

4.3. Relaties tussen actoren als verklarend principe voor gedrag ('Egoïsme' en 'altruïsme' zijn problematische begrippen)

Paul A.M. van Dongen © 2021

Toetsbare analyses van sociaal gedrag gaan vooral uit van de relaties tussen de actoren, en niet van egoïsme of altruïsme.

Samenvatting

Bij het beoordelen van de evolutionaire gevolgen van gedrag dient men niet uit te gaan van altruïsme of egoïsme, maar van de relaties tussen de actoren. Mensen en dieren bevoornden anderen met wie ze een positieve relatie hebben, en benadelen anderen met een negatieve relatie. We kunnen de interacties analyseren tussen individuen met bekende relaties: bevoorndt of benadeelt een dier of mens door een actie de ander en zichzelf? Dan is het in de verdere analyse niet meer nodig om het problematische begrip 'altruïstisch' te gebruiken.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Gedrag naar leden van de eigen gemeenschap
 - 2.1. Competitie
 - 2.2. Verwantschap
 - 2.3. Seksuele relaties
 - 2.4. Vriendschap
 - 2.5. Rangorde – machtsrelaties
 - 2.6. Bondgenootschappen binnen de *in-group*
 - 2.7. Wederzijds altruïsme of handelsrelaties
 - 2.8. Helpen
- 3. Gedrag naar leden van de *out-group*
 - 3.1. Bondgenootschappen met *out-groups*
 - 3.2. Vijandschap
 - 3.3. Vreemden
- 4. Besluit

1. Inleiding

De evolutie van altruïstisch gedrag

Aan de basis van gen-centrische Darwinistische evolutie staat het verbreiden van de eigen allelen. Door verwanten te bevoornden, werden de eigen allelen meer verbreid. Dus het ontstaan van verwantenselectie¹ kon gemakkelijk causaal verklaard worden door natuurlijke selectie. Maar het komt ook voor dat dieren altruïstisch gedrag vertonen naar niet-verwanten. Het was lastiger causaal te verklaren hoe dit gedrag door natuurlijke selectie kon ontstaan (Okasha 2013). Er zijn twee speciale situaties.

1. Wederzijds altruïsme: dieren zouden bijhouden hoeveel gunsten ze ontvangen en verstrekt hebben. Dit wordt in sectie 2.7. van dit hoofdstuk besproken.
2. De sociale insecten vormen een speciaal probleem voor evolutietheorieën, dat ik in hoofdstuk 4.1. – hopelijk - opgelost heb.

Het belang van relaties

Evolutionaire analyses van gedrag kunnen het beste uitgaan (1) van de voor- en nadelen van het gedrag voor de betrokkenen (tabel 1), en (2) de relaties tussen de betrokkenen (tabel 2).

1. Een logisch consequentie van gen-centrische evolutie en verwantenselectie (Maynard Smith 1964) was dat de mate van **verwantschap** tussen de betrokkenen het uitgangspunt van de analyse werd.
2. Lange tijd waren **machtsverhoudingen** tussen groepsgenoten een belangrijk onderwerp voor onderzoek in de ethologie (Schjelderup-Ebbe 1922, Hinde 1978, Watts 2010).
3. Op basis van observaties aan een chimpanseekolonie concludeerde De Waal (1982, 1986) dat **bondgenootschappen** tussen de betrokken individuen grote invloed hebben op de sociale structuur. Dat geldt ook voor chimpansees in het wild (Goodall 1986).
4. Na analyse van het gedrag van apen werd geconcludeerd dat **vriendschap** tussen de

¹ Zie hoofdstuk 4.1. over *inclusive fitness*.

Tabel 1. Een overzicht van combinaties waarbij een actor een ander bevoordeelt of benadeelt. Dit wordt later uitgewerkt.

		Actor A		
		Bevoordeelt B	Neutraal t.o.v. B	Benadeelt B
Actor B	Bevoordeelt A	Wederzijds positief	Asymmetrisch: A profiteert	Zeer asymmetrisch: A profiteert, B is de dupe
	Neutraal t.o.v. A	Asymmetrisch: B profiteert	Geen effect	Asymmetrisch, B is de dupe
	Benadeelt A	Zeer asymmetrisch: B profiteert, A is de dupe	Asymmetrisch, A is de dupe	Wederzijds negatief

Tabel 2. Een overzicht van voor de hand liggende relaties van combinaties van actoren die een ander bevoordelen of benadelen.

		Actor A		
		Bevoordeelt B	Neutraal tov B	Benadeelt B
Actor B	Bevoordeelt A	verwanten, vrienden, bondgenoten, gelieven, minnaars, groepsgenoten		
	Neutraal tov A		handelsrelatie, leden <i>out-group</i>	
	Benadeelt A			concurrenten, vijanden

betrokkenen een belangrijk element is om sociaal gedrag te verklaren (Smuts 1985, Seyfarth en Cheney 2012). Dat vriendschap bij mensen belangrijk is, werd al door de oude denkers verwoord: Plato (*Lysis*) en Aristoteles (*Ethica Nichomachea*).

