritiek**

Normatieve kritiek
Politiek-ideologisch

Moralistisch

Seksistisch
woordgebruik
Seksistische
uitgangspunten

Inhoudelijke kritiek
Erfelijke basis

Uitgangspunten
niet falsifieerbaar

Zie hoofdstuk 8,
par. 1.1.

Menselijke
sociobiologie reeds
gefalsificeerd

De kritiek die na het verschijnen van Wilson's Sociobiology werd gegeven, kan worden verdeeld in twee categorieën: normatieve en inhoudelijke kritiek. De *normatieve kritiek* richtte zich in de eerste plaats (1) op de veronderstelde *politiek-ideologische aspecten* van de sociobiologie. Wilson's monografie werd gezien als een rechtvaardiging voor een extreem zelfzuchtig kapitalistisch maatschappijbestel. Deze veronderstelde reactionaire benadering maakte nogal wat sentimenten los. In de tweede plaats (2) werd Wilson verweten een *moraliserend standpunt* in te nemen. Wilson probeerde echter alleen verklaringen te geven en week daarin niet af van Darwin en diens andere volgelingen. Wilson probeerde niet aan te geven hoe dieren en mensen zich *behoren* te gedragen en stelde dus geen norm. In de derde plaats (3) waren de critici geschokt door het *seksistische woordgebruik* en in de vierde plaats (4) werd bezwaar gemaakt tegen de veronderstelde *seksistische uitgangspunten*. Van deze normatieve kritiek zijn de punten (1) en (2) niet terecht en de punten (3) en (4) niet wetenschappelijk.

Inhoudelijke kritiek was er in de eerste plaats (1) op de sterke nadruk die Wilson legde op de *erfelijke basis van gedrag*, vooral als het over de mens ging. Aandacht voor omgevingsinvloeden op gedrag had Wilson nauwelijks. Het beeld dat hij op deze wijze neerzette was niet volledig, maar ook niet onjuist. Sommige critici betoogden dat er fundamentele verschillen zouden bestaan tussen de processen die gedrag bij dieren en bij de mens tot stand brengen. Die bewering kon echter niet worden gestaafd. In de tweede plaats (2) vonden sommigen dat de sociobiologische *uitgangspunten niet gefalsificeerd* kunnen worden. Deze kritiek kwam van wetenschapstheoretici en richtte zich vooral op de neiging van veel sociobiologen om alle aspecten van sociaal gedrag te beschouwen als adaptaties. Soms, zoals bij de eigenschap van meeuwen om *lege eischalen* weg te brengen van het nest, kan worden aangetoond dat een kenmerk bijdraagt aan de fitness. Omgekeerd kan echter niet worden bewezen dat kenmerken fitness-neutraal zouden zijn. Niettemin kunnen uit de sociobiologie (én de evolutietheorie van Darwin) wel degelijk toetsbare hypothesen worden afgeleid. De basisprincipes, zoals verwantenselectie en wederkerig altruïsme, vormen daarbij een belangrijke inspiratiebron. In de derde plaats (3) stelden sommigen dat de *menselijke sociobiologie* al is *gefalsificeerd*. Zij beweerden dat het menselijke sociale gedrag alleen door culturele factoren wordt gestuurd, overigens zonder dat afdoende te bewijzen. De sterke opkomst van de evolutionaire psychologie suggereert dat de critici ongelijk hebben gekregen. Een gedetailleerde bespreking van de kritiek op Wilson is te vinden in het boek 'Sociobiology: sense or nonsense' van M. Ruse (1979). Van de inhoudelijke kritiek blijft punt (1) voor een deel overeind, maar is punt (2) nauwelijks en punt (3) helemaal niet terecht.

5 **Samenvatting**

De *sociobiologie* combineert kennis uit de gedragsbiologie, ecologie en genetica. Hierdoor zijn belangrijke nieuwe inzichten verkregen in de evolutie van sociaal gedrag. *Coöperatief gedrag* en *altruïsme* werden tot rond 1960 gezien als eigenschappen die waren ontstaan door natuurlijke

selectie op *groepsniveau*. Door de toenemende invloed van de populatiegenetica begon men te beseffen dat dit idee erg onwaarschijnlijk is. Selectie zou vooral werken op het niveau van *individuen*. De relaties tussen die individuen werd vooral gekenmerkt door *competitie*. Binnen die benadering pasten echter ook de basisprincipes voor sociaal gedrag: *verwantenselectie* en *wederkerig altruïsme*. Het accent kwam daarbij te liggen op het verspreiden van *replica's van genen*. Het fitnessbegrip werd uitgebreid tot de *inclusieve fitness*.

Voortplanting is een belangrijk aspect van sociaal gedrag. Meestal is de voortplantingssnelheid van *parthenogenese* hoger dan van seksuele voortplanting. *Aseksuele voortplanting* komt dan ook op grote schaal voor, maar vooral onder ongewervelde dieren. *Seksuele voortplanting* is niettemin wijd verbreid onder alle diergroepen, onder de gewervelde diersoorten meestal als enige vorm van voortplanting. De nieuwe genetische varianten die door *recombinatie* ontstaan, zijn kennelijk belangrijk in een gedifferentieerde en veranderende omgeving. *Seksualiteit* wordt meestal gekenmerkt door twee typen geslachtscellen en/of twee of meer typen individuen (bijvoorbeeld *seksen*). *Anisogamie* met grote eicellen en kleine beweeglijke spermacellen blijkt een *ESS* (evolutionair stabiele strategie) te zijn. Bij *hermafrodiete* soorten kan ieder individu beide typen geslachtscellen produceren. Natuurlijke selectie kan er toe bijdragen dat tussen de twee seksen een *verhouding* van 1:1 wordt gehandhaafd mits ouders evenveel in een dochter en een zoon investeren.

Seksuele voortplanting vergt een *sociale organisatie*. In de eenvoudigste vorm is dat *synchronisatie* van seksuele activiteit, zoals bij sommige waterdieren. Bij veel diersoorten gaan twee individuen voor korte of langere tijd een *relatie* aan om tot voortplanting te komen. Het *relatietype* (monogamie, polygynie, polyandrie, promiscuïteit) hangt meestal samen met het optreden van *bewaken* van het vrouwtje door het mannetje en met *broedzorg*. Soms zijn er meer individuen betrokken in een *voortplantings-eenheid*. De uitbreiding kan bestaan uit enkele verwante of niet verwante *helpers*, zoals bij sommige vogelsoorten, maar soms ook uit een groot aantal *niet-reproducerende koloniegenoten*, zoals bij de naakte molrat en de sociale insecten. Bij sommige diersoorten worden groepen (kolonies, kuddes) gevormd die niet noodzakelijk zijn voor de voortplanting. Dergelijke groepen kunnen een rol spelen bij – onder meer – het benutten van voedingsbronnen en de bescherming tegen predatoren.

De sociobiologie werd aanvankelijk kritisch ontvangen. Een deel van die kritiek was gericht tegen de veronderstelde ideologische uitgangspunten van Wilson (*normatief*): politieke stellingname, moralisme en seksisme. *Inhoudelijk* was er vooral kritiek op de nadruk die werd gelegd op genetische invloeden op gedrag en op wetenschapstheoretische aspecten (*falsificeerbaarheid*). Veel van deze kritiek is intussen weerlegd of verwerkt. In de *evolutionaire psychologie* worden de sociobiologische uitgangspunten thans algemeen gebruikt.

Literatuur

- Andersson, M., *Sexual selection*. Princeton, NJ, Princeton University Press, 1994.
- Brockman, H.J., Grafen, A. and Dawkins, R., 'Evolutionary stable nesting strategy in a digger wasp'. In: *J. theor. Biol.* 77, 473-496, 1979.
- Clutton-Brock, T.H., *The evolution of parental care*. Princeton, NJ, Princeton University Press, 1991.
- Darwin, C.R., *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London, John Murray, 1859.
- Darwin, C.R., *The descent of man, and selection in relation to sex*. London, John Murray, 1871.
- Dawkins, R., *The selfish gene*. Oxford, Oxford University Press, 1976.
- Dawkins, R., *The blind watchmaker: Why the evidence of evolution reveals a universe without design*. New York, W.W. Norton and Company, 1986.
- Fisher, R.A., *The genetical theory of natural selection*. Oxford, Oxford University Press, 1930.
- Ghiselin, M.T., *The economy of nature and the evolution of sex*. Berkely, University of California Press, 1974.
- Grijs, P., *Buikhuizen, dom en slecht*. Amsterdam, Vrij Nederland BV Weekbladpers, 1978.
- Hamilton, W.D., 'The genetical theory of social behaviour'. In: *J. theor. Biol.* 7, 1-52, 1964.
- Hamilton, W.D., 'Geometry for the selfish herd'. In: *J. theor. Biol.* 31, 295-311, 1971.
- Kousbroek, R., *Ethologie en cultuurfilosofie*. Amsterdam, De Harmonie, 1972.
- Maynard Smith, J., 'Group selection'. In: *Quart. Rev. Biol.* 51, 277-283, 1976.
- Maynard Smith, J., *The evolution of sex*. Cambridge, Cambridge University Press, 1978.
- Maynard Smith, J., *Evolution and the theory of games*. Cambridge, Cambridge University Press, 1982.
- Morris, D., *The naked ape: a zoologist's study of the human animal*. New York, McGraw-Hill, 1967.
- O'Donald, P., *Genetic models of sexual selection*. Cambridge, Cambridge University Press, 1980.
- Orians, G.H., 'On the evolution of mating systems in birds and mammals'. In: *Am. Nat.* 103, 589-603, 1969.
- Parker, G.A., Baker, R.R. and Smith, G.F., 'The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon'. In: *J. theor. Biol.* 36, 529-553, 1972.
- Ruse, M., *Sociobiology, sense or nonsense?* Dordrecht, Reidel Publishing Company, 1979.
- Rushton, J.P., *Race, evolution, and behavior: A life history perspective* (3rd edn). Port Huron, MI, Charles Darwin Research Institute, 2000.
- Shuster, S.M. and Wade, M.J., *Mating systems and strategies*. Princeton, NJ, Princeton University Press, 2003.
- Trivers, R.L., 'The evolution of reciprocal altruism'. In: *Quart. Rev. Biol.* 46, 35-57, 1971.
- Trivers, R.L., 'Parental investment and sexual selection'. In: Campbell, B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man: 1871-1971*. London, Heinemann, 136-179, 1972.

- Trivers, R.L., *Social evolution*. Menlo Park, Benjamin/Cummings, 1985.
- Williams, G.C., *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princeton, NJ, Princeton University Press, 1966.
- Williams, G.C., *Group selection*. Chicago, Aldine-Atherton, 1971.
- Williams, G.C., *Sex and evolution*. Princeton, NJ, Princeton University Press, 1975.
- Wilson, E.O., *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge Mass., Harvard University Press, 1975.
- Wynne-Edwards, V.C., *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh, Oliver & Boyd, 1962.
- Wynne-Edwards, V.C., *Evolution through group selection*. Oxford, Blackwell, 1986.

Seksuele selectie

1	Competitie tussen seksegenoten	274
1.1	Alternatieve strategieën	275
1.2	Spermacompetitie	275
2	Partnerkeuze	276
2.1	Fisher-effect	276
2.2	Handicap-hypothese	277
2.3	Indicatoren voor fitness	277
2.4	Soortsvorming	279
3	Ouderinvestering	279
4	Vaderschapsanalyses met DNA-technieken	280
4.1	Promiscue soorten	281
4.2	Seksuele strategieën bij Java-apen	281
5	Fitness van de nakomelingen	287
6	Samenvatting	289

Literatuur	290
------------	-----

Seksuele selectie

Immuunsysteem
Major histocompatibility complex
MHC

histocompatibility =
verenigbaarheid
van weefsels

Zie hoofdstuk 5,
par. 1.1.

De ontwikkeling van het *immuunsysteem* van een zoogdier wordt gestuurd door een reeks genen die bekend staan als het '*major histocompatibility complex*' (MHC). De variatiemogelijkheden binnen dat complex zijn bijna onbeperkt. Voor elk gen bestaan talloze varianten (*allelen*) en binnen individuen komen in dit complex meestal maar weinig *homozygote* combinaties voor, minder dan volgens toeval. Gebleken is dat het immuunsysteem beter werkt naarmate er meer van deze MHC-genen *heterozygoot* zijn. Je zou je kunnen afvragen hoe dieren (en ook mensen) het klaarspelen om die erfelijk variatie in stand te houden.

Proteïnen

Vluchtige stoffen

Geur

Het MHC-profiel kan worden vastgesteld aan de hand van *proteïnen* in het bloed. Bij muizen is onderzocht hoe die proteïnen worden gesynthetiseerd. Gebleken is dat daarbij *vluchtige stoffen* vrijkomen die kenmerkend zijn voor het proteïne. De muis kan die vluchtige stoffen waarnemen als *geur* en – merkwaardig genoeg – spelen die een rol bij het selecteren van een voortplantingspartner. Daarbij gaat de voorkeur uit naar dieren die omgeven worden door MHC-geurtjes die anders zijn dan de eigen MHC-geurtjes.

Seksuele aantrekkelijkheid

Vertrouwdheid

Onderzoekers uit Bern (Wedekind e.a., 1995) bedachten een fascinerend experiment om na te gaan of dit ook geldt voor mensen. Zij recruteerden een jaargang mannelijke en vrouwelijke studenten, namen van elk een bloedmonstertje en gaven ieder een stukje zeepje zonder parfum, een schoon T-shirt, een plastic zak en een opdracht. De studenten moesten – na een ontgeurende douchebeurt – een kilometer of wat gaan hardlopen in het schone T-shirt. Het shirtje moest vervolgens goed in plastic worden ingepakt en weer bij de onderzoekers worden ingeleverd. Deze stopten elk shirt in een doos met een kleine opening waardoor de geur van het bezwete hemdje kon worden opgesnoven. Aan dezelfde mensen werd nu gevraagd om aan de dozen te snuffelen en aan te geven welk geurtje uitblonk in *seksuele aantrekkelijkheid* en bij welk ze zich *het meest op hun gemak* voelden. De vrouwen kregen de dozen met mannengeuren en de mannen die met de vrouwengeuren. Geur bleek inderdaad een factor van betekenis te zijn, ook bij de menselijke partnerkeus. De uitkomsten van het experiment waren in overeenstemming met die van de muizenproef. Zowel mannen als vrouwen vonden de geurtjes van afwijkende MHC-typen seksueel aantrekkelijk. Daarentegen voelden ze zich het meest vertrouwd bij geurtjes van MHC-typen die sterk leken op hun eigen profiel. Uit een later onderzoek (Milinski en Wedekind, 2001) bleek dat dit zelfs consequenties had voor de keuze van *parfums*. Mensen tonen een voorkeur voor parfums die de eigen MHC-geurtjes versterken. Dat is prima zolang je alleengebruiker bent van een zelf uitgezocht geurtje, maar je raakt gegarandeerd uitgekeken op je partner als je die vraagt om dat geurtje ook te gebruiken.

Parfums

Partners worden niet lukraak gekozen, noch door mensen, noch door dieren. Soms is het de man die zijn seksegenoten fysiek de baas is en hen de toegang tot vrouwen onttrekt. Soms is de man of vrouw met bepaalde

Seksuele selectie

uiterlijke kenmerken degene die bij de andere sekse de hoogste ogen gooit. Soms gaat het om een subtiele voorkeur die zich meestal aan onze waarneming onttrekt zoals de aantrekkelijkheid van partners met een afwijkend MHC-profiel. In al deze gevallen gaat het om een proces dat *seksuele selectie* wordt genoemd. Dat proces kan enorme evolutionaire gevolgen hebben: voor de fitness van beide partners en voor de mate waarin verschillende genotypen in de volgende generatie vertegenwoordigd zullen zijn (zie bijvoorbeeld Andersson, 1994). Darwin (1871) herkende al dat het gedrag hierbij een sleutelrol heeft. Bij dieren met een strakke rangorde, zoals sommige apensoorten en veel hoefdieren, en bij dieren met een lek, zoals het korhoen en de kempiaan, is het voortplantingssucces van sommige mannetjes vele malen hoger dan dat van de anderen. Ook bij mensen blijken sommige mannen met een toppositie op de sociale ladder een uitzonderlijk hoog voortplantingssucces te hebben.

1 Competitie tussen seksegenoten

Intra-seksuele
competitieTerritoria
Dominantie-
hiërarchie

Fysieke conditie

Grootte

Wapens

Bescherming

Verhoogde sterfte

Leeftijd

Bij veel soorten vindt competitie plaats tussen de leden van één van de seksen, meestal de mannetjes. Dit verschijnsel heet *intra-seksuele competitie*. Dat kan gaan om de verdeling van ruimte, waarin dan meestal *territoria* worden gevestigd. Het kan ook gaan om het vaststellen van een *dominantiehiërarchie*. In beide gevallen kan dit consequenties hebben voor de toegang tot de leden van de andere sekse, meestal de vrouwtjes. Bezit van een territorium of een hoge positie in de hiërarchie kunnen voorwaarden zijn voor het krijgen van een partner. De grootte en kwaliteit van het territorium of de relatieve hoogte van de dominantiepositie kunnen bepalend zijn voor de belangstelling van de andere sekse of voor de grootte van de harem. De *fysieke conditie* van een individu is van doorslaggevende betekenis voor de positie die door competitie verworven kan worden. De leden van de sekse met competitie zijn dan ook meestal *groter* dan de leden van de andere sekse. Dat is bijvoorbeeld kenmerkend voor de mannetjes van vogels met een lek, zoals kempiaan en korhoen en voor de mannetjes van de meeste hoefdieren, beren en robben. Bij enkele vogelsoorten, waarvan het vrouwtje het territorium verdedigt en één of meer mannetjes voor de nakomelingen zorgen, zijn de vrouwtjes het grootst. Voorbeelden daarvan zijn franjepoten (*Phalaropus*), jacana's (*Jacana*) en de goudsnip (*Rostratula benghalensis*). De leden van de sekse met competitie hebben ook dikwijls structuren die als *wapen* kunnen worden gebruikt, zoals de geweiën van herten, de slagstanden van wilde varkens, olifanten en walrussen en de sporen van hanen. Bij sommige soorten kunnen de leden van de sekse met competitie de risico's van een gevecht beperken door *beschermende structuren*, zoals de dikke huid van zeeolifanten.

Competitie tussen seksegenoten kan leiden tot *verhoogde sterfte* binnen die sekse en daarmee tot een sekseverhouding ten gunste van de andere sekse. Competitie kan ook leiden tot een verhoging van de *leeftijd* waarop de leden van die sekse zich kunnen voortplanten. Alleen de oudere, meer ervaren individuen zijn in staat om een redelijke positie te verwerven. Leden van de andere sekse kunnen hiervan bij hun partnerkeuze profiteren. Oudere individuen hebben immers al een lange periode van natuurlijke selectie achter de rug. Daarmee hebben ze bewezen goede erfelijke eigenschappen te bezitten om te overleven. De leden van de andere sekse zouden hun fitness dus kunnen verhogen door oudere partners te kiezen.

1.1 ALTERNATIEVE STRATEGIEËN

*Niet-competitief**Sluipen*

Engels: sneaking

Zie hoofdstuk 5,
par. 3.

Sterke competitie tussen seksegenoten kan leiden tot de evolutie van *niet-competitieve* alternatieve voortplantingsstrategieën. Meestal gaat het daarbij om mannetjes die *meesluipen* naar het gebied waar de paringen plaatsvinden. Bij edelherten proberen jonge mannetjes ongemerkt met de door oudere mannetjes bewaakte harem vrouwtjes te paren. Ook zijn er vissoorten, bijvoorbeeld onder de cichliden met grote mannetjes, die een territorium op een lek verdedigen, en kleine mannetjes die niet vechten. De kleine mannetjes zien er uit als vrouwtjes en komen met de vrouwtjes mee naar de lek. Daar kunnen zij een aanzienlijk deel van de eieren bevruchten voordat de territoriumeigenaar een kans krijgt dat te doen. De *satellieten* bij de *kemphaan* en de niet roepende mannetjes bij de *krekel* kunnen ook als een niet-competitieve voortplantingsstrategie worden beschouwd. Overigens blijkt de situatie bij de *kemphaan* nog ingewikkelder te zijn. Naast de grote honk- en satellietmannetjes en de kleine vrouwtjes, komen er intermediaire dieren voor, met het uiterlijk van vrouwtjes, maar groter, en kleiner dan de bekende mannetjes. Deze dieren blijken ook mannetjes te zijn. Ze komen waarschijnlijk samen met de vrouwtjes naar de lek en proberen te paren zodra een vrouwtje hurkt voor een ander mannetje.

*Spioneren*Engels:
eavesdropping

Spioneren bij interacties tussen seksegenoten is andere strategie om de risico's van een gevecht te vermijden. Door dit gedrag, dat in de Engelse literatuur wordt aangeduid met '*eavesdropping*', kan een dier voorkómen een dominantiestrijd aan te gaan met een tegenstander waarvan het toch zou verliezen.

1.2 SPERMACOMPETITIE

Spermacompetitie

Als een vrouwtje sperma ontvangt van meer dan één mannetje kan bij de bevruchting van de eicellen *spermacompetitie* plaatsvinden (Birkhead & Møller, 1992, 1998). De mate waarin dat gebeurt hangt af van de manier waarop vrouwtjes het sperma opslaan, hoe lang ze het kunnen gebruiken, én welk sperma ze gebruiken voor de bevruchting van eicellen. Bij de opslag van sperma kan het nieuwe pakketje gestapeld worden op de al ontvangen pakketjes met weinig menging. Het kan ook gemengd worden met de aanwezige voorraad. Bij sommige groepen dieren, zoals insecten, kan het vrouwtje sperma opslaan voor een lange periode, tot meer dan een jaar, bij andere groepen, zoals veel vogels, voor tamelijk lange perioden, tot enkele weken, en bij weer andere groepen, zoals veel zoogdieren, is de levensduur van een spermacel beperkt tot enkele dagen na de inseminatie. Als het sperma volledig gemengd wordt, zijn de bevruchtungskansen het hoogst voor het mannetje dat het meeste aantal spermacellen heeft geleverd. Als het sperma niet of nauwelijks gemengd wordt, hangt de bevruchtungskans vooral af van de wijze van benutting door het vrouwtje. Meestal gebruikt zij het sperma dat zij als laatste heeft ontvangen, dus het jongste sperma. Het gedrag van mannetjes hangt hiermee samen, vooral van mannetjes met een monogame paarband en een aandeel in de broedzorg. Ze hebben verscheidene strategieën om de bevruchtungskansen van het eigen sperma te verhogen wanneer de kans bestaat dat het vrouwtje ook met anderen paart. (1) Een mannetje kan paringen met andere mannetjes voorkomen door het vrouwtje voortdurend te *bewaken*. Voor het mannetje is dat de beste garantie voor bevruchting door het eigen sperma, maar een dergelijke strategie is niet altijd verenigbaar met andere activiteiten. (2)

Bewaken

Extra vaak paren

Vruchtbare periode Engels: fertility window

Een mannetje kan *extra vaak paren* met zijn vrouwtje en daarmee eventueel aanwezig vreemd sperma verdunnen of verdringen. Deze strategie is belangrijk voor soorten waarbij vermenging van het sperma plaatsvindt. (3) Een mannetje kan extra copulatie- en bewakingsactiviteit vertonen in de – meestal vrij korte – *periode dat de eicel of eicellen bevrucht worden*. Vooral bij soorten die het jongste pakketje sperma gebruiken voor de bevruchting zijn die laatste copulaties van groot belang.

2 Partnerkeuze

Seksuele dimorfie

Partnerkeuze

Bij soorten met intraseksuele competitie heeft de *seksuele dimorfie* vooral te maken met fysiek geweld. De leden van de sekse met competitie zijn meestal groter, beter bewapend én beter beschermd. Seksuele dimorfie kan echter lang niet altijd met vechten in verband worden gebracht. Bijvoorbeeld, de lange opvallend gekleurde staart van de pauw is alleen maar onhandig in een gevecht en het is onwaarschijnlijk dat de verschillen bij de eend tussen de gekleurde mannetjes en hun gecamoufleerde vrouwtjes iets te maken hebben met fysiek geweld. Veel waarschijnlijker is het dat die opvallendheid van de pauwenstaart en de eendenman de aandacht van de vrouwtjes trekt en via de *keuze van een partner* de kans op voortplantingssucces verhoogt. Darwin (1871) opperde deze suggestie al.

Spioneren
Eavesdropping Zie par. 1.1.

Een dier kan een partner kiezen door *tijdens interacties* met mogelijke kandidaten *zelf* een evaluatie te maken van hun eigenschappen. Een andere mogelijkheid is om te *spioneren (eavesdropping)* bij interacties van mogelijke kandidaten met elkaar. Daardoor kunnen potentiële partners direct met elkaar vergeleken worden. Spioneren kan ook bij interacties van seksegenoten met *hun* potentiële partners. Ook daarbij is soms een directe vergelijking mogelijk. Daarnaast kan hierdoor de expertise van anderen worden benut.

2.1 FISHER-EFFECT

Voorkeur van vrouwtjes
Uiterlijk van mannetjes

Pauwenstaart en voortplantingsdracht van eendenmannen zijn eigenschappen die de overlevingskansen eerder verkleinen dan vergroten. Ze maken de eigenaar opvallend voor predatoren, en bezorgen hem – in het geval van de pauw – ook nog eens een handicap bij ontsnappingspogingen. Veel onderzoekers hebben zich daarom afgevraagd hoe dergelijke – in sommige opzichten nadelige – eigenschappen konden ontstaan in de loop van de evolutie. De theorie van Fisher (1930) heeft daarbij een voortrekkersrol vervuld. Deze gaat uit van een populatie waarin de leden van de ene sekse (waarmee vooral aan vrouwtjes werd gedacht) volgens toeval een partner van de andere sekse kiezen (daarbij kan dus aan mannetjes worden gedacht). In zo'n populatie kan de eigenschap 'willekeurig kiezen' verdrongen worden door een mutatie waardoor vrouwtjes een voorkeur krijgen voor mannetjes met een bepaalde gunstige eigenschap. Die fenotypische eigenschap van mannetjes zal in veel gevallen onder invloed staan van genen. De *voorkeur van de vrouwtjes* zal dan – in de loop van generaties – leiden tot een verandering in het *uiterlijk van de mannetjes*. Die verandering hoeft niet te stoppen op het moment dat alle mannetjes die gunstige eigenschap bezitten, maar kan zich voortzetten. Het keuzeproces van de vrouwtjes hoeft namelijk niet gericht te zijn op een bepaalde standaard, maar kan ook gericht zijn op extremen. In het laatste geval zal de verandering zich voortzetten totdat het nadeel van de eigenschap groter wordt dan het voordeel van favoriet zijn bij de vrouw-

Fisher-effect

tjes. Vijftig jaar na Fisher verstevigde O'Donald (1980) de wiskundige argumentatie voor deze theorie. Voorkeur en eigenschap kunnen zich zelfs verspreiden in een populatie wanneer het gaat om een erfelijk bepaalde voorkeur van vrouwtjes voor een erfelijk bepaalde neutrale eigenschap van mannetjes. De gekoppelde evolutie van voorkeur en eigenschap noemt men het '*Fisher-effect*'.

2.2 HANDICAP-HYPOTHESE

Handicap

Handicap-hypothese

Een alternatief idee werd door Zahavi (1975) naar voren gebracht. Hij benadrukte dat de kieskeurigheid van een vrouwtje iets te maken heeft met de overlevingskansen van haar nakomelingen. Als vader voor die nakomelingen zou ze een partner moeten kiezen met perfecte erfelijke eigenschappen. Zahavi bedacht dat een *handicap* daarbij een belangrijk hulpmiddel kan zijn. De handicap kan bestaan uit opvallendheid voor predatoren, maar ook uit structuren of gedrag die het zoeken van voedsel bemoeilijken. Zo kan een honkmannetje van de kempfaan alleen een honk handhaven als hij daar het overgrote deel van de dag aanwezig is. Een mannetje dat ondanks een handicap in staat is te overleven, moet verder wel van superieure genetische kwaliteit zijn. Dus een voorkeur van vrouwtjes voor mannetjes met een handicap leidt tot een verbetering van de genetische kwaliteit van de nakomelingen. Deze '*handicap-hypothese*' werd bijzonder kritisch ontvangen. Het belangrijkste bezwaar dat werd aangevoerd was de handicap zelf, die ook als een fenotypisch kenmerk moet worden opgevat met erfelijke componenten. De fitness-winst door gunstige erfelijke eigenschappen zou wellicht niet opwegen tegen het verlies door de erfelijkheid van de (nadelige) handicap. Zahavi's idee werd daarom vooral afgewezen. Een belangrijke reden daarvoor was het ontbreken van een modelmatige toetsing. Pogingen om het idee in een formeel model te gieten, faalden aanvankelijk. Later bleek dat zo'n model wel mogelijk was.

2.3 INDICATOREN VOOR FITNESS

Indicatoren

Secundaire seksuele kenmerken

secundaire seksuele kenmerken = extra seksekenmerken naast de (primaire) voortplantingsorganen

Voedingstoestand
Sociale stress

Leeftijd

Fluctuerende
asymmetrie

Omgevingsstress

Zahavi's '*handicap-hypothese*' kan ook worden opgevat als een uitwerking van een – grotendeels vergeten – veel ouder idee van Fisher dat individuen gebruikmaken van bepaalde *indicatoren* om een inschatting te maken van de fitness van potentiële partners. Daarbij werd gedacht aan allerlei *secundaire seksuele kenmerken*, zoals seksspecifieke kleuren in het verenkleed van vogels, zang van vogels, feromonen bij zoogdieren, en bij de mens bijvoorbeeld de lichaamsbehaaring van mannen en de borsten van vrouwen. Het aardige van het begrip '*indicator*' is dat het neutraler is dan '*handicap*' en niet direct in verband hoeft worden gebracht met negatieve fitnessconsequenties. De mate waarin secundaire seksuele kenmerken zijn ontwikkeld of worden getoond hangt slechts ten dele af van erfelijkheid. Daarnaast is er een belangrijke invloed van de conditie van het dier. Er zijn bijvoorbeeld sterke invloeden van de *voedingstoestand* en de mate waarin een individu blootstaat aan *sociale stress* op de secundaire seksuele kenmerken. Ook bestaat er een afhankelijkheid van de *leeftijd*. De mate waarin morfologische, waaronder de secundaire seksuele kenmerken symmetrisch zijn, hangt in het algemeen af van storingen tijdens de ontwikkeling. Dit verschijnsel wordt *fluctuerende asymmetrie* genoemd. Symmetrische individuen hebben in het algemeen minder last van *omgevingsstress* gehad dan asymmetrische individuen, én kunnen erfelijke eigenschappen hebben waarmee ze zich beter tegen deze omgevingsstress kunnen verweren.

<i>Hamilton en Zuk</i> <i>Parasieten</i> <i>Aannames</i>	Voortbouwend op het idee van indicatoren voor fitness, ontwikkelden <i>Hamilton en Zuk</i> (1982) een hypothese waarin een verband wordt gelegd tussen opvallende kleuren en structuren en de mate waarin de drager zich tegen <i>parasieten</i> kan verweren. De hypothese bevat eigenlijk vijf <i>aannames</i>: 1 De fitness van de gastheer neemt af bij een zwaardere infectie door parasieten. 2 De expressie van de ornamenten vermindert bij een zwaardere parasieten belasting. 3 Er bestaat erfelijke variatie voor weerstand tegen parasieten. 4 Vrouwtjes hebben een voorkeur voor mannetjes met de duidelijkste ornamenten. 5 Vrouwtjes hebben een voorkeur voor de minst geparasiteerde mannetjes. Alle vijf kunnen afzonderlijk worden getoetst. Dat is gebeurd bij een groot aantal diersoorten. Bij de meeste soorten ging het om een toets van enkele van deze aannames, bij een paar soorten werden alle vijf getoetst. In het grootste deel van de gevallen bleken de aannames te kloppen.
Voorbeeld	De boerenzwaluw is een monogame vogelsoort met maar weinig seksuele dimorfie. De verschillen in de staartpunten zijn het opvallendst: mannetjes hebben wat langere punten dan vrouwtjes. Uit onderzoek van Møller (1994) is gebleken dat de mannetjes met de langste punten het eerst een partner vinden en daardoor per seizoen <i>meer nesten</i> met jongen grootbrengen dan mannetjes met een korte staart. De mannetjes met een lange staart krijgen bovendien relatief veel copulatiekansen met vrouwtjes waarmee ze niet gepaard zijn (extra pair copulations: <i>EPCs</i>). De keuze van de vrouwtjes wordt door de lengte van de staartpunten bepaald. Møller kon dat aantonen door de punten van de staartveren bij sommige mannetjes af te knippen en door er bij anderen een stuk aan te plakken. Mannetjes met een kunstmatig verlengde staart kregen eerder een partner of een <i>EPC</i> dan mannetjes zonder die verlenging. Mannetjes met een verkorte staart werden als laatste gekozen. Er zijn <i>kosten</i> verbonden aan het hebben van een te lange staart. Die kosten bleken vooral uit het gedrag: mannetjes met aangeplakte staartpunten vlogen moeilijker, ving minder insecten en hadden een veel lager reproductief succes in het volgende broedseizoen. De lange staart is dus een handicap en op de evolutie van een te lange staart staat een straf. Staartlengte hangt waarschijnlijk samen met erfelijke eigenschappen. Møller vond dat mannetjes met lange staarten minder last hadden van <i>parasieten</i> dan mannetjes met korte staarten. Datzelfde gold voor de jongen van mannetjes met lange staarten, zelfs als ze door andere ouders werden grootgebracht. Kennelijk spelen erfelijke eigenschappen een rol bij de bescherming tegen parasieten. Niet alleen de staartlengte, maar ook de <i>mate van symmetrie</i> in de staart bleek een factor te zijn die de aantrekkelijkheid van mannetjes beïnvloedt. Dit kon worden nagegaan in experimenten waarin staarten visueel asymmetrisch werden gemaakt door één van de zwarte punten met witte (in controleproeven zwarte) correctielak te bewerken. Zwaluwvrouwtjes vertoonden een sterke voorkeur voor symmetrische mannetjes. Ook die voorkeur kon weer in verband worden gebracht met de kwaliteit van de mannetjes. Asymmetrische dieren hebben in de regel een ontwikkelingsproces doorlopen met enige storing. De asymmetrie in de staartlengte kon bijvoorbeeld in verband worden gebracht met een infectie tijdens de rui. Symmetrische mannetjes lijken dus het gezondst en het best aangepast te zijn.
<i>Meer nesten</i>	
<i>EPCs</i> Zie hoofdstuk 8, par. 4.1.	
<i>Kosten</i>	
<i>Parasieten</i>	
<i>Symmetrie</i>	

2.4 SOORTSVORMING

<i>Isolerende mechanismen</i>	Meer details hierover zijn te vinden in hoofdstuk 10, par. 3.
<i>Sympatrische soortsvorming</i>	
<i>Fisher-effect</i>	Zie par. 2.1.
<i>Polymorfie</i> <i>Variatie in keuzegedrag</i>	

De kieskeurigheid van vooral vrouwtjes kan een belangrijke factor zijn als *isolerend mechanisme* tussen twee nauw verwante soorten. Vrouwtjes staan meestal alleen copulaties toe wanneer balts en andere secundaire geslachtskenmerken in overeenstemming zijn met die van de eigen soort. Partnerkeuze kan ook een bijzondere rol spelen bij de *sympatrische* vorming van nieuwe soorten, dus zonder dat de betrokken populaties geografisch geïsoleerd hoeven te zijn. Sympatrische soortsvorming vindt plaats op een manier die vergelijkbaar is met het *Fisher-effect*, maar dan niet in één richting, maar in twee of meer richtingen. Voorwaarde is een zekere mate van (genetisch bepaalde) *polymorfie* in een fenotypische eigenschap van mannetjes. Als er dan door mutatie ook *variatie in het keuzegedrag* van vrouwtjes ontstaat, kan zo'n populatie in verschillende richtingen verder evolueren.

3 Ouderinvestering

<i>Ouderinvestering</i>	definitie
<i>Afweging</i>	Engels: trade-off

Door seksuele selectie zijn de verschillen tussen de seksen versterkt. Vrijwel al die verschillen kunnen worden opgevat als een gevolg van de verschillen tussen de gameten van vrouwtjes en mannetjes, grote eicellen en kleine spermatozoiden. Individuele mannetjes kunnen – tegen dezelfde kosten – veel meer gameten produceren dan individuele vrouwtjes. Een individueel mannetje zou dus ook veel meer nakomelingen kunnen krijgen dan een individueel vrouwtje. De directe bijdrage aan een nakomeling ligt voor een mannetje immers veel lager dan voor een vrouwtje. De mate waarin beide ouders investeren in elke afzonderlijke nakomeling werd door Trivers (1972) beschouwd als een sleutelfactor in de seksuele selectie. *Ouderinvestering* definieerde hij als 'iedere zorg of moeite die een ouder aan een individuele nakomeling besteedt ten gunste van de overlevingskans van die nakomeling, *maar ten koste van* het eigen vermogen om zorg of moeite aan andere nakomelingen te besteden'. Alleen wanneer er een *afweging* plaatsvindt van de belangen van alle nakomelingen die tijdens het hele leven geproduceerd kunnen worden, kan de fitness van het individu maximaal worden.

Wanneer de ene sekse veel meer investeert dan de andere, kan dat tot *competitie* leiden tussen de leden van de minst investerende sekse. Daarbij is niet alleen de totale investering per ouder van belang, maar ook het tijds patroon waarin de investering door elk van de ouders wordt gedaan. Bijvoorbeeld, bij vogels investeren de vrouwtjes veel gedurende de eilegfase. De mannetjes dragen in die periode nog niet of nauwelijks bij aan de nakomelingen. Ze kunnen hun tijd besteden aan de verdediging van hun territorium, bijvoorbeeld door veel te zingen, of aan het bewaken van hun partner, dus aan competitie met seksegenoten. Uit het tijds patroon kan ook worden voorspeld welke ouder vertrekt wanneer er geen twee ouders meer nodig zijn voor de zorg voor de nakomelingen. Dat zal in het algemeen degene zijn die tot op dat moment het minst geïnvesteerd heeft. Ouders die meer investeren dan nodig is, kunnen minder investeren in andere nakomelingen, hebben daardoor geen hoge fitness en verdwijnen door natuurlijke selectie. Er staat dus een premie op efficiënt investeren: stoppen zodra dat kan. Als voor de zorg voor de nakomelingen één ouder nodig is, zal dat bijna altijd diegene zijn die de laatste handeling heeft moeten verrichten voor het maken van een vrij van de ouders bestaand wezen. Bij vissen en amfibieën is dat meestal de

bevruchting van het kuit. Daar vindt relatief vaak broedzorg van het mannetje plaats. Bij vogels is dat het leggen van de eieren. Dat gebeurt vrij kort (ongeveer een dag) na de bevruchting. De broedzorg wordt in die groep vooral verricht door het vrouwtje of door vrouwtje en mannetje samen. Bij zoogdieren is het de baring. Dat kan lange tijd na de bevruchting zijn. Het is dan ook niet verwonderlijk dat er maar weinig zoogdiersoorten zijn waar ook de mannetjes voor de nakomelingen zorgen. Het in de steek laten van nakomelingen wordt meestal niet door natuurlijke selectie bevorderd als het voortplantingsseizoen kort is en de kans om extra partners krijgen klein, én als de zorg van beide ouders tot een aanzienlijke verhoging van de overlevingskansen van de nakomelingen leidt.

4 Vaderschapsanalyses met DNA-technieken

DNA

Het onderzoek over seksuele selectie is in een stroomversnelling geraakt toen het mogelijk bleek om met behulp van DNA familierelaties vast te stellen. Voordien had men incidenteel wel eens waargenomen dat er seksuele activiteit kon plaatsvinden door gepaarde dieren buiten gevestigde paarbanden om, maar erg veel belang werd daar niet aan gehecht. Men veronderstelde dat bijvoorbeeld de jongen in het nest van een mezenpaartje allemaal natuurlijke afstammelingen van beide ouders zouden zijn. Die veronderstelling bleek onjuist. In een recent onderzoek aan bijna 500 nesten van de zwarte mees in Duitsland (Dietrich e.a., 2004) vond men in ruim 70% van de nesten jongen van een andere vader. Daarbij ging het om ruim 30% van het totale aantal van ongeveer 3500 onderzochte jongen! Vreemdgaan is bij deze zwarte mees dus eerder regel dan uitzondering. Ook bij andere 'monogame' soorten, met inbegrip van de mens, blijken dikwijls buitenechtelijke paringen (EPC's) voor te komen. Dat gebeurt bij bijna alle onderzochte soorten, maar niet altijd even vaak als bij de zwarte mees. Zelfs bij soorten waar paarbanden gedurende vele jaren worden gehandhaafd, kunnen EPC's plaatsvinden. Het gaat veelal om paringen die de instemming hebben van beide deelnemers, omdat er bij de meeste vogelsoorten geen sperma kan worden overgedragen zonder medewerking van het vrouwtje.

EPC

EPC = extra pair copulation
Zie ook hoofdstuk 8, par. 4.1.

Fitness
Aantal nakomelingen
Kwaliteit nakomelingen

De reden voor al deze buitenechtelijke paringsactiviteit heeft te maken met *fitness*. Mannetjes die EPC's verrichten, kunnen daarmee het *aantal eigen nakomelingen* verhogen en dus hun fitness. Vrouwtjes die EPC's verrichten, kunnen daarmee meestal *niet het aantal eigen nakomelingen* verhogen, *maar wel de kwaliteit* van die nakomelingen en dus ook hun fitness. Bij veel diersoorten is de overlevingskans van de nakomelingen afhankelijk van broedzorg, soms van één ouder, soms van beide ouders, soms van nog meer individuen. Als de hulp van het mannetje noodzakelijk of gewenst is, kan er voor sommige vrouwtjes een probleem ontstaan. Immers, veel vrouwtjes zullen voor die zorg niet een paarband kunnen aangaan met het mannetje met de beste erfelijke eigenschappen. Gedeeltelijk in plaats daarvan kunnen ze elders shoppen voor copulaties. EPC's kunnen ook de functie hebben van het onderhouden van andere relaties voor het geval dat de eigen partner uitvalt. In dat geval hoeft er geen directe fitnesswinst te zijn, maar zou er op termijn wel tijd gewonnen kunnen worden als er een *nieuwe paarband* moet worden gesloten. EPC's zijn bijna altijd nadelig voor de partner van vreemdgaande vrouwtjes omdat hun fitness daardoor lager wordt. Voor de partners van vreemdgaande mannetjes zijn de fitnessconsequenties meestal te verwaarlozen, tenzij de EPC's leiden tot het verbreken van de paarband.

Nieuwe paarband

4.1 PROMISCUE SOORTEN

DNA-technieken zijn ook van grote betekenis voor het onderzoek naar seksuele selectie bij promiscue soorten. In het onderzoek bij korhoenders en kemphanen werd het voortplantingssucces van de mannetjes geschat aan de hand van het aantal copulaties dat ze verrichtten. Dat was een bijzonder tijdrovende methode, waarvan garanties voor de nauwkeurigheid ontbraken. Die nauwkeurigheid is er wel in de gevallen dat het DNA van alle of de meeste individuen uit een populatie onderzocht kan worden. Voor vrij levende populaties van de kemplaan blijft dat wellicht een utopie, omdat de vrouwtjes zouden kunnen broeden (en hun jongen grootbrengen) op grote afstand van de lek waarop ze copuleerden. In een edelhertenpopulatie met haremmannetjes en mannetjes met een alternatieve paringsstrategie zijn wel de copulatiescores vergeleken met de DNA-profielen van jonge dieren en potentiële vaders. De overeenkomst tussen geschat en werkelijk voortplantingssucces bleek tamelijk goed te zijn. Om een idee te krijgen over hoe een vaderschapsanalyse kan worden uitgevoerd in een vrij levende populatie, zal uitvoerig worden ingegaan op een onderzoek aan Java-apen.

4.2 SEKSUELE STRATEGIEËN BIJ JAVA-APEN

Sinds 1960 wordt in toenemende mate onderzoek gedaan aan sociaal gedrag van apen. Veel resultaten daarvan suggereren dat vrouwtjes met een hoge sociale positie efficiënt voedsel verzamelen en een hoog voortplantingssucces hebben. De relatie tussen sociale positie en voortplantingssucces bij mannetjes bleef aanvankelijk onduidelijk. Toen genetische technieken beschikbaar kwamen kon die relatie beter worden bestudeerd, maar vaderschapsanalyses in apenkolonies in gevangenschap leverden nog geen consistent resultaat op. Het is denkbaar dat dit werd veroorzaakt door onnatuurlijke omstandigheden. Dit was één van de aanleidingen om de relatie tussen rang en reproductief succes in het wild te onderzoeken bij de Java-aap (de Ruiter e.a., 1992).

Java-apen behoren tot de groep van de makaken en kunnen 4-5 kg zwaar worden. Ze leven vaak in groepen van ongeveer 40 individuen waarvan de helft volwassen is en de rest jong in diverse leeftijdscategorieën. Tussen de dieren wordt – door onderlinge agressie – een vrij strakke *sociale rangorde* gehandhaafd. Daarbij zijn de mannetjes dominant over de vrouwtjes en verwerft één mannetje – de alfa-man – het leiderschap over de groep. In het paarseizoen, dat enkele maanden duurt, copuleren de vrouwtjes soms tot 40 maal op een dag. Hierbij zijn alle mannetjes van de groep betrokken. De mannetjes paren dus ook veel. Ze hebben erg grote testikels, in absolute zin zelfs groter dan de mens. Het gedrag van deze apen roept diverse vragen op:

- 1 Wat is het verband tussen paringsactiviteit en voortplantingssucces?
- 2 Wat is de relatie tussen voortplantingssucces en rangpositie?
- 3 Waarom paart een vrouwtje met zoveel verschillende mannetjes?

Vrouwtjes van de Java-aap hebben geen vaste paarband, of ten hoogste een band met de alfa- of bèta-man. De alfa-man wordt om de paar jaar van zijn toppositie verdreven door een jongere man. Zo'n jongere krachtige man is vaak agressief tegen de pas geboren jonge apen, en bijt deze soms dood. Deze kindermoord of *infanticide* zou een onderdeel kunnen zijn van de mannelijke reproductieve strategie. Het is bij een groot aantal apensoorten waargenomen, dikwijls door mannetjes die

Sociale rangorde

Infanticide

Zie hoofdstuk 8,
par. 4.1.

Vaderschapsillussie

nieuw zijn in een groep is en daar de toppositie overnemen. Als een vrouwtje haar jong verliest stopt de melkproductie en wordt zij opnieuw vruchtbaar. Een mannetje dat op deze wijze het nageslacht van zijn voorganger uitschakelt, heeft meer vrouwtjes om te bevruchten en verhoogt zo dus zijn fitness. Het promiscue gedrag van de vrouwelijke Java-aap kan de agressie van mannetjes naar haar pas geboren jong remmen. Door met veel mannetjes te paren verkleint het vrouwtje de kans op infanticide. Het lijkt alsof zij een '*vaderschapsillussie*' bij deze mannetjes creëert. De vraag rijst dan of het paren met veel mannetjes leidt tot een relatief hoog voortplantingssucces van mannetjes met lage rang. Dat zou nadelig zijn omdat veel van deze mannetjes hun kwaliteiten nog niet hebben bewezen.

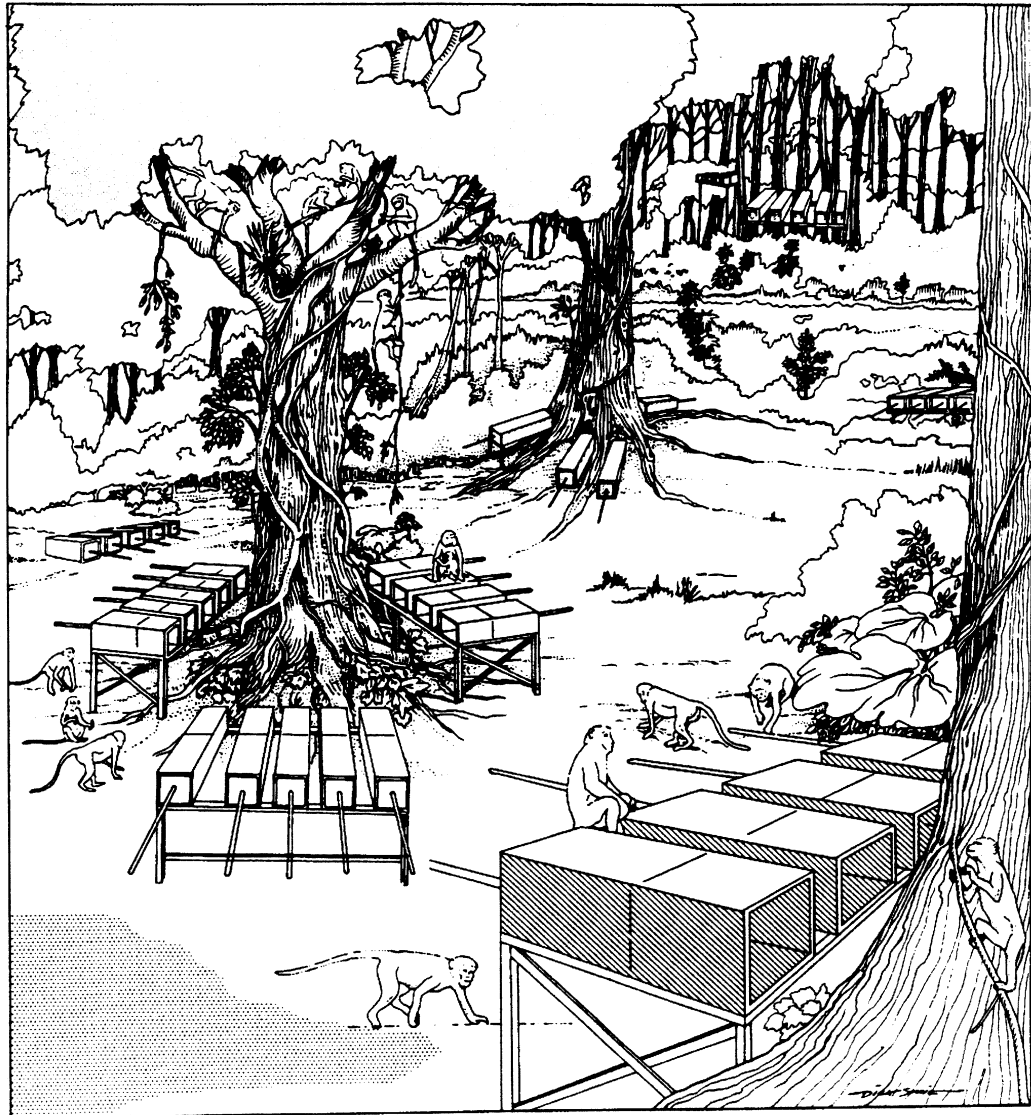
Alfa-mannetje

Een mannetje verlaat aan het eind van zijn puberteit, rond de leeftijd van vijf jaar, de groep waarin het geboren is en vestigt zich in een naburige groep, aanvankelijk met een ondergeschikte sociale positie. In de loop van enkele jaren verbetert die rangpositie als gevolg van het winnen van gevechten. Op een leeftijd van 8-9 jaar kan het de toppositie in de groep bereiken. Zo'n *alfa-mannetje* blijft gedurende een periode van enkele maanden tot vijf jaar aan de macht. Als hij die positie een jaar of langer heeft kunnen behouden, blijft hij na een afzetting vaak nog 1-2 jaar in de groep als *bèta-mannetje*. Daarna migreert hij naar een andere groep, waar hij geen toppositie meer bereikt. Een bèta-man is vrijwel altijd de ex-alfa-man. Als bèta-mannetje wordt hij omgeven door jonge dieren en moeders met zuigende jongen. Deze jongen zijn waarschijnlijk voor een groot deel door hem zelf verwekt toen hij de alfa-positie bekleedde.

*Bèta-mannetje**Vruchtbaarheid*

Vrouwtjes worden seksueel aantrekkelijk op een leeftijd van 4-5 jaar, ranghoge vrouwtjes wat eerder dan ranglage vrouwtjes. Vrouwtjes tonen hun *vruchtbaarheid* door zwelling en rode verkleuring van de staartwortel en het gebied rond de vagina. De mate van zwelling varieert, ongeveer volgens een maandelijks cyclus. De periode van seksuele aantrekkelijkheid duurt meestal 1-2 weken. Binnen een seizoen is een vrouwtje verschillende malen maximaal aantrekkelijk. Ondanks het grote aantal copulaties vindt er in zo'n periode niet altijd een bevruchting plaats. Bovendien kan een vrouwtje nog één of twee maal seksueel aantrekkelijk worden als ze al zwanger is. Er zijn dus enkele aantrekkelijke perioden die niet tot een bevruchting leiden. Daarnaast is de periode van werkelijke vruchtbaarheid aanzienlijk korter dan de aantrekkelijke periode. De vruchtbaarheid wordt dus alleen globaal aangegeven door het vrouwtje. Het precieze moment van de ovulatie is een stuk minder duidelijk.

Van de apen in drie onderzoeksgroepen werden alle waargenomen paringen genoteerd en, waar mogelijk, werden de betrokkenen geïdentificeerd. Aan de hand van de geboortedata werd berekend in welke periode de ovulatie en de bevruchting moest hebben plaatsgevonden. Er was een genetische analyse nodig om uit te zoeken welke mannen reproductief succes hadden. Daarvoor moesten bloedmonsters worden verzameld. Dat kon alleen door de apen te vangen in grote vallen met bananen als lokaas, op een plaats waar ze altijd al naar de grond kwamen (figuur 12.1). De dieren die niet in de vallen gevangen konden worden werden met een blaaspijp en verdovingspijltjes uit de boom geschoten en opgevangen met een deken.



FIGUUR 12.1 Weergave van de valopstelling

De vallen waren in groepen geplaatst op 1-2 m hoogte. Sommige vallen stonden aan de rand van de vangplaats.

(Bron: de Ruiter, 1992)

Bloedeiwit
DNA

Eiwitelektroforese

Er zijn verschillende manieren om individuen genetisch te karakteriseren. In dit onderzoek werd gekeken naar zeven *bloedeiwitten* en naar *DNA*. In beide gevallen wordt vaderschap volgens hetzelfde principe vastgesteld. Een individu moet een genetisch bepaald kenmerk ofwel van de moeder dan wel van de vader hebben gekregen. Door de profielen van de jongen te vergelijken met die van de moeder kan worden vastgesteld welke kenmerken van de andere ouder afkomstig moeten zijn. Door die te vergelijken met de profielen van de potentiële vaders kunnen individuen worden uitgesloten. Als er voldoende kenmerken zijn geanalyseerd, blijft één individu over die dan wel de vader moet zijn. Bloedeiwitten worden geanalyseerd met behulp van *eiwitelektroforese*. Daarbij kunnen genetisch verschillende varianten worden onderscheiden aan de hand van de snelheid waarmee de eiwitmoleculen zich in een elektrisch veld bewegen. Die snelheid hangt af van de grootte van het

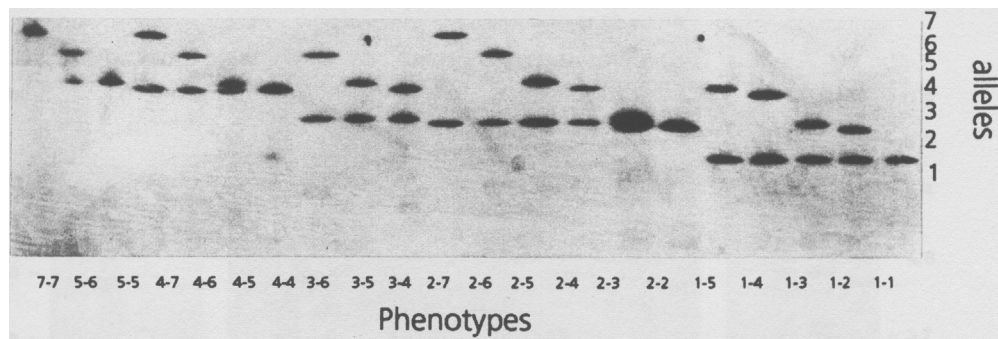
DNA-
fingerprinting

Minisatellieten

Probe

molecule, de lading en van het medium waarin het zich beweegt. De verschillen kunnen zichtbaar worden gemaakt door kleuring. Bij *DNA-fingerprinting* wordt de variatie onderzocht in het aantal herhalingen van bepaalde stukjes DNA, de zogeheten *minisatellieten*. Deze minisatellieten worden opgespoord met behulp van het complementaire stuk DNA, de zogeheten *probe*. In het onderzoek werden drie probes gebruikt: 33.15, 33.6 en (CAC)_n. Om het profiel vast te stellen wordt het DNA eerst met een enzym in stukken geknipt en vervolgens in een elektrisch veld gebracht. De fragmenten met veel herhalingen bewegen daarin trager dan die met weinig herhalingen. De verschillen worden hier zichtbaar gemaakt met behulp van radioactiviteit.

Voor één van de eiwitten (Gc), een proteïne dat vitamine B bindt, bleken 7 verschillende allelen en 21 fenotypen in de populatie voor te komen (figuur 12.2). Deze variatie is voor eiwitelektroforese bijzonder belangrijk. Voor de andere eiwitten was de variatie lager. Toch bleek de totale variatie in de meeste gevallen voldoende te zijn om de vader aan te wijzen. Enkele voorbeelden worden getoond in tabel 12.1. Voor de twee jongen van moeder 1 konden alle mannetjes op één na worden uitgesloten. Kind 1 moet wel van vader 1 zijn, en kind 2 van vader 3. Voor het jong van moeder 2 bleven twee mannetjes over als kandidaat-vader, de vaders 1 en 8.



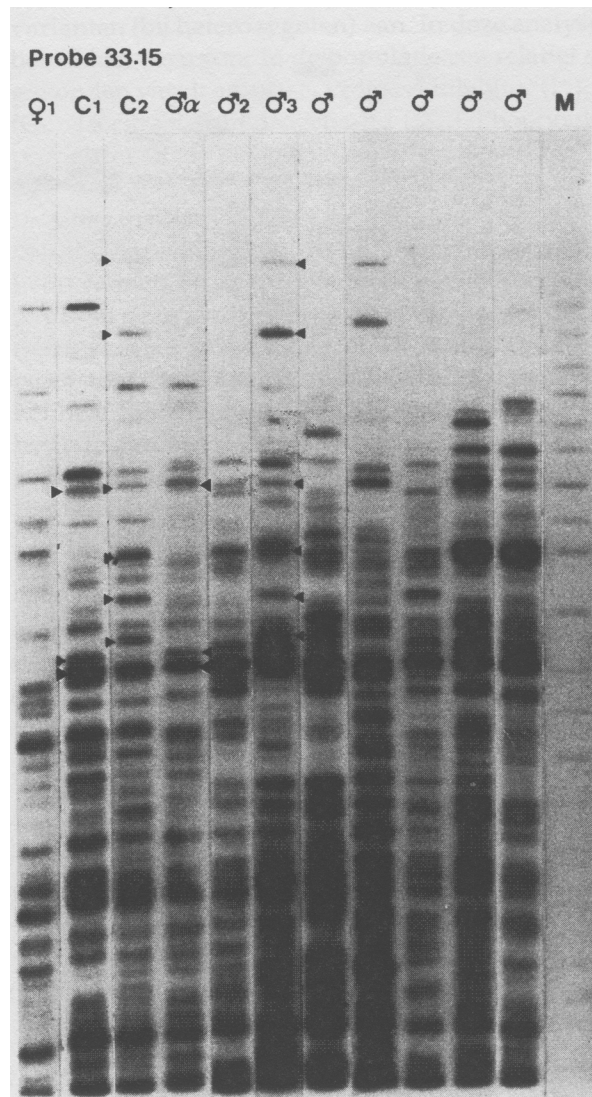
FIGUUR 12.2 Het Gc-eiwit met zeven allelen en 21 fenotypen
(Bron: de Ruiter e.a., 1992)

TABEL 12.1 Vaderschapsanalyse met behulp van eiwitanalyse
De allelenparen of losse allelen zijn weergegeven als cijfers of letters.

individu	no.	eiwitten						
		IDH	6PGD	Pi	Tf	Gc	Bf	AMY
Moeder	1	1-1	A-A	1-2	2-3	2-2	2-2	1-1
Kind	1	1-1	A-F	1-1	1-2	2-2	2-2	1-1
Kind	2	1-2	A-A	1-1	1-2	1-2	2-3	1-1
Moeder	2	1-2	A-A	1-2	2-3	1-2	2-2	1-1
Kind	3	1-1	A-A	1-1	1-3	1-5	2-2	1-1
Allelen bijgedragen door de vader								
Kind	1	1	F	1	1	2	2	1
Kind	2	2	A	1	1	1	3	1
Kind	3	1	A	1	1	5	2	1
Potentiële vader								
	1	1-1	A-F	1-1	1-2	2-5	2-2	1-4
	2	1-2	A-A	1-1	2-3	2-5	2-2	1-2
	3	1-2	A-A	1-1	1-3	1-4	2-3	1-2
	4	1-2	A-F	1-1	1-2	3-4	2-2	1-2
	5	1-1	A-F	1-2	2-3	2-2	1-4	1-1
	6	1-1	A-F	1-2	2-2	2-5	2-4	1-2
	7	1-1	A-A	1-1	2-2	2-5	2-2	1-2
	8	1-2	A-A	1-2	1-2	4-5	2-2	1-1
	9	1-1	A-F	2-2	2-3	4-5	2-4	1-2
	10	1-2	A-A	1-2	2-2	2-5	2-4	1-4
	11	2-2	A-A	1-2	2-2	1-4	2-2	1-2
	12	2-2	A-A	1-1	1-2	3-5	2-2	1-1

Figuur 12.3 (blz. 286) laat de resultaten zien van DNA-fingerprinting voor één van de drie proben. Iedere kolom geeft het profiel van een bepaald individu met de korte fragmenten onder en de zeldzamere lange fragmenten boven. De linker kolom toont het profiel van de moeder (vrouwje 1), de twee die daar op volgen van haar twee kinderen (C1 en C2), dan die van acht verschillende mannetjes, te beginnen met de alfaman, en ten slotte is rechts in de figuur het ijkpatroon aangegeven van 'Markers' (M), stukjes DNA van bekende lengte. De bandjes van kind 1 die bij de moeder ontbreken zijn allemaal terug te vinden bij het alfamannetje, de bandjes van kind 2 die bij de moeder ontbreken zijn te vinden bij mannetje 3.

Markers



FIGUUR 12.3 De resultaten van DNA-fingerprinting met de probe 33.15
(Bron: de Ruiter e.a., 1992)

Voor 33 van de 45 geteste jongen kon de vader worden vastgesteld aan de hand van alleen de eiwitanalyse. Voor de 12 jongen waarvoor meer dan één potentiële vader overbleef, kon in zeven gevallen DNA-fingerprinting worden toegepast. Ook voor elk van deze jongen bleef slechts één vader over. Bij een zevental dieren, waarvan de vader al door eiwit-elektroforese kon worden vastgesteld, is ook nog eens DNA-fingerprinting toegepast met hetzelfde resultaat. In de drie onderzochte groepen bleken de alfa-mannetjes de vader te zijn van 50-90% van de jonge apen. De helft van de overige jongen was van de bèta-mannetjes. De ranglage mannetjes hadden dus een erg kleine kans op nakomelingen. Verder was van de jongen van ranghoge vrouwtjes vaker het alfa-mannetje de vader, dan van de jongen van ranglage vrouwtjes. Ten slotte, de enige keer dat een alfa-mannetje in staat had kunnen zijn om zijn eigen dochter te bevruchten, werd de bèta-man de vader.

Het hoge voortplantingssucces van de ranghoge mannetjes hangt samen met de timing van de copulaties. Het alfa-mannetje paart vooral in de

perioden dat vrouwtjes werkelijk vruchtbaar zijn. De ranglage mannetjes copuleren minder, en ook nog vooral buiten die vruchtbare perioden. Mogelijk speelt het vrouwtje hierbij een actieve rol door op het moment rond de ovulatie een mannetje te kiezen dat zijn kwaliteiten bewezen heeft. Het maskeren van dat moment zou een strategie kunnen zijn om andere mannetjes ook de illusie te geven van vaderschap. Daardoor zou de kans op infanticide bij een machtsovername kunnen verminderen. Dat idee is tamelijk plausibel omdat infanticide bij deze soort alleen voorkomt als het gaat om een machtsovername door een mannetje van buiten de groep.

Ook bij sommige andere primatensoorten, bijvoorbeeld de chimpansee, wordt veel paargedrag vertoond buiten de korte periode van hoge vruchtbaarheid. Ook hier zou promiscuïteit de vaderschapsillusie kunnen bevorderen, en daardoor de agressie naar jongen remmen. Bij steppenbavianen en Barbarijse makaken is de situatie anders. Bij deze soorten bestaan sterke vriendschapsbanden tussen mannetjes en vrouwtjes. Vrouwtjes hebben voordeel van dergelijke vriendschappen bij het bemachtigen van voedsel en het vermijden van predatie. Ook de jongen profiteren daarvan. Ze worden door het betreffende mannetje verdedigd en bij Barbarijse makaken zelfs gedragen. Bij de bavianen is het meestal duidelijk dat zo'n mannetje niet de vader kan zijn, omdat de relatie daarvoor te kort duurt. Voor de makaken is dit ook met genetische technieken vastgesteld. Hier kan dus geen sprake zijn van vaderlijke zorg. De functie van dit gedrag zou meer in de toekomst gezocht kunnen worden: een verhoging van de kans om het volgende kind van dat vrouwtje te verwekken. Het sociale voordeel van het maskeren van de echte vruchtbare periode is voor het vrouwtje in deze gevallen waarschijnlijk binding met een mannetje voor steun. Ook bij de mens is de ovulatie niet duidelijk aangegeven en kunnen paringen gedurende de hele cyclus plaatsvinden. Het zal moeilijk te achterhalen zijn welke selectiedrukken hebben geleid tot ons seksuele patroon.

5 Fitness van de nakomelingen

Overleving		Seksuele selectie leidt vrijwel steeds tot de keuze van een partner waarmee nakomelingen kunnen worden geproduceerd met een hogere fitness dan met een willekeurige partner. Meestal houdt dit in dat de <i>overlevingskansen</i> van de nakomelingen hoger zijn dan bij willekeurig kiezen. In sommige gevallen kan dit ook inhouden dat er nakomelingen worden geproduceerd met eigenschappen die hen tot <i>favoriete partners</i> van de andere sekse maken.
Favoriete partners		
Intraseksuele competitie	Zie par. 1.	<i>Intraseksuele competitie</i> heeft meestal tot gevolg dat slechts een deel van de leden van de betrokken sekse (meestal de mannetjes) de kans krijgt zich voort te planten. Bijvoorbeeld, voor een mannetje van soorten met een territorium, hangt het krijgen van nakomelingen af van het veroveren van eigen gebied. Bij een mannetje dat paart op een lek kan het verwerven van een centrale positie een voorwaarde zijn voor de reproductie. Bij een soort waar grote harems worden gevormd gaat het om het bereiken van een erg hoge positie op de sociale ladder. Als het lukt die voorwaarden te verwezenlijken heeft een individu bewezen kwaliteiten te bezitten. De fitness van de nakomelingen van deze individuen zal daardoor hoger zijn dan die van een gemiddelde seksegenoot.

Sociale positie van de nakomelingen

Bij verscheidene diersoorten, waaronder de mens, hangt de *sociale positie van de nakomelingen* af van die van de ouders. Soms gaat het daarbij om een invloed van moeder (en/of vader) op zonen, soms van moeder op dochters. Erfelijke factoren kunnen daarbij een rol spelen, maar niet noodzakelijkerwijs. Vooral bij mannetjes is er een sterke relatie tussen rangpositie en fitness, maar bij sommige soorten bestaat die relatie ook bij vrouwtjes. Bij soorten waar de rangpositie van zonen afhangt van die van de ouders, kunnen ouders hun fitness verhogen door meer zonen dan dochters groot te brengen. Bij soorten waar de rangpositie van dochters afhangt van die van de ouders, zou een relatief hoog aantal dochters de fitness van de ouders kunnen bevorderen. De *sekseverhouding* bij geboorte is onderzocht bij een groot aantal apensoorten (Van Schaik en Hrdy, 1991). Die verhouding blijkt lang niet altijd 1:1 te zijn. Bij sommige soorten worden meer zonen geboren, bij andere soorten meer dochters. De afwijking bleek inderdaad in het voordeel van sekse die de sociale positie van de ouders overneemt. Bij soorten met een hoog geboortecijfer wordt vooral de verdeling van de copulaties tussen de mannetjes bepaald door competitie. Bij soorten met een laag geboortecijfer wordt vooral verdeling van hulpbronnen tussen vrouwtjes bepaald door competitie. In het eerste geval blijken rang-hoge vrouwtjes vooral in zonen te investeren, in het tweede geval in dochters.

Sekseverhouding

Zie ook hoofdstuk 8, par. 4.2 en 11, par. 2.5.

Who is Who?

Een database met details over alle vips

Bij de mens is iets dergelijks aan de hand. In een Amerikaans onderzoek (Mackey en Coney, 1989) werd van 540 vrouwen die vermeld waren in 'Who is Who', nagegaan hoeveel zonen en dochters ze hadden gekregen. Deze vrouwen werden verdeeld in twee groepen. De eerste groep bestond uit de vrouwen die vanwege de maatschappelijke status van hun man waren opgenomen. De tweede groep bestond uit de vrouwen die hun status aan de eigen maatschappelijke carrière te danken hadden. Onder de kinderen van de vrouwen uit de eerste groep waren de zonen in de meerderheid en onder de kinderen van de vrouwen uit de tweede groep de dochters, dus precies zoals verwacht op grond van het apenonderzoek.

Kieskeurigheid

Zie par. 2.

*Secundaire geslachtskenmerken**Fisher-effect**Indicatoren*

Intraseksuele competitie kan leiden tot fitnesswinst voor de andere sekse zonder dat die hoeft te beschikken over een ingewikkeld mechanisme om te kiezen. De andere sekse hoeft alleen te wachten op de uitkomst van de competitie. *Kieskeurigheid* van de andere sekse kan die fitness verder verhogen. Als die kieskeurigheid alleen betrekking heeft op *secundaire geslachtskenmerken* die niet direct bijdragen aan de overleving, blijft het fitnessvoordeel voor de volgende generatie beperkt tot het bezit van de favoriete geslachtskenmerken. Dat is het geval wanneer de evolutie van die kenmerken volgens het *Fisher-effect* is verlopen. Wanneer de secundaire geslachtskenmerken kunnen worden beschouwd als *indicatoren*, zullen de nakomelingen van de geprefereerde partners ook hogere overlevingskansen hebben.

Partnerkeus kan ook invloed op de fitness van nakomelingen hebben zonder dat competitie of opvallende secundaire seksuele kenmerken daarbij een rol spelen. Het is goed mogelijk dat daarvoor tal van zeer verfijnde mechanismen bestaan. Het onderzoek dat in de inleiding van dit hoofdstuk werd besproken (MHC en geur) is daar een voorbeeld van. Daarbij ging het om een partnervoorkeur voor een type dat afwijkt van (of complementair is aan) het eigen type. Populatiegenetici noemen dit

Disassortatieve
paring

Assortatieve paring Zie par. 2.4.

disassortatieve paring. Als er een partnervoorkeur is voor het eigen type heet dat *assortatieve paring*. Dat gebeurt bijvoorbeeld bij *sympatrische soortsvorming*. Ook assortatieve paring voor bepaalde kenmerken kan leiden tot fitnesswinst voor de nakomelingen.

6 Samenvatting

Evolutie kan worden beïnvloed door *competitie* tussen seksegenoten en *kieskeurigheid* bij de partnerkeuze. Dit proces, dat in belangrijke mate gestuurd wordt door gedrag heet *seksuele selectie*. Er kan competitie zijn om de controle over *hulpbronnen*, bijvoorbeeld *territoria*, of om een hoge positie in de *sociale rangorde*. Voorwaarde voor succes is bijna altijd een goede *fysieke conditie*. Competitie betekent meestal *vechten*. De leden van de sekse waarin de competitie plaatsvindt, meestal de mannetjes, zijn vaak groter dan de leden van de andere sekse. Ze worden gekenmerkt door eigenschappen die de kans op het winnen van een gevecht vergroten (wapens en bescherming). De sterfte onder leden van de sekse met competitie is relatief hoog en deelname in de voortplanting begint relatief laat. Bij soorten met competitie komen soms niet-competitieve *alternatieve strategieën* voor (sluipen) of strategieën waarmee de risico's kunnen worden verminderd, zoals *spioneren*. Competitie kan ook gericht zijn op het vergroten van de bevruchtungskansen van het eigen *sperma*. Het wordt gekenmerkt door *bewaken* van het geïnsemineerde vrouwtje en het verrichten van *veel paringen*, vooral tijdens de korte periode van maximale vruchtbaarheid.

Seksuele dimorfie bestaat niet alleen uit eigenschappen die de kans op het winnen van een gevecht vergroten. Sommige eigenschappen bestaan dankzij de voorkeur van de leden van de andere sekse. Het kan daarbij gaan om een directe voorkeur, of een voorkeur die mede bepaald wordt door te *spioneren* bij interacties tussen anderen. Ze kunnen zijn ontstaan door het *Fisher-effect*, een voorkeur van vrouwtjes voor bepaalde typen mannetjes uit een variabele populatie. Een alternatieve hypothese daarvoor is de *handicap-hypothese*. Tegenwoordig worden de *secundaire seksuele kenmerken* die een rol spelen bij de partnerkeuze vooral gezien als *indicatoren voor fitness*. Ze kunnen informatie verschaffen over leeftijd, voedingstoestand en sociale stress van de drager en in het bijzonder over de belasting door *parasieten*. *Fluctuerende asymmetrie* van deze kenmerken wordt in verband gebracht met omgevingsstress tijdens de ontwikkeling van het individu. Variatie in secundaire seksuele kenmerken en paringsvoorkeuren kunnen leiden tot *sympatrische soortsvorming*.

De mate waarin intra-seksuele competitie en kieskeurigheid een rol spelen in het gedrag van een soort hangt in sterke mate samen met *ouderinvestering*. Dat wordt gedefinieerd als een afweging tussen actuele inspanningen in de verzorging van nakomelingen en de mogelijkheden om in de toekomst nog dergelijke inspanningen te leveren. Het tijds patroon en de mate, waarin door elke ouder geïnvesteerd is, bepalen wie als eerste vertrekt.

Rond 1990 zijn technieken ontwikkeld (eiwitelektroforese en DNA-fingerprinting) waarmee familierelaties tussen individuen, in het bijzonder *vaderschap*, ondubbelzinnig kunnen worden aangetoond. Uit onderzoek met deze technieken is gebleken dat bij soorten waarvan gedacht werd

dat ze monogaam zijn, heel frequent buitenechtelijke paringen (EPC's) plaatsvinden. De resultaten wijzen erop dat fitness een belangrijke rol speelt bij de keuze van buitenechtelijke partners. De potenties van deze technieken zijn geïllustreerd aan de hand van onderzoek aan de Java-aap. Vrouwtjes van deze soorten paren zeer frequent, ook in de periode dat ze niet vruchtbaar zijn, met alle mannetjes in de groep. Verreweg de meeste nakomelingen zijn echter van het mannetje met de hoogste sociale positie, en klaarblijkelijk een hoge fitness. Paringen met dat mannetje vinden vooral in de werkelijke vruchtbare periode plaats. Door te paren met de andere mannetjes wordt waarschijnlijk de kans op *infanticide* verkleind.

Seksuele selectie leidt meestal tot een relatief *hoge fitness* van de *nakomelingen* door betere overleving en/of doordat het gewilde partners zijn. In sommige gevallen – ook bij de mens – bestaan er relaties tussen de fitness van zonen of dochters en de fitness van ouders. Dan kan seksuele selectie ook consequenties hebben voor de *sekseverhouding* van de nakomelingen. Niet alleen competitie en partnerselectie op grond van secundaire seksuele kenmerken dragen bij aan de fitness van de nakomelingen, maar ook paringsvoorkeuren waarbij de seksuele kenmerken geen rol hoeven te spelen (*disassortatieve* of *assortatieve* paring).

Literatuur

- Andersson, M., *Sexual selection*. Princeton, NJ, Princeton University Press, 1994.
- Birkhead, T.R. and A.P. Møller, *Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences*. London, Academic Press, 1992.
- Birkhead, T.R. and A.P. Møller (eds), *Sperm competition and sexual selection*. London, Academic Press, 1998.
- Darwin, C.R., *The descent of man, and selection in relation to sex*. London, John Murray, 1871.
- Dietrich, V., T. Schmoll, W. Winkel, J.T. Epplen and T. Lubjuhn, 'Pair identity – an important factor concerning variation in extra-pair paternity in the coal tit (*Parus ater*)'. In: *Behaviour* 141, 2004.
- Fisher, R.A., *The genetical theory of natural selection*. Oxford, Oxford University Press, 1930.
- Hamilton, W.D. and M. Zuk, 'Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?' In: *Science* 218, 384-387, 1982.
- Mackey, W.C. and N. Coney, 'Human sex ratios as a function of the woman's psychodynamics – a preliminary study'. In: *Ethol. Sociobiol.* 8, 49-60, 1989.
- Milinski, M. and C. Wedekind, 'Evidence for MHC-correlated perfume preferences in humans'. In: *Behav. Ecol.* 12, 140-149, 2001.
- Møller, A.P., *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford, Oxford University Press, 1994.
- O'Donald, P., *Genetic models of sexual selection*. Cambridge, Cambridge University Press, 1980.
- Ruiter, J.R. de, G.J.J.M. Trommelen, A.G. Uiterlinden, R.D. Martin and J.A.R.A.M. van Hooff, 'Male social rank and reproductive success in wild long-tailed macaques'. In: Martin, R.D., A.F. Dickson and E.J. Wicking (eds), *Paternity in primates*. Basel, Karger, 175-191, 1992.

- Schaik, C.P. van and S.B. Hrdy, 'Intensity of local resource competition shapes the relationship between maternal rank and sex ratios at birth in cercopithecine primates'. In: *Am. Nat.* 138, 1555-1562, 1991.
- Trivers, R.L., 'Parental investment and sexual selection'. In: Campbell, B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man: 1871-1971*. London, Heinemann, 136-179, 1972.
- Wedekind, C., T. Seebeck, F. Bettens and A.J. Paepke, 'MHC-dependent mate preferences in humans'. In: *Proc. Roy. Soc., London B* 260, 245-249, 1995.
- Zahavi, A., 'Mate selection – a selection for a handicap'. In: *J. theor. Biol.* 53, 205-214, 1975.

Blok 6

Toepassingen

Toepassingen

1	Welzijn van dieren	296
1.1	Welzijn en stress	296
1.2	Natuurlijk gedrag	298
1.3	Kiezen van een leefomgeving	300
2	Gedragsproblemen bij huisdieren	300
3	Gedrag en natuurbeheer	302
4	Samenvatting	305

Literatuur	306
------------	-----

Toepassingen

In het gedenkwaardige jaar 2002 woonden in Nederland, naast de 16 miljoen mensen, nog zo'n honderdduizend paarden, anderhalf miljoen schapen en geiten, vier miljoen koeien, twaalf miljoen varkens en maar liefst honderd miljoen (!!) kippen. Er werd dan ook geroepen dat Nederland vol zat. Een deel van deze roepers wees vooral op menselijke migranten die in Nederland een veilig onderkomen zochten. Dat standpunt bleek dermate controversieel dat de aanvoerder van deze groep – Fortuyn – werd neergeschoten, vreemd genoeg niet door iemand uit de hoek van de migranten, maar door iemand die ook vond dat Nederland vol zat, maar dan met vee. Misschien was dat toeval. Duidelijk is wel dat de groep die zich compromisloos keerde tegen immigratie van mensen, weinig gemeen had met de groep die vond dat de omvang van de veestapel moest verminderen. De opvatting van de eerste groep schrijf ik vooral toe aan angst om er zelf economisch op achteruit te gaan. Een grote veestapel was geen probleem, want deze groep leefde in de veronderstelling dat de veestapel nog steeds aanzienlijk bijdraagt aan de economie. De opvatting van de tweede groep kwam voort uit ethische overwegingen over de aanvaardbaarheid van de huidige praktijken in de intensieve veehouderij. Men vond dat het *welzijn* van de betrokken dieren in het geding was. Door de recente uitbraken van *veeziekten* zoals varkenspest, gekke koeienziekte (BSE) en mond- en klauwzeer (MKZ), gevolgd door vogelpest in 2003, begonnen ook vele anderen te beseffen dat de *intensieve veehouderij* onaanvaardbare risico's met zich meebracht.