5. In de sociale psychologie was al lang duidelijk dat **groepslidmaatschap** (*in-group* of *out-group*) een belangrijk element is voor het sociale gedrag van mensen (Sumner 1906, LeVine en Campbell 1972).

Ik bouw hierop voort, waarbij mijn stelling is dat de relaties tussen de betrokkenen (Hinde 1976) het beste uitgangspunt zijn voor de analyse van sociaal gedrag. Hierbij onderscheid ik niet alleen verwantschap, macht, bondgenootschappen en vriendschap, maar ook seksrelaties, handelsrelaties, concurrentie en vijandschap.

In allerlei situaties hebben mensen en andere dieren te maken met soortgenoten. Steeds kunnen beide betrokkenen biologisch voordeel of nadeel hebben van het contact. Om de biologische gevolgen van die voor- of nadelen te evalueren, moet men weten of de betrokkenen verwanten, vrienden, concurrenten of vijanden zijn. Hieronder bespreek ik gedragingen geordend naar 'relaties'. Dieren identificeren veel soortgenoten individueel, en dieren hebben

geleerd dat sommige individuen vaak positief gedrag naar hen vertonen (bijvoorbeeld verwanten, sekspartners, vrienden en bondgenoten), en dat andere dieren vaak negatief gedrag vertonen (bijvoorbeeld concurrenten en vijanden, zie ook Seyfarth en Cheney 2012, p. 162-166).

Als men in de analyse van gedrag wil uitgaan van relaties, dreigen cirkelredeneringen. Bij mensen en dieren kan men de relaties alleen afleiden uit gedrag. Dan kan men vervolgens alleen **ander** gedrag verklaren uit relaties zonder cirkelredeneringen.

Ap en mensen leven in groepen

Ap en mensen leven in groepen. Bij apen en mensapen kunnen we redelijk goed 'gemeenschappen' onderscheiden (hoofdstuk 5.1.), maar binnen zo'n gemeenschap zijn er ook subgroepen. Bij mensen is de situatie complexer. Mensen zijn gelijktijdig lid van verscheidene groepen, die deels genesteld zijn, en deels overlappend. Bij iedere indeling in groepen is er altijd een eigen groep (een *in-group*) en de andere groepen (*out-groups*). Het is een algemeen patroon bij primaten dat individuen de leden van de *in-group* bevoordelen en leden van de *out-group* neutraal behandelen of benadelen. Alleen al het categoriseren

Tabel 3. Gedragingen naar de *in-group* en de *out-group* volgens LeVine and Campbell (1972).

Gedrag naar de <i>in-group</i>	Gedrag naar de <i>out-group</i>
Vermeldt zichzelf als moedig en superieur. Vermeldt de eigen normen en waarden als universeel en vanzelfsprekend waar. Vermeldt de eigen gewoontes als oorspronkelijk en echt menselijk.	Vermeldt de <i>out-group</i> als verachtelijk, immoreel en inferieur.
Vermeldt zichzelf als sterk.	Vermeldt de <i>out-group</i> als zwak. Haat de <i>out-group</i> .
Bestraft diefstal door lid uit de <i>in-group</i> van lid van de <i>in-group</i> .	Diefstal door lid van de <i>in-group</i> van lid van de <i>out-group</i> wordt beloond, of in ieder geval niet bestraft.
Bestraft moord door lid uit de <i>in-group</i> van lid van de <i>in-group</i> .	Moord door lid van de <i>in-group</i> op lid van de <i>out-group</i> wordt beloond, of in ieder geval niet bestraft.
Werkt samen met <i>in-group</i> leden.	Werkt niet samen met <i>out-group</i> leden.
Gehoorzaamt <i>in-group</i> autoriteiten.	Gehoorzaamt <i>out-group</i> autoriteiten niet.
Blijft lid van de <i>in-group</i> .	Bekeert zich niet tot lid van de <i>out-group</i> .
Neemt risico's voor de <i>in-group</i> .	Neemt geen risico's voor de <i>out-group</i> . Juicht het doden van <i>out-group</i> -leden in oorlog toe. Gebruikt <i>out-groups</i> als voorbeelden van slechtheid in de opvoeding van kinderen. Geeft <i>out-groups</i> de schuld van <i>in-group</i> problemen. Wantrouwt en vreest de <i>out-group</i> .

van mensen tot verschillende groepen leidt ertoe dat mensen hun eigen groep voortrekken of overschatten (Rabbie 1992). Dit wordt bij mensen 'etnocentrisme' (Sumner 1906, Levine en Campbell 1972) genoemd, maar ik spreek liever 'groepscentrisme', omdat er behalve afstamming (*ethnos*, ras) nog veel andere bases zijn voor groepsvorming. De begrippen *in-group* en *out-group* zijn belangrijk voor het gedrag van apen en mensen, maar het is niet mogelijk groeps grenzen eenduidig vast te stellen (LeVine en Campbell 1972). Mensen gedragen zich anders naar leden van de *in-group* dan naar de *out-group* (tabel 3).