Welzijn

Veeziekten

Intensieve veehouderij

Moord is geen tolerabel middel om een meningsverschil te beslechten. Dat geldt al evenzeer voor het 'bevrijden' van proefdieren, pelsdieren en slachtdieren in de intensieve veehouderij. Bovendien zijn dit middelen die niet de effecten sorteren die beoogd waren. Toch zit Nederland overvol met vee. Dat blijkt in de eerste plaats uit de *voedselproductie* in Nederland, die volstrekt onvoldoende is om die veestapel in leven te houden. Er worden gigantische hoeveelheden soja en tapioca ingevoerd om dat tekort te dekken. Elders in de wereld heeft dat tot overexploitatie van landbouwgronden geleid en tot gebrek. In de tweede plaats produceert deze veestapel een kolossale mestberg die geleid heeft tot ernstige *milieuproblemen*. In de derde plaats hebben veedichtheid en veetransporten Nederland bijzonder kwetsbaar gemaakt voor *epidemieën van veeziekten*. In de vierde plaats is de *economische betekenis* van de veehouderij marginaal, minder dan 1% van het bruto binnenlands product, en wellicht negatief wanneer de maatschappelijke kosten door milieu-problemen en epidemieën worden ingecalculeerd.

Voedselproductie

*Milieuproblemen
Epidemieën van veeziekten*

Economische betekenis

Dat zijn spijkerharde argumenten om de veehouderij in Nederland anders te organiseren met minder dieren en minder transporten. Dat eerste gebeurt al een klein beetje, maar verre van voldoende, het tweede nauwelijks. Er is ook aandacht voor de *wijze waarop dieren gehuisvest worden*. Het accent ligt daarbij op het verminderen van de milieuoverlast. Mest en urine worden, waar mogelijk, opgevangen, de dieren worden gehouden in emissiearme stallen met zoveel mogelijk individuen per

Huisvesting

Ongewenst gedrag	vierkante meter en een bedenkelijke eigen atmosfeer. Zelfs koeien komen nauwelijks buiten. Slachtdieren worden gefokt op een zo hoog mogelijk rendement, om met zo weinig mogelijk voedsel in een zo kort mogelijke tijd zo veel mogelijk vlees produceren. Zo kan in zes weken tijd van 6 kg voer ongeveer 1 kg kippenvlees worden geproduceerd, of in zes maanden tijd van 3 kg voer ongeveer 1 kg varkensvlees. Onder die omstandigheden pikken sommige kippen anderen de veren uit het lijf, bijten varkens elkaar de staarten af en zuigen jonge stieren bij elkaar urine. Dat gedrag is <i>ongewenst</i> , alleen al omdat het schade veroorzaakt en de productie verlaagt. Kort geschetst is dit het probleem waarbij de agro-industrie de gedragsbiologie om hulp vroeg voor een oplossing, zo mogelijk binnen de bestaande kaders van productie-efficiëntie en individuele ruimte. Tegelijkertijd begon ook de buitenwacht zich af te vragen of de huisvesting van ons vee wel 'diervriendelijk' is. Deze 'outsiders' droegen de gedragsbiologen op het ' <i>welzijn</i> ' van de veestapel te verbeteren. Probleemgedrag en welzijn zijn belangrijke richtingen geworden van de toegepaste gedragsbiologie. Het zijn ook richtingen met een bijna onmogelijke taak. Binnen de kaders van productie-efficiëntie en individuele ruimte kunnen nauwelijks oplossingen worden gevonden voor ongewenst gedrag, zoals verenpikken bij kippen. Verder is het begrip ' <i>welzijn</i> ' voor een natuurwetenschapper nauwelijks hanteerbaar. Het hoort wellicht meer thuis in de <i>ethiek</i> . Het is de vraag of het ' <i>welzijn</i> ' van een dier wel op een objectieve manier gemeten kan worden en of het ' <i>welzijn</i> ' waar men de mond vol van heeft, meer betrekking heeft op wat wij als mens acceptabel vinden voor dieren.
Welzijn	
Ethiek	

1 Welzijn van dieren

definitie

Welzijn wordt omschreven als: 'goede lichamelijke en geestelijke gezondheid, thans met name in toepassing op het zich welbevinden in onstofelijk opzicht' (Grote Van Dale, 13de uitgave). Dat is een omschrijving waarmee men een oordeel kan vellen over het eigen welzijn, vooral wanneer daar wisselingen in voorkomen. Die omschrijving is ook redelijk bruikbaar om het welzijn van andere mensen vast te stellen als men die daarover heeft kunnen ondervragen, maar bij dieren raakt men in de problemen. Er zijn diverse mogelijkheden om deze problemen te omzeilen:

- Men zou kunnen zoeken naar fysiologische toestanden en patronen in het gedrag die welzijn bij de mens kenmerken en die ook bij dieren kunnen worden gevonden.
- Men zou kunnen kijken naar de mogelijkheden voor een dier om het natuurlijke gedrag uit te voeren.
- Men zou een dier kunnen laten kiezen.

1.1 WELZIJN EN STRESS

Sommige mensen voelen zich het prettigst in een voorspelbare omgeving, waarin ze controle hebben over de effecten van hun eigen gedrag. Onder dergelijke omstandigheden is de fysiologische machinerie meestal in balans. Het is echter onwaarschijnlijk dat dit de universele toestand van welzijn is. Veel mensen hebben zo af en toe een uitdaging nodig, een omgeving waarin ze de effecten van hun gedrag (even) niet in de hand hebben, maar waarin ze die controle wel weer terug proberen te krijgen. De fysiologische machinerie is dan gedurende korte of langere tijd uit balans. Er is een toestand van 'alle hens aan dek', van (meestal tijdelijke) stress.

Stress

Stressor

Adrenaline

medulla = merg
adren = bijnier

ACTH

Corticosteroiden

ACTH =
adrenocorticotroop
hormoon

cortex = schors

Acute stress

Chronische stress

Zie ook de regel-
kring in
hoofdstuk 2, par. 3.

Tic

Gezondheid

Stress wordt veroorzaakt door allerlei verstoringen van buiten het organisme. Bij de mens kan dat een ruzie zijn, een onplezierige ontmoeting, maar ook een wespensteek, een file die een automobilist een uur vertraging oplevert, of een verwonding of infectie. Vooral bij dieren leiden ook extreme weersveranderingen en het verschijnen van een predator tot stress. Deze externe veroorzakers worden ook wel *stressoren* genoemd. Stress wordt gekenmerkt door een groot aantal fysiologische gevolgen. Enkele seconden na de inwerking van een stressor, wordt door de *medulla* van de bijniere het hormoon adrenaline afgegeven en door de hypofyse het hormoon ACTH. *Adrenaline* verhoogt de hartactiviteit, de bloeddruk, de waakzaamheid en de beschikbaarheid van bloedsuikers, versnelt de ademhaling en stopt de spijsvertering. *ACTH* zet de *cortex* van de bijniere aan tot de afgifte van *corticosteroiden*. Dat gebeurt binnen enkele minuten na de inwerking van de stressor. De corticosteroiden hebben onder meer effecten op de water- en mineralenhuishouding en op de beschikbaarheid van aminozuren. De fysiologische effecten van *acute stress* verdwijnen meestal snel, soms binnen het uur, vooral als het om stressoren gaat die vaker voorkomen. *Chronische stress* duurt veel langer: dagen, weken, maanden en soms jaren. Chronische stress leidt tot ernstige gedragsstoornissen. Mensen kunnen bijvoorbeeld onder dergelijke omstandigheden bepaalde '*tics*' ontwikkelen. Chronische stress kan ook schadelijke gevolgen hebben voor de *gezondheid*, zoals overspanning, een verminderde werking van het immuunsysteem, infarcten en kanker.

Acute stress is een natuurlijk verschijnsel waarmee elk organisme regelmatig wordt geconfronteerd. Door de stress is het dier voorbereid op de gevolgen van bedreigingen van buiten, en leert het ook om te gaan met regelmatig terugkerende gevaren. Zo draagt stress als gevolg van infecties bijvoorbeeld bij aan een optimale ontwikkeling van het immuunsysteem. Chronische stress is problematischer. Het kan ontstaan bij dieren en mensen, bijvoorbeeld gekoppeld aan bepaalde levensfasen, zoals migratie en rui bij vogels, puberteit en overgang bij mensen, zelden bij alle leden van een populatie. Individuen die onder zware sociale druk staan, bijvoorbeeld de laagst geplaatsten in een rangorde, en individuen die op een andere wijze ernstig gehinderd worden in hun natuurlijke gedrag zijn extra gevoelig voor chronische stress, ook mensen. Acute stress hoeft geen nadelige gevolgen te hebben voor het welzijn op langere termijn, chronische stress heeft dat dikwijls wel.

Conversiefactoren

Stress vraagt een volledige inzet van het lichaam en is daarom nauwelijks verenigbaar met groei en voortplanting. Stress is daarom ongewenst in de intensieve veehouderij waar bijna alles draait om *conversiefactoren*: het aantal kilo's voer dat nodig is voor de productie van één kilo vlees. Vergeleken met dieren in een natuurlijke omgeving is die conversie ongelofelijk efficiënt. Het ligt dan ook voor de hand om te denken dat dieren in de intensieve veehouderij weinig beïnvloed worden door stress. Dat klopt slechts gedeeltelijk. Tijdens de periode van productie van vlees, melk of eieren wordt acute stress inderdaad zo veel mogelijk vermeden. De dieren worden gehouden bij een voor hen aangenaam klimaat in een voorspelbare omgeving met voldoende water en voer. Met preventieve antibiotica worden bacteriële infecties buiten gehouden. Het vermijden van acute stress heeft echter tot gevolg dat het dier totaal onvoorbereid is op veranderingen in de omgeving. Het ontwikkelt bijvoorbeeld ook geen goed immuunsysteem en loopt grote risico's bij de uitbraak van veeziektes. Als er uiteindelijk toch een substantiële verandering in de

Stereotypieën	Littekens van chronische stress	omgeving plaatsvindt, kan een hevige acute stressreactie worden verwacht. Dat gebeurt bijvoorbeeld bij het transport. Dat kan langdurig en bijzonder traumatisch zijn. Daarbij kan zelfs een aanmerkelijk deel van de dieren op weg naar het slachthuis sterven. De omstandigheden waaronder de dieren worden gehouden (weinig ruimte, roostervloeren, enzovoorts) bieden weinig mogelijkheden voor het uitvoeren van het natuurlijke gedrag. Daardoor kan zich wel chronische stress ontwikkelen. Dat gebeurt in beperkte mate. Bij de selectie van productierassen wordt dat zo veel mogelijk voorkómen. Immers, stress zou de conversie nadelig beïnvloeden. Wel ontwikkelen deze dieren gestoord gedrag, waarvan 'stereotypieën' de meest typische voorbeelden zijn. Daarbij gaat het om het verenpikken bij kippen, staartbijten bij varkens, en allerlei ongewenste vormen van zuigen bij kalveren. Maatregelen, zoals het kappen van de snavel bij kippen of het knippen van hoektanden en staarten bij biggen, beperken de schade enigszins, maar nemen de oorzaak niet weg. Deze stereotypieën kunnen worden beschouwd als <i>littekens van chronische stress</i> (Wiepkema, 1993). Door de uitvoering van die handelingen kan de mate van stress tot een enigszins aanvaardbaar niveau worden teruggebracht. Stereotypieën blijven echter wel indicatoren voor schrijnende omstandigheden.
Leefgebied		1.2 NATUURLIJK GEDRAG Door mensen gehouden dieren worden meestal beperkt in het uitvoeren van hun natuurlijke gedrag (zie bijvoorbeeld Jensen, 2002). Bijvoorbeeld, een beer in een ouderwetse berenkuil had daar een <i>leefgebied</i> (enkele tientallen vierkante meters) dat in geen verhouding stond tot het leefgebied van een vrij levende beer (honderden vierkante kilometers). De beer had minder mogelijkheden om de omgeving te exploreren, hoefde geen voedsel te zoeken, en kreeg een beperkte sociale omgeving en veel toeschouwers opgedrongen. Dergelijke beren overleefden dankzij hun stereotypieën: wiegen voor een publiek dat dankbaar snoepjes en nootjes in de kuil wierp.
Persoonlijk vloeroppervlak		Dieren in de intensieve veehouderij zijn niet beter af. Hun ruimte stelt nog minder voor dan de kuil van de beer. Een mestvarken van 100 kg moet genoeg nemen met een <i>persoonlijk vloeroppervlak</i> van 1 m². Op een zelfde vloeroppervlak worden ongeveer 20 mest- of legkippen gehuisvest. Vergeleken daarmee leven melkkoeien in een paradijs, tenminste als ze nog naar buiten mogen. Overigens werden ook die melkkoeien tot enkele tientallen jaren geleden ernstig beperkt in hun bewegingsvrijheid. Ze stonden toen meestal de hele winter aangebonden op een persoonlijk vloeroppervlak van 2 tot 3 m².
Roostervloeren	Zie ook het onderdeel 'kippen' onder 'observaties' in het elektronische werkboek.	Vanwege de hygiëne worden onze landbouwhuisdieren dikwijls gehouden op kale beton- of <i>roostervloeren</i>. Kippen kunnen onder dergelijke omstandigheden bijvoorbeeld geen stofbad nemen, waarbij zand of stof door pikken, krabben en flapperen met de vleugels tussen de veren wordt gebracht. Dat gedrag is van grote betekenis voor het onderhoud van het verenkleed. Varkens kunnen onder dergelijke omstandigheden niet wroeten, een gedrag waarmee de bodem geëxploreerd wordt en waartoe ieder varken een bijna onweerstaanbare aandrang heeft. Roostervloeren veroorzaken verder nogal wat schade aan de poten van varkens en koeien.

Sociale gedrag

Het *sociale gedrag* van de dieren op de boerderij heeft weinig gemeen met dat van hun wilde verwanten. De kalveren van melkkoeien worden onmiddellijk bij de moeder weggehaald, kuikens worden geboren in een broedmachine en biggen worden op een leeftijd van vier weken gespeend. Koeien lopen weliswaar in een kudde, maar worden in grote meerderheid kunstmatig geïnsemineerd en ervaren dus nooit de dekking door een stier. Legkippen zitten met z'n drieën of vieren in een kleine kooi of met vele duizenden in een grote schuur. Ook deze laatste omstandigheden zijn sociaal gezien nogal hachelijk. Bij vrij levende kippen verdedigt een haan een harem met een stuk of vijftien hennen. Tussen die hennen bestaat een lineaire dominantiehiërarchie, die gebaseerd is op de uitkomst van enkele gevechten en individuele herkenning. Dat wordt nogal problematisch in een schuur met duizenden lotgenoten.

*Natuurlijk gedrag
richtinggevend
perspectief*

De notitie is te vinden bij het onderdeel 'eindopdracht' in het elektronische werkboek.

In het huidige welzijnsbeleid wordt natuurlijk gedrag als richtinggevend perspectief beschouwd (Ministerie van LNV, 2002). Daarin 'zijn dieren vrij – van dorst, honger en onjuiste voeding; – van fysiek en fysiologisch ongerief; – van pijn, verwondingen en ziektes; – van angst en chronische stress om zo hun natuurlijke (soorteigen) gedrag te vertonen.

...

Binnen 10 tot 20 jaar moet de veehouderij en de houderij van gezelschapsdieren zijn omgebogen in de richting van het perspectief van het soorteigen gedrag. Het houderijsysteem is daarbij aangepast aan het dier in plaats van dat het dier aan het houderijsysteem is aangepast.'

Niettemin zijn voor dieren in de veehouderij, maar ook, in wat mindere mate, voor dieren in dierentuinen en circussen, de mogelijkheden om natuurlijk gedrag te vertonen ernstig belemmerd. Datzelfde geldt voor paarden die alleen met ruiters buiten de stal komen, voor honden en katten op flatjes, kanaries, cavia's, hamsters, konijnen en woestijnratten in veel te kleine kooitjes en goudvissen in kommen. Voor apen en andere exoten, tenslotte, is de huiselijke omgeving in vrijwel geen enkel opzicht geschikt om hun natuurlijke gedrag uit te voeren.

*Domesticatie
Relatie met de mens*

Voor veel katten en honden en sommige paarden geldt een wat ander verhaal. Dat hangt samen met de lange periode van *domesticatie* die ze achter de rug hebben en (vooral voor hond en paard) de speciale *relatie* die ze *met de mens* hebben opgebouwd. Katten hebben een geschiedenis van tenminste 6000 jaar domesticatie achter de rug, honden van tenminste 14000 jaar en paarden van tenminste 8000 jaar.

Katten

Katten leiden, voor zover ze min of meer vrij in en uit kunnen lopen, een bestaan dat in veel opzichten overeenkomt met dat van hun wilde verwanten. Zij kunnen daarbij een indrukwekkend netwerk van sociale relaties met soortgenoten in hun omgeving onderhouden. Ook de baas van de kat en de overige gezinsleden, kunnen een plaats in dat netwerk krijgen, als de leverancier van voedsel, maar ook als ontvanger van buitgemaakte prooien.

Honden

Veel meer dan bij de kat wordt het contact met soortgenoten bij de *hond* gecontroleerd door de baas, die dan ook een belangrijke plaats inneemt in het relatienetwerk van de hond, vaak die van roedelleider. De relatie

tussen hond en baas (en andere gezinsleden) is sterk doordat ze gezamenlijk naar buiten treden. Daarbij lag vroeger het accent op de jacht, het hoeden van een kudde of het bewaken van een erf. Tegenwoordig gaat het in de eerste plaats om het gezelschap.

Paarden

Het *paard* vormde vanouds een ‘span’ met alleen de baas of met één of meer andere paarden en hun baas. Samen werd getrokken of gedragen. De baas was daarbij de leidinggevende en vervulde een rol die vergelijkbaar is met die van de leidster van een kudde paarden, waarin een strakke dominantiehierarchie wordt gehandhaafd.

1.3 KIEZEN VAN EEN LEEFOMGEVING

Keuzeproeven

Bij het zoeken naar de omstandigheden waaronder een dier zich het beste thuis voelt, maakt men soms gebruik van *keuzeproeven*. Biggen krijgen dan bijvoorbeeld een hok met twee compartimenten, één met een roostervloer en één met een betonnen vloer met stro. De waarnemer scoort hoe lang de dieren in beide afdelingen doorbrengen en dikwijls ook welk begeleidend gedrag daarbij wordt vertoond. Kippen zouden de keuze kunnen krijgen uit een hok met een roostervloer, een hok met een vloer met stro, en een hok met een vloer met turfstrooisel. Niet alleen de kenmerken van een hok of stal kunnen zo worden onderzocht, maar ook de sociale situatie: een omgeving waarin soortgenoten op elkaar gepropt zitten of een omgeving met meer individuele ruimte. De uitkomsten van dergelijke proeven wijzen er op dat dieren zelden ‘vrijwillig’ kiezen voor de omstandigheden die in de intensieve veehouderij gebruikelijk zijn.

Conditioneren Anticiperen

Zie hoofdstuk 6,
par. 1.1.

Voor het meten van een voorkeur zijn ook andere methoden in zwang geraakt. Een dier kan worden geleerd dat het enige tijd na een bepaald signaal, bijvoorbeeld een bel, naar een andere omgeving wordt overgeplaatst. In de loop van de trainingsperiode gaat het dan anticiperen op die overplaatsing. Dat is een vorm van *klassiek conditioneren*, dus volgens Pavlov. De wijze waarop het dier *anticipeert* hangt af van de omgeving waarin het geplaatst wordt. Op een aangename omgeving, voor een mannetje bijvoorbeeld een omgeving met een paringsbereid vrouwtje, wordt heel anders geanticipeerd dan op een onaangename omgeving. Een onaangename omgeving zou kunnen bestaan uit een ruimte waarin een veel sterkere tegenstander de baas is of een ruimte waarin het een (zwakke) elektrische schok krijgt. Op een overplaatsing van een omgeving met erg weinig prikkels naar een omgeving met meer prikkels wordt in het algemeen geanticipeerd met gedrag dat kenmerkend is voor overplaatsingen naar een aangename omgeving. Een *verrijkte omgeving* lijkt daarom een positieve bijdrage te kunnen leveren aan het welzijn van een dier. Voor dieren in de (intensieve) veehouderij zou dat bijvoorbeeld bereikt kunnen worden met (1) sociaal contact, (2) compartimentering van de huisvesting in rust- en scharrelgedeeltes, (3) mogelijkheden om naar buiten te gaan, en (4) het moeten verrichten van ‘werk’ om aan de kost te komen.

Verrijkte omgeving

2 Gedragsproblemen bij huisdieren

Ongewenst gedrag

Problematisch voor eigenaar

Veel huis- en gezelschapsdieren vertonen *ongewenst gedrag*. Daarbij moet een onderscheid worden gemaakt tussen twee typen: (1) gedrag dat niet wordt gewenst door de *eigenaar* maar geen problemen oplevert voor het dier, en (2) gedrag dat samenhangt met *chronische stress* en dus proble-

Problematisch voor
dier

matisch is voor het dier zelf. Voorbeelden van het eerste type zijn krabben aan meubels door katten en 'overmatig' blaffen van honden. Voorbeelden van het tweede type zijn 'onhandelbaarheid' van honden en 'kribbebijten' (het eindeloos knagen aan een paal of plank) door paarden. Gedragsbiologen spelen steeds vaker een rol bij het oplossen van beide typen problemen.

Alternatieven

Beperking invloed
prikkelers

Wanneer het gaat om gedragingen die niet gewenst worden door de eigenaar, maar die voor het dier zelf onschadelijk zijn, is het soms mogelijk om een bevredigende oplossing te vinden. Een kat die aan meubels krabt zou bijvoorbeeld op andere gedachten gebracht kunnen worden door het aanbieden van een *alternatief*, een aantrekkelijker prikkel, zoals een krabpaal. Het krabben blijft, maar de meubels worden gespaard. Een overmatig blaffende hond kan soms getemperd worden door het dier zoveel mogelijk *buiten de invloedssfeer* te brengen *van de prikkels* die dat blaffen opwekken. Beruchte prikkels zijn bijvoorbeeld de deurbel, de postbode en andere bezoekers aan de voordeur. Wanneer hal en voordeur buiten het leefgebied van de hond worden gehouden, en het dier via een andere route naar buiten kan, is het mogelijk dat het blaffen vermindert. Een andere mogelijkheid is *gedragstherapie*, waarbij het dier via consequent belonen en/of straffen een ander gedrag wordt aangeleerd. De mogelijkheden daartoe bestaan, maar zijn zeker niet uitputtend. Dikwijls is het niet mogelijk om een oplossing te vinden waarbij de relatie tussen gezelschapsdier en baas kan voortbestaan. Het gedragsprobleem blijkt dan te berusten op het *niet bij elkaar passen* van gezelschapsdier en baas, net zoals dat tussen menselijke partners voor kan komen. De enige zinnige oplossing is dan zoeken naar een beter passende baas en de relatie te verbreken.

Gedragstherapie

Relatie dier-baas

Chronische stress
Beperkingen
natuurlijk gedrag

Zoals al eerder opgemerkt, kunnen gedragsproblemen ook uitingen zijn van *chronische stress*. Dat kan ontstaan door *beperkingen* in het uitvoeren van het *natuurlijke gedrag*. Bijvoorbeeld, een paard dat langdurig in een stal gehuisvest is, tweemaal daags gevoerd wordt en nauwelijks interactie heeft met soortgenoten, kan in een toestand van chronische stress geraken en als gevolg daarvan stereotypieën ontwikkelen. De beste remedie is in dat geval meer mogelijkheden te bieden voor het vertonen van natuurlijk gedrag, dus vaker in de wei, langdurig grazen, meer contact met soortgenoten. Rassen die in de loop van vele eeuwen door selectie door de mens zijn ontstaan, hebben gedragskenmerken die niet noodzakelijkerwijs overeen hoeven te komen met die van de voorouder-soort. Ook die *raskenmerken* kunnen worden beschouwd als natuurlijk gedrag (zie bijvoorbeeld: Miklósi e.a., 2004). De kenmerken waarop is geselecteerd, bij honden met name de geschiktheid voor de jacht en voor het bewaken van vee of erf, passen lang niet altijd bij de levenswijze die deze dieren thans krijgen aangeboden. Ook dat kan een bron zijn voor chronische stress.

Raskenmerken

Het artikel is te vinden bij het onderdeel 'eindopdracht' in het elektronische werkboek.

Opvoeding of
training

Niet consequent

In veel gevallen ontstaat chronische stress ook door verschillen tussen het verwachtingspatroon van het dier en de werkelijke prikkel situatie (Wiepkema, 1993). Vooral bij honden en paarden kan dat het gevolg zijn van een tekortschietende *opvoeding of training* waarbij *niet consequent* beloond of gestraft is. Daarnaast kunnen sommige typen straf bijzonder traumatische effecten hebben. Een berucht voorbeeld daarvan is de halsband die soms voor honden wordt gebuikt om op afstand een schokje (of schok) toe te dienen om ongewenst gedrag, bijvoorbeeld

weglopen, te voorkómen. Belonen en straffen zijn voor een hond (net zoals voor onszelf) meestal sociale gebeurtenissen. Bij een ‘remote controlled’ halsband is dat sociale aspect onduidelijk. Verder is de aard van de strafprikkel moeilijk te plaatsen in een niet-sociale context. Daarom kan deze straf leiden tot ernstige psychische schade.

Veranderde relaties

Chronische stress kan ook het gevolg zijn van *veranderde relaties*. Dat kan een scheiding zijn van soortgenoten, een langdurige of frequente afwezigheid van de baas, een nieuwe baas, of een veranderde gezins-situatie. Gedragsproblemen met honden blijken bijvoorbeeld nogal eens voor te komen nadat er kinderen zijn geboren in gezinnen waar de hond aanvankelijk op de eerste plaats stond. Dergelijke problemen zijn lang niet altijd op een bevredigende manier op te lossen.

Stereotypieën

Chronische stress kan bij paarden ‘kribbebijten’, schuren en andere *stereotypieën* veroorzaken en in sommige gevallen ‘onhandelbaarheid’. Bij honden ontstaan vooral problemen doordat ze ‘vals’ kunnen worden. Dan kan, vooral naar kinderen, een vorm van *dominantieagressie* zijn. In de meeste gevallen echter, lijkt het bij valsheid om *defensieve agressie* te gaan, dus door angst. De problemen kunnen lang niet altijd worden opgelost. Vooral wanneer het om ernstige problemen gaat, die maanden- of jarenlang zijn genegeerd, zijn de kansen op voldoende verbetering bijzonder klein. In dergelijke gevallen wordt meestal euthanasie toegepast. Bij een behandeling is het gewenst om de oorzaken van stress weg te nemen. Dikwijls houdt dat in dat het ‘vertrouwen’ van het dier in zijn omgeving moet worden hersteld. Het *verwachtingspatroon* van het dier moet weer gaan sporen met de *werkelijke prikkelsituatie*. Dat kan soms door middel van gedragstherapie waarbij het gewenste gedrag zeer consequent *bekrachtigd* wordt.

Dominantie-agressie

Defensieve agressie

Verwachtingspatroon = werkelijke prikkelsituatie Bekrachtiging

Zie hoofdstuk 6, par. 1.2.

3 Gedrag en natuurbeheer

Kennis over gedrag is onontbeerlijk bij het doelmatig beschermen en beheren van populaties van dieren en ecosystemen (bijvoorbeeld Clemmons en Buchholtz, 1997; Sutherland, 2004). Het kan daarbij gaan om bestaande populaties, maar ook om populaties die opnieuw geïntroduceerd zijn in een bepaald gebied. Men zal bijvoorbeeld moeten weten *hoeveel ruimte een individu nodig heeft*, en welke eisen het aan die omgeving stelt. Niet alle dieren brengen hun hele leven in hetzelfde gebied door. Sommige soorten *migreren* tussen gebieden. Elk van die gebieden vervult een essentiële rol in de levenscyclus van een individu. Het kan bijvoorbeeld gebieden hebben om zich voort te planten, op te groeien en te overwinteren. Vaak gaat het dus maar voor een deel om de eisen die aan een simpele omgeving kunnen worden gesteld. De omgeving kan bijzonder complex zijn en bestaan uit talrijke deelomgevingen én uit een migratieroute. Tenslotte is ook inzicht in de omvang en samenstelling van de *populatie* nodig om duurzaam te kunnen voortbestaan.

Individuele ruimte

Migratie

Populaties

Verspreiding en hoeveelheid hulpbronnen

Grootte Plaats in de voedselketen

De ruimte die een dier nodig heeft hangt vooral af van de *verspreiding* van de hulpbronnen, zoals voedsel, en van de *hoeveelheid hulpbronnen* die het nodig heeft. De benodigde ruimte neemt in het algemeen toe naarmate een dier *groter* is en naarmate het een hogere plaats in de *voedselketen* inneemt. Bijvoorbeeld, in de reeks van plantenetende dieren – veldmuis, konijn, ree, eland en wisent – neemt de vraag om ruimte toe. Datzelfde geldt voor de reeks van vleesetende dieren: wezel, bunzing, vos, wolf, beer. De bunzing, die ongeveer even groot is als het konijn,

<i>Specialisatie</i>	Zie hoofdstuk 10, par. 4.3 en figuur 10.8.	heeft meer ruimte nodig dan dat konijn omdat de bunzing hoger in de voedselketen staat: het konijn graast en de bunzing vangt levende prooien. De overwegend vleesetende wolf, die kleiner is dan de planten-etende eland, heeft zelfs méér ruimte nodig dan de eland. De hoeveelheid benodigde ruimte hangt ook af van de mate van <i>specialisatie</i> van de soort. Een voorbeeld is de reuzenpanda die alleen de spruiten van een beperkt aantal soorten bamboe eet of de jacobsvlinder die z'n eieren alleen op het <i>jacobskruiskruid</i> legt.
<i>Internationale regelgeving</i>	Zie cursus Milieu-problemen en duurzame ontwikkeling, hoofdstuk 10.	Bescherming en beheer van soorten en populaties wordt een stuk ingewikkelder wanneer het om migrerende soorten gaat. Migratie gaat dikwijls over grote afstanden en kan leiden tot het overschrijden van nationale grenzen. De nationale regelgeving schiet dan tekort. Vandaar dat er behoefte ontstond aan <i>internationale regelgeving</i>; daarom werd in 1948 de International Union for the Protection of Nature (IUPN) opgericht. Daaruit ontstond in 1990 de IUCN – <i>The World Conservation Union</i>, een overlegplatform voor landelijke overheden en niet-gouvernementele organisaties (NGO's). Sinds 1999 is de IUCN waarnemer bij de Algemene Vergadering van de Verenigde Naties.
<i>Knelpunten</i>	Zie hoofdstuk 8, par. 3.2.	Voor een succesvol beheer is het niet alleen nodig om uit te zoeken via welke route populaties migreren, maar ook hoe de dieren onderweg aan de kost komen, wat de <i>knelpunten</i> zijn, en of er alternatieven gevonden kunnen worden. Er blijken talrijke knelpunten te bestaan. Bijvoorbeeld, de trekroutes van veel vogelsoorten over Frankrijk en Italië eisen veel slachtoffers omdat daar bijna alles wat vliegt wordt bejaagd. Ook de bouw van stuwen en stuwdammen vormt een ernstige bedreiging voor vissoorten (bijvoorbeeld zalm en steur) die bovenstrooms paaien. De <i>kleine zwaan</i> broedt in de Pechora Delta in noordelijk Rusland en op het zuiden van Nova Zembla. De migratieroute daarheen leidt via verschillende stopplaatsen, waaronder de Witte Zee waar de zwanen hun reserves moeten aanvullen voor het vervolg van de reis. Ze voeden zich bijna uitsluitend met de knolletjes van kamfonteinkruid. Aantasting van die hulpbron kan grote gevolgen hebben voor de zwanenpopulatie. Alternatieven zijn er nauwelijks. In het Nederlandse waddengebied zijn de kokkels dikwijls in het nieuws geweest. Zij vormen een belangrijke voedselbron voor scholeksters, eidereenden en kanoetstrandlopers. Kokkels werden commercieel en niet duurzaam bevestigd op een wijze die zowel wadbodem als vogelpopulaties ernstig aantastte. Kanoetstrandlopers die langs de Noord Amerikaanse kust migreren hebben een belangrijke stopplaats in de Delaware Bay, aan de oostkust, een paar honderd kilometer ten zuiden van New York. Dat gebeurt rond het tijdstip dat degenkrabben daar massaal op het strand kruipen om eieren te leggen. De eieren van die degenkrabben vormen een belangrijke hulpbron voor de kanoetstrandlopers om hun reserves aan te vullen. Inmiddels zijn de degenkrabben en hun eieren ook door mensen ontdekt en worden ze commercieel en niet duurzaam geëxploiteerd. Degenkrab en kanoetstrandloper dreigen de slachtoffers te worden.
<i>Sociale gedrag</i> <i>Ontmoeting</i> <i>Voortplantings-eenheden</i> <i>Sociale organisatie</i>	Zie hoofdstuk 8, par. 3.2.	Inzicht in de levensvatbaarheid van populaties van dieren berust in belangrijke mate op kennis van hun <i>sociale gedrag</i>. Het is belangrijk om het verband te kennen tussen de kans op een <i>ontmoeting</i> en de afstand tussen potentiële partners. De grootte van <i>voortplantingseenheden</i>, bijvoorbeeld familiegroepen of kolonies, kan ook beslissend zijn voor het voortbestaan van een populatie. Van belang zijn verder de <i>sociale organisatie</i>

<i>Filopatrie</i> <i>Erfelijke variatie</i>	Zie hoofdstuk 5, par. 3 en 1.3.	(monogamie, harems, leks, enzovoorts) , de mate waarin jonge dieren kunnen blijven in de groep waarin ze geboren zijn (<i>filopatrie</i>) kunnen blijven en de handhaving van <i>erfelijke variatie</i> in gedrag zoals de <i>persoonlijkheidstypen</i> bij kemphanen, krekels, muizen, ratten en koolmezen.
<i>Grote grazers</i>	De notitie over grote grazers is te vinden bij het onderdeel 'eindopdracht' in het elektronische werkboek. liksteen = aan hek opgehangen zoutklomp	Bij het beheer van natuur worden ook dieren als middel gebruikt om bepaalde doelen te bereiken. Het gaat daarbij vooral om de inzet van <i>grote grazers</i> : schapen, geiten, runderen en paarden. Soms worden daarvoor rassen gebruikt die in veel opzichten overeenkomen met de oorspronkelijke wilde voorouders die in het gebied hebben geleefd, bijvoorbeeld Heckrunderen, Schotse Hooglanders en konikpaarden. Soms worden ook rassen ingezet die daar uiterlijk van afwijken, maar die meestal wel het gehele jaar in het gebied kunnen blijven. Ze worden dan – in zekere zin – onderdeel van het ecosysteem. De overheid beschouwt deze dieren in de meeste gevallen als vee en het beheer ervan zal bijna steeds in overeenstemming moeten zijn met de eisen die in de veehouderij gelden. Dat betekent bijvoorbeeld dat ze geïdentificeerd moeten kunnen worden door middel van oormerken of elektronische chips. Ze moeten – in geval van voedselschaarste – worden bijgevoerd en hebben toegang tot likstenen. Veterinaire zorg moet worden gegeven wanneer dat nodig is. Alleen als het gaat om dieren in erg grote natuurgebieden, zoals de Oostvaardersplassen, kan (gedeeltelijke) ontheffing worden verleend (Ministerie van LNV, 2000). Gedragsonderzoek aan de grote grazers is belangrijk om twee redenen: (1) de <i>effecten</i> van hun aanwezigheid op de natuur, en (2) de mogelijkheden om kuddes <i>duurzaam</i> in te zetten.
<i>Effecten</i>		Begrazing leidt meestal tot meer variatie in een gebied doordat sommige delen zwaarder begraasd worden dan andere, er op sommige plekken wordt gewroet en omdat mest en urine dikwijls op speciale plekken wordt gedeponeerd. Dat laatste leidt tot lokale verrijking met nutriënten, en daardoor soms tot een compleet andere plantengroei. De vegetatieontwikkeling hangt sterk samen met de intensiteit van de begrazing. In de meeste natuurgebieden wordt de begrazingsdruk daarom gereguleerd door dieren af of aan te voeren.
<i>Sociaal gedrag</i>		Grazers hebben bijna altijd een sociale organisatie waarin één mannetje (stier, ram of hengst) een grote harem verdedigt. Samen vormen ze een grote kudde van tientallen individuen. De leiding van die kudde hoeft niet te berusten bij dat mannetje. De plaats waar gegraasd gaat worden kan worden bepaald door één of meer vrouwtjes in de kudde. De harembezitter heeft wel grote invloed op de samenstelling van de kudde doordat adolescente mannetjes uit de groep worden gejaagd. De jonge mannetjes vormen samen weer kleinere 'vrijgezellenkuddes'. Een oudere man zonder harem kan solitair opereren. Een populatie van grote grazers die men zou willen beheren als een natuurlijke populatie, moet daarom bestaan uit erg veel individuen. Het is twijfelachtig of dat haalbaar is in de West-Europese situatie, die gekenmerkt wordt door betrekkelijk kleine natuurgebieden. Een belangrijk struikelblok daarbij is de overheersende genetische bijdrage van de haremhouders. Het gevaar van inteelt en genetische verarming is daarom bijzonder groot.

4 Samenvatting

De gedragsbiologie wordt toegepast in diverse richtingen. Belangrijk daarvan zijn (1) het onderzoek naar het *welzijn* van dieren, (2) het behandelen van *gedragsproblemen* bij huisdieren en (3) de uitwerking van strategieën voor het *beheer van populaties van dieren in de natuur*.

Het ontbreken van *stress* wordt wel beschouwd als een voorwaarde voor *welzijn*. De relatie is echter ingewikkelder. Met de stressreactie kan een dier een verstoord evenwicht herstellen. Elke uitdaging kan stress oproepen. *Acute stress* hoeft geen blijvende schade te veroorzaken, maar heeft *tijdelijk* een negatief effect op groei en voortplanting. *Chronische stress* is wél schadelijk. In de intensieve veehouderij wordt het gedrag van dieren gekenmerkt door *stereotypieën*. Meestal is dat gedrag ongewenst omdat hetzij het dier zelf, hetzij zijn medebewoners hierdoor schade oplopen. De stereotypieën kunnen worden opgevat als *littekens van chronische stress*. Er zijn sterke aanwijzingen dat de stress tot een aanvaardbaar niveau kan worden teruggedrongen door het uitvoeren van de stereotypieën. Welzijn wordt ook in verband gebracht met de mogelijkheden van een dier om *natuurlijk gedrag* te vertonen. Die zijn ernstig beperkt voor dieren in de intensieve veehouderij en voor sommige gezelschapsdieren. De grootte van het leefgebied en mogelijkheden voor sociale interactie vormen daar bij de grootste knelpunten. In het welzijnsbeleid wordt natuurlijk gedrag als '*richtinggevend perspectief*' beschouwd. De mate van welzijn kan ten slotte ook worden afgeleid uit de voorkeuren van dieren met behulp van *keuzeproeven* of *conditioneren*. In het algemeen blijkt een voorkeur te bestaan voor een gevarieerde omgeving.

Ongewenst gedrag van gezelschapsdieren kan problematisch zijn voor de *eigenaar*, en/of voor het *dier*. In het eerste geval is de *relatie* dier-baas niet optimaal, in het tweede geval lijdt het dier onder *chronische stress*. Dat kan het gevolg zijn van een niet doelmatige *opvoeding of training* en ook van veranderende *relaties*, zoals een andere baas of gezinsuitbreiding. Het *verwachtingspatroon* van het dier wijkt daarbij meestal af van de *werkelijke prikkelsituatie*. Ongewenst gedrag kan bestaan uit *agressie*, zowel defensief als dominerend, en stereotypieën. In sommige gevallen kunnen de problemen worden opgelost met *gedragstherapie*.

Gedragsonderzoek is belangrijk voor *natuurbeheer* omdat het inzicht geeft in de voorwaarden die nodig zijn voor een duurzaam bestaan van *populaties van dieren*. Belangrijke aspecten daarvan zijn *individuele ruimte* en *migratie*. Gedragsonderzoek kan ook inzicht geven in de *ontmoetingskansen* tussen potentiële partners onder bepaalde omstandigheden. De minimale omvang van populaties hangt af van *sociale organisatie, filopatrie* en *erfelijke variatie*, waaronder variatie in gedrag. Ook wordt het gedrag bestudeerd van *grote grazers*, die dikwijls worden gebruikt als 'instrument', in het natuurbeheer. Door de overheid worden ze beschouwd als vee. Alleen in zeer grote natuurreservaten kunnen ze een duurzaam onderdeel van het ecosysteem worden zonder dat de mens voortdurend hoeft in te grijpen in hun populaties.

Literatuur

- Clemmons, J.R. and R. Buchholtz (eds), *Behavioural approaches to conservation in the wild*. Cambridge, Cambridge University Press, 1997.
- Jensen, P. (ed.), *The ethology of domestic animals. An introductory text*. Wallingford, CABI Publishing, 2002.
- Miklósi, Á., J. Topál and V. Csányi, 'Comparative social cognition: what can dogs teach us?' In: *Anim. Behav.* 67, 995-1004, 2004.
- Ministerie van LNV, *Leidraad grote grazers*. Den Haag, SDU, 2000.
- Ministerie van LNV, *Beleidsnota dierenwelzijn*. 2002.
- Sutherland, W.J., *The conservation handbook: Research, management & policy*. Oxford, Blackwell Science, 2004.
- Wiepkema, P.R., *Gedrag, welzijn en duurzaamheid*. Afscheidsrede Landbouwwuniversiteit Wageningen, 1993.

Blok 7

Gedragsbiologie van primaten en van de mens

Gedragsbiologie van primaten en van de mens

1	Sociale structuren bij primaten	312
2	Oorsprong van de mens	318
2.1	Fossiele resten	318
2.2	Sociale structuur	324
3	Waarnemen van menselijk gedrag	325
4	Oorzaken van menselijk gedrag	327
5	Ontwikkeling van menselijk gedrag	329
6	Menselijk gedrag in evolutionair perspectief	332
7	Samenvatting	334

Literatuur	335
------------	-----

Gedragsbiologie van primaten en van de mens

Aristoteles

Ruim 300 jaar voor Christus deed de Griek *Aristoteles* als eerste een serieuze poging om de relaties tussen de levende organismen te beschrijven. Hij beweerde dat alle soorten levende wezens gerangschikt konden worden volgens de mate van complexiteit, of wel volgens een toenemend aantal eigenschappen. De planten beschouwde hij als de minst complexe levende wezens, omdat zij alleen eigenschappen zouden hebben om zich te voeden en voort te planten. Hij plaatste ze daarom onderaan op zijn 'levensladder'. De dieren werden boven de planten geplaatst, omdat deze – volgens hem – in tegenstelling tot planten ook eigenschappen zouden hebben om prikkels uit de omgeving op te vangen (gevoel). De mens zou nog hoger staan dan de dieren (op de bovenste sport van de ladder) door het vermogen om te redeneren (rede). Erg wezenlijk vond Aristoteles het verschil niet tussen de mens en de overige levende wezens.

Descartes

De gedachte dat er een diepgaand onderscheid tussen mensen en dieren gemaakt moest worden, ontstond geleidelijk in de Middeleeuwen. Dat gebeurde onder invloed van theologen. Door toedoen van de filosoof *Descartes* die een scherpe grens trok tussen lichaam en geest, werd dat onderscheid in de zeventiende eeuw ook richtinggevend in de wetenschappen. Descartes beschouwde dieren als complexe machines, die instinctmatig (als een automaat) op hun omgeving reageerden. Mensen zouden door hun geestelijke vermogens in staat zijn tot zelfstandig handelen. De opvatting van Descartes dat het onzinnig is om het gedrag van dieren met dat van mensen te vergelijken, heeft een enorme invloed gehad, die nog steeds merkbaar is. De gedachte dat de mens wezenlijk verschilt van de overige levende wezens, vervaagde door de algemene erkenning die de *evolutietheorie* kreeg in de tweede helft van de negentiende eeuw. Daaruit groeide het besef dat mensen en dieren verwant aan elkaar zijn.

Evolutietheorie

In dit hoofdstuk zal de mens worden beschouwd als een biologische soort met eigenschappen die niet fundamenteel verschillen van die van andere soorten. Vanuit die achtergrond wordt ook het gedrag en de sociale structuur van de mens bekeken. Daarbij komt eerst het gedrag van onze naaste verwanten, de primaten, aan de orde. Dan volgt de ontstaansgeschiedenis van de mens en de wijze waarop die van invloed kan zijn geweest op ons gedrag. In de rest van het hoofdstuk wordt ingegaan op de benaderingen en richtingen in het gedragsonderzoek aan mensen die duidelijk beïnvloed zijn door de gedragsbiologie. Dat zijn de wijze van observeren, de causale (fysiologische, hormonale en neurologische) basis van ons gedrag, de ontogenetische processen (ontwikkeling van gedragsfenotypen in een wisselwerking tussen genen en omgeving), en de evolutionaire aspecten (de ultieme benadering waarin de functie centraal staat). De bespreking daarvan wordt vooral geconcentreerd op enkele tamelijk willekeurig gekozen voorbeelden.

1 Sociale structuren bij primaten

Ecologische factoren

Primaten vormen de groep zoogdieren die het nauwst verwant zijn aan de mens: halfapen, apen en mensapen.

Tussen primatensoorten bestaan nogal wat verschillen in sociale organisatie. Die blijken voor een deel samen te hangen met leefomgeving en voedsel. Tabel 14.1 geeft daarvan een geïdealiseerd beeld. De werkelijke variatie in sociale organisatie is veel groter. De relatie met sommige *ecologische factoren* ligt voor de hand. Voorbeelden daarvan zijn de verbanden tussen de grootte van het leefgebied en de totale biomassa van de sociale groep (zie figuur 14.1), tussen de grootte van het leefgebied en de mate van voedselspecialisatie (zie tabel 14.1), en tussen de mate van seksuele dimorfie en de sekseverhouding in een sociale groep. De relatie tussen sociale organisatie en ecologische factoren kan nogal complex zijn (zie bijvoorbeeld Lee, 1999). Leefgebied, voedsel, aanwezigheid van concurrerende soorten en predatie hebben alle invloed op tal van sociale kenmerken, zoals *groeps grootte*, *dominantie structuur*, *paringsstrategie*, *filopatrie* van de beide seksen (trouw aan geboortegrond of geboortegroep) en *infanticide*.

Groeps grootte
Dominantie
Paringsstrategie
Filopatrie
Infanticide

TABEL 14.1 Samenhang tussen sociale organisatie, leefgebied en voedsel.

<i>type</i>	<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>	<i>IV</i>	<i>V</i>
leefgebied	oerwoud	oerwoud	oerwoud of oerwoudrand	oerwoudrand	steppe of savanne
dieet	insecten	vruchten of blad	vruchten en/of blad	planten of omnivoor	planten of omnivoor
activiteit	nacht	schemer of dag	dag	dag	dag
groeps grootte	solitair	zeer kleine groepjes	kleine groepjes	vrij grote groepen	vrij grote groepen
voortplanting	paren	man met familie	groepen met meer mannen	groepen met meer mannen	groep met één man
seksuele dimorfie	gering	gering	gering tot vrij groot	groot	groot
voorbeelden	halfapen, apen van nieuwe wereld	halfapen, apen van nieuwe wereld, gibbon	halfapen, apen van nieuwe en oude wereld, gorilla	makaken, baviaan, chimpansee	mantelbaviaan

Naar: Crook en Gartlan, 1966

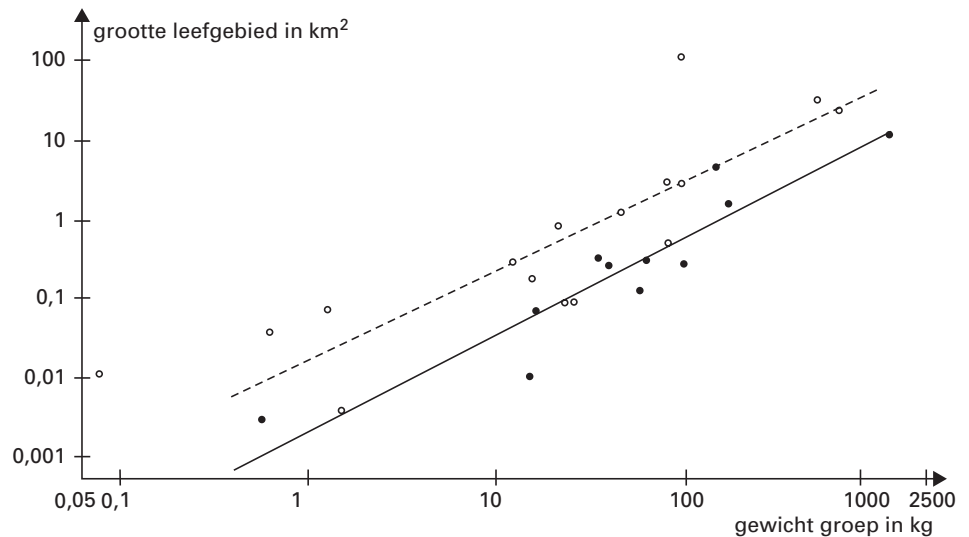
Verwantschappen

Overeenkomsten in sociale structuur tussen primatensoorten zouden ook in verband kunnen worden gebracht met hun onderlinge *verwantschap*. Verondersteld wordt dat de groep van de apen (suborde Anthropoidea) ongeveer 60 miljoen jaar geleden is afgesplitst van de stam waaruit de halfapen (suborde Prosimii) zich ontwikkeld hebben. Later heeft de groep van de apen zich gesplitst in tweeën: de apen van de nieuwe wereld (superfamilie Ceboidea) en de apen van de oude wereld (superfamilie Cercopithecoidea). Men vermoedt dat de mensapen en mensen (superfamilie Hominoidea) zich van de tak van de apen van de oude wereld hebben afgesplitst.

Halfapen

Vrijwel alle soorten *halfapen* leven in het oerwoud, dikwijls hoog in de bomen. Veel soorten voeden zich met insecten, andere met vruchten of blad. De meeste halfapen zijn gedurende de nacht actief, sommige soorten vooral gedurende de schemer en enkele soorten overdag. Bij de halfapen is geen of weinig seksuele dimorfie. De individuen van veel soorten leven voornamelijk solitair en hebben een klein leefgebied.

Slapen gebeurt in kleine groepjes in hetzelfde nest. Bij sommige soorten wordt gefoerageerd in kleine familiegroepjes. Bij enkele soorten kunnen vrij grote groepen (van tientallen volwassen dieren) worden gevormd waarin volwassen mannetjes elkaar tolereren. De groepsleden waarschuwen elkaar bij mogelijk gevaar.



FIGUUR 14.1 Verband tussen grootte van het leefgebied en het totale gewicht van een sociale eenheid (groep) bij bladeterende primaten (zwarte rondjes) en bij voedselspecialisten onder de primaten (open rondjes).

Let op: de assen zijn logaritmisch.

Naar: Clutton-Brock en Harvey, 1977

Apen van de nieuwe wereld

De *apen van de nieuwe wereld* worden gekenmerkt door het bezit van een lange grijpstaart. Ze leven in het oerwoud, voornamelijk in de bomen. Vrijwel alle soorten zijn actief gedurende de dag en voeden zich met fruit of blad. Bij sommige soorten verschillen de seksen nauwelijks, bij andere is sprake van een duidelijke seksuele dimorfie. De sociale organisatie van de apen van de nieuwe wereld verschilt sterk tussen soorten. De individuen van enkele soorten leven solitair, sommige soorten leven in kleine familiegroepen van twee ouders met kinderen van verschillende leeftijden, en andere soorten leven in groepen met een omvang tot enkele tientallen dieren waarin volwassen mannetjes elkaar tolereren. De apen van de nieuwe wereld verdedigen territoria. Bij sommige soorten gaat dit gepaard met dreiggedrag en vechten, bij andere soorten spelen vërdragende vocale signalen een belangrijke rol.

Apen van de oude wereld

Tot de *apen van de oude wereld* behoren de makaken en de bavianen. Sommige soorten uit deze groep leven in het oerwoud, maar de meeste aan de rand van het oerwoud of in savanne- en steppeachtige gebieden. Alle soorten zijn actief gedurende de dag, voeden zich voornamelijk vegetarisch, soms met een aanvulling van dierlijke herkomst, zoals eieren, jonge vogels en insecten. De seksen zijn bij vrijwel alle soorten duidelijk van elkaar te onderscheiden. Bij de meeste soorten worden groepen geformeerd. Bij veel soorten gaat het daarbij om groepen rond één volwassen man. Bij sommige daarvan worden alle adolescenten mannen uit de groep verjaagd door de leider. Bij andere soorten worden

de adolescente mannen getolereerd in de groep, zolang ze zich onderwerpen aan de leider. Ook komen er veel soorten voor waarbij de groepen worden gevormd rond een kern van meerdere dominante volwassen mannetjes. Deze tonen een grote mate van tolerantie ten opzichte van elkaar. Bij sommige soorten kunnen dergelijke basale sociale eenheden georganiseerd zijn in eenheden van hogere orde. Bijvoorbeeld, bij de mantelbaviaan kan een aantal haremgroupjes, elk met één volwassen mannetje, zich in een georganiseerd verband verplaatsen over de savanne. Verschillende van dergelijke grotere groepen kunnen gebruikmaken van één gemeenschappelijke slaapplek, waar soms tot 750 individuen samenkomen. De sterke mate van groepsvorming lijkt vooral samen te hangen met predatiedruk.

Gibbons

De *gibbons* (Hylobatidae) zijn nauwe verwanten van de grotere mensapen (Pongidae), leven in vrij dicht oerwoud en bewegen zich hoofdzakelijk in de bomen. Ze zijn vrijwel uitsluitend actief gedurende de dag en voeden zich vooral met vruchten. De sociale eenheid bij gibbons bestaat uit een familiegroep, een monogaam paar dat een territorium verdedigt, met jongen van verschillende leeftijden. Mannetje en vrouwtje verschillen weinig in grootte. Baby's worden vooral door de moeder verzorgd. De vader kan een rol vervullen in de verzorging van oudere kinderen. Adolescenten worden uit de groep verjaagd.

Orang-oetan

De *orang-oetan* leeft in de regenwouden van Sumatra en Kalimantan en beweegt zich vooral in de bomen. Het dier is dagactief en voedt zich vooral met vruchten. Orang-oetans leven meestal solitair. Volwassen vrouwtjes vormen een klein groepje met één of twee afhankelijke kinderen. Bronstige vrouwtjes gaan meestal een tijdelijke band aan met een mannetje. Aan het begin van de bronst kan dat een adolescent mannetje zijn, maar op het hoogtepunt van de vruchtbaarheid wordt het vrouwtje altijd begeleid door een volwassen mannetje. Volwassen mannetjes zijn veel groter dan vrouwtjes en erg intolerant ten opzichte van elkaar. Orang-oetans zijn niet duidelijk territoriaal. De leefgebieden van verschillende individuen kunnen fors overlappen. Het solitaire bestaan van de orang-oetan is wel in verband gebracht met de predatiedruk van de mens die sedert prehistorische tijden hoog is geweest in het hele verspreidingsgebied. Door voornamelijk alleen rond te trekken zouden orang-oetans zich goed schuil kunnen houden in het oerwoud.

Gorilla

De grootste mensaap, de *gorilla*, is verspreid in enkele van elkaar geïsoleerde populaties in equatoriaal Afrika. Gorilla's leven aan de rand van het oerwoud en in savanneachtige gebieden. Ze bewegen zich vooral op de grond voort. Ze zijn dagactief en vrijwel volledig vegetarisch. Gorilla's leven in groepen van 2 tot 30 individuen. Elke groep bestaat uit één volwassen mannetje dat aanzienlijk groter is dan de vrouwtjes, verscheidene volwassen vrouwtjes met afhankelijke kinderen en een aantal adolescenten, waaronder ook mannetjes kunnen zijn. Agressief gedrag komt vrijwel niet voor tussen de groepsleden. De tolerantie van de leidende man ten opzichte van adolescente seksegenoten is groot. Ontmoetingen tussen groepen verlopen meestal vreedzaam, maar soms kunnen ze gepaard gaan met agressief gedrag. Er bestaan geen duidelijke territoria. De leefgebieden van verschillende groepen kunnen elkaar overlappen.

Chimpansee

filopatrie = ze
blijven in de
geboortegroep

Het verspreidingsgebied van de *chimpansee* strekt zich uit over Centraal-Afrika ten westen van het Victoriameer. Chimpansees leven voornamelijk aan de rand van het oerwoud. Ze verplaatsen zich vooral over de grond, zijn dagactief, voeden zich hoofdzakelijk met fruit, maar vullen hun menu aan met dierlijk voedsel, waaronder buitgemaakte jonge bavianen. Chimpansees leven in groepen met 30 tot 100 individuen, met meerdere volwassen mannetjes en verscheidene volwassen vrouwtjes met afhankelijke kinderen. Deze vrouwtjes onderhouden hechte banden met hun andere nakomelingen die zich nog in de groep bevinden. De groepen hebben een duidelijke dominantiestructuur, maar zijn niet strak georganiseerd. Niettemin is onderlinge agressie niet ongewoon. De groepen vallen dikwijls uiteen in kleinere eenheden die zich later weer samenvoegen. Individuen kunnen zich soms dagen achtereenvolgens aan het groepsleven onttrekken door tijdelijk solitair te foerageren. De mannetjes zijn wat groter dan de vrouwtjes en ook dominant over de vrouwtjes. Ze handhaven onderling een strakke rangorde, maar met enige tolerantie ten opzichte van elkaar. Jonge mannetjes vertonen *filopatrie*, adolescenten vrouwtjes vertrekken naar andere groepen. Tussen de volwassen mannetjes kan een subtiele vorm van samenwerking ontstaan bij het leiden van de groep. Groepen zijn intolerant ten opzichte van elkaar.

Bonobo

Vergelijk de Java-
aap, hoofdstuk 12,
par. 4.2.

Bonobo en chimpansee zijn nauw verwant aan elkaar en aan de mens (zie bijvoorbeeld de Waal en Lanting, 1997). Bonobo's leven in het oerwoud van Zaïre vooral in de bomen en voeden zich met fruit en blad, incidenteel aangevuld met rupsen en wormen. Net als de chimpansee, vormen ze groepen van 30-100 individuen, die dikwijls uiteenvallen in kleinere eenheden en die zich later weer herenigen. Net als bij de chimpansee blijven jonge mannetjes in de geboortegroep en trekken de adolescenten vrouwtjes weg. Tussen groepen wordt weinig agressie vertoond, binnen groepen evenmin. Er bestaat wel een onduidelijke hiërarchie, waarbij de vrouwtjes voorrang hebben op de mannetjes ondanks het feit dat mannetjes iets groter zijn dan vrouwtjes. Bonobo's zijn, meer dan chimpansees, geneigd tot samenwerking, vooral de vrouwtjes. Het gedrag van bonobo's wordt verder gekenmerkt door een hoge frequentie van seksueel gedrag en een sterk promiscue relatiepatroon. In tegenstelling tot gorilla en chimpansee is bij bonobo's nooit *infanticide* waargenomen. Groepen gedragen zich vrij tolerant ten opzichte van elkaar.

*Ecologische
factoren*

Dit overzicht laat zien dat er veel variatie bestaat in sociale structuur. De invloed van de *ecologie* van de soorten lijkt daarbij nog steeds te domineren. De boombewoners van het dichte oerwoud leven in het algemeen solitair of in kleine groepjes. Grotere groepen komen voor bij ground-bewonende soorten, vooral bij soorten die geheel of gedeeltelijk buiten het oerwoud leven. Het voordeel van *groepsvorming* buiten het oerwoud berust waarschijnlijk op een verlaging van de kans op predatie. Ook tussen aspecten van het sociale gedrag komen duidelijke relaties voor. Zo komt *infanticide* vooral voor bij soorten waar groepen geleid worden door één mannetje dat monopolist is bij de voortplanting, juist nadat een nieuwe leider de oude heeft verdrongen. Dergelijke verbanden met ecologische factoren treft men in alle groepen van verwante soorten aan.

*Fylogenetische
factoren*

Het is veel lastiger om de variatie in sociale structuur bij de primaten in verband te brengen met *fylogenetische relaties* tussen de soorten. Dikwijls wordt daarom de mens beschouwd als een organisme waarin eigenschappen ontstonden die zo uniek waren dat er geen tegenhangers van

Hersenen		zijn te vinden bij andere diersoorten. Veel van die eigenschappen zouden verband houden met de relatief grote <i>hersenen</i> van de mens. Eigenschappen zoals samenwerken, cognitie, werktuiggebruik, taal, zelfbewustzijn en 'machiavellistische intelligentie' zouden (min of meer) uniek zijn voor de mens, maar de meningen daarover lopen nogal uiteen (zie bijvoorbeeld ook: van de Grind, 1997). Opmerkelijk is bovendien dat het kijken naar het gedrag van primaten én van veel andere diersoorten dikwijls gepaard gaat met herkenning van tal van aspecten van menselijk gedrag (zie bijvoorbeeld Mitchell e.a., 1997).
Samenwerking	Zie hoofdstuk 11, par. 1.2, 1.4 en 4.3.	<i>Samenwerking</i> is één van belangrijkste de pijlers onder de moderne menselijke samenleving. Ook voor de prehistorische mensen en recente natuurvolkeren was dat een belangrijke eigenschap, bijvoorbeeld tijdens de jacht. Chimpansees vertonen de aanzet daartoe, bonobo's werken wat beter samen zonder dat ze daarbij op jacht hoeven, en van wolven en wilde honden kan worden gezegd dat ze de mens overtreffen als coöperatieve jager. Samenwerking bij de zorg voor nakomelingen is overigens veel ruimer verspreid binnen het dierenrijk. Dat komt ook voor bij tal van zoogdier- en vogelsoorten en bij de sociale insecten.
Werktuiggebruik		<i>Werktuiggebruik</i> is een niet minder belangrijke pijler. Een moderne menselijke samenleving zou ondenkbaar zijn zonder werktuigen, maar ook in de prehistorische menselijke samenlevingen moeten werktuigen een grote rol hebben gespeeld. Primaten kunnen ook gebruikmaken van werktuigen, net als diverse soorten uit andere groepen (Beck, 1980). Chimpansees gebruiken bijvoorbeeld stokjes of sprietten die door henzelf geschikt worden gemaakt om termieten uit termietenheuvels te halen. Zeeotters gebruiken een steen om oesterschelpen open te hameren en de schuttersvis gebruikt druppels water om prooi-insecten die zich boven het wateroppervlak bevinden naar beneden te halen. De mens doet dit alles natuurlijk veel perfecter en geraffineerder, maar eigenlijk pas sinds het Stenen Tijdperk.
Taal		<i>Taal</i> wordt ook door velen beschouwd als een typisch menselijke eigenschap. Menselijke taal is inderdaad bijzonder complex, maar niet fundamenteel verschillend van communicatiepatronen die ook bij primaten worden gevonden (Masataka, 2003). <i>Vocale communicatie</i> is zeker niet uniek. Veel gewervelde dieren (vogels, zoogdieren, amfibieën en sommige vissen) en talrijke insecten beschikken over een soms groot repertoire aan geluiden die specifieke reacties uitlokken bij soortgenoten. Voor sommige soorten is aangetoond dat het type geluiden in dat repertoire beïnvloed wordt door <i>culturele factoren</i> . De communicatie tussen dieren wordt meestal gekenmerkt door een eenvoudig systeem van begrippen (signalen), te vergelijken met de <i>conceptuele basis</i> van menselijke taal. Bij dieren ligt de relatie tussen signaal en betekenis vaak meer voor de hand dan de relatie tussen woord en betekenis in de menselijke taal. Een angstkreet wordt bijvoorbeeld onmiskenbaar in verband gebracht met angst. Woorden kunnen – meer dan signalen van dieren – worden opgevat als <i>arbitraire symbolen</i> . Misschien is dat wel het meest unieke aspect van menselijke taal, waardoor het – naast een middel om met sommigen informatie uit te wisselen – ook een middel is om andere groepen (die een andere taal spreken) <i>niet</i> in die informatie te laten delen. Net als bij de mens kan de betekenis van signalen die door dieren worden gebruikt, variëren met de context. Dat laatste is te vergelijken met de <i>semantiek</i> van menselijke taal. Een schakeling van begrippen,
Vocale communicatie	Zie hoofdstuk 9, par. 1.1.	
Conceptuele basis	Zie hoofdstuk 6, par. 5.	
Arbitraire symbolen		
Semantiek	semantiek = betekenis	

<i>Syntaxis</i>	syntaxis = structuur	zoals in zinnen in menselijke taal (<i>syntaxis</i>) vindt soms ook plaats in de communicatie tussen dieren, bijvoorbeeld bij walvisachtigen, maar wel op een eenvoudiger manier (zie bijvoorbeeld ook: Verstegen, 1999).
<i>Leren van een taal</i>		Het vermogen om een 'taal' te gebruiken kan ook worden toegespitst op het vermogen om een taal te <i>leren</i> . Dat is nader onderzocht bij diverse mensapen. Het strottenhoofd van mensapen is echter onvoldoende ontwikkeld om een menselijke taal te spreken. Daarom maakte men gebruik van de <i>gebarentaal</i> die voor doofstommen ontwikkeld was, of van een kunstmatige taal waarin zinnen werden gevormd van plastic symbooltjes die elk een woord voorstelden. Onderzoekers konden op deze wijze communiceren met chimpansees en bonobo's. Daarbij bleek dat deze dieren soms ook eenvoudige zinnen in gesproken menselijke taal behoorlijk goed begrijpen. In mindere mate geldt dat laatste ook voor sommige huisdieren die een hechte relatie met mensen onderhouden, zoals honden en paarden. Zeker hebben ze geleerd wat de betekenis is van sommige woorden. Daarnaast zijn dat meesters in het beoordelen van stemmingen, vooral op grond van niet verbale signalen. Ze doen dat beter dan de meeste menselijke tegenvoeters.
<i>Gebarentaal</i>		
<i>Zelfbewustzijn</i> <i>Relatienetwerk</i>		<i>Zelfbewustzijn</i> wordt door velen als een typisch menselijke eigenschap beschouwd: het besef dat je een uniek persoon bent in een groot <i>relatienetwerk</i> . Het onderkennen van de eigen plaats in een relatienetwerk is in geen geval alleen kenmerkend voor de mens. Het is van groot belang voor het sociale gedrag van allerlei diersoorten, zoals honden en kippen. <i>Zelfbewustzijn</i> is onderzocht door dieren letterlijk een spiegel voor te houden. Bij vrijwel alle diersoorten wordt dat spiegelbeeld behandeld als een soortgenoot, meestal als een rivaal of concurrent, soms als een mogelijke partner. Alleen mensapen, bonobo's, chimpansees, gorilla's en orang-oetans, blijken te beseffen dat het een beeld van henzelf is. Ze zijn in staat om bijvoorbeeld een pluk haar die ze alleen via de spiegel kunnen waarnemen opzij te trekken.
<i>Cognitie</i>	Zie hoofdstuk 6, par. 3.	<i>Cognitie</i> stelt mensen in staat om ingewikkelde informatie vast te leggen en later weer te gebruiken. Dat kan bijvoorbeeld van belang zijn bij technische vaardigheden, zoals het ontwerpen van een instrument voor een bepaald doel, maar ook bij het adequaat functioneren binnen een groot relatienetwerk. Typisch menselijk is die eigenschap niet. Ook primaten maken uitvoerig gebruik van cognitie (Tomasello en Call, 1997). Veel andere dieren blijken ook ingewikkelde informatie te kunnen verwerken. Bijvoorbeeld, een Vlaamse gaai verstopt in het najaar veel eikels, elk op een andere plaats, en is in staat om die voorraad in de winter weer te benutten. Sommige zangvogels leren de structuur van hun liedje aan te passen bij elk van hun burens en trekvogels blijken soms een 'cognitieve plattegrond' op te stellen van het gebied dat ze jaarlijks passeren.
<i>Machiavellistische intelligentie</i>	machiavellisme = staatsleer van Machiavelli, waarin alles geoorloofd is om macht te vergroten	<i>Machiavellistische intelligentie</i> is een speciale vorm van cognitie. Sommige mensen gebruiken hun intelligentie om een relatienetwerk met alle mogelijke middelen te manipuleren teneinde macht te kunnen verwerven. Dat kan gepaard gaan met bedrog, diefstal (denk aan het Watergate-schandaal) en zelfs moord. Voor een leider is het belangrijker om de schijn op te houden over alle leiderskwaliteiten te beschikken, dan die kwaliteiten werkelijk te hebben. <i>Manipulatie</i> komt ook elders in het dierenrijk op uitgebreide schaal voor. Bijvoorbeeld, koninginnen bij bijen,
<i>Manipulatie</i>		

Zie hoofdstuk 2,
par. 1.3.

wespen en mieren manipuleren hun werksters door middel van *feromonen*, zodat die niet zelf eieren gaan leggen. Manipulatie door middel van intelligentie komt minder vaak voor, maar in ieder geval wel bij diverse primaten (Byrne en Whiten, 1988; Whiten en Byrne, 1997). Die zijn bijvoorbeeld goed in staat om hun soortgenoten te misleiden en daar zelf voordeel bij te behalen.

Sociale intelligentie

Machiavellistische intelligentie wordt in het algemeen wat breder gezien en behelst dan alle vormen van *sociale intelligentie* die ingezet kunnen worden om de eigen fitness positief te beïnvloeden. Daaronder vallen ook allerlei vormen van samenwerking die positieve effecten hebben op de fitness van *alle* deelnemers. De sociale intelligentie van mensapen is in het algemeen hoog. De uitkomst van een onderling conflict is dikwijls afhankelijk van de toeschouwers die zouden kunnen bijspringen. Ze kunnen (tijdelijke) allianties vormen en ruzies bijleggen (bijvoorbeeld de Waal, 1988). Mensapen blijken goed in staat te zijn om gebruik te maken van kennis die anderen wel hebben en zichzelf (nog) niet. Ze blijken te beseffen wat een ander individu denkt of zou willen doen, met andere woorden, ze hebben een *'theory of mind'* van die ander. Dat besef is nauwelijks aantoonbaar bij de halfapen, zwak ontwikkeld bij apen, sterker bij mensapen, en (zoals onze meeste soortgenoten ervaren) het sterkst bij de mens. Eén van de gangbare hypothesen over de evolutie van de hersenen stelt dat grotere hersenen nodig waren bij ingewikkelder sociale structuren. Hoewel de verhouding tussen het totale hersenvolume en het volume van de *neocortex* nauwelijks verschilt tussen de primaten, zijn de verschillen in totaal *hersenvolume* duidelijk in overeenstemming met dit idee. Voor het relatieve hersenvolume (vergeleken met lichaamsgrootte) is die relatie wat minder duidelijk, maar verondersteld mag worden dat de absolute grootte een betere maat is voor de prestaties van de hersenen. De ingewikkelder wordende samenleving wordt dus gezien als de selectiekracht waardoor grotere hersenen ontstonden, in het bijzonder een grotere *neocortex*. De evolutie van ingewikkelde talen, zoals dat plaatsvond bij de mens, kan daardoor gefaciliteerd zijn. De evolutie van bekwaamheden, zoals werktuiggebruik, lijkt vooral een bijproduct te zijn van de toename in hersengrootte.

Theory of mind

Neocortex
Hersenvolume

neocortex = grootste
deel van de
hersenschors waarin
o.a. associatie
plaatsvindt

2 Oorsprong van de mens

Het sociale gedrag van de moderne mens verschilt nogal van dat van zijn naaste verwanten. Dat zou kunnen samenhangen met de afwijkende ecologische omstandigheden waaronder de mens leeft of heeft geleefd. Die ecologische omstandigheden zijn gedurende de afgelopen eeuwen snel veranderd, zo snel dat het gedrag waarschijnlijk niet optimaal is aangepast aan de *huidige* omstandigheden. Die kunnen dus slechts in geringe mate als ultieme verklaring voor het menselijke gedrag worden beschouwd. Zo'n ultieme verklaring zou ook moeten berusten op inzicht in de selectiekrachten waaraan de voorouders van de moderne mens hebben blootgestaan. Daarover heeft men het één en ander kunnen afleiden uit fossiele overblijfselen van vroege mensachtige wezens en uit andere prehistorische vondsten.

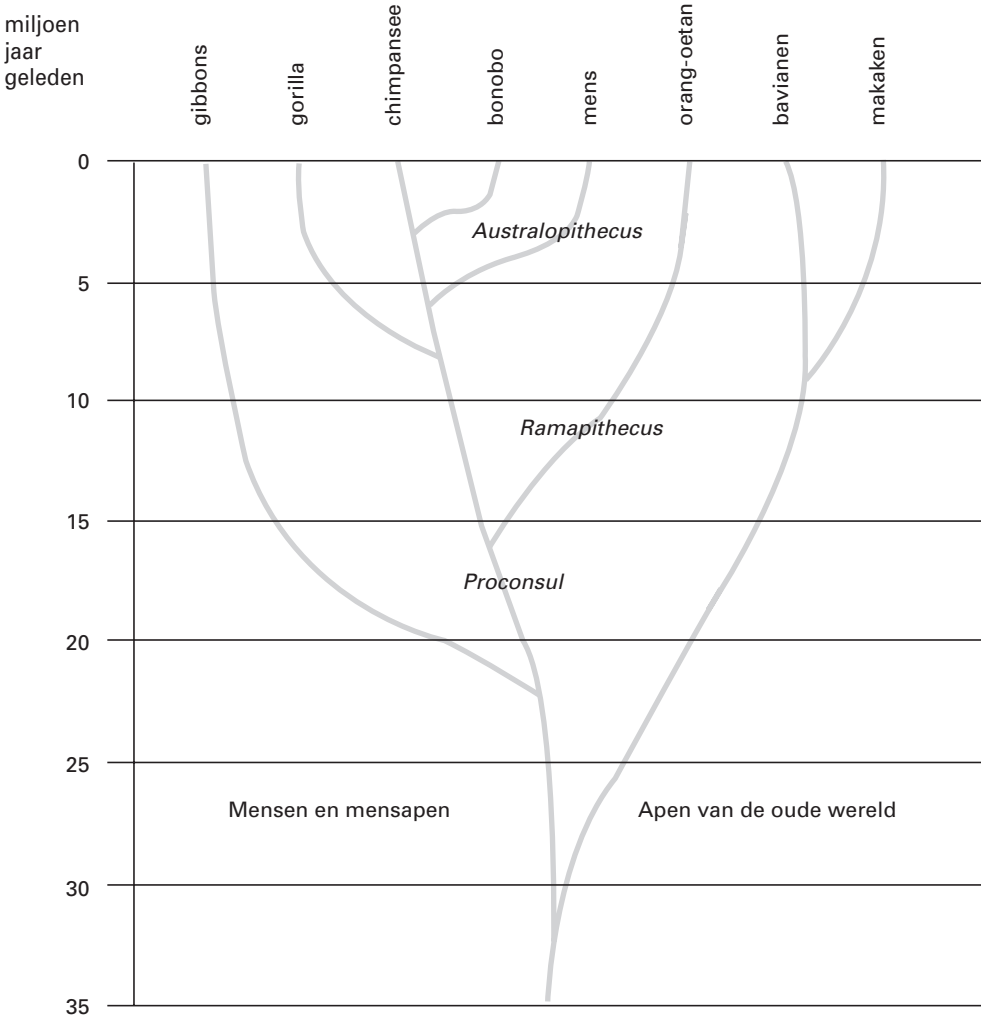
2.1 FOSSIELE RESTEN

Men veronderstelt dat de primaten (halfapen, apen, mensapen en de mens) zich ongeveer 70 miljoen jaar geleden hebben afgesplitst van de insectenetters. De oudste fossielen van mensapen (chimpanseeachtige

Proconsul
Ramapithecus

genus = geslacht =
eerste deel van de
wetenschappelijke
naam van een soort

primaten) zijn bekend uit afzettingen in Afrika, met een ouderdom van ongeveer 20 miljoen jaar (figuur 14.2). Ze behoren tot het *genus* (geslacht) *Proconsul*. Een latere, relatief veel voorkomende vorm binnen deze groep is het genus *Ramapithecus*. Fossielen hiervan zijn gevonden in afzettingen met een ouderdom tussen 14 en 8 miljoen jaar, vooral uit Pakistan, maar ook uit Europa en wellicht uit Afrika. Het ging waarschijnlijk om een boombewonende soort die bij het klimmen gebruik maakte van vier ledematen. Aanvankelijk dacht men dat *Ramapithecus* een directe voorouder was van de mens, maar latere vondsten suggereren dat het een voorouder was van de orang-oetan.



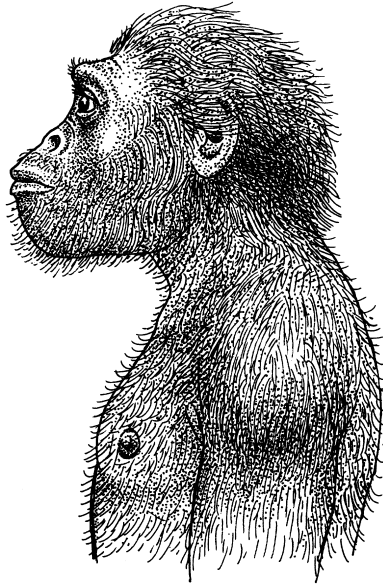
FIGUUR 14.2 Globale afstammingsrelaties tussen primaten

Australopithecus
Homo

Bij de mensachtigen (familie Hominidae) worden twee hoofdgroepen onderscheiden: het Afrikaanse genus *Australopithecus* en het genus *Homo* dat zich wereldwijd verspreidde. De oudste fossielen zijn van het genus *Australopithecus*; de huidige mens en zijn directe verwanten behoren tot het genus *Homo*. In 1973 werd in Ethiopië door de Amerikaan Johanson een vrij compleet skelet gevonden van een vrouwelijke *Australopithecus*. De resten dateren van ongeveer 3,2 miljoen jaar geleden. De restanten van bekken, benen en knieën suggereren dat deze vrouw rechtop heeft

Lucy
Australopithecus
afarensis

gelopen. Dit fossiel kreeg de naam *Lucy* naar een liedje van de Beatles (Lucy in the Sky) en werd beschreven als de soort *Australopithecus afarensis* (figuur 14.3).



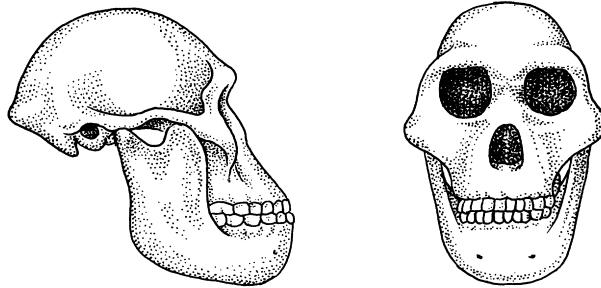
FIGUUR 14.3 Reconstructie van *Australopithecus afarensis* (Lucy)
 Tekening: Jay Matternes

Uit deze en latere vondsten kon worden opgemaakt dat *A. afarensis* ongeveer 1,20 m lang moeten zijn geweest, dat de schedelholte een volume moet hebben gehad van ongeveer 400 cm³ en dat er waarschijnlijk geen grote verschillen waren tussen mannelijke en vrouwelijke individuen. De krasjes op de tanden – die met een elektronenmicroscop konden worden waargenomen – suggereren dat *A. afarensis* een alleseter was. Vanuit dezelfde periode zijn in Tanzania fossiele voetsporen aangetroffen die onmiskenbaar afkomstig moeten zijn geweest van een mensachtig wezen dat mogelijk tot dezelfde soort als Lucy behoorde. Uit latere perioden, vanaf ongeveer 2,5 miljoen jaar geleden, werden in zuidelijk en oostelijk Afrika fossielen gevonden van een soort die de naam *Australopithecus africanus* kreeg (figuur 14.4). De lichaamslengte van deze mensen was ongeveer 1,20 m, hun schedelvolumen was ongeveer 500 cm³ (dus iets groter dan de vorige soort) en de verschillen tussen de seksen waren klein. Uit die periode werden ook fossielen gevonden van een andere, veel zwaarder gebouwde soort *Australopithecus robustus*, die niet ver van de vorige soort moet hebben geleefd. De fossielen van deze aapmens worden gekenmerkt door een kam op de bovenkant van de schedel (figuur 14.4), die vooral bij de mannen sterk ontwikkeld was. Deze kam diende waarschijnlijk voor de aanhechting van de kauwspieren. Het gebit was sterk ontwikkeld en geschikt voor het nuttigen van grote hoeveelheden taai voedsel. Toch wordt door de manier waarop de tanden gepolijst zijn de indruk gewekt dat het menu voornamelijk uit vruchten bestond. Deze mensen, met name de mannen, waren gemiddeld groter dan *A. africanus*. Het schedelvolumen was bij beide soorten ongeveer gelijk. De seksuele dimorfie bij *A. robustus* was opmerkelijk. De in de directe omgeving gevonden fossielen van andere diersoorten en fossiele stuifmeelkorrels suggereren dat deze soort op de steppe moet hebben geleefd. *A. africanus* leefde waarschijnlijk aan de rand van het oerwoud. Beide soorten zijn ongeveer 1 miljoen jaar geleden uitgestorven.