2. Gedrag naar leden van eigen gemeenschap

Individen van de *in-group* hebben onderling allerlei relaties. In dit hoofdstuk bespreek ik het sociale gedrag van leden van de *in-group* afhankelijk van hun onderlinge relaties. "Sociale groepen bestaan uit individuen met verschillende belangen, behoeften en vaardigheden." (Silk 2002). Leden van dezelfde sociale groep hebben deels dezelfde, en deels verschillende belangen, die ook nog door de omstandigheden kunnen veranderen. Bijvoorbeeld bij overvloed zijn de belangen van de individuen anders dan bij schaarste. Bij een externe dreiging kunnen groepsleden gedwongen worden tot

samenwerking. Dus de omstandigheden maken of groepsleden al dan niet elkaars concurrenten zijn.

2.1. Competitie

Rousseau over competitie

Jean Jacques Rousseau (1755) koesterde een onwrikbaar geloof in de nobele wilde mens, die pas later, door de komst van 'de beschaving', bedorven zou zijn. De onvermijdelijke competitie zou voor Rousseau een probleem moeten zijn, maar hij omzeilt dat met een retorische truc. "Maar veronderstellen wij nu eens dat het aantal mensen zo was toegenomen, dat de voortbrengselen van de natuur niet ² meer toereikend waren om hen te voeden – een veronderstelling die, zo merk ik in het voorbijgaan op, zou wijzen op de voordelen die de mensen hadden bij deze leefwijze." (Rousseau en Uitterhoeve 1983, p.69). Dus als de nobele wilde mens zoveel nakomelingen zou krijgen dat er overbevolking ontstond, zou dat aantonen hoe goed die natuurlijke leefwijze voor de mens zou zijn. Maar ook dan zouden mensen niet uit zichzelf overgaan tot landbouw, omdat ze daartoe niet de kennis hadden, en omdat ze niet zo dom zouden zijn te werken aan een

² In de Nederlandse tekst was het woord 'niet' weggelaten.

akker die door andere mensen en dieren leeggeroofd zou worden. *“Maar als het dan zover zou zijn gekomen, wie zou dan zo dom zijn om zich af te matten op een akker die vervolgens zou worden leeggehaald door de eerste de beste, mens of dier, wie de oogst van pas komt?”* (Rousseau en Uitterhoeve 1983, p.69-70). Rousseau wenst niet na te denken over de gevolgen van overbevolking, want dat zou de doodsstreek voor zijn theorie zijn.

Darwin over competitie

Er worden altijd meer dieren geboren dan er op termijn in leven kunnen blijven; dan is concurrentie tussen groepsgenoten onvermijdelijk. Dat is de essentie van de Darwinistische strijd om het bestaan. Darwin onderstreepte het belang van competitie in de evolutie (Darwin 1871, hoofdstuk 4.1.). Dan is het voor dieren het probleem hoe ze de beste kans op overleven hebben, of op het overleven van de eigen nakomelingen of van verwanten. Dieren kunnen overlijden door voedseltekort of door roofdieren; ongetwijfeld spelen hier natuurlijke selectie en het toeval een rol. Er is vooral in de paartijd competitie tussen soortgenoten zodat de winnaars sekspartners voor zichzelf winnen, en een eigen territorium met voldoende voedsel voor het individu, zijn partner, zijn nakomelingen of zijn familie.

“Natuurlijke selectie volgt uit de strijd om het bestaan als een paar ouders veel nakomelingen krijgen. We moeten het grote aantal nakomelingen dat mensen krijgen wel bitter betreuren, maar of het wijs is dit te betreuren, is een andere vraag. Want dit leidt bij barbaarse stammen tot baby-moord en andere ellende, en in beschaafde samenlevingen tot vreselijke armoede, celibaat, en tot late huwelijken voor verstandige mensen.” (Darwin 1871, volume 1, p. 181). *“Dus hoewel een groot aantal nakomelingen veel nadelige gevolgen heeft, moeten we dit niet met alle middelen verminderen. Er moet een open competitie voor alle mensen zijn, en de meest bekwamen moeten niet door wetten of gewoontes aangehouden worden van het meeste succes en de meeste nakomelingen.”* (Darwin 1871, volume 2, p. 403). Als dieren of mensen veel nakomelingen krijgen, volgt een pijnlijke concurrentiestrijd, maar alleen daardoor blijft – volgens Darwin - de populatie gezond.

2.2. Verwantschap

Het belang van verwantschap

In de biologische evolutie is biologische verwantschap in 3 opzichten belangrijk:

1. om soortgenoten te herkennen waarmee men vruchtbare nakomelingen kan verwekken;
2. om nauw-verwante groepsgenoten te identificeren, die men selectief kan bevoorstellen;
3. om nauw-verwante groepsgenoten te identificeren voor inteeltvermijding (hoofdstuk 5.2.).

Feitelijke verwantschap wordt berekend met de inteeltcoëfficiënt (Wright 1922), en deze is cruciaal in evolutiemodellen (Fisher 1930, Maynard Smith 1964, Williams 1996). Er zijn verscheidene processen waardoor dieren en mensen soortgenoten als verwanten behandelen (hoofdstuk 5.2.)