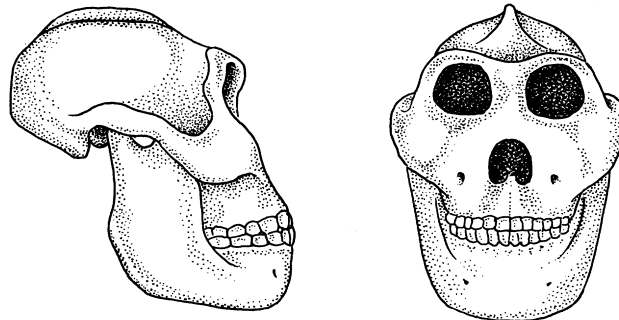
A. africanus

A. robustus

Australopithecus africanus



Australopithecus robustus



FIGUUR 14.4 Schedels van twee vertegenwoordigers van het genus *Australopithecus*

Tekening naar: Luba Dmytryk

Kenyanthropus platyops

Schedelvolumen

Werktuigen

Homo habilis

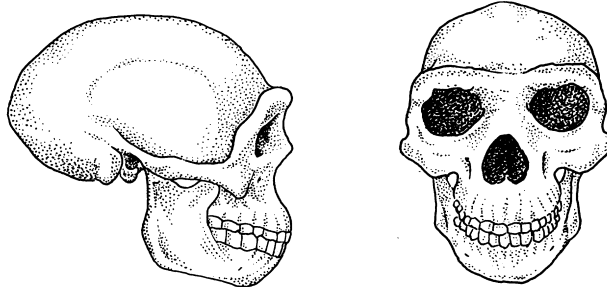
Australopithecus afarensis wordt beschouwd als de gemeenschappelijke voorouder van *A. africanus* en *A. robustus*. Sommigen, waaronder de vinder van Lucy, zien *A. afarensis* als gemeenschappelijke voorouder van alle mensachtigen. Een vondst van een fossiel in 2001 in Kenya van een tijdgenoot van Lucy maakt deze interpretatie onwaarschijnlijk. Deze *Kenyanthropus platyops* komt meer in aanmerking als gemeenschappelijke voorouder. Lucy lijkt afkomstig te zijn uit een uitgestorven lijn. Inmiddels is Lucy ook niet meer het oudste fossiel van een mensachtige. In 2001 en 2002 werden op verschillende plaatsen in Afrika drie oudere fossielen gevonden, waarvan er één maar liefst 7 miljoen jaar oud is. De verschillen tussen de soorten van het genus *Australopithecus* en die van het genus *Homo* betreffen vooral volume en vorm van de schedel, het gebit en de aanwezigheid van bewerkte werktuigen op hun verblijfplaatsen. Het *schedelvolumen* van de vroegste *Homo*-fossielen is minstens anderhalf maal zo groot als dat van de *Australopithecus* fossielen. Van deze laatste groep heeft geen enkele soort duidelijke sporen van bewerkte *werktuigen* nagelaten, van de *Homo*-groep hebben alle soorten dergelijke sporen nagelaten.

Vanaf 1960 zijn in Tanzania door de antropoloog Louis Leakey met familie en medewerkers fossiele resten gevonden van mensen die duidelijk meer leken op de huidige mens dan op de *Australopithecus* fossielen. In 1972 vond hij in Kenia de stukken van een vrijwel complete schedel, die werd beschreven als de vroegst bekende soort van het geslacht *Homo*: *H. habilis*. Het volume van deze 2 miljoen jaar oude schedel was ongeveer 800 cm³. *H. habilis* werd dus aangetroffen in een periode waarin ten minste twee soorten van het genus *Australopithecus* leefden. Er bestaat onenigheid over de vraag of *H. habilis* als een aparte soort kan worden beschouwd. Sommigen vermoeden dat het een 'vergaarbak' is van enkele fossielen uit verschillende lijnen.

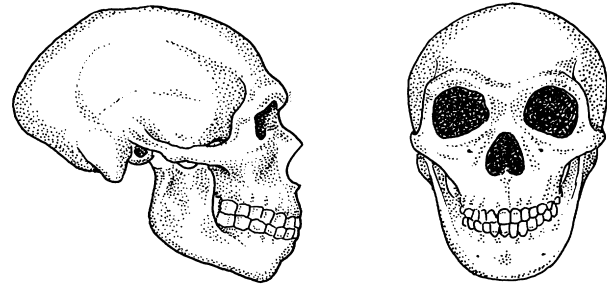
<i>Homo erectus</i>	Ongeveer 1,5 miljoen jaar geleden werd Afrika veel droger: de oerwouden werden kleiner en de steppen groter. Uit die periode werden fossielen gevonden van een soort met een schedelvolumen van bijna 1000 cm³: <i>Homo erectus</i> (figuur 14.5). Deze mensen werden ongeveer 1,60 m lang. Er zijn geen aanwijzingen dat er duidelijke verschillen bestonden tussen de seksen. Uit nader onderzoek op de vindplaatsen blijkt dat groepen van <i>H. erectus</i> al dan niet voor langere duur <i>nederzettingen</i> hadden. Dat zou al kunnen zijn ontstaan bij de mogelijke voorloper <i>H. habilis</i>. In dergelijke nederzettingen werden soms hutten gebouwd. <i>Werktuigen</i> bestonden aanvankelijk uit ruw bewerkte stenen. Resten daarvan bleven achter. In de buurt werden soms ook <i>slachtplaatsen</i> voor groot wild aangetroffen. Deze vondsten kunnen worden vergeleken met de resten op kampplaatsen van nog bestaande natuurvolkoren. Daaruit zou men kunnen opmaken dat <i>H. erectus</i> in groepen rondtrok tussen tijdelijke kampen. De vrouwen zouden in de buurt plantaardig voedsel hebben verzameld. De mannen zouden in groepen verder weg zijn gegaan om te jagen op dierlijke prooien. Naast stenen vuistbijlen en klievers werden ook werktuigen gemaakt die om de poten van het wild geslingerd konden worden. De jacht is waarschijnlijk erg belangrijk geweest voor de voedselvoorziening van deze soort. <i>H. erectus</i> heeft zich ook buiten Afrika verspreid. Er zijn ook veel fossielen gevonden in Azië en Europa. De vroegste vondst (1891) van deze soort was op Java door de Nederlander Dubois. Aanvankelijk kreeg dit fossiel de naam <i>Pithecanthropus erectus</i>. Dit was de eerste maal dat er een tussenvorm tussen mens en mensaap bekend werd. Uit onderzoek op vindplaatsen in China en rond de Middellandse Zee is gebleken dat <i>H. erectus</i> gebruik maakte van vuur en tamelijk gerieflijke hutten bouwde. Hierdoor was deze soort goed bestand tegen de wisselende seizoenen van de noordelijke breedtegraden. Ongeveer 100 000 jaar geleden werd <i>H. erectus</i> geleidelijk verdrongen door modernere mensen.
<i>Nederzettingen</i>	
<i>Werktuigen</i>	
<i>Slachtplaatsen</i>	
<i>Pithecanthropus erectus</i>	
<i>Neanderthalers</i>	In Europa en zuidwestelijk Azië waren dat de <i>Neanderthalers</i>. Er bestaat geen overeenstemming over hoe dit is gebeurd. Sommigen beschouwen de Neanderthaler als een aparte soort <i>Homo neanderthalensis</i>, die direct ontstaan is uit <i>H. erectus</i>. Anderen beschouwen de Neanderthalers als ondersoort van de moderne mens (<i>Homo sapiens neanderthalensis</i>) en vermoeden dat deze vanuit Afrika naar Europa en Azië migreerde. Door concurrentie verdrong deze daar de <i>H. erectus</i>-populatie, die uitstierf, zonder dat er vermenging van betekenis was opgetreden. De Neanderthalers waren wat zwaarder gebouwd dan de moderne mens. Het schedelvolumen (ongeveer 1600 cm³) was zelfs groter dan dat van de moderne mens (ongeveer 1400 cm³), de lichaamslengte bedroeg ongeveer 1,70 m (figuur 14.5). De Neanderthalers waren in staat om onder de bijzondere barre omstandigheden van de ijstijden te overleven. Voor hun voedselvoorziening waren ze afhankelijk van de jacht. In verband daarmee verplaatsten ze dikwijls hun nederzettingen. Zij maakten gespecialiseerde stenen werktuigen en bewerkten dierenhuiden. De Neanderthalers begroeven hun doden en lieten soms werktuigen of bloemen achter in de graven. Hieruit kan worden opgemaakt dat er bepaalde rituelen bestonden bij deze prehistorische mensen.
<i>Cro-Magnonmensen</i>	Ongeveer 35 000 jaar geleden werden de Neanderthalers die in Europa woonden verdrongen door de moderne <i>Cro-Magnonmensen</i> (<i>Homo sapiens</i>). Uit fossielen en stenen werktuigen uit die periode maken sommigen op dat de zuidelijke mensen zich vermengd hebben met de Neanderthalers. Anderen vermoeden dat de Neanderthalers verdrongen

en uitgestorven zijn. Deze laatste opvatting wordt gesteund door de analyse van het DNA van een Neanderthaler. Het daarbij aangetroffen DNA-type kon niet worden teruggevonden in de huidige menselijke populatie. DNA-analyses laten verder zien dat de genetische variatie in de huidige menselijke populatie erg klein is vergeleken met veel populaties van dieren. Ze suggereren dat alle Europeanen afstammen van een kleine groep die zich rond de tijd van het verschijnen van de Cro-Magnon-mensen vanuit Afrika vestigden. De Cro-Magnon-mensen waren lichter gebouwd dan de Neanderthalers (figuur 14.5) en werden gemiddeld iets langer, ongeveer 1.80 m. Zij hebben niet alleen werktuigen, maar ook vormen van kunst (onder andere wandschilderingen in grotten) achtergelaten. Aanvankelijk waren ze voor hun bestaan afhankelijk van de jacht. Geleidelijk hebben zij een vorm van veeteelt ontwikkeld die aanvankelijk gepaard ging met een nomadisch bestaan. Ongeveer 10 000 jaar geleden is aan de oostkant van de Middellandse Zee een vorm van landbouw ontstaan. Daardoor gingen de mensen zich op vaste plaatsen vestigen.

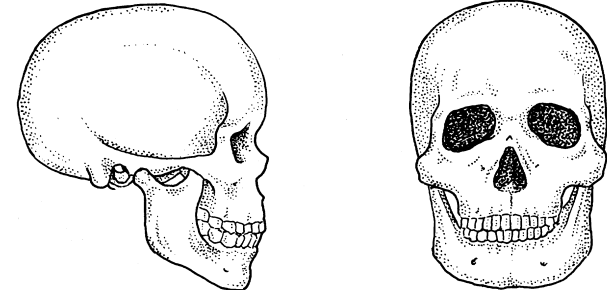
Homo erectus
1 500 000-100 000



Homo neanderthalensis
100 000-35 000



Homo sapiens
35 000-nu



FIGUUR 14.5 Schedels van drie vertegenwoordigers van het genus *Homo*

Tekening naar: Luba Dmytryk

2.2 SOCIALE STRUCTUUR

Lopen op twee benen

Alle mensachtigen onderscheiden zich van de apen door het *lopen op twee benen*. Deze vorm van voortbeweging heeft het nadeel dat er tamelijk veel energie gebruikt moet worden voor het dragen van het lichaam en er daardoor naar verhouding minder overblijft voor de voorwaartse beweging. Dat nadeel wordt enigszins gecompenseerd door de – in vergelijking tot de apen – lange benen. Toch blijft de mens – in vergelijking met veel andere diersoorten – slecht toegerust om te rennen. Het is eigenlijk verbazingwekkend dat het lopen op twee benen is ontstaan rond een tijdstip dat de eerste mensen buiten het oerwoud kwamen. Het risico om door een predator gepakt te worden zou daardoor immers groter worden. Het lopen op twee benen moet dus voordelen hebben gehad die opwogen tegen dit nadeel. Daarover zijn verschillende ideeën geopperd. Door het rechtop lopen zou de mens bijvoorbeeld een beter uitzicht hebben gehad over de tamelijk hoog begroeide savanne. Ook zou het rechtop lopen een betere bescherming bieden tegen de hitte van de tropenzon die vrijwel loodrecht boven het (behaarde) hoofd komt te staan. Verder kon de mens door rechtop te lopen de beide armen gebruiken voor andere doeleinden. Dat kwam goed van pas bij de manier waarop mensen hun ecosysteem exploiteerden. Ze leefden waarschijnlijk in groepen, waarvan de kern werd gevormd door vrouwen en kinderen die een min of meer vaste basis bewoonden. Deze kerngroep verzamelde een deel van het noodzakelijke voedsel, maar was verder afhankelijk van de door de mannen op vrij grote afstand verzamelde jachtbuit. Rechtop lopen was noodzakelijk om de handen vrij te houden voor het transport van wapens, werktuigen en buit. Rechtop lopen zou daarom al kunnen zijn ontstaan voordat de mensen de savanne introkken.

Voortplantings-succes

Investering mannen

Delen van voedsel

Samenwerking

Geen sterke competitie

Monogamie

De vondsten van nederzettingen van alle bekende *Homo*-soorten suggereren dat groepsvorming belangrijk was. Voor *Australopithecus* is dat minder duidelijk. Door de vaste verblijfplaats en het extra voedsel waren de vrouwen in staat om hun baby's met kortere tussenpozen na elkaar te krijgen dan de vrouwtjes van de mensapen. Het *voortplantingssucces* van de mens was dus waarschijnlijk hoger, mede dankzij een substantiële *investering in de zorg voor de volgende generatie* door de mannelijke groepsleden, hetzij als vader, hetzij als helper. Dat zou de sleutel kunnen zijn van het succes van mensen in de concurrentie met andere primaten en wellicht ook van de *Homo*-soorten in de concurrentie met *Australopithecus*. Het *voedsel* werd waarschijnlijk *gedeeld* onder de groepsleden. Dit gedrag, dat nauwelijks bij andere primaten voorkomt, kan in verband worden gebracht met de noodzaak tot *samenwerking* tijdens de jacht op grote prooien en het op afstand houden van grote roofdieren. Het belang van de jacht blijkt uit de vondsten van werktuigen en slachtplaatsen bij de *Homo*-soorten. Daarvoor was een sociale structuur nodig *zonder sterke competitie* tussen seksegenoten, bijvoorbeeld zoals bij de bonobo. Sommige antropologen zien ook een verband tussen het succes van de mens en het *monogame voortplantingssysteem*. Onduidelijk is echter of deze vroege mensen (en de modernere mens) wel overwegend monogaam waren. Het idee dat monogamie belangrijk zou zijn wordt wel gesteund door de geringe *seksuele dimorfie* bij de meeste mensachtigen. Alleen *Australopithecus robustus* had een uitgesproken seksuele dimorfie en was mogelijk niet monogaam. Het ontbreken van seksuele dimorfie kan echter ook in verband worden gebracht met de coöperatieve aard van de meeste menselijke samenlevingen. Daarin was competitie tussen seksegenoten ongewenst.

3 Waarnemen van menselijk gedrag

Ongestoord gedrag

Zie hoofdstuk 1,
par. 5.1 en 3.4

Zie ook het
onderdeel 'peuters'
onder 'observaties'
in het elektronische
werkboek.

Gedragsbiologen zijn – in beperkte mate – onderzoek gaan doen aan het gedrag van mensen. Bijvoorbeeld, de Nobelprijs voor geneeskunde, die Niko Tinbergen in 1973 met Lorenz en Von Frisch deelde, werd onder meer toegekend voor het onderzoek dat Tinbergen samen met zijn vrouw deed aan autistische kinderen. De invalshoek die gedragsbiologen kiezen is het waarnemen en analyseren van *ongestoord gedrag*: gedrag dat niet of nauwelijks beïnvloed wordt door de waarnemer. Dat kan het gedrag zijn van een groep kinderen op een schoolplein, dat van een groep voetbalvandalen in of buiten een stadion, maar ook de wisselwerking in gedrag tussen een sollicitant en een werkgever of van een patiënt en een psychiater. Die invalshoek komt min of meer overeen met die van de psychologen in de Angelsaksische landen. Die houden zich – net als de zoölogisch geschoolde gedragsbiologen – intensief bezig met diergedrag. Een scheidslijn tussen psychologie en gedragsbiologie bestaat daar nauwelijks. In de rest van Europa was dat onderscheid er wel. Psychologen uit de rest van Europa probeerden menselijk gedrag vooral te begrijpen door te interageren met hun proefpersonen: hen te ondervragen en aan tests te onderwerpen. Ook in de rest van Europa begint de scheidslijn wat te vervagen.

De mens in het algemeen

Een bepaald persoon

Waarnemingsmethoden verschillen, afhankelijk van de vraag die men wil oplossen. Daarbij kan een onderscheid worden gemaakt tussen twee grote groepen onderzoeksvragen. In de eerste plaats kan de vraag gericht zijn op hoe *de mens in het algemeen* in elkaar zit. In dat geval is het gewenst om gegevens te verzamelen van een groot aantal verschillende personen, die onder (min of meer) vergelijkbare omstandigheden worden waargenomen. In de tweede plaats kan de vraag gericht zijn op hoe *een bepaald persoon* in elkaar zit. In dat geval is het belangrijk om veel gegevens te verzamelen over die persoon, zo mogelijk onder veel verschillende omstandigheden. Van beide benaderingen zal een voorbeeld worden gegeven.

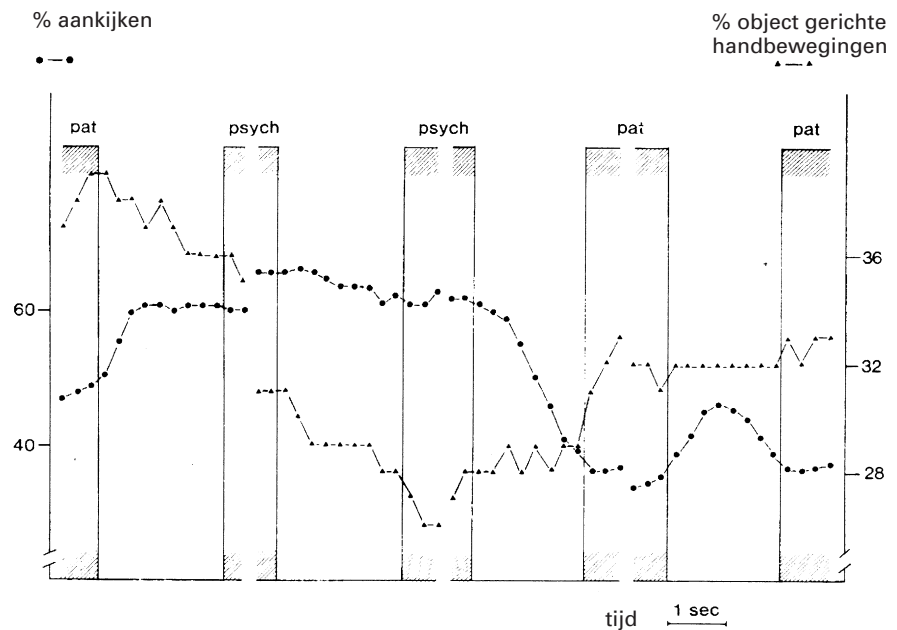
Oplettendheid

at random =
toevallig

Het artikel is te
vinden bij het
onderdeel
'eindopdracht' in
het elektronische
werkboek.

Bij dieren is bekend dat de mate van *oplettendheid* voor de buitenwereld afhangt van de grootte van de groep waarin ze zich bevinden. Solitaire individuen zijn oplettender dan individuen in een groep en individuen in een klein groepje zijn meestal oplettender dan individuen in een grote groep. Bij veel diersoorten blijkt dit een strategie te zijn die beschermt tegen predatie. Onderzoekers hebben zich afgevraagd of de oplettendheid van mensen ook varieert met groepsgrootte en wat bij mensen de functie zou kunnen zijn van oplettendheid. Ze hebben daartoe waarnemingen verricht in een grote universiteitskantine en op een groot zonnig gazon in een park in Londen (Dunbar e.a., 2002). Daarbij kozen ze – *at random* – iemand uit die ongemerkt kon worden geobserveerd, noteerden de grootte en samenstelling van het groepje waarin deze zich bevond, en scoorden gedurende korte tijd, bijvoorbeeld 5 minuten, hoe vaak deze persoon om zich heen keek. Die procedure werd talloze malen herhaald. De resultaten van zowel kantine als park lieten zien dat de oplettendheid afnam met een toenemende groepsgrootte, net als bij veel andere diersoorten. Men zou dat ook kunnen uitleggen als een overblijfsel van een beschermende strategie tegen predatie die ongetwijfeld nuttig kan zijn geweest voor onze verre voorouders. Bij een nadere analyse, waarbij ook de samenstelling van de groep werd betrokken, bleek die uitleg onwaarschijnlijk. Bijvoorbeeld, de oplettendheid van de leden van een groepje van twee is sterk afhankelijk van de sekse van de

leden. De oplettendheid is laag als het groepje bestaat uit een man en een vrouw, wat groter als het om twee vrouwen gaat en nog groter als het om twee mannen gaat. 'Oplettendheid' lijkt bij de (westerse) mens vooral een strategie te zijn om potentiële partners op te sporen.



FIGUUR 14.6 Hoeveelheid aankijkgedrag en object gerichte handbewegingen van depressieve patiënten gedurende een gesprek met een psychiater tijdens spreekbeurten van patiënt of psychiater, en tijdens de verschillende typen pauzes daartussen

(Bron: Bouhuys, 1985)

Individuele
gedragskenmerken

Diagnostische
waarde

Belangstelling voor eigenschappen van individuen bestond vooral onder medische en para-medische onderzoekers. *Individuele gedragskenmerken* werden door hen meestal beschreven op een weinig exacte en moeilijk te reproduceren manier. Een psychiater kan bijvoorbeeld lang niet altijd duidelijk uitleggen waarom hij tot een bepaalde diagnose is gekomen. In dergelijke gevallen is het niet ongewoon als een tweede psychiater een andere diagnose stelt. Er groeide daarom behoefte aan een grotere mate van objectiviteit. Verwacht werd dat methoden uit de gedragsbiologie daarbij een rol konden spelen. In de psychiatrie werden de eerste gedragsbiologen rond 1970 binnengehaald. Hun taak bestond aanvankelijk uit het beschrijven en analyseren van het gedrag van bepaalde groepen patiënten en werd gaandeweg uitgebreid naar ondersteuning bij het stellen van een diagnose. De *diagnostische waarde* van de gedragsbiologie bleek onder meer uit de analyse die Bouhuys (1985) uitvoerde aan een reeks videowaarnemingen van gesprekken tussen psychiaters en depressieve patiënten. Het gedrag dat daarbij werd gescoord, omvatte spreken, aankijken en verschillende bewegingen. De inhoud van het gesprek bleef volledig buiten beschouwing. Toch bleek ook dan nog de wisselwerking tussen de twee gesprekspartners erg belangrijk te zijn. Het gedrag hing af van wie er sprak (patiënt of psychiater), of in het geval van gesprekspauzes, wie gesproken had en wie daarna zou doorgaan met het gesprek. Zo werden vier typen gesprekspauzes onderscheiden,

elk met een kenmerkend gedragsverloop: tussen een spreekbeurt-wisseling van patiënt naar psychiater, tijdens een spreekpauze van de psychiater, tussen een spreekbeurtwisseling van psychiater naar patiënt en tijdens een spreekpauze van de patiënt (figuur 14.6). Het interessante daarbij was dat de verschillen in gedrag tussen patiënten goed spoorden met de diagnoses door de psychiater. Nog interessanter was dat er al tijdens het intakegesprek duidelijke gedragsverschillen bestonden tussen de groep van mensen die met succes behandeld konden worden, en de groep waarvoor de kliniek geen geschikte behandelingsmethoden had.

4 Oorzaken van menselijk gedrag

Zie hoofdstuk 11.

De gedachte dat menselijk gedrag (mede) gestuurd wordt door biologische factoren was controversieel tot geruime tijd nadat Wilson *Sociobiology* publiceerde. Langzamerhand, echter, begint deze opvatting gemeengoed te worden. Duidelijk is dat ook menselijk gedrag onder invloed staat van hormonen en hormonale cycli en dat afwijkend gedrag soms in verband kan worden gebracht met erfelijke afwijkingen. Het gedrag van de leden van een tweeling is opvallend gelijkend, zelfs als beide leden volledig gescheiden zijn opgegroeid.

Hersenen en
seksrolpatronen

Seksueel dimorfe
kern: SDN

Suprachiasmatische
kern: SCN

Zie hoofdstuk 2,
par. 3.2.

Toch heeft het onderzoek van Swaab, directeur van het Instituut voor Hersenonderzoek te Amsterdam, voor nogal wat opwinding gezorgd. Doel ervan was het in kaart brengen van de functionele structuur van het menselijk brein, grotendeels aan de hand van hersenmateriaal van overleden mensen. De opwinding kwam doordat bepaalde hersengebieden in verband konden worden gebracht met de verschillen tussen *mannelijk en vrouwelijk gedrag*, en de verschillen in *seksuele voorkeuren*. Swaab en medewerkers ontdekten in 1985 een gebied in de hypothalamus dat bij jonge volwassen mannen ongeveer twee maal zoveel cellen bevat als bij vrouwen. Dat sekseverschil is er nog niet gedurende de eerste twee tot vier levensjaren. In die periode wordt het aantal cellen in deze *seksueel dimorfe kern* (SDN) wel ongeveer vijf maal zo groot. De seksuele differentiatie die daarna optreedt, is het gevolg van een afname van het aantal cellen bij meisjes. Bij oudere mannen neemt het aantal cellen in de SDN ook af, zodat de seksuele dimorfie op latere leeftijd (boven 50 jaar) weer verdwijnt. Later vond Swaab dat de *suprachiasmatische kern* (SCN, dezelfde, ook wel supraoptische kern genoemd, waarin de circadiane pacemaker is gelokaliseerd) bij homoseksuele mannen ongeveer twee maal zoveel cellen bevat als bij heteroseksuele mannen. Tussen de SDN's van homo- en heteroseksuele mannen werden geen systematische verschillen gevonden.

Testosteron

Piekproductie rond
geboorte

Het is niet helemaal duidelijk in hoeverre dit alles in verband staat met de veroorzaking van gedrag. Het ligt wel voor de hand dat de verschillen in gedrag tussen mannen en vrouwen, en tussen homoseksuelen- en heteroseksuelen er iets mee te maken. Zo is uit dierproeven gebleken dat geslachtshormonen, vooral *testosteron*, rond de geboorte een belangrijke invloed op de hersenen hebben die leidt tot seksuele differentiatie. Jonge mannetjes produceren dan gedurende korte tijd veel testosteron. Door storingen tijdens de ontwikkeling kan het gebeuren dat dieren die genetisch mannelijk zijn toch die invloed missen. Op latere leeftijd vertonen deze mannetjes dan vooral vrouwelijk seksueel gedrag. Dieren die genetisch vrouwelijk zijn en rond de geboorte worden blootgesteld aan testosteron, vertonen op latere leeftijd vooral mannelijk seksueel

Transseksuelen		gedrag. Dat kan bijvoorbeeld gebeuren bij een kalf van een koe of een lam van een geit dat in de baarmoeder een testosteron producerend tweelingbroertje heeft. Onderzoek aan de hersenen van overleden <i>transseksuele</i> mensen suggereert dat de verschillen in grootte van de seksueel dimorfe kern (SDN) en wellicht ook van de suprachiasmatische kern (SCN) veroorzaakt zijn door hormonale invloeden op jonge leeftijd. Mensen die genetisch man zijn maar die zich vrouw voelen blijken meestal een kleine SDN en een grote SCN te hebben. Zij hebben waarschijnlijk de vroege invloed van testosteron moeten missen. Mensen die genetisch vrouw zijn maar die zich man voelen blijken meestal een grote SDN en een kleine SCN te hebben. Zij zijn waarschijnlijk op vroege leeftijd juist wel blootgesteld geweest aan een te hoge testosteronspiegel.
Depressiviteit door slaapstoornis	Zie hoofdstuk 2, par. 3.2.	De suprachiasmatische kern (SCN) heeft ook invloed op de <i>slaapritmiek</i> (ook bij de mens). Daaraan wordt gedragsbiologisch onderzoek gedaan, o.a. aan <i>depressiviteit samenhangend met slaapstoornissen</i>. Er kan onderscheid worden gemaakt tussen endogene depressies en seizoensgebonden depressies. In het eerste geval gaat het meestal om slapeloosheid. De patiënt kan niet of slecht inslapen en wordt voor dag en dauw wakker. In het tweede geval gaat het meestal om chronische vermoeidheid en extreem lang slapen, maar alleen tijdens het najaar en de winter. Meestal lijkt er een oorzakelijk verband tussen de slaapstoornis en de depressie, en kan behandeling van de slaapstoornis leiden tot het verdwijnen van de depressieve klachten. Die behandeling bestaat uit een beïnvloeding van de (endogene) circadiane ritmiek door (exogene) factoren. Daardoor kunnen faseverschuivingen in het ritme worden teweeggebracht. Men ontdekte dat door de slaap van depressieve en gezonde proefpersonen te manipuleren (Dijk, 1988). Ze werden volgeplakt met voelers om lichaamstemperatuur en hartslag te meten en een elektro-encefalogram (EEG) op te stellen. De proefpersonen werden op verschillende tijdstippen naar bed gestuurd (vroeg, normaal, laat of heel erg laat) of tijdens hun slaap gestoord met geluiden. Tijdens de nachtrust nam de amplitudo van de deltagolven in het EEG af, maar bij een gestoorde slaap gebeurde dat minder snel dan bij een ongestoorde slaap. Verder was de amplitudo van de deltagolven hoger naarmate de proefpersonen later naar bed gingen. De amplitudo van deze deltagolven is een maat voor de achterstallige slaap, de <i>slaapschuld</i>. De slaapneiging blijkt te worden bepaald door minstens twee factoren, te weten de slaapschuld en de <i>biologische klok</i>. Het moment van ontwaken hangt vooral van de biologische klok af. Gebleken is dat de slaapstoornis bij een endogene depressie dikwijls samenhangt met een groot <i>faseverschil</i> tussen het gewenste slaap-waakritme en de door de biologische klok gestuurde ritmiek. Slaaponthouding kan daarbij een positieve uitwerking hebben op zowel de slaapstoornis als de depressie. Een bevredigende therapie bij een <i>winterdepressie</i> is blootstelling aan fel licht gedurende de vroege ochtenduren. Waarschijnlijk werkt dat licht via de oogzenuw rechtstreeks in op de circadiane pacemaker in de SCN.
Slaapschuld Biologische klok		
Faseverschil		
Winterdepressie		
Neurotransmitters	Zie hoofdstuk 2, par. 3.1.	Ook stoffen, met name <i>neurotransmitter-achtige</i> stoffen, kunnen een grote invloed hebben op gedrag, ook tamelijk specifieke effecten. Agressieve psychiatrische patiënten worden dikwijls 'platgespoten' met een 'ouderwets' kalmeringsmiddel. Dergelijke middelen hebben niet alleen effecten op <i>agressie</i>. Ze maken de patiënt vooral suf en het is twijfelachtig of dat de therapie ten goede komt. Met de hulp van gedragsbiologen worden modernere middelen ontwikkeld met veel specifiekere effecten. De stof eltoprazine lijkt hieraan te voldoen en zou de rol kunnen overnemen van
Agressie		

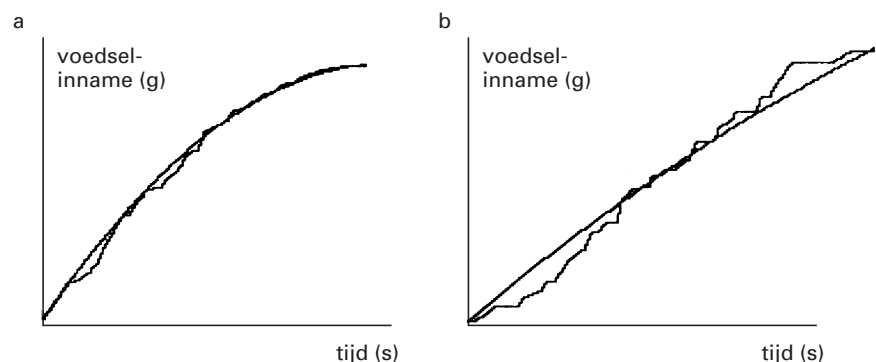
Serotonine
Toxische stoffen

Nicotine
Opiaten

Eetgedrag

de neurotransmitter *serotonine* op de agressiereceptoren in de hersenen. Onderzoek naar de invloed van *toxische stoffen*, waaraan mensen vrijwillig of onvrijwillig worden blootgesteld, draagt ook bij aan de kennis over de veroorzaking van menselijk gedrag. Sommige stoffen, vooral *nicotine* en *opiaten*, werken in op het neurotransmissiesysteem, net zoals de agressieremmer, en kunnen daardoor nogal specifieke effecten op het gedrag hebben. Vastgesteld is dat de invloed van deze stoffen extra groot is wanneer het zenuwstelsel zich ontwikkelt, dus bijvoorbeeld via de baarmoeder op een groeiend embryo. Het is nog niet duidelijk in hoeverre dit leidt tot blijvende effecten op het latere gedrag.

Uit onderzoek naar de achtergronden van *menselijke eetgewoonten* blijkt ook het grote belang van biologische factoren, zoals honger en verzadiging (Westerterp-Plantenga e.a., 1992). De invloed van verzadiging is herkenbaar aan de geleidelijke afname van de eetsnelheid in de loop van een maaltijd. Bij mensen met objectieve of subjectieve gewichtsproblemen kan deze invloed geheel of grotendeels versluierd worden door psychologische factoren. Daarbij blijft de eetsnelheid tijdens de maaltijd min of meer constant (figuur 14.7).



FIGUUR 14.7 Twee curven met de cumulatieve voedselinname tijdens een maaltijd (verticale as) uitgezet tegen de tijd (horizontale as)

De linker kromme (a) laat een afnemende eetsnelheid zien die karakteristiek is voor 'ongeremde' eters, de rechter kromme (b) laat een constant blijvende eetsnelheid zien die karakteristiek is voor 'geremde' eters.

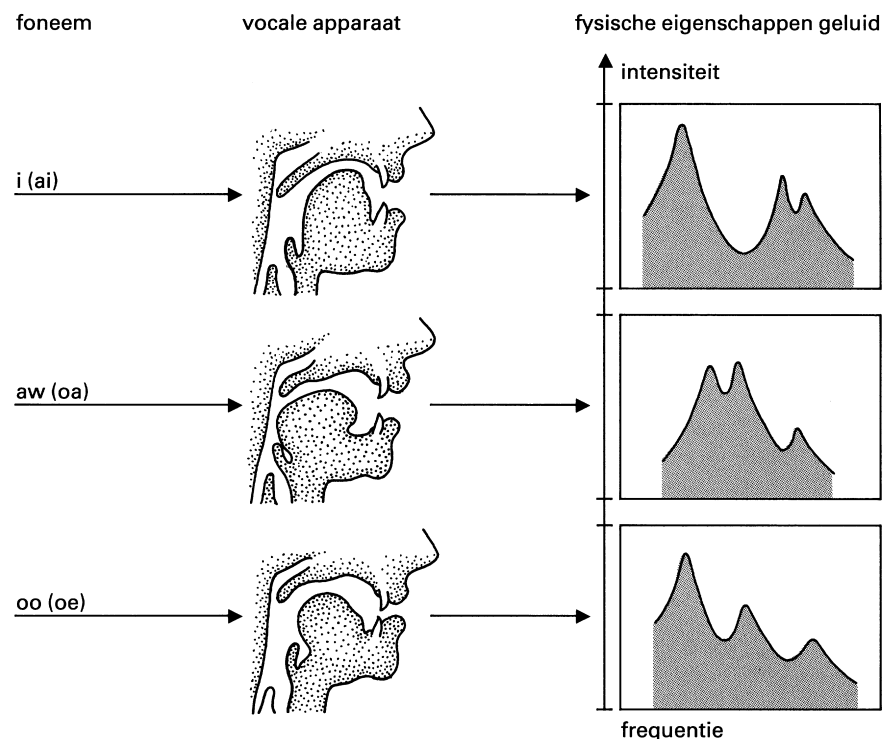
(Bron: Westerterp-Plantenga e.a., 1992).

5 Ontwikkeling van menselijk gedrag

De verschillen in gedrag tussen mensen kunnen dikwijls worden toegeschreven aan culturele invloeden. Zo hangen de verschillen in de taal die iemand spreekt meestal samen met de gemeenschap of plaats waar men is opgegroeid. Omgangsmanieren kunnen met de maatschappelijke status in verband worden gebracht en de morele en godsdienstige overtuiging komt gewoonlijk overeen met die van de ouders. Dat betekent nog niet dat 'menselijk' gedrag zich volgens andere principes dan 'dierlijk' gedrag zou ontwikkelen bij een individu. Ook bij de mens spelen *erfelijke factoren* wel degelijk een rol (zie bijvoorbeeld Ridley, 1999). Bovendien zijn veel elementen uit het menselijke gedrag erg *vast van vorm* en worden niet aantoonbaar door cultuur beïnvloed. Dat geldt zowel voor verbaal als voor niet-verbaal gedrag. Dat lijkt misschien opmerkelijk voor verbaal gedrag, omdat er een nauwe samenhang bestaat tussen gesproken taal en cultuur. Alle gesproken talen bestaan

Erfelijke factoren
Vormvastheid

echter uit vrijwel dezelfde reeks van ongeveer veertig bouwelementen of fonemen (Denes en Pinson, 1973). De omvang van deze reeks wordt beperkt door de mogelijkheden van het vocale apparaat. In het bovenste plaatje van figuur 14.8 is de houding van het vocale apparaat bij het foneem voor het Engelse I (ik) of het Nederlandse ai weergegeven. Daaronder de houding bij het foneem voor het Engelse aw (van Bernard Shaw), die geen algemeen beschaafd Nederlands equivalent heeft, maar wel in dialecten voorkomt, zoals in de Saksische oa van loatn en moakng voor laten en maken. Het onderste plaatje geeft het foneem voor de oo uit het Engelse look of de oe uit het Nederlandse boek.



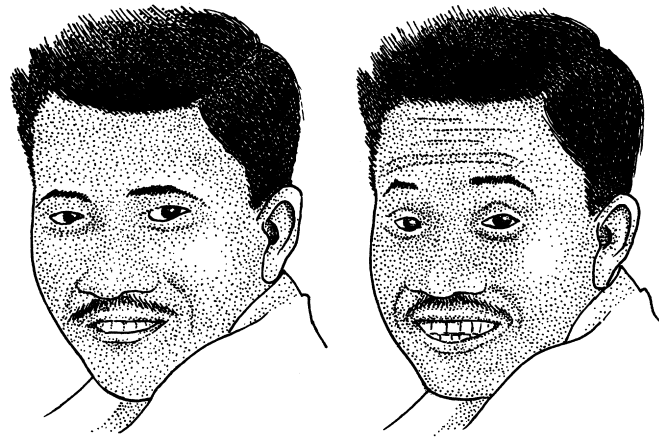
FIGUUR 14.8 Houding van het vocale apparaat bij verschillende fonemen en de fysische eigenschappen van die fonemen
Naar: Denes en Pinson, 1973

Universele elementen in het niet-verbale gedrag kunnen verder worden gevonden onder de expressies van het gelaat. Sommige van die expressies worden ook door blinde mensen getoond, vooral in situaties waarin deze door ziende mensen kunnen worden gebruikt. Hieruit blijkt al dat dergelijke patronen lang niet altijd cultureel beïnvloed hoeven te zijn. Veel van de *gelaatsexpressies* die vooral tijdens sociale interacties tussen mensen worden vertoond, komen voor in alle culturen, zelfs de meest primitieve (Eibl-Eibesfeldt, 1972). Een voorbeeld daarvan is de *wenkbrauwgroet* (figuur 14.9), een kort optrekken van beide wenkbrauwen – meestal gevolgd door een glimlach – vertoond zodra twee elkaar naderende bekenden oogcontact hebben gevonden. Voor sommige gelaatsuitdrukkingen kan de vermoedelijke evolutionaire oorsprong worden afgeleid uit overeenkomsten in vorm met uitdrukkingen van primaten. Verondersteld wordt dat de *glimlach* en de *lach* van de mens zijn afgeleid van patronen die veel gemeen moeten hebben gehad met het stille-blote-tanden-gezicht (figuur 14.10) en het ontspannen-openmond-gezicht (figuur 14.11) bij veel apen (Van Hooff, 1972).

Gelaatsexpressies

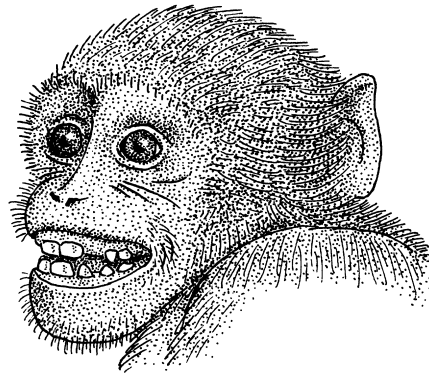
Wenkbrauwgroet

Glimlach en lach



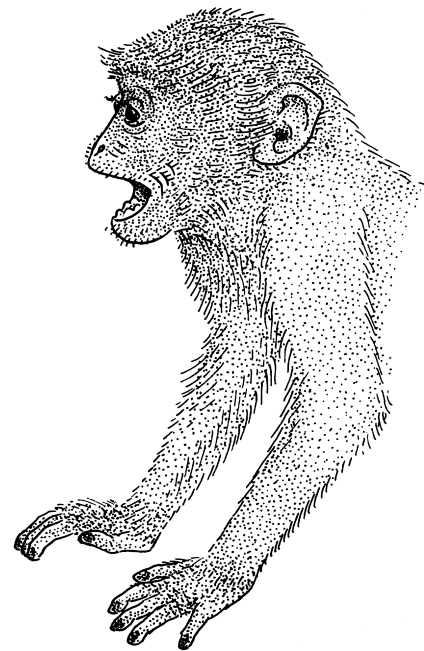
FIGUUR 14.9 Twee opeenvolgende stadia van de wenkbrauwgroet van een Balinees

Naar: Eibl-Eibesfeld, 1972



FIGUUR 14.10 Het stille-blote-tanden-gezicht van *Macaca iris*

Naar: Van Hooff, 1972



FIGUUR 14.11 Het ontspannen-open-mond-gezicht van *Macaca iris*

Naar: Van Hooff, 1972

Normale
ontwikkeling

Regressie- en
conflictperioden

Veel van het gedragsbiologische onderzoek aan de mens betreft de ontwikkeling van kinderen. Daarbij was veel belangstelling voor de oorzaken en de therapeutische aanpak van afwijkend gedrag, zoals hyperactiviteit, autisme en verslaving. Daarnaast neemt ook de belangstelling toe voor de *normale ontwikkeling* van jonge kinderen. De bestseller 'Oei, ik groei' (van de Rijt en Plooij, 1992) geeft de resultaten van één van deze studies. Beide onderzoekers hadden hun sporen verdiend als psycholoog en gedragsbioloog en publiceerden deze studie ook in wetenschappelijke tijdschriften. Zij suggereren dat er vooral tijdens het eerste levensjaar, maar ook nog daarna, verscheidene fasen (*regressieperioden en conflictperioden*) kunnen worden onderscheiden waarin relatief veel gehuild wordt. Het contact tussen moeder en kind zou dan moeizaam verlopen en de kans op ziekten zou tamelijk groot zijn. Volgens de auteurs zouden die fasen vóórkomen bij alle kinderen, ongeacht culturele achtergrond, op ongeveer dezelfde tijdstippen, gerekend vanaf de conceptie. Het gedrag tijdens die fasen zou erop wijzen dat het kind overschakelt op een ander type leerproces en een andere vorm van perceptie. In de perioden tussen de regressies zou het gedrag van de kinderen tamelijk stabiel zijn. Dit alles zou wijzen op een voorgeprogrammeerd ontwikkelingsproces, waarin verschillende leertaken, gescheiden van elkaar in tijd, in een vaste volgorde worden afgewerkt. Het idee is interessant, maar inmiddels sterk omstreden. Plooij heeft zich de woede van veel collega's op de hals gehaald, door zich te distantiëren van een falende, maar gedegen poging om het onderzoek te repliceren.

Communicatie

Veel onderzoek is ook verricht naar de ontwikkeling van *communicatie* bij jonge kinderen. Die gaan rond de leeftijd van drie maanden steeds duidelijker reageren op hun verzorger, onder meer doordat de controle over hun motoriek verbetert. Deze preverbaal communicatie is belangrijk voor de latere ontwikkeling van spraak en andere cognitieve vaardigheden en zelfs voor de emotionele ontwikkeling van het kind (Papousek e.a., 1992). De vroege communicatie voorziet in de behoefte van de baby om contact te hebben. Bovendien wordt het kind in staat gesteld te profiteren van de ervaring van de verzorger. De gedragsprogramma's van verzorgers en kinderen zijn nauwkeurig aan elkaar aangepast. Ouders ondersteunen hun kinderen onbewust, maar met grote vaardigheid. Dat kon worden vastgesteld aan de hand van gedetailleerde analyses van ouder-kind-interacties. Ouders trekken de aandacht en geven de baby veelvuldig de mogelijkheid om (passief) ervaring op te doen met de moedertaal. Ouders vertonen daarbij voorspelbaar, controleerbaar en gemakkelijk te interpreteren gedrag. De mogelijkheden voor de baby om daarin wetmatigheden te ontdekken zijn groot, en dus ook de mogelijkheden om de regels (*syntaxis*) in de communicatie op te sporen en de betekenis (*semantiek*) van de boodschappen te interpreteren.

Syntaxis
Semantiek

Zie par. 1.

6 Menselijk gedrag in evolutionair perspectief

Fitness

Zie par. 3.

De functionele aspecten van menselijk gedrag komen steeds meer in de belangstelling te staan. De onderwerpen daarbij komen overeen met die in het onderzoek aan diergedrag. Ook bij het gedragsonderzoek aan mensen wordt men gefascineerd door het begrip *fitness*. Dat was ook een belangrijk element in het eerdergenoemde onderzoek over *oplettendheid*. Er wordt gekeken naar de strategieën voor partnerselectie, seksuele attractiviteit, en zelfs naar spermacompetitie bij mensen. De resultaten van dit onderzoek sluiten goed aan bij wat voor dieren gevonden is.

Partnersselectie
Gezichtskenmerken

Kaakpartij

Symmetrie

Zie ook
hoofdstuk 12,
par. 2.3.

Gemiddeldheid

Dominantie

Copulatiegedrag

Zie hoofdstuk 8,
par. 4.1 en
hoofdstuk 12,
par. 1.2 en 4.

Humane gedragsbiologen uit onderzoeksgroepen in Wenen en München schromen er niet voor om zelf het 'veld' in te gaan. In een passende 'outfit' bezoeken zij disco's, ontmoetingscentra en kroegen, om onopvallend te observeren hoe jonge mannen en jonge vrouwen op 'jacht' gaan naar een *partner*. De onderzoekers beperken zich daarbij niet tot alleen waarnemen, maar bedienen zich ook van tal van moderne hulpmiddelen, zoals verborgen microfoons en camera's. Na afloop worden de betrokkenen opgespoord en gevraagd of de geanonimiseerde gegevens mogen worden gebruikt. Bij de nadere analyses worden geavanceerde statistische technieken gebruikt. De resultaten hiervan wijzen erop dat vooral de vrouwen, die ook de grootste biologische risico's lopen, het uiteindelijke succes van een flirt bepalen door middel van subtiele signalen. Onderzocht is ook hoe de *partnerkeuze* beïnvloed wordt door *kenmerken van gezichten*. Dat werd gedaan door proefpersonen een serie gemanipuleerde foto's van gezichten te laten schikken volgens seksuele aantrekkelijkheid. Zo'n serie was gebaseerd op één portret waarvan met elektronische middelen allerlei eigenschappen waren gevarieerd. Een van Lorenz afkomstige hypothese dat babykenmerken de vrouwelijke aantrekkelijkheid verhogen, werd met deze methode ontkracht. Zowel mannelijke als vrouwelijke proefpersonen vonden *symmetrische gezichten* het aantrekkelijkst als potentiële partner. Daarnaast wordt de mannelijke aantrekkelijkheid verhoogd door een in het oog vallende (en dus tamelijk grote) *kaakpartij*. Vrouwelijke aantrekkelijkheid blijkt samen te vallen met de gemiddelden van de natuurlijke verdelingen van vrijwel alle gezichtskenmerken. Vrouwen met relatief grote, kleine of afwijkende neuzen, oren, ogen en andere gezichtskenmerken vallen dus minder in de smaak. De eigenschap *symmetrie* wijst op een gebalanceerde ontwikkeling en misschien ook op het vermogen om de invloed van storingen tijdens dat ontwikkelingsproces tegen te gaan. De eigenschap *gemiddeldheid* zou kunnen wijzen op veel heterozygote kenmerken, en dus op het vermogen tot aanpassing onder veel omstandigheden. Een grote kaakpartij zou kunnen wijzen op een hoge *dominantie*. Dat idee wordt gesteund door een experiment waarbij de foto's gerangschikt moesten worden volgens de mate waarin de afgebeelde figuur als dominant werd ervaren. Alle kenmerken die een rol blijken te spelen zouden dus in verband kunnen worden gebracht met fitness.

Het onderzoek aan *copulatiegedrag* en *spermacompetitie* bij de mens vertoont in aanpak en hypothesen grote overeenkomsten met het functionele gedragsonderzoek aan dieren, zoals besproken is voor de *heggenmus* en de *pimpelmees*. Het grote probleem daarbij is dat gedragsbiologische waarnemingen een onacceptabele inbreuk vormen op de persoonlijke levenssfeer van de betrokkenen. Dat probleem kan worden omzeild door vrijwilligers uitvoerig te interviewen over hun seksuele gedrag. Dat kan worden aangevuld met gegevens over de aantallen spermacellen in ejaculaten opvangen in condooms en de aantallen spermacellen die de vrouw na een copulatie verliest. Ook dat kan natuurlijk alleen met behulp van vrijwilligers. In Engeland heeft een dergelijk onderzoek plaatsgevonden onder de lezers van het tijdschrift *Company*. Dat onderzoek leverde bijna 4000 ingevulde vragenlijsten op (Baker en Bellis, 1995). Omdat het ging over een onderwerp waarover nogal wat taboes bestaan, moest rekening gehouden met diverse methodologische voetangels en klemmen bij de analyse. Toch ontstond er – in combinatie met het onderzoek aan ejaculaten – een tamelijk helder beeld over het menselijke seksuele gedrag. Uit het onderzoek bleek bijvoorbeeld dat bij copulaties

Spermacompetitie
Masturbatie door
mannen

Orgasme van
vrouwen

met een vaste partner ejaculaten meer sperma bevatten naarmate de leden van het paar minder tijd samen doorbrengen. Dat zou kunnen worden opgevat als een aanpassing tegen de mogelijkheid van vreemdgaan van de partner, dus als een vorm van *spermacompetitie*. Ook leverde het onderzoek ideeën op over de functie van *masturbatie door mannen*. Masturbatie blijkt namelijk – zoals verwacht – te leiden tot een lager aantal spermacellen in het ejaculaat bij een volgende copulatie, maar – verrassend genoeg – tot een langere levensduur van het sperma. Het aantal spermacellen dat uiteindelijk bij de vrouwelijke partner achterblijft, wordt niet beïnvloed door masturbatie. Omdat de fitness van het sperma hoger is, zou de kans op bevruchting wel eens kunnen toenemen. Het onderzoek gaf ook aanwijzingen over de functie van het *vrouwelijke orgasme*. Als deze climax niet eerder dan één minuut voor de ejaculatie plaatsvindt en niet later dan 45 minuten erna, heeft dit tot gevolg dat de vrouw maar weinig spermacellen na de copulatie verliest. Kennelijk draagt het orgasme bij aan het transport van het sperma naar de baarmoederhals en dus aan de bevruchtungskans. Bij vrouwen die naast hun vaste partner een tijdelijke verhouding hebben, is het patroon van orgasmen in de tijd zodanig dat het sperma van de tijdelijke partner bevoordeeld wordt.

7 Samenvatting

De sociale structuur van primaten, zoals groeps grootte, dominantie, paringsstrategie, filopatrie en infanticide wordt in sterke mate bepaald door *ecologische factoren*. Daarnaast zijn er overeenkomsten tussen verwante soorten. Daarom zijn de belangrijkste gedragskenmerken van halfapen, apen van de nieuwe en de oude wereld, en voor de mensapen gibbons, orang-oetan, gorilla, chimpansee en bonobo besproken. Ook binnen elk van die groepen is de invloed van ecologische factoren herkenbaar. De mens onderscheidt zich vooral van de andere primaten door *grotere hersenen*. De fractie die daarvan bestaat uit de neocortex (het gebied dat belangrijk is voor associatie) is ongeveer gelijk. Menselijke eigenschappen die daardoor zouden kunnen worden verklaard zijn samenwerking, werktuiggebruik, taal, zelfbewustzijn, cognitie en sociale intelligentie. Geen van die eigenschappen is uniek voor de mens. De verschillen zijn gradueel. Taalvaardigheid, zelfbewustzijn en 'machiavelistische intelligentie' blijken ook bij primaten voor te komen. Vermoed wordt dat de behoefte aan een grotere sociale intelligentie de belangrijkste selectiekracht was voor de toename van de hersengrootte.

De vroegste fossielen van mensapen (ongeveer 20 miljoen jaar oud) zijn van *Proconsul*. Bekender is *Ramapithecus* (ongeveer 10 miljoen jaar oud), waarschijnlijk een voorloper van de orang-oetan. De vroegste mensachtigen behoren tot het genus *Australopithecus* en hadden een schedelinhoud van 500 cm³, vergelijkbaar met de chimpansee. Tot voor kort was *Australopithecus afarensis* (Lucy) het vroegst bekende fossiel (3,5 miljoen jaar oud), maar inmiddels zijn enkele oudere fossielen (tot 7 miljoen jaar oud) gevonden. Het is niet waarschijnlijk dat Lucy een directe voorouder van de moderne mens is geweest. Dat geldt in nog sterkere mate voor de andere bekende vertegenwoordigers van dit genus: *A. africanus* en *A. robustus*. *Homo habilis*, die ongeveer 2 miljoen jaar geleden geleefd moet hebben, wordt beschouwd als de vroegste vertegenwoordiger van de moderne mens. De schedelinhoud was duidelijk groter dan van het genus *Australopithecus* (800 cm³). Onduidelijk is of *H. habilis* een aparte

soort was. *Homo (Pithecantropus) erectus* was dat wel, en liet veel stenen werktuigen na, dikwijls op plaatsen met ook andere kenmerken van een nederzetting. De schedelinhoud was 1000 cm³. Het is niet duidelijk of de Neanderthalers directe afstammelingen van *H. erectus* waren. De moderne Cro-Magnon-mensen waren waarschijnlijk geen afstammelingen van de Neanderthalers. Mensen onderscheiden zich door het lopen op twee benen. De handen kwamen daarbij vrij om te gebruiken voor het transport van werktuigen en voedsel. Door te leven in coöperatieve groepen kon waarschijnlijk het voortplantingssucces hoger worden. De mannen investeerden in hun nakomelingen, het voedsel werd gedeeld, onderlinge competitie was laag en mogelijk was men overwegend monogaam.

Menselijk gedrag wordt ook door gedragsbiologen bestudeerd, vooral met de technieken die in het onderzoek van diergedrag worden gebruikt. Het kan daarbij gaan om het bestuderen van menselijke eigenschappen in het algemeen, waarbij meestal veel personen worden geobserveerd, maar ook om het bestuderen van één persoon, bijvoorbeeld voor het stellen van een diagnose. De verschillende benaderingswijzen zijn aan de hand van willekeurige voorbeelden toegelicht. De benadering kan zijn gericht op *directe oorzaken*, zoals bepaalde hersendelen, hormonen of neurotransmitters. De benadering kan ook gericht zijn op de *ontwikkeling* van menselijk gedrag. Hoewel leren daarbij belangrijk is, zijn er ook tal van erfelijke factoren in het spel. Ook de basiselementen van menselijk gedrag liggen nogal vast. Er is veel aandacht voor normale ontwikkeling van kinderen, waaronder de verwerving van taal. Tenslotte kan de benadering gericht zijn op de *functionele betekenis* van menselijk gedrag, met name de fitnessaspecten. Er wordt bijvoorbeeld onderzoek verricht aan de factoren die bij partnerselectie een rol spelen en aan het 'voortplantingsgedrag'.

Literatuur

- Baker, R.R. and M.A. Bellis, *Human sperm competition. Copulation, masturbation and infidelity*. London, Chapman and Hall, 1995.
- Beck, B.B., *Animal tool behavior: The use and manufacture of tools by animals*. New York, Garland, 1980.
- Bouhuys, A.L., 'The organization of interpersonal behaviour of depressive patients'. In: *Neth J. Zool.* 35, 300-322, 1985.
- Byrne, R.W. and A. Whiten (eds), *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys*. Oxford, Clarendon Press, 1988.
- Denes, P.B. and E.N. Pinson, *The speech chain: the physics and biology of spoken language*. New York, Anchor press, 1973.
- Dijk, D.J., *Spectral analysis of the sleep EEG*. Groningen, Proefschrift, 1988.
- Dunbar, R.I.M., L. Cornah, F.J. Daly and K.M. Bowyer, 'Vigilance in human groups: A test of alternative hypotheses'. In: *Behaviour* 139, 695-711, 2002.
- Grind, W. van de, *Natuurlijke intelligentie: Over denken, intelligentie en bewustzijn van mensen en andere dieren*. Amsterdam, Uitgeverij Nieuwezijds, 1997.
- Hooff, J.A.R.A.M. van, 'A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling'. In: Hinde, R.A. (ed.) *Non-verbal communication*. Cambridge, Cambridge University Press, 209-241, 1997.
- Lee, P.C. (ed.), *Comparative primate socioecology*. Cambridge, Cambridge University Press, 1999.

- Masataka, N., *The onset of language*. Cambridge, Cambridge University Press, 2003.
- Mitchell, R.W., N.S. Thompson and H.L. Miles (eds), *Anthropomorphism, anecdotes, and animals*. New York, State University of New York Press, 1997.
- Papousek, H.U., U. Jurgens and M. Papousek, *Nonverbal vocal communication: Comparative and developmental aspects*. New York, Cambridge University Press, 1992.
- Ridley, M., *Genoom. Het recept voor een mens*. Amsterdam, Contact, 1999.
- Rijt, H. van de and F.X. Plooi, *Oei, ik groei, de acht sprongen in de mentale ontwikkeling van je baby*. Ede, Zomer & Keuning, 1992.
- Tomasello, M. and J. Call, *Primate cognition*. Oxford, Oxford University Press, 1997.
- Verstegen, J. (red.), *DierenTaal. Over communicatie bij dieren*. K.L. Pollstichting voor Onderwijs, Kunst & Wetenschap. Den Haag, Sdu Uitgevers, 1999.
- Waal, F.B.M., *Verzoening: Vrede stichten onder apen en mensen*. Utrecht, Het Spectrum, 1988.
- Waal, F.B.M. de and F. Lanting, *Bonobo: de vergeten mensaap*. Beek, Natuur & Techniek; Utrecht, Kosmos - Z&K Uitgevers, 1997.
- Westerterp-Plantenga, M.S., E. van den Heuvel, L. Wouters and F. ten Hoor, 'Diet induced thermogenesis and cumulative food intake curves, as function of familiarity with food and dietary restraint in humans'. In: *Physiol. Behav.* 51, 1992.
- Whiten, A. and R.W. Byrne (eds), *Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations*. Cambridge, Cambridge University Press, 1997.

Glossarium

NB: de gecursiveerde woorden zijn ook elders in deze lijst opgenomen.

Aandacht Het openstaan voor prikkels. Vergelijk *zoekbeeldvorming*.

Aanvalslatentietijd De tijd die verloopt tussen het ontdekken van een indringer en de eerste aanval door de territoriumeigenaar.

Abiotische factoren Fysische en chemische milieufactoren. Vergelijk *biotische factoren*.

ACTH Adreno-corticotropin: hormoon van *hypofyse* dat bijnierschors aanzet tot de productie van *corticosteroïden*. Hoofdstuk 2.

Adaptatie Aanpassing, *fenotypische* eigenschap, waarvan de frequentie door *natuurlijke selectie* is toegenomen, en die de drager een hogere *fitness* verschaft dan niet-dragers. Hoofdstuk 8, 11.

Adaptieve radiatie *Divergentie* tussen verwante soorten veroorzaakt door aanpassing van elke soort aan een eigen *ecologische nis*. Hoofdstuk 10.

Adrenaline Samen met *noradrenaline* hormoon van het bijniermers, dat als onmiddellijke reactie op *stress* wordt geproduceerd. Hoofdstuk 2.

Adult Volwassen. Vergelijk *juveniel*.

Afferens Aanvoerend. Vergelijk *efferens*. Hoofdstuk 2.

Agonistisch gedrag Gedrag vertoond tijdens conflicten tussen individuen: *dreigen*, vechten en ontwijken.

Agressie Inwendige factor (of complex van factoren) die beschadigend (agressief) gedrag veroorzaakt. Vergelijk *motivatie* en *dreigen*.

Allel Eén van de alternatieve vormen van een gen, gebonden aan een specifieke positie (locus) van een bepaald *chromosoom*.

Allopatrisch Verwante populaties of soorten die niet overlappende geografische gebieden bewonen. Vergelijk *sympatrisch* en *isolerend mechanisme*. Hoofdstuk 10.

Alternatieve strategie *Strategie*, soms individu-gebonden, soms gebonden aan bepaalde omstandigheden, afwijkend van de andere strategieën van soortgenoten voor dezelfde taak.

Altruïsme Gedrag dat de *fitness* van één of meerdere andere individuen verhoogt, maar de eigen fitness verlaagt. Vergelijk *coöperatie*, *egoïsme*, *mutualisme* en *wraakgierigheid*. Hoofdstuk 11.

Ambivalentie Verschijnsel dat wordt toegeschreven aan een conflict tussen *gedragssystemen*, waarbij het gedrag bestaat uit een mozaïek van componenten uit verschillende gedragssystemen. Vergelijk *omrichten* en *oversprong*. Hoofdstuk 4.

Ameiotische type *Parthenogenetische* voortplanting waarbij geen *meiose* (en geen *recombinatie*) optreedt en dus de nakomelingen genetisch identiek zijn aan de ouder.

Amygdala Kern in de hersenen bij *thalamus* en *hypothalamus* die de hypothalamus kan aanzetten tot *hormoonproductie*. Hoofdstuk 2.

Androgene hormonen Mannelijke geslachtshormonen.

Anemotaxis Oriëntatie op windrichting. Hoofdstuk 3.

Anisogamie Bevruchte eicellen ontstaan door versmelting van twee ongelijke geslachtscellen. Vergelijk *isogamie* en *seksualiteit*. Hoofdstuk 11.

Antagonistisch Tegengesteld werkend.

Antithese Het vormcontrast dat er tussen *signaalhandelingen* met tegengestelde *boodschappen* kan bestaan. Hoofdstuk 9.

Appetitive behaviour Zie *zoekgedrag*.

Asexuele voortplanting Voortplanting door afzonderlijke individuen door middel van celdeling, afsplitsing en *parthenogenese*.

Assortatief Met hetzelfde type. Vergelijk *dis-assortatief*.

Asymmetrische confrontaties Confrontaties tussen ongelijke tegenstanders, meestal met ongelijke winstkansen in een conflict. Vergelijk *symmetrische confrontaties*. Hoofdstuk 9, 11.

Autonoom zenuwstelsel Deel van het zenuwstelsel dat een belangrijke rol speelt in de regulatie van de activiteit van inwendige organen, gladde spieren en de hartspeer. Hoofdstuk 2.

Axon Lange uitloper van zenuwcel.

Balts Hofmakerij.

Beëindigende prikkels *Prikkels* die gedrag stoppen. Hoofdstuk 3.

Behavioral ecology Gedragsecologie: studie van gedrag vanuit het perspectief van *natuurlijke selectie*.

Behaviorisme Richting in de psychologie, waarbinnen leren beschouwd wordt als de enige relevante factor voor de ontwikkeling van gedrag. Vergelijk *vitalisme*. Hoofdstuk 1.

Bekrachtiger Reinforcer: gebeurtenis die een verandering teweegbrengt in de kans van optreden van het gedrag dat aan die gebeurtenis voorafging. Vergelijk *conditioneren*. Hoofdstuk 6.

Betekenis van een signaal Informatie die door een ontvanger uit een signaal wordt afgeleid. Vergelijk *boodschap* en *context*. Hoofdstuk 9.

Bewaken van de partner Mate-guarding: gedrag, gewoonlijk door mannetjes, waardoor de copulatiepartners weinig of geen gelegenheid krijgen om met andere individuen te paren en dus met grote waarschijnlijkheid nakomelingen van de bewakers zullen grootbrengen. Vergelijk *paarband*.

Bierens de Haan, Johannes Abraham Nederlands psycholoog (1883-1958) die een sterk *vitalistisch* getinte richting van gedragsonderzoek ontwikkelde. Hoofdstuk 1.

Bijnier Hormoonproducerende klier waarvan het merg *adrenaline* en *noradrenaline* produceert en de schors de *corticosteroiden*. Hoofdstuk 2.

Biotische factoren Biologische (door andere soorten of individuen veroorzaakte) milieufactoren. Vergelijk *abiotische factoren*.

Biseksuele soort Soort met twee seksen (vrouwjes en mannetjes). Vergelijk *uniseksuele soort*. Hoofdstuk 10.

Black box Voorstelling van een dier waarin gevolgtrekkingen over het inwendige functioneren afgeleid worden uit de verbanden tussen invoer en uitvoer, en uit de gestructureerdheid van de uitvoer. Hoofdstuk 2.

Boodschap van een signaal Informatie die door een zender in een signaal wordt gelegd. Vergelijk *betekenis* en *context*. Hoofdstuk 9.

Broca, Gebied van Eén van de *spraakcentra*, van belang voor articulatie en toepassing grammaticale regels. Vergelijk *Wernicke*. Hoofdstuk 4.

Broedparasitisme Gedrag waarbij voor de zorg van eigen eieren of jongen wordt geparasiteerd op anderen, soortgenoten of niet-soortgenoten. Hoofdstuk 8.

Burlen Bronstig loeien van o.a. edelhertenbokken.

Causatie Veroorzaking.

Centrale zenuwstelsel Deel van het zenuwstelsel, waarbinnen sprake is van een zeer hoge concentratie van zenuwcellichamen en *synapsen*; bij de vertebraten bestaande uit *hersenen* en *ruggenmerg*. Hoofdstuk 2.

Chemotaxis Oriëntatie op chemische prikkels. Hoofdstuk 3.

Chimeer Individu ontstaan door versmelting van bevruchte eicellen of door transplantatie van weefsels, bestaande uit erfelijk verschillende typen weefsels. Vergelijk *mozaïek*. Hoofdstuk 5.

Chromatoforen Cellen die kleurstoffen bevatten. Vergelijk *melanoforen*. Hoofdstuk 2.

Chromosoom Drager van erfelijk materiaal.

Circadisch (circadiaans) ritme *Endogeen* ritme met een *periode* van ongeveer een dag. Hoofdstuk 2, 3.

Circannisch ritme *Endogeen* ritme met een *periode* van ongeveer een jaar. Hoofdstuk 2, 3.

Cognitie Het vermogen om kennis op te doen. Hoofdstuk 6, 14.

Communicatie Uitwisseling van informatie tussen individuen. Hoofdstuk 9.

Competitie 1 Het verschijnen van een handeling door een stijging van de *motivatie* voor die handeling boven de *motivatie* voor de handeling die aanvankelijk vertoond werd. Vergelijk *desinhibitie* en *inhibitie*. Hoofdstuk 4.

2 Gedrag van een individu of van de individuen van een soort dat kan leiden tot het beheersen van hulpbronnen (partners, voedsel, etc.) waarvan het bezit door meerdere individuen of soorten wordt nagestreefd. Vergelijk *dominantie*, *egoïsme* en *seksuele selectie*. Hoofdstuk 11, 12.

Conditioneren Leerproces waarbij een associatie wordt gelegd tussen twee prikkels of tussen een prikkel en gedrag. Hoofdstuk 6.

Conflict-hypothese Het ontstaan tijdens de evolutie van de vorm van handelingen wordt toegeschreven aan conflicten tussen *gedragssystemen*, zoals *agressie* en *vlucht*. Vergelijk *emancipatie* en *ritualisatie*. Hoofdstuk 4.

Consummatory act Zie *eindhandeling*.

Context waarin een signaal gegeven wordt Aspecten, zoals tijdstip, plaats, situatie en de relatie tussen *zender* en *ontvanger*, die extra informatie aan een signaal kunnen toevoegen. Vergelijk *betekenis* en *boodschap*. Hoofdstuk 9.

Convergentie Het naar elkaar toegroeien van eigenschappen van niet- of weinig verwante soorten. Vergelijk *divergentie* en *parallèlisme*. Hoofdstuk 10.

Conversiefactor Productie-efficiëntie in de intensieve veehouderij: aantal kilo's voer nodig voor de productie van 1 kilo vlees.

Coöperatie Gedrag van twee of meer individuen ten opzichte van elkaar, waardoor de *fitness* van alle betrokkenen wordt verhoogd. Vergelijk *altruïsme*, *egoïsme*, *mutualisme* en *wraakgierigheid*. Hoofdstuk 11.

Coördinatie Proces waarbij verschillende *effectoren* samenwerken aan het totstandkomen van complex gedrag. Hoofdstuk 2.

Coping strategies Alternatieve gedragsreacties op stress. Hoofdstuk 5.

Corticosteroiden Bijnierschors hormonen, geproduceerd bij aanhoudende *stress*. Hoofdstuk 2.

CRH Cortico-tropin releasing hormone: *hypothalamus*-hormoon dat de *hypofyse* aanzet tot de productie van *ACTH*. Hoofdstuk 2.

Cross-fostering techniek waarbij jongen grootgebracht worden door pleegouders teneinde te voorkomen dat eigenschappen van hun ouders via leerprocessen worden overgedragen. Hoofdstuk 5.

Crossing-over Uitwisseling van genen tussen homologe *chromosomen*.

CS Conditioned stimulus: *geconditioneerde prikkel*. Hoofdstuk 6.

Darwin, Charles Britse natuuronderzoeker (1809-1882), grondlegger van de *evolutietheorie*; mede door zijn ideeën over *seksuele selectie* een belangrijk stimulator van het gedragsonderzoek. Hoofdstuk 1.

Deblokkerend mechanisme voor gedrag Mechanisme waarmee een *instincthandeling* kan worden opgewekt onder invloed van *sleutelprikkels* wanneer de *motivatie* voor dat gedrag voldoende hoog is. Vergelijk *vacuümgedrag*. Hoofdstuk 3.

Desinhibitie Het verschijnen van een handeling waarvoor de *motivatie* betrekkelijk laag is, door een plotselinge daling in de motivatie voor de handeling die aanvankelijk vertoond werd. Vergelijk *competitie* en *inhibitie*. Hoofdstuk 4.

Desinhibitiehypothese Stelt dat *overspronggedrag* wordt veroorzaakt door een conflict tussen *gedragssystemen*, waarbij de remmen kunnen wegvallen op andere systemen met een lagere *motivatie*. Vergelijk *surplushypothese*. Hoofdstuk 4.

Deterministische benadering van gedrag Benaderingswijze waarbij er van uitgegaan wordt dat iedere gebeurtenis kan worden teruggevoerd op specifieke oorzaken. Vergelijk *stochastische benadering*. Hoofdstuk 4.

Dichotomie Verdeling in tweeën.

Dierpsychologie Verouderde benaming voor een richting in het gedragsonderzoek waarbij de nadruk ligt op waarnemingen en experimenten in het laboratorium. Vergelijk *ethologie*. Hoofdstuk 1.

Dimorfie Tweevormigheid; de aanwezigheid van twee (meestal genetisch verschillende) typen van individuen in een populatie. Vergelijk *polymorfie*.

Dis-assortatief Met een verschillend type. Vergelijk *assortatief*.

Discriminatie Het maken van een onderscheid. Vergelijk *generalisatie*. Hoofdstuk 6.

Disruptieve selectie *Selectie* in twee tegenovergestelde richtingen.

Divergentie Proces waarbij eigenschappen van verwante soorten zich verder differentiëren. Vergelijk *adaptieve radiatie*, *convergentie* en *paralellisme*. Hoofdstuk 10.

Dominantie 1 Relatie tussen twee of meer individuen, waarin het gedrag van één individu of meerdere (ondergeschikte) individuen geheel of gedeeltelijk wordt beheerst door één individu of meerdere andere (dominante) individuen. Vergelijk *competitie*.

2 Eigenschap van een gen, waarbij in *heterozygote* toestand de effecten van andere *recessieve allelen* worden overheerst.

Dreigen Alle gedrag dat op een tegenstander wordt gericht, maar dat geen directe aanval inhoudt. Vergelijk *agressie*.

Drempelwaarde De waarde van een inwendige variabele die moet worden overschreden teneinde een bepaald gedrag uit te kunnen voeren. Hoofdstuk 4.

Dubbel-legselsysteem Voortplantingsstrategie, waarbij het vrouwtje kort na elkaar meerdere legsels produceert, meestal twee, waarvan het eerste door haar eerste mannelijke partner wordt bebroed en het laatste door haarzelf. Hoofdstuk 8.

Eavesdropping Zie *spioneren*.

Ecologie Studie van de relaties tussen levende organismen en hun omgeving.

Ecologische nis Niche: plaats die een organisme, populatie of soort inneemt in zijn levensgemeenschap. Hoofdstuk 10.

EEG Elektro-encefalogram: registratie van hersenactiviteit.

Effector Uitvoerend orgaan (spier, klier of pigmentcel), dat reageert op signalen uit het zenuwstelsel of het *endocriene systeem*. Hoofdstuk 2.

Efferens Afvoerend. Vergelijk *afferens*. Hoofdstuk 2.

Efferentie-kopie Signaal naar het *centrale zenuwstelsel* over het te verwachten effect van een commando naar een *effector*. Vergelijk *re-afferentie*. Hoofdstuk 2.

Egoïsme Gedrag waardoor de *fitness* van het betrokken individu wordt verhoogd ten koste van de *fitness* van andere individuen. Vergelijk *altruïsme*, *competitie*, *coöperatie* en *wraakgierigheid*. Hoofdstuk 11.

Eindhandeling Consummatory act: afsluiting van een keten van handelingen, waarbij een beoogd doel bereikt wordt, waardoor de motivatie om de gehele keten te vertonen volgens sommigen sterk zou dalen. Vergelijk *zoekgedrag*. Hoofdstuk 4.

Elektroforese Techniek waarbij van elkaar verschillende fragmenten eiwit- of DNA-moleculen kunnen worden onderscheiden op grond van hun snelheid in een elektrisch veld.

Emancipatie Proces waarbij de inwendige veroorzakende factoren voor een handeling onafhankelijk kunnen worden van de oorspronkelijke veroorzaking. Vergelijk *conflict-hypothese* en *ritualisatie*. Hoofdstuk 4.

Embryologie Wetenschap van de ontwikkeling van het embryo. Vergelijk *ontogenie*.

Empirisch Proefondervindelijk.

Endocrien systeem Stelsel van *hormonen* en hormoon-producerende organen binnen een individu. Hoofdstuk 2.

Enocrinologie Leer van *hormonen*. Hoofdstuk 1, 2.

Endogeen Inwendig. Vergelijk *exogeen*.

Endorfinen Stoffen die worden geproduceerd in perioden van *stress* en die pijnprikkels kunnen onderdrukken. Hoofdstuk 2.

Entomologie Insectenkunde.

EPC Extra pair copulation: copulatie buiten de *paarband* – ‘vreemdgaan’. Hoofdstuk 8, 12.

Erbkoördination Uit het Duits afkomstige term voor *instincthandeling*, waarbij de vermeende erfelijke voorgeprogrammeerdheid van dit gedrag wordt benadrukt. Vergelijk *fixed action pattern*. Hoofdstuk 3.

Ervaring 1 In contact geweest met.

2 Door contact kennis opgebouwd over.

3 Vaardigheid die een individu ontwikkelt door het regelmatig gebruik van de eigen gedragsmogelijkheden en door het waarnemen en verwerken van de gevolgen daarvan. Vergelijk *leren*. Hoofdstuk 6.

ESS Evolutionair stabiele strategie: *strategie* (of complex van strategieën), die, wanneer deze door de meeste individuen in een populatie wordt toegepast, niet meer verdrongen kan worden door een mutante strategie. Hoofdstuk 9, 11.

Ethogram Catalogus van handelingen van een diersoort met hun beschrijvingen.

Ethologie 1 De studie van dieren in hun natuurlijke omgeving (eind 19de en begin 20ste eeuw in Frankrijk en Duitsland).

2 De biologische studie van gedrag (vanaf ± 1940). Vergelijk *dierpsychologie* en *ecologie*. Hoofdstuk 1.

Ethologische isolatie Zie *gedragsisolatie*.

Evertebraten Ongewervelde dieren. Vergelijk *vertebraten*.

Evolutie De geleidelijke verandering van soorten in de loop van de geologische geschiedenis. Vergelijk *fylogenie*.

Evolutionaire psychologie Richting in de psychologie waarin evolutionaire verklaringen worden gezocht voor menselijk gedrag. Hoofdstuk 1, 7, 11.

Evolutionair Stabiele Strategie Zie *ESS*.

Exogeen Uitwendig. Vergelijk *endogeen*.

Exploratie Het verkennen van een nieuwe omgeving of van nieuwe elementen in de oude omgeving. Hoofdstuk 6.

Extinctie 1 Uitsterving.

2 Het afleren van een door *conditioneren* gelegde associatie. Hoofdstuk 6.

Farmacologie Leer van geneesmiddelen.

Fenotype De verschijningsvorm van een individu, ontstaan door een wisselwerking tussen *genotype* en omgevingsinvloeden.

Feromonen Ingewikkelde chemische stoffen die afgegeven worden door dieren en die informatie kunnen overbrengen aan andere dieren.

Vergelijk *communicatie*. Hoofdstuk 2, 9, 10.

Fertility window Periode waarin de eicel bevrucht kan worden en paringen de hoogste kans op voortplantingssucces bieden. Hoofdstuk 12.

Filial imprinting Die vormen van *inprenten* waarin uitsluitend een band met de eerste sociale partner wordt gevormd. Hoofdstuk 7.

Filopatrie Trouw aan gebied of groep van geboorte. Hoofdstuk 13, 14.

Filter Mechanisme, hetzij in de zintuigen, hetzij in het *centrale zenuwstelsel*, waardoor bepaalde uitwendige prikkels niet door het organisme worden verwerkt. Hoofdstuk 3.

Fisher, Ronald A. Britse statisticus en geneticus (1890-1962) die een belangrijke brug sloeg tussen de erfelijkheidsleer en de theorieën over natuurlijke selectie.

Fisher-effect *Selectieproces* waarbij de frequentie van vrouwtjes met een voorkeur voor mannetjes met een bepaald kenmerk en de frequentie van de mannetjes met dat kenmerk automatisch toenemen, terwijl de frequenties van vrouwtjes zonder voorkeur en van mannetjes zonder kenmerk afnemen. Vergelijk *seksuele selectie*. Hoofdstuk 12.

Fitness Overlevingskans van een individu, waarin begrepen de kans op (of frequentie van) nakomelingen van dat individu in volgende generaties. Hoofdstuk 8.

Fixatie Vastleggen van een nieuwe erfelijke eigenschap door verdringing van de alternatieven.