Bevoordelen van verwanten - theorie

Volgens de gen-centrische interpretatie van het Darwinisme (hoofdstuk 4.1.) is het verbreden van allelen de kern van biologische evolutie. Daarom verwacht men dat verwanten elkaar selectief bevoordelen – tenminste bij soorten na K-selectie³. Inderdaad helpen verwanten elkaar vaker dan niet-verwanten, en hoe nauwer de verwantschap is, hoe sterker de steun (Maynard Smith 1964, de Waal en Harcourt 1992). Het begrip 'verwantenselectie' is bedacht door Maynard Smith. *“Met verwantenselectie bedoel ik de evolutie van eigenschappen die het overleven van nauwe verwanten van het betreffende individu bevorderen.”* (Maynard Smith 1964, p. 1145). Al is hij niet helemaal consequent, want soms spreekt hij over 'de fitness van de groep'. Maar in zijn kwantitatieve modellen gaat hij uit van allelfrequenties, wat overeenstemt met een gen-centrische benadering *“Verwanten zijn op de lange termijn de meest betrouwbare partners.”* (Wrangham 1980, 1982). Bij bavianen en makaken waren de banden tussen moeder en dochter, en tussen (half)zussen de meest stabiele, duurzame banden in de gemeenschap (Silk e.a. 2006a,b, 2010). De belangrijkste manieren waarop dieren verwanten bevoordelen, zijn het geven van voedsel, het bieden van bescherming tegen roofdieren, en het ondersteunen van verwanten bij conflicten. Vooral in riskante situaties was er steun van nauwe verwanten (de Waal en Harcourt 1992). Overigens zijn er allerlei verschillende relaties tussen verwanten, zoals moeder-kind, vader-kind, broer-broer, zus-zus, broer-zus, enz.

³ K-selectie is dat ouderparen weinig nakomelingen krijgen, maar investeren in die nakomelingen. Het omgekeerde is r-selectie, waarbij ouderparen veel nakomelingen krijgen en na de geboorte nauwelijks in de nakomelingen investeren (MacArthur en Wilson 1967).

Een voorkeur voor gelijkende individuen?

In het Nederlands zijn er uitdrukkingen dat mensen een voorkeur zouden hebben voor gelijkende of juist verschillende anderen: "Soort zoekt soort" en "Tegenpolen trekken elkaar aan". De overeenkomsten en verschillen kunnen het genotype of het fenotype betreffen.

Genotype. Met moderne DNA-technieken (*genome-wide association studies*, GWAS) is onderzocht of er genetische overeenkomsten en verschillen waren tussen vrienden (Christakis en Fowler 2014). In verscheidene allelen was er overeenkomst tussen vrienden; deels waren dit genen van het reuksysteem. Andere allelen waren juist verschillend tussen vrienden; deels betrof dit genen van het immuunsysteem.

Fenotype. Individuen kunnen alleen op genotype selecteren als ze dit genotype kunnen waarnemen in het fenotype. Daarnaast vertonen vrienden overeenkomst in een aantal eigenschappen, zoals sociale status, leeftijd, belangstelling en vaardigheden (Brent e.a. 2014).

Als iemand vrienden selecteert met overeenkomstige fenotypische of genotypische eigenschappen, noemt men dat wel 'homofilie'; en met verschillende fenotypische of genotypische eigenschappen 'heterofilie' (McPherson e.a. 2001). Dit zijn slecht gekozen termen, omdat deze woorden ook gebruikt worden voor homoseksualiteit en heteroseksualiteit. Ik hoop dat andere woorden ingeburgerd raken voor vergelijkingen van vrienden: bijvoorbeeld 'isofilie' bij overeenkomsten en 'anisofilie' bij verschillen.

Wat is opoffering waard?

Haldane (1955) was de eerste die berekende dat het evolutionair nuttig kan zijn offers te brengen (bijvoorbeeld het eigen leven te riseren) ten gunste van een aantal nauwe verwanten. Hij kreeg de vraag of hij zijn leven zou willen geven voor een broer. *"Zou ik mijn leven opofferen om mijn broer te redden? Nee. Maar wel voor twee broers of acht neven."* Immers zijn broers hebben de helft van hun allelen met hem gemeen; hij zou dus biologisch quitte spelen door zijn leven in te wisselen voor het leven van 2 broers. Door de theorie van verwantenselectie kon men uitrekenen voor hoeveel zonen, dochters, broers of neven men zijn leven moet riskeren om quitte te spelen in termen van het overleven van allelen. Deze vraag werd verder gecompliceerd, toen men zich realiseerde dat men ook rekening moet houden met de leeftijd en vitaliteit van die verwanten en dus hun kansen om zich voort te planten, en om voor hun familie te zorgen. Voor een experiment voerden proefpersonen een opdracht uit, die steeds pijnlijker werd hoe langer hij duurde. Naarmate zij dit langer volhielden, ging er meer geld naar zichzelf, naar verwanten of naar een liefdadigheidsorganisatie; de proefpersonen wisten bij voorbaat waar het geld naar toe zou gaan (Madsen e.a. 2007). Als de proefpersonen zelf het geld kregen, hielden ze het langste vol, en daarna successievelijk korter, naarmate de ontvanger verder verwant was. Dit is gevonden bij mensen uit Londen en uit twee Zoeloe-stammen in Zuid-Afrika.