Fixed action pattern Enigszins verouderde uit het Engels afkomstige term voor *instincthandeling*, waarbij de vermeende vormvastheid wordt benadrukt. Vergelijk *Erbkoördinatie* en *modal action pattern*. Hoofdstuk 3.

Fixed interval schedule Manier van *conditioneren*, waarbij na een vaste tijd *bekrachtigd* wordt. Hoofdstuk 6.

Fixed ratio schedule Manier van *conditioneren*, waarbij na een vast aantal *responsen* *bekrachtigd* wordt. Hoofdstuk 6.

Fluctuerende asymmetrie Mate waarin morfologische kenmerken door storingen tijdens de ontwikkeling asymmetrisch zijn geworden. Hoofdstuk 12.

Foerageren Voedselzoeken.

Foneem Bouwelement van gesproken taal. Hoofdstuk 14.

Fototaxis Oriëntatie op licht. Hoofdstuk 3.

Free running rhythm Ritmiek door inwendige klok zonder invloed van externe *Zeitgebers*. Hoofdstuk 4.

Frisch, Karl von Oostenrijks zintuigfysioloog (1886-1982) die vooral bekend werd door het communicatie onderzoek bij honingbijen; experimentator; samen met *Lorenz* en *Tinbergen* winnaar van de Nobelprijs voor geneeskunde 1973. Hoofdstuk 1.

Frustratie Het niet kunnen uitvoeren van een bepaald type gedrag door het ontbreken van een geschikte uitwendige situatie. Vergelijk *substituut* en *vacuüm gedrag*. Hoofdstuk 4.

Fylogenie Leer van de afstamming van soorten. Vergelijk *evolutie*. Hoofdstuk 8.

Fysiologie Leer van het functioneren van organismen. Hoofdstuk 1,2.

Gameet Geslachtscel.

Ganglion Zenuwknoop, opeenhoping van zenuwcellichamen buiten het *centrale zenuwstelsel*.

Geconditioneerde prikkels Prikkels die na *conditioneren* tot een bepaalde *respons* kunnen leiden.

Gedrag Elke eigenschap van een organisme waarmee het, sneller dan tijdens ontwikkelingsprocessen, zijn relatie tot de uitwendige omgeving kan veranderen.

Gedragsisolatie Paringen tussen soorten worden vermeden door verschillen in voortplantingsgedrag. Hoofdstuk 10.

Gedragsprogramma De volledige verzameling van regelsystemen en instructies die ten grondslag liggen aan een bepaald type gedrag. Hoofdstuk 4.

Gedragsstereotypie Zie *stereotypie*.

Gedragssysteem Elke groep van oorzakelijk met elkaar samenhangende handelingen. Hoofdstuk 4.

Gemengde ESS Een ESS die bestaat uit een mengsel van *strategieën*, waarvan de frequenties vastliggen, waarbij de individuen in de populatie hetzij allemaal het gehele complex van strategieën kunnen vertonen, hetzij slechts één of enkele strategieën kunnen laten zien. Vergelijk *pure ESS*. Hoofdstuk 9.

Generalisatie Het geen onderscheid maken tussen op elkaar lijkende prikkels. Vergelijk *discriminatie*. Hoofdstuk 6.

Genetic drift Verschuivingen in de frequenties van genen door toeval.

Genoom Totale erfelijke materiaal.

Genotype De erfelijke opbouw van een individu. Vergelijk *fenotype*.

Genus (meervoud genera) Geslacht: *taxonomische* groep, die meerdere nauw verwante soorten kan omvatten, die allen het eerste deel van hun wetenschappelijke naam gemeenschappelijk hebben.

Geotaxis Oriëntatie op de zwaartekracht. Hoofdstuk 3.

Gestalt Uit het Duits afkomstig begrip voor een complex geheel dat een hogere waarde heeft dan de som van de afzonderlijke delen. Hoofdstuk 6.

Gestaltpsychologie Richting in de psychologie waarbij de nadruk werd gelegd op het onderzoek van zo volledig mogelijke eenheden.

Gevoelige periode Periode waarbinnen een dier gevoelig is voor bepaalde leerinvloeden. Vergelijk *inprenten* en *leren*. Hoofdstuk 7.

Gonade Geslachtsklier.

Gonadotrope hormonen *Hormonen*, voornamelijk afkomstig uit de *hypofyse*, die de *gonaden* beïnvloeden.

Gonochorisme *Voortplanting* door versmelting van geslachtscellen van twee typen van individuen: mannelijk en vrouwelijk (bij planten: tweehuizigheid). Vergelijk *hermafroditisme*. Hoofdstuk 11.

Groepsselectie Onwaarschijnlijke vorm van *natuurlijke selectie*, waarbij slecht functionerende populaties uitsterven ten gunste van goed functionerende populaties. Hoofdstuk 11.

Gynandromorfen Individen die bestaan uit een *mozaïek* van genetisch mannelijke en vrouwelijke delen. Hoofdstuk 5.

Gynogenese *Parthenogenetische* ontwikkeling van een eicel nadat er een spermacel door de eiwand is gekomen. Vergelijk *hybridogenese* en *voortplanting*. Hoofdstuk 10.

Habituatie Het verschijnsel dat een individu, bij herhaalde aanbieding van een standaardprikkel die geen consequenties heeft, een afnemende bereidheid vertoont om te reageren. Hoofdstuk 3.

Hamilton, William D. Theoretisch zoöloog, grondlegger van de theorie over inclusieve *fitness*.

Handicap-principe Hypothese van Amotz Zahavi waarin gesteld wordt dat bepaalde kenmerken via *seksuele selectie* zijn ontwikkeld, juist omdat

deze een voor soortgenoten waarneembare handicap voor de drager vormen, en dus kunnen aangeven dat de overige (minder waarneembare) eigenschappen (van een drager die in staat is te overleven) van superieure kwaliteit moeten zijn. Hoofdstuk 12.

Hardware voor gedrag Morfologische elementen (zoals zintuigen, centrale zenuwstelsel en spieren) en fysiologische principes (zoals actiepotentialen en hormonale systemen) die een rol spelen bij de veroorzaking van gedrag. Vergelijk *software*.

Harem Groep van vrouwelijke partners van *polygyn* mannetje.

Heinroth, Oskar Duitse dierentuinbeheerder en gedragsonderzoeker (1871-1945); speelde samen met eerste en tweede echtgenote een sleutelrol bij het ontstaan van de *dierpsychologie* en *ethologie*; verzamelde een enorme kennis over het grootbrengen en het houden van dieren in gevangenschap. Hoofdstuk 1.

Helpen van soortgenoten Het - meestal op grond van *verwantenselectie* of van wederkerig *altruïsme* verklaarbare - bijdragen in de zorg voor nakomelingen van soortgenoten; sterk ontwikkeld bij de sociale insecten; komt ook voor bij verscheidene vogel- en zoogdiersoorten. Hoofdstuk 11.

Hemisfeer Helft van grote *hersenen*.

Heritability Mate waarin de *fenotypische* verschillen bij een bepaalde eigenschap bepaald worden door *genotypische* verschillen. Hoofdstuk 5, 7.

Hermafroditisme Voortplanting door versmelting van twee typen geslachtscellen die door hetzelfde individu geproduceerd worden (bij planten: eenhuizigheid). Vergelijk *gonochorisme*. Hoofdstuk 8, 11.

Hersenen Voorste deel van het *centrale zenuwstelsel* van vertebraten waarheen alle informatie van de zintuigen wordt gevoerd, waarbinnen die informatie wordt geassocieerd met eerder opgebouwde informatie, wordt geïntegreerd, en van waaruit het meeste gedrag wordt gecoördineerd. Vergelijk *ruggenmerg*. Hoofdstuk 2, 7.

Hersenlateralisatie Proces waarbij de verschillende functies asymmetrisch over beide hersenhelften worden verdeeld.

Heterogene summatie Verschijnsel waarbij de voorkeur van een dier bepaald wordt door meerdere aspecten van de prikkelsituatie, met dien verstande dat een combinatie van aspecten een sterker effect heeft dan elk van de afzonderlijke aspecten. Vergelijk *supernormaliteit*. Hoofdstuk 3.

Heterozygoot Bezit van niet-identieke *allelen* op dezelfde positie (locus) van homologe *chromosomen*. Vergelijk *homozygoot*.

Hiërarchische organisatie van gedrag Principe waarbij de veroorzaking van gedrag wordt benaderd als een hiërarchisch systeem van coördinatiemechanismen. Hoofdstuk 4.

Holst, Erich von Duitse gedragsfysioloog (1908-1962) die de rol van het *centrale zenuwstelsel* als *coördinatiecentrum* voor gedrag benadrukte. Hoofdstuk 1.

Homeostase De fysiologische handhaving van een constante toestand in het lichaam.

Homozygoot Bezit van identieke *allelen* op dezelfde positie (locus) van homologe *chromosomen*. Vergelijk *heterozygoot*.

Hormoon Specifieke chemische stof die na synthese en afgifte door de cellen in een *endocrien* orgaan door diffusie in de bloedbaan terechtkomt en door het hele lichaam wordt getransporteerd, waar slechts één of enkele organen reageren op de aanwezigheid van dat hormoon. Hoofdstuk 2.

Hybridogenese Vorm van voortplanting in populaties die alleen uit vrouwtjes bestaan, waarbij hybriden gevormd worden met mannetjes

van verwante soorten, maar waarbij tijdens de vorming van geslachtscellen uitsluitend de genen van de moeder overgedragen worden door middel van afsplitsing van de genen van de vader.

Vergelijk *gynogenese* en *parthenogenese*. Hoofdstuk 10.

Hypofyse Pijnappelklier: een belangrijke hormoonproducerende klier, uitloper van de *hypothalamus*. Hoofdstuk 2.

Hypothalamus Deel van de *hersenen*, gelegen aan de onderzijde van de *thalamus*, dat een belangrijke rol vervult bij de koppeling van *zenuwstelsel* en *endocrien systeem*. Hoofdstuk 2.

Imprinting Zie *inprenten*.

Inclusieve fitness Inclusive fitness: overlevingskansen van de genen van een individu: de kans op kopieën van die genen (door afstamming) in volgende generaties, waaronder ook de via voorouders verkregen kopieën worden begrepen. Hoofdstuk 11.

Infanticide Het doden van jonge, dikwijls niet-verwante, soortgenoten; vaak leidend tot het eerder beschikbaar komen van voortplantingspartners. Hoofdstuk 8, 12, 14.

Informatietheorie Wiskundige benadering van *communicatieprocessen*, waarbij (a) de hoeveelheid informatie die besloten ligt in een signaalhandeling, een repertoire van handelingen, of in een keten van handelingen die regelmatig terugkeren, en (b) de hoeveelheid informatie die hierdoor op een ander individu wordt overgedragen, in een getal kan worden weergegeven. Vergelijk *redundantie* en *Shannon-Weaver-formule*. Hoofdstuk 9.

Inhibitie 1 Remming; bij de *coördinatie* van ingewikkeld gedrag en bij vrijwel alle *reflexen* wordt, naast het op gang zetten van bepaalde *effectoren*, de activiteit van sommige andere effectoren juist geremd (denk aan spierverslapping). Hoofdstuk 2.

2 Het verschijnen van een handeling door een plotselinge stijging van de *motivatie* voor die handeling, waardoor de handeling die daarvoor vertoond werd kan worden verdrongen. Vergelijk *competitie* en *desinhibitie*. Hoofdstuk 4.

Inprenten Proces, waarbij een jong dier (dikwijls zeer precies) de kenmerken van zijn eerste sociale partner (meestal de moeder) of zijn toekomstige seksuele partner *leert* kennen, dat min of meer gebonden is aan een *gevoelige periode* en dat moeilijk omkeerbaar is. Hoofdstuk 7.

Instincthandeling Verouderde term voor inwendig vastgelegde handeling, suggererend dat veel handelingen erfelijk zouden zijn gefixeerd en dat hun vorm in hoge mate stereotiep zou zijn. Vergelijk *Erbkoördinatie*, *fixed action pattern* en *modal action pattern*.

Instinct In onbruik geraakte term, afkomstig van Descartes, voor de vermeende gefixeerdheid van het gedrag van dieren; later ook gebruikt voor elk inwendig systeem voor de coördinatie van meerdere handelingen.

Instrumenteel conditioneren Ingevoerd door *Thorndike*, houdt in dat er een verband wordt gelegd tussen gedrag en een *prikkel*. Hoofdstuk 6.

Inteelt Natuurlijk proces of experimentele techniek waarbij generaties lang nauw verwante individuen (dikwijls broers en zusters) met elkaar paren of gepaard worden. Hoofdstuk 5.

Intensiteit Sterkte; mate waarin het gedrag bestaat uit handelingen, die bij verschillende sterkten van dezelfde inwendige variabele worden opgewekt.

Intentie Voornemen; begrip uit de *speltheorie*; details over de te volgen *strategie*; het geven van *informatie* over intenties is nadelig voor een individu. Vergelijk *motivatie* en *RHP*. Hoofdstuk 9.

Inter- Tussen verschillende categorieën.

Intra- Binnen dezelfde categorie.

Intra-seksuele competitie Competitie tussen seksegenoten van dezelfde soort; treedt vooral op tussen mannetjes.

Invoer of input Informatie die aan de *afferente* zijde, via de zintuigen, binnenkomt.

Isogamie Bevruchte eicellen, ontstaan door versmelting van twee gelijke geslachtscellen. Vergelijk *anisogamie*. Hoofdstuk 11.

Isolerend mechanisme *Proximale* factor die hybridisatie tussen soorten tegengaat. Vergelijk *allopatisch* en *sympatisch*. Hoofdstuk 10.

Isotoop Variant van een atoom met meer of minder kerndeeltjes: hetzelfde aantal protonen, maar een ander aantal neutronen.

Juveniel Jong, nog niet volwassen. Vergelijk *adult*.

Kinesis Ongerichte reactie op uitwendige prikkelbron(nen). Vergelijk *taxis*. Hoofdstuk 3.

Kin selection Zie *verwantenselectie*.

Klassiek conditioneren *Conditioneren* volgens *Pavlov*, houdt in dat er een verband wordt gelegd tussen een niet-geconditioneerde en een geconditioneerde *prikkel*. Vergelijk *reflex* en *respons*. Hoofdstuk 6.

Klinotaxis Gerichte reactie op uitwendige prikkelbron(nen) door opeenvolgende vergelijkingen tussen de berichten van *receptoren* aan weerskanten van het lichaam. Vergelijk *tropotaxis* en *telotaxis*. Hoofdstuk 3.

Kloon Een groep van genetisch identieke individuen (of cellen) die door middel van asexuele voortplanting (of normale celdeling) ontstaan zijn uit dezelfde voorouder (of dezelfde cel).

Kolonie Gebied waarin veel dieren (meest soortgenoten) zich dicht bij elkaar gevestigd hebben, dikwijls *territoriaal*, en waarin meestal de voortplanting plaatsvindt. Vergelijk *lek*.

Kristallisatie Het onveranderlijk worden van een gedragspatroon, bijvoorbeeld zang, in de loop van de ontwikkeling. Hoofdstuk 7.

Kunstmatige selectie Door menselijke voorkeuren krijgen bepaalde fenotypen hogere voortplantingskansen dan andere fenotypen.

Lamarck, Jean Baptiste Franse zoöloog (1744-1829); voorloper in de theorievorming over *evolutie*; grondlegger van de gedachte van erfelijkheid van tijdens het leven verworven eigenschappen. Hoofdstuk 1.

Latentie De tijd tussen prikkeling en reactie, bepaald door de geleidingssnelheid van het zenuwstelsel (bij *reflexen*), en bovendien (bij complex gedrag) door de duur die nodig is voor de verwerking van de prikkel door het *centrale zenuwstelsel*. Hoofdstuk 2.

Leerlaufreaktion Duitse, door *Lorenz* ingevoerde, term voor *vacuümgedrag*, waarbij benadrukt wordt dat er, na een langdurige ophoping, een hypothetische stof wordt opgebruikt. Hoofdstuk 3.

Lek Benaming voor een type van voortplantingsgedrag en voor de plaats waarop dit geschiedt, gekenmerkt door *competitie* tussen de leden van een sekse (meestal de mannetjes), die zich daar meestal in afzonderlijke *territoria* ophouden, waar zij door de leden van de andere sekse worden bezocht om te copuleren. Vergelijk *kolonie*.

Leren door associatie Zie *conditioneren*.

Leren Proces waarbij het gedrag van een individu wordt bijgesteld door de inwerking van omgevingsprikkel. Vergelijk *conditioneren*. Hoofdstuk 6.

Lethaal Dodelijk.

Lifetime reproductive success Totale kindertal: niet-perfecte maat voor *fitness*. Hoofdstuk 8.

Limbische systeem Deel van de *hersenen* met een belangrijke coördinerende functie voor gedrag, met name voor gedrag dat het gevolg is van sterke emoties. Hoofdstuk 2.

Locomotie Voortbeweging.

Log survivor kromme Grafisch hulpmiddel om *toevalsprocessen* op te sporen. Hoofdstuk 4.

Lorenz, Konrad Zacharias Oostenrijkse/Duitse gedragsonderzoeker (1903-1989); één van de belangrijkste grondleggers van de *ethologie*; theoreticus; samen met *Von Frisch* en *Tinbergen* winnaar van de Nobelprijs voor geneeskunde 1973. Hoofdstuk 1.

Machiavellistische intelligentie Vorm van *cognitie* waarbij het relatienetwerk wordt gemanipuleerd ten gunste van de eigen fitness, soms als synoniem gebruikt voor sociale intelligentie. Hoofdstuk 14.

Magneet-effect Aanpassing van het bewegingsritme van een effector aan dat van een andere effector. Vergelijk *superpositie-effect*. Hoofdstuk 2.

Markov-keten Reeks van toestanden waarin elke toestand uitsluitend afhangt van één of meerdere voorafgaande toestanden. Hoofdstuk 4.

Mate guarding Zie *bewaken van de partner*.

Maximaliseren Verhogen tot het maximum. Vergelijk *optimaliseren*. Hoofdstuk 10.

Maynard Smith, John Britse evolutietheoreticus, die de *speltheorie* introduceerde bij de gedragsonderzoekers.

Mechanoreceptor Receptor voor mechanische prikkels, waaronder luchtrillingen.

Meiose Celdeling die voorafgaat aan de vorming van geslachtscellen.

Meiotische type *Parthenogenetische* voortplanting waarbij *recombinatie* kan optreden, het chromosoomaantal in de gameten eerst wordt gehalveerd en later weer wordt verdubbeld.

Melanoforen Cellen die donker pigment bevatten. Vergelijk *chromatoforen*. Hoofdstuk 2.

Menotaxis Gerichtte reactie onder een bepaalde hoek op een uitwendige prikkelbron. Vergelijk *telotaxis*. Hoofdstuk 3.

Metabolisme Stofwisseling of stofwisselingssnelheid.

Metamorfose Gedaantewisseling.

MHC Major histocompatibility complex: reeks genen die betrokken zijn bij het immuunsysteem. Hoofdstuk 12.

Mimicry Tot *fitness*-verhoging leidende nabootsing door individuen van een soort van eigenschappen, waaronder gedrag, van individuen van een andere soort. Vergelijk *oogvlekken*. Hoofdstuk 10.

Mimicry van Bates Nabootsing door een aantrekkelijke prooi-soort van een niet-aantrekkelijke prooi-soort. Hoofdstuk 10.

Mimicry van Müller Nabootsing door onaantrekkelijke prooi-soorten van elkaar. Hoofdstuk 10.

Minisatelliet Stuk DNA dat uit een groot aantal herhalingen van dezelfde code bestaat.

Mobbing Verwarren van een *predator*.

Modal action pattern Uit het Engels afkomstige term voor *instincthandeling*, waarin benadrukt wordt dat er sprake is van enige variabiliteit. Vergelijk *fixed action pattern*. Hoofdstuk 3.

Monogamie *Paarbandtype* waarbij een individu een vaste partner heeft. Vergelijk *polyandrie*, *polygamie*, *polygynie* en *promiscuïteit*.

Morfologie Leer van de vormen van organismen.

Motivatie Inwendige bereidheid van een dier om een bepaalde handeling, of een complex van handelingen behorend tot hetzelfde *gedragssysteem*, te vertonen. Hoofdstuk 4.

Motorisch *Efferent*: verbonden met spieren of andere *effectoren*. Vergelijk *sensorisch*. Hoofdstuk 2.

Mozaïek Individue dat is samengesteld uit klonen van mutante en niet-mutante cellen. Vergelijk *chimeer* en *gynandromorfen*. Hoofdstuk 5.

Mutatie Verandering in het erfelijke materiaal.

Mutualisme Wederkerigheid, een tot wederzijds voordeel leidende relatie tussen individuen of soorten. Vergelijk *wederkerig altruïsme* en *coöperatie*. Hoofdstuk 10.

Na-ontlading Het voortduren van een reactie nadat de prikkel is beëindigd. Hoofdstuk 2.

Nature-nurture Aangeboren-aangeleerd controverse.

Natuurlijke selectie Proces waarbij de relatieve frequenties van sommige genen toenemen omdat deze genen, meer dan de alternatieven, hun dragers een hogere *fitness* verschaffen.

Negatieve bekrachtiging Een straf die wordt gegeven wanneer het gedrag wordt uitgevoerd, of een beloning die wordt gegeven zolang het gedrag niet wordt uitgevoerd. Hoofdstuk 6.

Negatieve terugkoppeling *Terugkoppeling* waarbij de kans op voortzetting van een bepaald type gedrag afneemt door de uitvoering van dat gedrag.

Neocortex Grootste deel van de hersenschors waarin o.a. associatie plaatsvindt.

Neo-Darwinisme Evolutietheorie waarin de ideeën van Darwin en de kennis uit de moderne genetika geïntegreerd zijn.

Nestblijvers Dieren waarvan de jongen na de geboorte vrij lange tijd passief in een nest blijven. Vergelijk *nestvlinders*.

Nestvlinders Dieren waarvan de jongen na zeer korte tijd actief de geboorteplek verlaten. Vergelijk *nestblijvers*.

Neuraal netwerk Netwerk van met elkaar verbonden eenheden (zenuwcellen of hypothetische elementen) waarvan sommigen in staat zijn 'inputs' op te vangen, anderen 'outputs' kunnen verzorgen, en daartussen geschakelde 'verborgen eenheden'. Hoofdstuk 4.

Neurofysiologie Wetenschap van de werking van het zenuwstelsel.

Neurohormonen Hormonen die door het *centrale zenuwstelsel* worden afgegeven, bij vertebraten vooral door het *hypothalamus-hypofysesysteem*. Hoofdstuk 2.

Neuropeptide Stof die via diffusie een rol kan spelen in de communicatie tussen zenuwcellen. Hoofdstuk 2.

Neurotransmitter Stof afgescheiden door een zenuwcel (meestal in de *synaps*) die een andere zenuwcel kan aanzetten tot elektrische activiteit. Hoofdstuk 2.

Niche Zie *ecologische nis*.

Niet-geconditioneerde prikkels Prikkels die zonder *conditioneren* leiden tot een bepaalde *respons*. Hoofdstuk 6.

Noradrenaline Samen met *adrenaline* hormoon van het bijniermerg, dat als onmiddellijke reactie op *stress* wordt geproduceerd. Hoofdstuk 2.

Omrichten van gedrag Verschijnsel dat wordt toegeschreven aan een conflict tussen gedragssystemen, waarbij een handeling wordt gericht op een niet-relevant object of dier. Vergelijk *ambivalentie* en *oversprong*. Hoofdstuk 4.

Onderhoudende prikkels Prikkels die gedrag op gang houden. Hoofdstuk 3.

Ontogenie Wetenschap van de ontwikkeling van het individu. Vergelijk *embryologie*.

Ontvanger van een signaal Het individu dat via de zintuigen een *signaal* uit de buitenwereld opvangt. Vergelijk *zender*. Hoofdstuk 9.

Onvoorwaardelijke reflex *Respons* die zonder *conditioneren* wordt gegeven op een bepaalde prikkel. Hoofdstuk 6.

Oogvlekken Sterk op ogen lijkende structuren waarmee een *predator* kan worden afgeschrikt. Vergelijk *mimicry*. Hoofdstuk 10.

Operant Opdracht die door middel van *conditioneren* geleerd wordt, en die dikwijls op verschillende manieren (met verschillende handelingen) kan worden uitgevoerd. Hoofdstuk 6.

Operant conditioneren Ingevoerd door *Skinner*, is vergelijkbaar met instrumenteel conditioneren, met dien verstande dat 'gedrag' een opdracht behelst die soms op verschillende manieren kan worden uitgevoerd. Vergelijk *bekrachtiging* en *operant*. Hoofdstuk 6.

Optimaliseren Veranderen van gedrag waardoor de verhouding tussen kosten en baten zo gunstig mogelijk komt te liggen en dus de *fitness gemaximaliseerd* wordt. Hoofdstuk 8.

Opwarmen tijdens prikkeling Verschijnsel waarbij een reactie pas optreedt na herhaalde prikkeling, of waarbij de sterkte van de reactie toeneemt bij voortdurende prikkeling. Hoofdstuk 2.

Opwekkende of deblokkerende prikkels Prikkels die gedrag starten. Hoofdstuk 3.

Ornithologie Vogelkunde.

Oscillator Structuur waardoor trillingen met een vaste frequentie worden geproduceerd.

Ouder-investering Begrip dat door *Trivers* werd gedefinieerd als iedere moeite die een ouder in een individuele nakomeling steekt ten gunste van de overlevingskans van die nakomeling, maar ten koste van het vermogen van die ouder om moeite in andere nakomelingen te steken. Hoofdstuk 12.

Oversprong-gedrag Verschijnsel dat wordt toegeschreven aan een conflict tussen gedragssystemen, waarbij gedrag vertoond wordt dat niet bij de situatie lijkt te passen. Vergelijk *ambivalentie* en *omrichten*. Hoofdstuk 4.

Paarband Langdurige relatie tussen twee of meer individuen, meestal van verschillende sekse, gekenmerkt door het optreden van *voortplantingsgedrag* en soms van gezamenlijke broedzorg. Vergelijk *bewaken*, *monogamie*, *polyandrie*, *polygamie*, *polygynie* en *promiscuïteit*. Hoofdstuk 8.

Paarband-typen Klassen van de relaties die tot voortplanting kunnen leiden.

Parallellisme Het aan elkaar gelijk blijven of het in dezelfde richting veranderen van eigenschappen van verwante soorten. Vergelijk *convergentie* en *divergentie*. Hoofdstuk 10.

Paringstypen Klassen van individuen bij eencelligen en bacteriën, waartussen gen-uitwisseling mogelijk is, maar waarbinnen dat onmogelijk is. Vergelijk *seksualiteit*. Hoofdstuk 11.

Parthenogenese De ontwikkeling van nakomelingen uit eicellen die niet door mannelijke gameten bevrucht zijn. Vergelijk *gynogenese*, en *hybridogenese*. Hoofdstuk 10, 11.

Patch Gebiedje waarbinnen een bepaalde prooi-soort kan voorkomen.

Pavlov, Ivan Petrovich Russische fysioloog (1849-1936), grondlegger van de klassieke *conditionering*. Hoofdstuk 1.

Peptide hormoon Groot eiwitachtig hormoon dat vooral inwerkt via de celmembraan. Vergelijk *steroidhormoon*. Hoofdstuk 2.

Perceptie Waarneming.

Periodiciteit in gedrag Verschijnsel waarbij cyclische veranderingen optreden in de frequentie van één of meerdere handelingen over de tijd. Vergelijk *circadisch-* en *circannisch ritme*. Hoofdstuk 3.

PET-scan Positron emission tomography: registratie van metabolische activiteit van verschillende hersendelen.

Pijnappelklier Zie *hypofyse*.

Polyandrie *Paarbandtype* waarbij een vrouwtje meerdere mannelijke partners heeft. Vergelijk *monogamie*, *polygamie*, *polygynie* en *promiscuïteit*.

Polygamie *Paarbandtype* waarbij een individu meerdere partners heeft. Vergelijk *monogamie*, *polyandrie*, *polygynie* en *promiscuïteit*.

Polygynie *Paarbandtype* waarbij een mannetje meerdere vrouwelijke partners heeft. Vergelijk *harem*, *monogamie*, *polyandrie*, *polygamie* en *promiscuïteit*.

Polymorfie Veelvormigheid; de aanwezigheid van verscheidene (meestal genetisch verschillende) typen van individuen in een populatie. Vergelijk *dimorfie*.

Portielje, Anton Frederik Johan Nederlandse dierentuinbeheerder en gedragsonderzoeker (1886-1965); werk gekenmerkt door *vitalistische* inslag; belangrijke bijdrage op het gebied van de popularisering van diergedrag. Hoofdstuk 1.

Positieve bekrachtiging Een beloning die wordt gegeven wanneer het gedrag wordt uitgevoerd, of een straf die wordt gegeven wanneer het gedrag niet wordt uitgevoerd. Hoofdstuk 6.

Positieve terugkoppeling *Terugkoppeling* waarbij de kans op voortzetting van een bepaald type gedrag toeneemt door de uitvoering van dat gedrag; vooral werkzaam bij de aanvang van bepaalde gedragingen, zoals eten.

Postmating isolerend mechanisme Factor die tegengaat dat paringen tussen soorten leiden tot levenskrachtige nakomelingen. Vergelijk *premating*. Hoofdstuk 10.

Precursor Voorloper van een handeling uit een latere ontwikkelingsfase. Hoofdstuk 7.

Predator Roofvijand.

Predispositie Eigenschap waardoor sommige *prikkels* effectiever zijn bij *leren* en *inprenten* dan andere. Hoofdstuk 7.

Premating isolerend mechanisme Factor die tegengaat dat er paringen tussen soorten optreden. Vergelijk *postmating*. Hoofdstuk 10.

Prikkels Begrip dat in de gedragsbiologie meestal beperkt wordt tot toestanden of gebeurtenissen buiten het dier. Hoofdstuk 3.

Primaten *Taxonomische* groep die de mens, de apen en de half-apen omvat.

Primatologie Primatenkunde.

Proefondervindelijk leren Trial and error learning: proces waarbij een dier associaties legt door deze zelf uit te proberen. Hoofdstuk 6.

Promiscuïteit *Paarbandtype* waarbij geen vaste *paarbanden* worden onderhouden. Vergelijk *monogamie*, *polyandrie*, *polygamie* en *polygynie*.

Proprioceptoren *Receptoren* gevoelig voor signalen uit het eigen lichaam. Hoofdstuk 2.

Protocol Weergave van het gedrag van een dier op papier, geluidsband, videotape, film of een computer.

Proximaal Dichtstbijzijnd, direct. Vergelijk *ultiem*. Hoofdstuk 8.

Pure ESS Een ESS die uit slechts één strategie bestaat. Vergelijk *gemengde ESS*. Hoofdstuk 9.

Re-afferentie Signaal, uit de receptoren naar het centrale *zenuwstelsel*, over het waargenomen gevolg van de activiteit van een *effector*, dat door een vergelijking met de *efferentie-kopie* bij kan dragen tot het bereiken van het gewenste gevolg van de activiteit. Hoofdstuk 2.

Receptoren *Prikkelopvangende organen* Hoofdstuk 2.

Recessief Eigenschap van gen waarbij de effecten in *heterozygote* toestand worden overheerst door *dominante allelen*.

Recombinatie Uitwisseling van genen tussen gepaarde *chromosomen* door middel van *crossing-over*.

Redundantie Het verschijnsel dat er meestal veel meer verschillende *signalen* zijn en dat ze veel vaker worden gegeven dan nodig is voor het bekend maken van de in de reeks van signalen besloten *boodschap*.

Vergelijk *informatietheorie* en *Shannon-Weaver-formule*. Hoofdstuk 9.

Reflex Zeer snelle reactie op een *prikkel*, waarbij deze prikkel niet verwerkt hoeft te worden door de hersenen. Hoofdstuk 2.

Reflexboog Eenvoudige regelkring waarin de informatie uit spier-*proprioceptoren* via een of enkele schakelingen in het *ruggenmerg* kan leiden tot een commando voor de betreffende spier. Hoofdstuk 2.

Reinforcer Zie *bekrachtiger*.

Resource holding power Zie *RHP*.

Respons Vrijwel automatische reactie op een bepaalde prikkel. Vergelijk *conditioneren*. Hoofdstuk 6.

Reticulaire formatie Belangrijk informatieknooppunt in de *hersenen*, deel van de *thalamus*, waar zich schakelingen bevinden van vrijwel alle binnenkomende informatie en uitgaande commando's van het centrale zenuwstelsel. Hoofdstuk 2.

RHP Resource holding power: begrip uit de *speltheorie*; vermogen om hulpbronnen (zoals een *territorium*, voedsel en copulatiepartners) in bezit te houden; het geven van informatie over dit vermogen kan voordelig zijn voor een individu. Vergelijk *intentie*. Hoofdstuk 9.

Richtinggevende prikkels *Prikkels* die de richting van gedrag bepalen. Hoofdstuk 3.

Ritualisatie Proces waarbij de frequentie van optreden en de opvallendheid van een handeling kan worden verhoogd. Vergelijk *conflict-hypothese* en *emancipatie*. Hoofdstuk 4.

Roest Vaste slaappleaats.

Ruggenmerg Deel van het *centrale zenuwstelsel* waarin veel *reflexschakelingen* zijn gelokaliseerd, dat een belangrijk onderdeel vormt in de verbinding tussen *hersenen* en *effectoren*. Hoofdstuk 2.

SCN Zie *supra-optische kern*.

SDN Seksueel dimorfe kern: gebied in de *hypothalamus*.

Secundaire seksuele kenmerken Extra seksekenmerken naast de (primaire) voortplantingsorganen. Hoofdstuk 12.

Schreckstoff Chemische stof – *feromoon* – die vrijkomt bij beschadiging van een dier (bijv. een vis) en die door anderen als alarmsignaal wordt gebruikt. Hoofdstuk 10.

Sekseverhouding Verhouding van de frequenties van mannelijke en vrouwelijke individuen in een populatie, soort, leeftijdsgroep, enzovoorts. Hoofdstuk 11, 12.

Seksualiteit Het verschijnsel dat binnen soorten *zygoten* worden gevormd door een versmelten van vertegenwoordigers (of cellen) van verschillende typen van individuen (seksen of *paringstypen*) of door een versmelten van morfologisch verschillende geslachtscellen (*anisogamie*). Hoofdstuk 11.

Seksuele selectie Proces waarbij de relatieve frequenties van sommige genen toenemen omdat deze genen, meer dan de alternatieven, hun dragers aantrekkelijk maken als voortplantingspartner voor de leden van de andere sexe, of hun dragers geschikt maken in de intrasexuele *competitie*. Vergelijk *Fisher-effect*. Hoofdstuk 12.

Seksuele voortplanting Voortplanting door middel van versmelting van genetisch materiaal afkomstig van meerdere individuen, waarbij meestal *recombinatie* optreedt.

Selectie Het uitkiezen. Hoofdstuk 5, 8, 11.

Selectieve aandacht Het uitsluitend openstaan voor bepaalde prikkels.

Selous, Edmond Britse veldornitholoog (1858-1934) met speciale belangstelling voor gedrag en Darwin's theorie over *seksuele selectie*. Hoofdstuk 1.

Semantiek Betekenis van de boodschap bij (*verbale*) *communicatie*. Vergelijk *syntaxis*. Hoofdstuk 14.

Sensorisch *Afferent*: verbonden met zintuigen. Vergelijk *motorisch*. Hoofdstuk 2.

Shannon-Weaver formule Formule voor de berekening van de hoeveelheid onzekerheid in een reeks van *signalen*, ook toepasbaar voor de reeks van handelingen die door een dier wordt geproduceerd. Vergelijk *informatietheorie* en *redundantie*. Hoofdstuk 9.

Shaping Proces waarbij het gedrag van een dier geleidelijk gestuurd wordt in een richting die men wenst te *conditioneren*. Hoofdstuk 6.

Sibling species Dubbelgangersoorten. Hoofdstuk 10.

Signaal Verschijnsel dat *informatie* verschaft aan een *ontvanger*. Hoofdstuk 9.

Signaal-prikkels Zie *sleutelprikkels*.

Signaalhandeling Gedragselement dat opgevat kan worden als mededeling voor één of meerdere andere dieren. Hoofdstuk 9.

Simultane ambivalentie De componenten uit verschillende *gedragssystemen* worden gelijktijdig vertoond. Hoofdstuk 4.

Skinner, Burrhus Frederic Amerikaanse psycholoog die de geautomatiseerde proefopstelling invoerde bij het *operant conditioneren*.

Skinner-box Geautomatiseerde proefopstelling voor het onderzoeken van leergedrag.

Sleutelprikkels Specifieke aspecten van de omgeving van een dier die een doorslaggevende rol spelen bij het opwekken van bepaalde handelingen. Hoofdstuk 3.

Sluipen Sneaking; alternatieve voortplantingsstrategie waarbij competitie met seksegenoten kan worden vermeden. Hoofdstuk 12.

Sneaking Zie *sluipen*.

Sociobiologie Term van E.O. Wilson voor de studie van evolutionaire mogelijkheden voor sociaal gedrag. Hoofdstuk 1, 11.

Software voor gedrag De reeks van instructies voor de uitvoering van een bepaalde handeling, voor het gedrag in een bepaalde situatie, of voor een volledig gedragsrepertoire. Vergelijk *hardware*.

Spermacompetitie Gedrag waarmee de bevruchtungskansen van het eigen sperma worden vergroot. Hoofdstuk 12, 14.

Speltheorie Theoretische benadering van confrontaties tussen individuen, waarbij gezocht wordt naar de meest economische *strategie*; met succes geïntroduceerd in het gedragsonderzoek door John Maynard Smith. Hoofdstuk 9, 11.

Spinaal proefdier Individueel, waarin de verbinding tussen *hersenen* en *ruggenmerg* verbroken is.

Spinaal Tot het *ruggenmerg* behorend. Hoofdstuk 2.

Spinale reflex *Ruggenmergreflex*; verbindingen met de hersenen zijn niet van overwegend belang voor het optreden.

Spioneren Eavesdropping; alternatieve strategie waarmee voorkómen kan worden dat een dominantiestrijd of paarrelatie wordt aangegaan. Hoofdstuk 12.

Spraakcentrum Eén van de in de linker *hemisfeer* van de *hersenen* gelegen gebieden die een rol spelen bij motoriek, *coördinatie* en associatie van *verbaal gedrag*. Hoofdstuk 4.

Stereotypieën Niet-natuurlijk, vormvast en veelvuldig terugkerend bewegingspatroon, onder meer bij dierentuindieren en landbouwhuisdieren. Hoofdstuk 3, 13.

Steroïdhormoon Klein hormoon met een cholesterolachtige structuur, dat vooral inwerkt op de celkern. Vergelijk *peptide hormoon*. Hoofdstuk 2.

Stochastische benadering van gedrag Benaderingswijze waarbij de rol van het toeval wordt benadrukt; oorzakelijke factoren hebben invloed op de kans dat bepaalde gebeurtenissen plaats zullen vinden. Vergelijk *deterministische benadering*. Hoofdstuk 4.

Strategie Vastliggend programma van handelingen voor de uitvoering van een bepaalde taak, zoals voedselzoeken, voortplanting en het verjagen van een indringer.

Stress Alarmtoestand (meestal tijdelijk, maar soms chronisch) van het lichaam. Hoofdstuk 2, 13.

Substituut Vervanging, veelal in de vorm van een *stereotypie*, voor een gefrustreerde handeling of complex van handelingen. Vergelijk *frustratie*. Hoofdstuk 4.

Successieve ambivalentie De componenten uit verschillende *gedragssystemen* worden na elkaar vertoond. Hoofdstuk 4.

Summatie van prikkels Principe waarbij de reactie bepaald wordt door meerdere prikkels die óf achtereenvolgens via één kanaal binnenkomen, óf gelijktijdig via verschillende kanalen. Hoofdstuk 2.

Supernormaliteit Verschijnsel waarbij een dier een ongewoon sterke voorkeur kan vertonen voor een prikkelsituatie waarvan sommige aspecten afwijken van de natuurlijke prikkelsituatie. Vergelijk *heterogene summatie*. Hoofdstuk 3.

Superpositie-effect Aanpassing van de amplitudo van de beweging van een *effector* aan de beweging van een andere effector. Vergelijk *magneet-effect*. Hoofdstuk 2.