Verwantschap is geen garantie

Verwantschap tussen mensen of dieren maakt de kans groter dat de een de ander bevoordeelt, maar verwantschap is geen garantie

voor positief gedrag. Niet altijd herkennen individuen hun verwanten, en door de omstandigheden kunnen verwante individuen elkaars concurrent worden of zelfs elkaars vijand (Nitsch e.a. 2013). Ernstig benadelen van verwanten komt bij mensen bijvoorbeeld voor in culturen waar 'eerwraak' de norm is: als een persoon (meestal een meisje) de 'eer van de familie geschonden heeft', wordt een familielid geacht dit meisje te doden. Ook komt het doden van pasgeboren dochters voor in landen waar de familie een grote bruidsschat voor dochters moet betalen. De Ottomaanse sultan Selim I Yvuz ('de Strengere') zag de verschrikkingen van oorlogen om de troonsopvolging, en daarom liet hij na zijn overwinning in 1512 al zijn zonen en neven, behalve de troonsopvolger Süleyman, vermoorden.

2.3. Seksuele relaties**Soorten met seks, maar zonder seksuele relaties**

In biologische evolutie is het aantal vruchtbare nakomelingen de belangrijkste maat. Dat betreft de eigen nakomelingen en de nakomelingen van verwanten. De biologische vader en moeder hebben evolutionair belang bij het overleven en voortplanten van hun nakomelingen en van verwanten. Bij soorten met seksuele voortplanting, is seks daarvoor het meest relevant. Er zijn hoofdvarianten.

- Bij sommige soorten is er geen interne bevruchting. Dat komt bijvoorbeeld voor bij haringen, die anoniem eitjes en sperma spuiten op de paaigronden. Beide ouders hebben voor en na de bevruchting niets met elkaar te maken.

- Bij andere soorten is het contact tussen mannetje en vrouwtje beperkt tot de copulatie. Verder is er geen seksuele relatie.
- Bij andere soorten gaat seks gepaard met een langer of korter duren samengaan van man en vrouw. Die relatie kan (1) slechts een paar dagen duren, zodat het mannetje zijn vaderschap relatief veiligstelt, (2) of een paar weken voor het grootbrengen van de nakomelingen, (3) of enkele maanden, en (4) bij sommige soorten een leven lang. In deze laatste situaties is het selectief bevoordelen van sekspartners mogelijk, en evolutionair voordelig.

Kosten en baten van seks

Bij alle soorten met seksuele voortplanting zijn de evidente biologische baten van seks voor het mannetje en het vrouwtje de kansen op eigen nakomelingen. Daardoor spannen mensen en dieren zich in om seksuele contacten te hebben. Verder zijn er tussen soorten grote verschillen in de kosten van voortplanting voor het mannetje en het vrouwtje. De minimale investering is voor het vrouwtje haar eieren, en voor het mannetje sperma. Bij sommige soorten heeft het mannetje voor de paring geïnvesteerd in het territorium of in machtsstrijden tegen andere mannetjes. Na de geboorte investeert bij sommige soorten alleen het vrouwtje in de ouderzorg (zoals bij katten), bij andere alleen het mannetje (zeepaardjes, vroedmeesterpad), en weer bij andere zowel het mannetje als het vrouwtje (veel zangvogels). In het laatste geval voeden en verdedigen beide ouders hun nageslacht, en verdedigen ze hun territorium en elkaar.

Samenwerken met de sekspartner

Bij veel soorten met een paarband gedurende lange tijd, zijn er positieve sociale interacties tussen het mannetje en het vrouwtje, zoals bij dwergpapegaaien (*'love birds'*). Vaak jagen het mannetje en het vrouwtje seksuele concurrenten weg, wat niet altijd in het belang van hun partner is. Individuen reageren vaak met agressie als hun sekspartner zijn middelen van bestaan aan een ander afstaat. Bij neushoornvogels metselt het vrouwtje zich in met de eieren, waarbij er alleen een opening is waardoor het mannetje voedsel brengt. Bij deze vogels zijn het vrouwtje en het nageslacht afhankelijk van het voedsel dat het mannetje brengt. Ook bij sommige soorten zangvogels broedt alleen het vrouwtje, en voedt het mannetje het broedende vrouwtje (Galván en Sanz 2011). Als het broedende vrouwtje goed gevoed werd, kwamen meer eieren uit. Het voeden van het broedende vrouwtje is eerder een taakverdeling dan dat het mannetje het vrouwtje bevoordeelt: beiden dragen zo bij tot het voortplantingssucces van hen beiden. Het is nog onduidelijk welke selectiedrukken maken dat het vrouwtje en/of het mannetje broedt, en wat de verschillen tussen soorten verklaart.

De lotgevallen van de nakomelingen en van de relatie

Veel soorten vogels leven gedurende de broedperiode in nogal monogame paartjes. Komen dezelfde individuen het volgende jaar weer bij elkaar? Dat ligt eraan. Bij sommige soorten zoals ganzen, zwanen en dwergpapegaaien blijven de meeste individuen hun leven lang bij elkaar. Bij andere soorten heeft het broedsucces van één seizoen gevolgen voor de paarvorming in het volgende seizoen. Als een paar succes met het broeden had, is de kans groter dat hetzelfde paar het volgende jaar weer bij elkaar komt (Dubois en Cézilly 2002).

Bij beerbavianen komt kindermoord door mannetjes voor. Vrouwtjes met baby's nemen het initiatief dat ze een band vormen met een of twee mannetjes met wie ze de eerdere cyclus gepaard hebben. Bijna alle vrouwtjes slagen daarin; dat geeft bescherming voor hun baby (Palombit e.a. 1997). Als hun baby overlijdt, beëindigen de vrouwtjes die band met die mannetjes. Dit betreft dus een opportunistische 'vriendschap' die het vrouwtje aangaat in het belang van haar nakomeling.

Bij de mens komt het voor dat een huwelijk ontbonden werd als er geen mannelijke nakomelingen kwamen.

Bedrog in seksrelaties - overspel

Omdat nakomelingen zo belangrijk zijn in de evolutie, valt ook allerlei bedrog in seksrelaties te verwachten. Individu A kan alleen overspel plegen, als op dat moment een ander individu B enige seksuele 'aanspraak' kan maken op hem of haar. Bij mensen noemt men dat een verkering, een relatie of een huwelijk. Bij sommige diersoorten leven de individuen in harem- of monogaam verband (hoofdstuk 5.1.). Dan probeert de 'officiële partner' overspel te voorkomen, en probeert de ander stiekem overspel te plegen. Overspel kan gepleegd worden door het vrouwtje of het mannetje.

- Bij overspel door het vrouwtje heeft het vrouwtje biologische voordeel als het andere mannetje betere genen heeft dan haar partner. Overspel kan ertoe leiden dat zij meer of betere nakomelingen krijgt, en eventueel extra bescherming voor zichzelf en de kinderen door het andere mannetje. Tegelijkertijd is het een groot biologisch nadeel voor het mannetje van het paar als

Tabel 4. Biologische voordelen en nadelen van handelingen voor de actor en de ander.

Gevolgen voor actor B	Gevolgen voor actor A				
	Groot voordeel voor A	Klein voordeel voor A	Neutraal voor A	Klein nadeel voor A	Groot nadeel voor A
Groot voordeel voor B	Samen kinderen krijgen. Elkaar steunen bij conflicten			A voedt eigen kind	B verslaat en plundert A
Klein voordeel voor B		Handel		B steelt iets kleins van A; A geeft B een drankje	B rooft iets groots van A
Neutraal voor B			Neutrale ontmoeting		
Klein nadeel voor B		A steelt iets kleins van B; B geeft A een drankje		'Altruïstisch straffen'	B zet A in gevangenis
Groot nadeel voor B	A verslaat en plundert B	A rooft iets groots van B		A zet B in gevangenis	Langdurige oorlog

hij investeert in jonge dieren die niet zijn nakomelingen zijn.

- Als een mannetje nakomelingen verwekt bij een ander vrouwtje dan zijn 'eigen vrouwtje', levert hem dat groot biologisch voordeel op. Als hij extra middelen van bestaan geeft aan andere vrouwtjes, is dit overspel nadelig voor zijn eigen vrouwtje.

Bedrog in voortplanting - broedparasitisme

Er zijn twee varianten van broedparasitisme bij vogels.

- Een vrouwtje legt een of meer eieren in het nest van een ander paar. Dat andere paar broedt deze uit, en voedt en verzorgt de jongen. Dan heeft het andere paar enig biologische nadeel als zij investeren in jonge dieren die niet hun nakomelingen zijn. Dit komt onder andere voor bij Carolina-eenden (Odell en Eadie 2010).
- Er is een veel schadelijkere variant voor het broedende paar, die onder andere veroorzaakt wordt door koekoeken. Een vrouwtjeskoekoek legt haar ei in het nest van een paar van een andere soort. Als het jong van de koekoek uitkomt, werkt hij de andere eieren of jongen uit het nest. De bedrogen 'adoptiefouders' hebben een erfelijk*⁴ gedragspatroon dat zij broedzorg geven aan het parasitaire koekoeksjong. De 'adoptief-

⁴ Ik noem een eigenschap 'erfelijk', als dit door expliciet erfelijkheidsonderzoek is aangetoond. Als dit aan de hand van gespecificeerde criteria (hoofdstuk 3.1.) aannemelijk is, maar niet aangetoond, gebruik ik de term 'erfelijk*' (dus met een sterretje).

ouders' verliezen hun eigen nakomelingen en investeren in de nakomeling van een ander; daarmee hebben zij groot biologisch nadeel. Bij sommige vogelsoorten is een strategie tegen broedparasieten ontstaan (Rothstein 1975, Colombelli-Négrel e.a. 2012).