Supraoptische (chiasmatische) kern Hersenkern boven het kruispunt van de oogzenuwen waarin onder meer de *circadiaanse* pacemaker ligt.

Surplus-hypothese Stelt dat de veroorzaking van *overspronggedrag* berust op *frustratie* van een *gedragssysteem* waarbij ander gedrag wordt gestimuleerd als *substituut*. Vergelijk *desinhibitie-hypothese*. Hoofdstuk 4.

Symmetrische confrontaties Confrontaties tussen gelijke tegenstanders, met dezelfde winstkansen in conflicten. Vergelijk *asymmetrische confrontaties*. Hoofdstuk 9, 11.

Sympatrisch Verwante populaties of soorten die overlappende geografische gebieden bewonen. Vergelijk *allopatrisch* en *isolerend mechanisme*. Hoofdstuk 10, 12.

Synaps Contactpunt tussen zenuwcellen. Vergelijk *neurotransmitter*. Hoofdstuk 2.

Syntaxis Regels en opbouw bij de (*verbale*) *communicatie*. Vergelijk *semantiek*. Hoofdstuk 14.

Taxis Gerichtte reactie op uitwendige *prikkelbron*(nen). Vergelijk *kinesis*. Hoofdstuk 3.

Taxon (meervoud taxa) Eenheid van ordening (soort, geslacht, familie, orde, klasse) van levende organismen.

Taxonomie Wetenschap van de ordening van levende organismen.

Tegenschaduw Principe, waarbij van een dier de lichaamsdelen die onder normale omstandigheden naar het licht zijn toegekeerd tamelijk sterk gepigmenteerd zijn, terwijl de delen die van het licht zijn afgewend dat veel minder zijn.

Telemetrie Principe waarbij locatie, gedrag of fysiologie van een dier op afstand geregistreerd kan worden, bijvoorbeeld door middel van kleine zenders.

Telotaxis Gerichtte reactie op een uitwendige prikkelbron. Vergelijk *klinotaxis*, *menotaxis* en *tropotaxis*. Hoofdstuk 3.

Territorium Begrensd gebied, dat door één of meerdere individuen verdedigd wordt, meestal alleen tegenover soortgenoten.

Terugkoppeling Verschijnsel waarbij het effect van een (gedrags)instructie invloed heeft op de volgende instructies.

Testosteron Mannelijk geslachtshormoon.

Thalamus Deel van de *hersenen*, dat een belangrijke rol vervult bij de integratie van de berichten uit de zintuigen. Hoofdstuk 2.

Theory of mind Besef van wat een ander individu denkt of zou willen doen. Hoofdstuk 14.

Thijse, Jacobus Pieter Nederlandse onderwijzer (1865-1945), propagandist voor de veldbiologie. Hoofdstuk 1.

Thorndike, Edward Lee Amerikaans psycholoog (1874-1949), grondlegger van het instrumenteel *conditioneren*.

Tijdsbudget Besteding van tijd aan verschillende gedragingen.

Tinbergen, Nikolaas Nederlandse/Britse gedragsonderzoeker (1907-1988), één van de belangrijkste grondleggers van de *ethologie*; experimentator; samen met *Von Frisch* en *Lorenz* winnaar van de Nobelprijs voor geneeskunde 1973. Hoofdstuk 1.

Toevalsprocessen Processen die niet in verband kunnen worden gebracht met oorzakelijke factoren. Hoofdstuk 4.

Trade-off Afweging van verschillende belangen.

Trial and error learning Zie *proefondervindelijk leren*.

Trivers, Robert L. Amerikaanse *sociobioloog*, grondlegger van de theorie over *wederkerig altruïsme* en van ideeën over de rol van *ouderinvestering* bij *seksuele selectie*.

Tropotaxis Gerichtte reactie op uitwendige prikkelbron(nen) door gelijktijdige vergelijking van de berichten van *receptoren* aan weerskanten van het lichaam. Vergelijk *klinotaxis* en *telotaxis*. Hoofdstuk 3.

Uexkuell, Jakob von Baltische fysioloog (1864-1944) met speciale belangstelling voor de relaties van zintuigen, *effectoren* en gedrag, met bepaalde aspecten uit de omgeving van het dier; ontwikkelde met zijn 'Funktionskreis' een basismodel voor *terugkoppelingen*. Hoofdstuk 1.

Uitvoer of output Gedrag dat aan de *efferente* zijde, door middel van spieren, klieren en pigmentcellen, geproduceerd wordt.

Ultiem Meest oorspronkelijk, uiteindelijk. Vergelijk *proximaal*. Hoofdstuk 8.

Umwelt Begrip van *Von Uexkuell* voor buitenwereld van een dier.

Uniseksuele soort Soort met slechts één sekse (vrouwjes). Vergelijk *biseksuele soort*. Hoofdstuk 10.

US Unconditioned stimulus. Zie *niet geconditioneerde prikkel*.

Vacuümgedrag *Instincthandeling* die gedeblokkeerd wordt in de afwezigheid van *leutelprikkels* door een hoge *motivatie* voor dat gedrag. Vergelijk *deblokkerend mechanisme*. Hoofdstuk 3.

Variabe interval schedule Manier van *conditioneren*, waarbij na een variabele tijd *bekrachtigd* wordt. Hoofdstuk 6.

Variable ratio schedule Manier van *conditioneren*, waarbij na een variabel aantal *responsen* *bekrachtigd* wordt. Hoofdstuk 6.

Verbaal gedrag Gedrag dat berust op het gebruik van gesproken taal.

Vermoeidheid door prikkeling Verschijnsel waarbij de sterkte van de reactie afneemt bij voortdurende prikkeling, of waarbij deze reactie geheel verdwijnt. Hoofdstuk 2, 3.

Vertebraten Gewervelde dieren: vissen, amfibieën, reptielen, vogels en zoogdieren. Vergelijk *evertebraten*.

Verwanten selectie Kin selection: *altruïstisch* gedrag ten opzichte van een individu dat met een redelijke waarschijnlijkheid in het bezit is van genen die door afstamming via de voorouders identiek aan de eigen genen zijn. Vergelijk *inclusieve fitness*. Hoofdstuk 11.

Vitalisme Richting in het gedragsonderzoek waarbinnen de erfelijke aanleg beschouwd wordt als de enige relevante factor voor de ontwikkeling van gedrag. Vergelijk *behaviorisme*. Hoofdstuk 1.

Voorwaardelijke reflex *Respons* die pas na *conditioneren* zal worden gegeven op een bepaalde prikkel. Hoofdstuk 6.

Wapenwedloop Evolutionair proces waarbij gedurig *adaptaties* ontstaan, bij de ene soort voor het exploiteren van de ander, en bij de andere soort ter bescherming tegen die exploitatie. Hoofdstuk 8, 10.

Watson, John Broades Amerikaanse psycholoog (1878-1958), grondlegger van het *behaviorisme*. Hoofdstuk 1.

Wederkerig altruïsme Altruïstisch gedrag ten opzichte van een individu dat in het verleden altruïstisch gedrag in omgekeerde richting vertoonde, of dat in de toekomst met hoge waarschijnlijkheid zal vertonen. Hoofdstuk 11.

Werkzame sekseverhouding Verhouding tussen het aantal vrouwtjes dat bevrucht kan worden en het aantal seksueel actieve mannetjes.

Wernicke, Gebied van Eén van de *spraakcentra*, van belang voor het leggen van associaties tussen woorden en hun betekenis. Vergelijk *Broca*. Hoofdstuk 4.

Wilson, Edward O. Amerikaanse entomoloog, grondlegger van de *sociobiologie*. Hoofdstuk 1.

Wraakgierigheid *Spite*: gedrag ten opzichte van één of meerdere andere individuen, waardoor de eigen *fitness* en die van de andere betrokkenen verminderd wordt. Vergelijk *altruïsme*, *coöperatie* en *egoïsme*. Hoofdstuk 11.

Wynne-Edwards, V.C. Britse zoöloog, die met zijn ideeën over *groepsselectie* een reactie teweegbracht, die ondermeer geleid heeft tot de introductie van de *speltheorie* en tot het ontstaan van de *sociobiologie*.

Zeitgeber Uit het Duits afkomstige term voor uitwendige prikkels die door een dier gebruikt worden (of gebruikt zouden kunnen worden) voor het bijstellen van de *endogene* ritmiek (denk aan het tijdstip van zonsopkomst en aan de dagelijkse schommelingen in temperatuur). Hoofdstuk 3.

Zender van een signaal Het individu dat met behulp van *effectoren* een *signaal* produceert. Vergelijk *ontvanger*. Hoofdstuk 9.

Zenuwstelsel Systeem van zenuwvezels, zenuwcellen en opeenhopingen van zenuwcellen in het lichaam. Hoofdstuk 2.

Zoekbeeldvorming Proces waarbij de *aandacht* van een dier wordt gericht op bepaalde elementen uit de omgeving die daarvoor wel opgemerkt zouden kunnen worden, maar onopgemerkt bleven. Hoofdstuk 6.

Zoekgedrag Appetitive behaviour: beginfase uit een keten van handelingen, gericht op het vinden van een bepaald doel. Vergelijk *eindhandeling*. Hoofdstuk 4.

Zygote Bevruchte eicel.

- aangeboren-aangeleerddiscussie 22
- aanpassing 25
- aanvalslatentietijd 119
- aard inwendige factoren 79
- Académie des Sciences 15
- ACTH 297
- acute stress 297
- adaptatie 171
- adaptieve radiatie 236
- adrenaline 48, 297
- afferent kanaal 121
- afferente vezel 42
- afferente zenuwverbindingen
 - rol 45
- Afrikaanse bonte ijsvogel 191
- Afrikaanse buffel 70
 - groepsgedrag 70
- afschrikking 243
- afstammingsonderzoek 114
- afstammingsrelaties tussen primaten 319
- agressie 119, 328
- agressie bij stekelbaars
 - organisatie 118
- agressie bij huismuizen 119
- alarmsignalen 244
- alfa-man 281, 282
- allel 115, 273
- allopatrie soorten 238
- allopatrie soortsvorming 240
- altruïsme 256
- ambivalentie 90
- amygdala 48
- androgeen 121
- anemotaxis 58
- angeborener Auslösemechanismus (AAM) 61, 114
- anisogamie 261
- antagonist 43
- antagonistisch verband 163
- anticiperen 300
- antithese 210, 211
- antropobiologie 30
- apen van de nieuwe wereld 313
 - sociale organisatie 313
- apen van de oude wereld 313
 - sociale organisatie 313
- appetitive behaviour 85
- Aquino, Thomas van 15
- arbitraire symbolen 316
- Aristoteles 14, 311
- aseksuele voortplanting 260
- Assisi, Franciscus van 14
- associatie 244
- assortatieve paring 289
- asvrij drooggewicht 177
- Australopithecus* 319, 321, 324
 - Australopithecus afarensis* 320, 321
 - Australopithecus africanus* 320
 - Australopithecus robustus* 320
- axon 37
- Baerends, Gerard 21
- balts 65, 235
 - paringshoudingen 75
 - van de fruitvlieg 67
 - van de stekelbaars 68
- baltsgedrag 72
 - fruitvlieg 66
 - in- en uitwendige factoren 73
 - sluipwespen 75
 - van korhoenders 193
- Barbarijse makaken 287
- Beach, Frank 27
- bedrog bij dieren 187
- beëindigende prikkels 60
- behavioral ecology 22
- behaviorisme 17
- behavioristen 147
- bekbroeders 234
- bekrachtiger 132
- bekrachtigingsprocedures 133
- berkenspanrups 136, 242
- bèta-mannetje 282
- betekenis 214
- beweging
 - rol motorische schors 104
- bewegingseffectoren 37
- bidden van een torenvalk 174
- Bierens de Haan, J.A. 18
- bijenwolf 20
- bijnierschors 48
- binding met ouders 157
- biologische klok 328
- bipolaire zintuigzenuwcel 39
- black box 36
- bladluizen 260
- bloedsuikergehalte 48
- bluffers 259
- blufmodel 218
- boerenzwaluw 278
- Bonobo 315
 - sociale organisatie 315
- bont zandoogje (vlinder)
 - territoriumconflicten 69
- boodschap 214
- Bowlby, John 30
- broedgedrag 76
- broedparasitisme 187
- broedzorg 264
 - bij graafwespen 85, 88
 - door alleen de vader 197
 - door mannetje 199
 - door moeder 196
 - door vader 195
- Buffon, George 15
- Buikhuizen, W. 147, 253
- Burgers dierenpark 22
- burlen 70
- Buytendijk, F.J.J. 18
- Caenorhabditis elegans* 121
- camouflage 242
- Canabis, P.J. 15
- Caryl, Peter 221
- catastrofentheorie 15
- causale gedragsanalyse 23
- centrale zenuwstelsel 40, 41, 121
 - functies 41
- Charadriiformes
 - broedzorg 235
- chemotaxis 58
- chimeren 122
- chimpansee 139, 140, 315
 - sociale organisatie 315
- choking 152, 153
- chromatoforen 38
- chronische stress 297, 301, 302
 - litteken 298
- circadiaans ritme 64
- circadiaanse klok 102
- circadiaanse ritmiek 51
- circadiaanse pacemaker 327
- circadiaanse ritmiek 123
- circannische periodiciteit 65
- circulatiesnelheid van het bloed 176
- Cloaca-pikken 188
 - en copulatie bij de heggenmus 189
- cognitie 141, 317
- cognitieve benadering 142
- cognitieve ecologie 141
- cognitieve ethologie 141
- communicatie
 - ontwikkeling bij kinderen 332
- competitie 89, 192, 241, 254
 - tussen seksegenoten 274
- complete gedrag 213
- Condillac, Abbé de 15
- conditioneren 131, 300
- conflict
 - tussen dieren 66
- conflicthypothese 91, 210
- conflictperioden 332
- confrontaties
 - asymmetrisch 220
 - symmetrisch 220
- constante afbreekkans 92
- consummatory act 85
- continue variatie 116

- conversiefactoren 297
- coördinatie 84
- coping strategies 23, 28, 113, 120
- copulatiegedrag
 - bij de mens 333
- corticosteroiden 48, 107, 297
- Craig, Wallace 17, 85
- Cro-Magnonmens 322
- cross-fostering 115, 161
- culturele antropologie 30
- Cuvier, Georges 15
- cycliden 232

- Darwin, Charles 16
- Darwin, Erasmus 16
- Dawkins, Richard 21, 22, 28
- deblokkerend mechanisme 61, 71, 88
- defensieve agressie 302
- dendriet 39
- depressiviteit door slaapstoornis 328
- Descartes, René 15, 311
- desinhibitie 89
 - hypothese 90
- diagnostische waarde
 - van gedragsbiologie 326
- dialect 142
- dier-ecologie 13
- dierenwelzijn 296
- dierpsychologie 18
- directe calorimetrie 175
- disassortatieve paring 289
- discriminatie 140, 142
- displacement activities 90
- disruptieve selectie 262
- divergentie 232
- DNA-analyse 323
- DNA-fingerprinting 284, 286
- doelmatig gedrag 150
 - essentiële leerervaringen 150
 - ontwikkelingsstadia 153
- doelorgaan 41
- domesticatie 299
- dominantie 333
- dominantieagressie 302
- dominantiehiërarchie 274
- doolhof 139
- doorkruipcyclus
 - van stekelbaarsje 98
- doorkruipmodel
 - van stekelbaarsje 98
- dopamine 121
- dorsale sensorische wortels 40
- dreigen 215, 216
- drempelwaardenmodel 95, 96
- driedoornige stekelbaars 67, 236
 - baltsgedrag 67

- Drosophila* 120
 - gynandromorfen 122
- Drosophila melanogaster* 66, 116
- dubbel-legselsysteem 195, 197
- Dubois, Eugène 322
- duizendpoten 260
- duur van een handeling 92
- dwarsgestreepte spieren 37
- dwergmangoest 256

- eavesdropping 275, 276
- ecologie 27
- ecologische isolatie 239
- ecologische nis 236
- edelhert 69
 - haremconflicten 69
- EEG-registratie 105
- eeneiige tweelingen
 - gedrag 327
- éénhuizig 262
- eetgedrag 329
- effector 17, 38
- efferent kanaal 121
- efferente vezel 42
- efferentiekopie 46, 77
- Eibl-Eibesfeldt, Irenäus 20, 29, 30
- eindhandeling 85
- eirolbeweging 56
- eiwitelektroforese 283
- elektroforese 187
- eltoprazine 328
- emancipatie 91
- embryologie 16
- empirisch onderzoek 72
- endocrien stelsel 35
- endocrinologie 27
- endorfinen 106
- energie-overschot 90
- energiemeting 175
- EPC 190, 280
- Erbkoördinatie 57, 114
- ervaring met leeftijdgenoten 160
- ESS 29, 219, 254, 255
- ESS-begrip 254
- ethiek 13
- ethologie 13
- evertebraten 264
- evolutie 253
- evolutie van broedzorg bij vogels 196
- evolutionair stabiele strategie (ESS) 218, 254
- evolutionaire psychologie 29, 147, 253
- experimentele psychologie 29
- exploratie 142
- Expressions of the emotions
 - in man 16
 - in animals 16
- extinctie 134
- extinctiesnelheid 134
- extra pair copulation 190, 280

- farmacologie 28
- favoriete partner 287
- fenotypisch kenmerk 147
- Ferchault de Réaumur, René Antoine 15
- feromonen 38, 209, 245
- filial imprinting 157
- filopatrie 304, 315
- Fisher-effect 276, 277, 288
- fitness 28, 171, 175, 186, 280
 - van nakomelingen 287
- fitnessoptima 262
- fitnessverlies 191
- fitnesswinst 191
- fixatie 257
- fixed action pattern (FAP) 57
- fixed-interval schedule 134
- fixed-ratio schedule 133
- Flourens, Pierre 16
- fluctuerende asymmetrie 277
- fonemen 330
- Fortuyn, Pim 295
- forward 152, 153
- fototaxis 58
- Frederik II von Hohenstaufen 14
- fruitvlieg 66, 239
 - baltsgedrag 66
 - erfelijkheidsonderzoek 116
 - loopactiviteit 117
 - paringsgedrag 116
- Funktionskreis 17
- fylogenetische verwantschappen 26
- fylogenie 193
- fysiologie 13

- gameet 260
- gastheer-parasietrelatie 246
- gebarentaal 317
- gebied van Broca 105
- gebied van Wernicke 105
- geconditioneerde prikkel 131
- gedrag 36
 - deterministische benadering 91
 - directe veroorzaking 24
 - endogene factoren 63
 - exogene factoren 63
 - fysiologische sturing 102
 - hiërarchische organisatie 85
 - invloed geslachtshormonen 107
 - lokalisatie in de hersenen 105
 - natuurwetenschappelijke

- benadering 24
 - ontwikkelingsprocessen 25
 - overgangen 8
 - periodiciteit 6
 - stochastische benadering 92
- gedragsadaptatie 17
 - bij de hermelijnrups 17
 - bij drieteenmeeuwen 17
 - bij kokmeeuwen 172
- gedragsbiologie
 - diagnostische waarde 326
- gedragsecologie 22, 27
- gedragsgenetica 28
- gedragsisolatie 239
- gedragsproblemen bij huisdieren 300
- gedragsstereotypie 90, 106
- gedragssystemen 85, 107
 - conflicten 90
- gedragstherapie 301
- geheugenprestaties
 - bijenwolf 140
 - vlaamse gaai 140
- gelaatsexpressie 330
- gemengde strategie 219
- gemiddelde onzekerheid 213
- generalisatie 140, 162
- genetic drift 257
- genetische recombinatie 260
- genetische vingerafdruk 187
- genoom 259
- Geoffroy-Saint-Hilaire, Étienne 15
- Geoffroy-Saint-Hilaire, Isidore 13, 16
- geografische isolatie 240
- geotaxis 58
- ‘geremde’ eters 329
- geslachtshormonen
 - invloed op secundaire geslachtskenmerken 107
- Gestalt 140
- gezichtskenmerken
 - kaakpartij 333
 - symmetrie 333
- gibbons 314
 - sociale organisatie 314
- gladde spieren 37
- glimlach 330
- gonade 41
- gonadotroop 121
 - hormoon 41
- gonochorist 262
- Goodall, Jane 22, 30
- gorilla 314
 - sociale organisatie 314
- Gould, Stephen Jay 23
- graafwespen 255

- grouwe gans
 - eirolbeweging 56
- Grijs, Piet 253
- groene kikker 247
 - gewone 247
 - kleine 247
- groepsgedrag 70
- groepsselectie 257, 261
- groepsvorming 315
 - evolutie 266
- grondtoonfrequentie 208
- Groothuis, T.G.G. 152
- grote hersenen 40
- Gryllus integer 125
- guppy
 - baltsgedrag 72, 73
- gynandromorfen 122
- gynogenese 247
- habituatie 63, 80
- halfapen 312
 - sociale organisatie 312
- Hamilton, William D. 22, 186, 257
- handicapypothese 277
- hardware voor gedrag 120
- haremsysteem 265
- Harlow, Harry A. 30, 159
- HD (heupdysplasie) 115
- heckrunder 304
- heggenmus 187
 - infanticide 188
- heikikker 248
- Heinroth, Oskar 14, 18
- helper 266
- heritability 117, 149
- hermafrodiet 192, 262
- hersenactiviteit 105
- hersenenen 40
 - en seksrolpatronen 327
- hersenlateralisatie 148
- hersenvolume 318
- heterogene summatie 61, 80
- heterozygoot 115
- heupdysplasie 115
- hiërarchisch model 87
- hiërarchische organisatie 85
- Hinde, Robert 22
- histocompatibility 273
- histoire naturelle 15
- Holst, Erich von 20, 28
- homeostase 35, 48
- Homo 319
- Homo erectus 322
- Homo habilis 321
- Homo neanderthalensis 322

- Homo sapiens 322
- Homo sapiens neanderthalensis 322
- Homo sapiens sapiens 323
- homoseksuele mannen 107
- homozygoot 115
- hond 299
- honken 124
- honkman 124
- Hooff, Jan van 22, 29
- hormonaal regelsysteem 107
- hormonen 41
 - als oorzaak van gedrag 108
 - als gevolg van gedrag 108
- huisdieren
 - gedragsproblemen 300
 - relatie met de mens 299
- Hume, David 16
- huppelen 151
- Huxley, Aldous 16
- Huxley, Sir Julian 16
- hybridogenese 247
- hypofyse 40
- hypofyse-hypothalamussysteem 36
- hypothalamus 40, 48, 52
- Iersel, Jan van 21
- ijsvogel 35
- imitatie 142
 - rol beloning 142
- immuunsysteem 273
- inclusieve fitness 257
- indirecte calorimetrie 175
- individuele fitness 261
- individuele gedragskenmerken 326
 - beschrijving 326
- individuele herkenning 225, 259
- infanticide 188, 281
 - bij de heggenmus 188
- informatie 212
- informatie-verwerkingsmechanisme 77
- inhibitie 44, 89
- innate releasing mechanism (IRM) 61
- inprenten
 - fysiologische mechanismen 158
 - op levenloze objecten 157
- input-outputrelaties 74, 75
- instincthandeling 57
- instinctief gedrag 56
- instrumenteel conditioneren 131, 155
- insuline 107
- intelt 114
- intelligentie 139, 149
- intelligentiequotiënt 149
- intelligentieverschil 149, 150

- intensieve veehouderij 295
- interactie
 - basismodel 217
 - modellen 217
- interspecifieke competitie 241
- intraseksuele competitie 274, 287, 288
- inwendige factoren 71
 - aard 79
- inzicht 140
- IQ 149
 - verschil tussen blanken en zwarten 149
- IRM 61
- isogamie 262
- Istituut voor Hersenonderzoek 327
- IUCN – The World Conservation Union 303
- Japanse makaken 143
 - cultuurontwikkeling 143
- Java-apen 281
 - seksuele strategieën 281
- Jensen, A.R. 149
- kaakpartij 333
- kanoetstrandloper 179, 184, 303
 - beslissingen energiegebruik 179
 - energie-inname; energieuitgave 184
 - energiebehoefte en klimaat 185
 - migratie 184
 - migratiepatroon 185
 - ringonderzoek 185
- katten 299
- kemphaan 113, 124, 191
 - gedrag 124
 - randmannetjes 195
 - satellieten 195
 - honkmannetjes 195
- Kenyanthropus platyops* 321
- keuzeproef 300
- kin selection 257
- kinesis 57
- klander 74
- klassiek conditioneren 131
- kleine groene kikker 247
- kleine hersenen 40
- kleine zwaan 303
- kleuringstechnieken 105
- klinotaxis 58
- kniepeesreflex 42, 43
- koekoeksei 169
- koekoeksjong 169
- Köhler, Wolfgang 140
- kokkels 303
- kokmeeuw 68
 - bedelen 152
 - choking 152, 153
 - forward 152, 153
 - geluidsontwikkeling 151
 - long call 151
 - oblique 152
 - oblique-houding 152
 - ontmoetingsceremonies 207
 - pumping 152
 - vroeg-choking 153
 - vroege long call 153
- konikpaard 304
- koolmees 120
 - persoonlijkheidstypen 120
- korhaan 194
- korhoender 193
- Kortlandt, Adriaan 18
- Kousbroek, Rudi 147, 253
- kraaiachtigen
 - habitatkeuze 241
- krekel 125
 - lokken door roepen 125
 - onderscheppen 125
- krekeltsjirp 210
- kribbebijten 302
- kruising 114
- kuikens
 - frontaal dreigen 151
 - huppelen 151
 - opspringen 151
 - pikken/schoppen 151
 - vluchtreacties 151
- Kummer, Hans 22
- kween 107
- labyrint 139
- lach 330
- Lack, David 27, 177
- Lamarck, Jean-Baptiste 15
- Lashley, K.S. 17
- latentie 44
- Leakey, Louis 30
- leefgebied 298
- legselgrootte 177
- Lehrman, Daniel S. 21
- lek 124
- lekgedrag 195, 196, 264
- leren
 - door associatie 129
 - van een taal 317
- Leroy, C.G. 15
- lifetime reproductive success 186
- limbisch systeem 40, 52
- littekens
 - van chronische stress 298
- locomotie 41, 117
- log survivor-kromme 93
- lokstof 38
- long call 151, 153, 206, 211, 212, 235
- lopen op twee benen 324
- Lorenz, Konrad 14, 19, 253
- Lucy 320
- Machiavelli 317
- machiavellisme 317
- machiavellistische intelligentie 317, 318
- magneet-effect 47
- Magnus, Albertus 15
- major histocompatibility complex (MHC) 273
- Makkink, G.F. 18
- Malawimeer 232
- manipulatie 317
- Manning, Aubrey 21
- marker 285
- markovketen 94
- masculinisatie 106
- masturbatie door mannen 334
- maximale fitness 177
- Maynard Smith, John 22, 29, 216, 224, 254
- McFarland, David 21
- mechanische isolatie 239
- mechanisme 18
- mechanistische visie 17
- mechanosensorische cellen 121
- mechanosensorische neuronen 121
- meeuw
 - gedrag 238
- meiose 259
- melanofoor 38
- melatonine 107
- menotaxis 58
- mens
 - fossiele resten 318
 - oorsprong 318
- menselijk gedrag
 - ontwikkeling 329
 - oorzaken 327
- mezen
 - afkijken gedrag 143
 - en melkflessen 143
- MHC 273
 - profiel 273
- Middeleeuwen 311
- migratieonderzoek
 - kleine zwanen 186
- migratiepatroon
 - van kanoetstrandloper 185
- mimicry van Bates 244
- mimicry van Müller 244

minisatellieten 284
 modal action pattern 57
 moleculaire genetica 28
 monogamie 192, 196, 264, 265, 324
 monomorf 123
 morfologie 13
 Morgan, C.L. 16
 Morris, Desmond 21, 236
 motivatie 85, 107
 motorische schors 104
 mozaïeken 122
 – bij fruitvliegen 122
 muizen
 – erfelijkheidsonderzoek 115
 – persoonlijkheidstypen 120
 – selectielijnen 113
 mutualisme 248

 na-ontlading 44
 naakte molrat 256
 nature – nurture 22
 natuurlijke selectie 27, 254
 Neanderthalers 322
 Nederlandse Jeugdbond voor
 Natuurstudie 19
 negatief exponentiële verdeling 219
 negatieve bekrachtiger 132
 nematode 121
 – *Caenorhabditis elegans* 121
 neocortex 318
 netwerk 101
 netwerkmodel 100
 neurale netwerk 100
 neurobiologie 41
 neurofysiologie 27
 neurohormonen 41
 neuropeptiden 50, 106
 neurotransmitter 28, 50, 106, 328
 nicotine 329
 niet-geconditioneerde prikkel 131
 noradrenaline 48
 normale ontwikkeling 332

 oblique 152
 – houding 152
 oei, ik groei 332
 oestradiol 106
 omgevingsfactor 161
 omgevingsstress 277
 omrichten 90
 onderhandelingsruimte 224
 onderhoudende prikkel 60
 ‘ongeremde’ eters 329
 ongestoord gedrag 325
 ongewenst gedrag
 – van de veestapel 296
 ontogenie 16
 ontspannen-open-mond-gezicht 330, 331
 ontvanger 214
 onvoorwaardelijke reflexen 130
 onzekerheid 213
 oogvlekken 243
 ontwikkelingspsychologie 30
 oorsprong van de mens 318
 operant 133
 operant conditioneren 133
 opiaten 329
 oplettendheid 325
 opwekkende prikkel 59
 orang-oetan 314
 – sociale organisatie 314
 organisatie 84
 orgasme
 – van vrouwen 334
 oriëntatiebeweging 57
 ouder-kindinteractie 332
 ouderinvestering 279
 overexploitatie van de gastheer 246
 overlevingswaarde 26
 overspronghandeling 90

 paarband 197, 234
 paard 300
 pacemaker 103
 parallelle ontwikkeling 232
Pararge aegeria 69
 parasiet 246
 parfum 273
 paringstypen 261
 parthenogenese 247, 259, 260
 partnerselectie 333
 partnertrouw 197
 Pavlov, Ivan 17, 130
 Pavlov’s conditioneringsexperiment 130
 Pelkwijk, J.J. ter 20
 peptidehormoon 50
 Pernauer von Rosenau, Johann 15
 persoonlijk vloeroppervlak 298
 persoonlijkheidstypen 120
 PET-scan 105
Philanthus triangulum 20
 pigmentaggregatie 39
 pigmentdispersie 39
 pimpelmees 190
 – kwaliteit copulatiepartner 190
 – EPCs 190
Pithecanthropus erectus 322
 polyandrie 187, 195, 235, 265
 polygamie 192
 polygynandrie 187
 polygynie 187, 195, 196, 235, 265
 populatiegenetica 28
 Portielje, A.F.J. 18
 positieve bekrachtiger 132
 positieve terugkoppeling 89
 postmating isolerend mechanisme 239,
 247
 Prägung 157
 precursor 150
 predatie 266
 predator 241
 predispositie 158, 160
 – erfelijke eigenschappen 159
 premating isolerend mechanisme 239, 247
 preverbale communicatie 332
 prikkels
 – effectiviteit 159
 primaire zintuigcel 39
 primaten 312
 – afstammingsrelaties 319
 – fylogenie 319
 – onderzoek 22
 probe 284, 286
 probleemgedrag 296
Proconsul 319
 productie van gedrag 36
 proefondervindelijk leren 132, 139
 prolactine 107
 promiscuïteit 192, 195, 196, 264
 prooi-soort 242
 prooivanggedrag
 – bij jonge katten 150
 proprioceptieve informatie 45
 proprioceptoren 40
 proximale factor 171
 proximale redenering 221
 psychiatrie 30
 psycho-hydraulisch model 71
 – van Lorenz 85
 psychologie comparée 16
 pure strategie 219
 puzzelkooi 139
 – van Thorndike 132

Ramapithecus 319
 randmannetje 124, 195
 raskenmerken 301
 ratieten 198
 re-afferentie 46
 – principe 47
 receptor 39
 rechtop lopen 324
 recombinatie 261
 redirection 90
 redundantie 214

- reflex 24, 43, 44
 - gewenning 45
 - vermoeidheid 45
- reflexboog 41, 42, 43
- reflexketen 45
- reflexschakeling 44
- regelmechanisme 42
- regressieperiode 332
- reiger 35
- relatie dier-baas 301
- reproductieve isolatie 257
- Resource Holding Power (RHP) 221
- respons 131
- reticulaire formatie 40, 52
- retina 52
- RHP 221
- richtinggevende prikkel 59
- ringonderzoek 185
- ritmegenerator 47
- ritualisatie 91
- Roeder, Kenneth 28
- roest 266
- Romanes, G.J. 16
- roofdieren 70
 - groepsgedrag 70
- roostervloer 298
- ruggenmerg 40
- Rushton, J.P. 253

- satelliet 124, 195
- schedelvolumen 320, 321, 322
- Schneirla, T.C. 21
- scholen vis 70
- Schotse hooglander 304
- Schreckstoff 245
- SCN 327, 328
- SDN 327
- secundaire geslachtskenmerken 107
- secundaire zintuigcel 40
- sekseverhouding 262, 288
- seksualiteit 261
- seksueel dimorfe kern (SDN) 327
- seksueel inprenten
 - voorkeur voor andere sekse 161
 - voorkeur voor eigen soort 161
- seksuele aantrekkelijkheid 273
- seksuele selectie 16, 22, 161, 246, 254, 274, 287
 - bij promiscue soorten 281
- seksuele strategieën
 - bij Java-ape 281
- seksuele voorkeur
 - omgevingsfactoren 161
 - predispositie 161
- seksuele voortplanting 259, 260

- selectie 114, 116, 117, 118
 - op gedragskenmerken 116
 - voor gewenste gedragskenmerken 120
- selectieve aandacht 135
- Selous, Edmond 16
- semantiek 316, 332
- serotonine 329
- sexual selection
 - and the descent of man 16
- Shannon-Weaverformule 214
- shaping 132
- Sherrington, Sir Charles 42
- sibling species 239
- signaalhandeling 206
- signaalprikkel 60
- signaal 212
- Skinner, B.F. 17, 133
- skinnerbox 133
- slaap-waakritme
 - faseverschil 328
- slaapritmiek 328
- slaapschuld 328
- slaapstoornis 328
 - behandeling 328
- sleutelprikkel 60
- sluipwesp 74
 - eileggedrag 74
- sociaal gedrag
 - veroorzaking 66
- sociale banden 142
 - rol beloning 142
- sociale insecten 258
- sociale intelligentie 318
- sociale positie
 - nakomelingen 288
- sociale psychologie 29
- sociale rangorde 281
- sociale stress 277
- sociobiologie 147, 267
 - kritiek 267
- sociobiology 327
- soortgenoten (vogels)
 - ervaring met zang 154
- soortsvorming 279
- Spalding, D.A. 16
- speltheorie 29, 216, 254
- spermacompetitie 275, 334
- spierbeweging 38
- spinale dieren 45
- spioneren 275, 276
- spraakcentra 105
- spreeuw 70, 179
 - groepsgedrag 70
 - korte-termijnbeslissingen 179

- stamboom 193
- stekelbaars 118, 121
 - agressie 118
 - baltsgedrag 68
 - erfelijkheid en gedrag 118
 - tiendoornige 236, 237
- steppenbaviaan 287
- stereotypieën 65, 298
- steroidhormoon 50
- stille-blote-tanden-gezicht 330, 331
- stochastische benadering
 - nadelen 95
 - voordelen 94
- story-telling adaptionists 187
- stress 297
 - bij dieren 297
- stressor 297
- substituutgedrag 90
- substraatbroeder 234
- summatie 44
- supernormaliteit 62, 80, 161
- superpositie-effect 48
- supra-chiasmatische kern (SCN) 102, 327, 328
- supra-optische kern 52, 64, 102, 327
- surplushypothese 90
- surrogaatmoeder 159
- Swaab, D.F. 327
- symmetrie 333
- symmetrische gezichten 333
- sympathisch zenuwstelsel 48
- sympatrische soort 239
- sympatrische soortsvorming 240, 279, 289
- synaps 42
- synchronisatie 263
- syntaxis 317, 332

- taal 316
- tabula rasa 147
- Tanganyikameer 232
- taxis 57, 58
- taxon 26
- teek 46
- tegenschaduw 171, 242
- telotaxis 58
- termieten 258
- territorium 224
 - maximale grootte 224
 - minimale grootte 224
- territoriumconflict 69
- terugkoppeling 35
- testosteron 106, 327
- thalamus 40, 52
- theory of mind 318
- Thijssen, Jac. P. 18

- Thorndike, Edward 131
 tic 297
 tiendoornige stekelbaars 236, 237
 tijdsbudget 176
 tijdschrift Company
 – copulatiegedrag 333
 Tinbergen, Niko 14, 19, 27, 325
 Tolman, Edward C. 17, 36
 torenvalk 35
 traditie 142
 transformatisme 15
 transmissie 207
 transseksueel 328
 treatise of human nature 16
 trial and error 132, 139
 Trivers, Robert L. 22, 186, 259
 tropotaxis 58
 Tryon, Warren W. 28
 tweehuizig 262
 tweelingstudies
 – naar intelligentieverschillen 150

 Uexküll, Jakob von 17, 46
 uitdoving 134
 uitgekristalliseerd zangpatroon
 (vogels) 155
 uitwendige prikkel 72, 79
 ultieme factor 171
 ultieme redenering 221
 Umwelt 46
 uniseksuele soort 247
 uniseksuele tandkarpersoort 247

 vacuümgedrag 65, 72
 vaderschapsanalyse 285
 – met eiwitanalyse 285
 vaderschapsillusie 282
 vaderzorg 198
 variable-interval schedule 134
 variable-ratio schedule 134
 vechthandelingen 150
 – bij hanen 150
 veestapel
 – probleemgedrag 296
 – welzijn 296
 ventrale motorische wortels 40
 vergelijkende psychologie 28
 Verkade-album 18
 verrijkte omgeving 300
 vertebraten 27, 264
 – promiscuïteit 264
 vertrouwdheid 273
 verwanteselectie 257, 266
 Verwey, E.J.W. 18
 verzadiging 89

 Victoriameer 232, 233
 vinken
 – zangcultuur 142
 visetende cichliden 233, 234
 visschool 70
 vissen
 – groepsgedrag 70
 vitalisme 18
 Vlaamse gaai 136, 140
 vocale communicatie 316
 vocalisatie 154
 voedselproductie
 – in Nederland 295
 voedselzoekefficiëntie 137
 voedselzoekgedrag
 – van spreeuwen 136
 vogeltrek 178
 volgorde van handelingen 93
 Von Frisch, Karl 18
 Von Holst 38, 46
 voorkwab van de hypofyse 48
 voorloperhandelingen 150
 voortplanting 191, 259
 – gedrag 27
 – snelheid 177
 voortplantingsstrategie
 – niet-competitief 275
 voorwaardelijke reflex 131
 vormvastheid 206, 329
 vroeg-choking 152
 vroege long call 153
 vrouwelijke orgasme 334

 Waal, Frans de 22
 ‘Walletjes’-opstelling 162
 wapenwedloop 171, 246
 Watson, J.B. 17
 WC-model 71
 wederkerig altruïsme 259
 welzijn 296
 – van de veestapel 296
 welzijnsbeleid
 – van dieren 299
 wenkbrauwgroet 330, 331
 werktuigen 321
 – gebruik 316
 Wheeler, W.M. 17
 White, Gilbert 16
 Whitman, C.O. 17
 who is who 288
 Wiepkema, P.R. 23
 wilde eend
 – knor-piep 235
 Williams, George 27
 Wilson, Edward O. 22, 253

 winterdepressie 328
 wintertaling
 – knor-piep 235
 wolfroedels 256
 Wynne-Edwards, V.C. 27, 257

 Yerkes, R.M. 17

 zachte moeder 160
 zangcultuur 142
 zangdialecten 142
 zangpatroon (vogels)
 – invloed testosteron 156
 zangtypen (vogels)
 – nachtegaal 155
 – oefenfase 155
 – sociale factoren 155
 – zangrepertoire 155
 zangvererving (vogels)
 – fasen 154
 zebravink 161
 – seksuele voorkeuren 161
 Zeitgebers 63
 zelfbevruchting 262
 zelfbewustzijn 317
 zender 214
 zenuwstelsel 35, 121
 – en gedrag 121
 zilvermeeuwen
 – broedgedrag 76
 zintuigcel 39
 zintuig 39
 zoekbeeld 135
 zoekbeeldvorming 135
 zoekgedrag 85
 zuurstofgebruik 175
 zwaan
 – kleine 303
 zygote 261