Biologische en sociale voor- en nadelen

Om de voor- en nadelen voor de deelnemers in seksuele relaties te beoordelen, moet men onderscheid maken tussen emotionele, sociale en biologische voor- en nadelen (tabel 4). Het krijgen van nakomelingen is een biologisch voordeel, maar het kan ook een sociaal of emotioneel nadeel zijn. Omdat dit een analyse is over evolutieprocessen, spreek ik hier vooral over biologische voor- en nadelen. In dit stuk zal ik emoties niet verder bespreken.

Hulp bij broedzorg

Bij verscheidene soorten vogels en zoogdieren worden ouderparen geholpen door andere soortgenoten bij de broedzorg⁵. Onderzoekers vonden hulp bij broedzorg bij dieren om twee redenen belangwekkend. (1) Er is voorgesteld dat dit een beginstadium is in het ontstaan van eusociale insecten. (2) Hulp bij broedzorg is wellicht een begin van de verklaring van het ontstaan van de speciale sociale en cognitieve vaardigheden bij mensen (Burkart en Van Schaik 2010). Het was de vraag hoe het een

⁵ Vaak wordt dit *cooperative breeding* genoemd, maar dat vind ik een onjuiste term, omdat er altijd biologische ouders zijn (die het broedpaar vormen) en een of meer helpers.

Broedzorg en relaties

Er zijn bij dieren veel gradaties van broedzorg:

- Geen broedzorg: het vrouwtje legt de eieren, die al dan niet later bevrucht worden, en doet daarna niets meer met de eieren.
- Één ouder zorgt voor de eieren of de jonge dieren; meestal is dat de moeder, maar soms de vader. In de meeste gevallen is deze broedzorg obligaat: zonder deze broedzorg overlijden de meeste eieren of jongen. Bij sommige soorten herkent de ouder de eieren of de jongen, of herkennen de jongen de moeder.
- Twee ouders zorgen voor de eieren of de jongen. In veel gevallen is deze broedzorg door twee ouders obligaat: zonder broedzorg door twee ouders overlijden de meeste eieren of jongen. In de regel herkennen de ouders elkaar.
- Hulp bij de broedzorg: de twee ouders worden door andere individuen geholpen bij de broedzorg. In sommige gevallen is deze hulp obligaat: zonder extra hulp overlijden de meeste eieren of jongen. De ouders en helpers herkennen elkaar.
- Broedzorg door de hele kolonie: bij eusociale soorten, zoals mieren, bijen, termieten en naakte molratten, zorgt de hele kolonie voor de eieren en de jongen. Bij eusociale soorten is broedhulp door de kolonie obligaat: zonder deze hulp overlijden de meeste eieren of jongen. Bij eusociale soorten is er onderlinge herkenning op basis van geuren.
- Adoptie: een of twee individuen anders dan de biologische ouders leveren de broedzorg. Bij veel soorten overlijden de meeste eieren of jongen zonder adoptie. Bij adoptie leren de adoptiefouders en –kinderen elkaar herkennen.

product van natuurlijke selectie kon zijn dat individuen andere individuen helpen bij broedzorg (Brown 1974, Clutton-Brock 2002).

Evolutionair voordeel. Bij sommige soorten steunen de helpers een verwant ouderpaar, zodat die hulp door verwantenselectie kan ontstaan (Browning e.a. 2012). Maar niet alle helpers zijn verwant aan het ouderpaar. Dan kan men speculeren dat het helpen de helpers evolutionair voordeel oplevert, bijvoorbeeld doordat zij betere relaties opbouwen die de volgende broedseizoenen tot paarvorming kunnen leiden, of doordat de groep van ouders door de helpers groter wordt, en daarmee veiliger (Clutton-Brock 2002).

Geen evolutionair voordeel. Hulp bij broedzorg kan fout-gerichte ouderzorg (Ligon and Burt 2004) zijn die niet zo schadelijk was dat hij weggeselecteerd was. Een opgesperd bekie is een sterke stimulus voor vogels: de kans is groot dat een vogel daar voedsel in doet. Dat doen ze zelfs in de bek van een goudvis (Hrdy 2009).

Cadeautjes voor de sekspartner

Bij allerlei diersoorten komt het voor dat het mannetje het vrouwtje voorafgaande aan de paring een 'cadeautje' geeft. Bij veel soorten insecten en bij sommige spinnen biedt het mannetje het vrouwtje voedsel aan voor de paring; bij insecten en spinnen wordt dit 'bruidsvoedsel' genoemd (Vahed 1998). Vaak is dit nuttig voedsel, maar soms een waardeeloos 'geschenk' (Lebas en Hockham 2005). Soms geven mannetjesspinnen of -insecten aan het vrouwtje voedsel dat hij ook zelf had kunnen gebruiken, maar soms heeft de gift

geen waarde voor overleven. Na aanname van de gift paren vrouwtjesspinnen vaak met het mannetje, maar niet altijd. Het komt bij spinnen voor dat het mannetje na de paring het cadeautje weer meeneemt. Het mannetje van de roodrugspin laat zich door het vrouwtje opeten, en vergroot daardoor zijn voortplantingssucces (zie hoofdstuk 4.1.).

Bij veel vogelsoorten is er hofmakerij-voeden (Lack 1940). In de meeste gevallen bedelt het vrouwtje om voedsel, zoals jonge vogeltjes doen, en het mannetje geeft haar voedsel, zoals aan jonge vogeltjes. Bij sommige soorten komt hofmakerij-voeden alleen voor bij de copulatie, en bij andere soorten gedurende een langere periode van paarvorming en nestbouw. Bij kiekendieven en boomvalken geeft het mannetje bij de hofmakerij in volle vlucht een prooi aan het vrouwtje.

Chimpanseevrouwen krijgen relatief vaak vlees van mannetjes vlak voor of vlak na de paring, en van het mannetje met wie ze een koppeltje vormt. In hun cyclus krijgen vrouwen vaker vlees tijdens hun vruchtbare episode dan in andere fases (Brown e.a. 2004). Op de lange termijn wisselen chimpansees 'meat for sex' uit (Gomes en Boesch 2009). Ook hier is de asymmetrie dat vooral het mannetje aan het vrouwtje iets geeft. Dat zien we ook bij de inleidende hofmakerij van mensen: traditioneel geeft de man cadeautjes en betaalt etentjes. Is het geven van cadeautjes aan een potentiële sekspartner een vorm van wederzijds altruïsme? Of is het een vorm van prostitutie? Dat ligt genuanceerd.

Er is bij bijna alle dieren een merkwaardige asymmetrie: het voedsel wordt steeds door het

Sociobiologie en *just-so-stories*

Sociobiologie is de evolutionaire biologie van groepen dieren. De relaties tussen individuen bepalen de groep. Dit zijn niet alleen verwantschapsrelaties, maar ook veel andere relaties die in dit stuk besproken worden. Daarmee is dit stuk een verdere uiteenzetting van de relaties die een rol spelen bij groepen. Een sociobiologische analyse van gedrag zou het ontstaan van het bevoordelen van de 'eigen groep' verklaren. Sociobiologie zou nepotisme, vriendjespolitiek, vooroordelen, ethnocentrisme, discriminatie en racisme verklaren (van der Dennen 1987, Dunbar 1987, Melotti 1987). Het klinkt plausibel dat individuen met een positieve relatie elkaar bevoordelen, en dat individuen met een negatieve relatie elkaar benadelen. Maar het is zaak dit experimenteel te onderzoeken. Zonder strikte empirische bevestiging blijven dit voorlopig '*just-so-stories*'.

mannetje aan het vrouwtje gegeven. "*Het is niet duidelijk waarom het mannetje normaal gesproken eten geeft, en het vrouwtje dit ontvangt, en niet omgekeerd.*" (Lack 1940, p. 170). Dus de mannetjes bevoordelen de vrouwtjes. Het belang voor het vrouwtje is dat zij enig voedsel krijgt, dat er kans is dat ze bevrucht wordt, dat ze een koppeltje kan vormen, en dat ze een vriend/bondgenoot krijgt. Hofmakerij-voeden is ook in het biologisch belang van het mannetje: de kansen op paring en bevruchting worden groter, en bij monogame soorten neemt de kans op paarvorming toe. Het krijgen van nakomelingen is een groter biologisch belang dan het afstaan van wat voedsel. Alleen bij vechtkwartels zijn de rollen van mannetjes en vrouwtjes in het voortplantingsgedrag omgewisseld; bij deze vogels biedt het vrouwtje bij de hofmakerij het mannetje voedsel aan. Hofmakerij-voeden maakt de kans op copulatie groter, maar een extra voordeel voor het nageslacht is niet gevonden. Het is niet duidelijk waarom hofmakerij-voeden bij sommige soorten voorkomt en bij andere niet. Misschien is tijdelijk positief onderling gedrag tussen het mannetje en het vrouwtje het belangrijkste voordeel.

Bruidsprijs en bruidsschat

Ook rond huwelijken en bruiloften bij de mens worden geld, goederen, diensten of voedsel uitgewisseld (Maitra 2008). Daarbij moeten we onderscheid maken tussen de bruidsschat en de bruidsprijs.

- De **bruidsprijs** is geld, goederen of diensten die de bruidegom of zijn familie betaalt aan de familie van de bruid.
- Omgekeerd is de **bruidsschat** geld, sieraden, vee of land die familie van de bruid betaalt aan de bruid, bruidegom of de familie van de bruidegom.

In 66% van de onderzochte culturen was een bruidsprijs de culturele norm, en slechts in 3% van de onderzochte culturen een bruidsschat (Murdock 1967). Hier geldt dus dezelfde merkwaardige asymmetrie die we ook bij de meeste andere dieren zagen, dat vooral de man of zijn familie betaalt. Maar in China en

India is het juist de culturele norm om dure bruidsschatten te schenken; dan heeft de familie van de bruid vaak grote moeite dit op te brengen, en dit leidt tot selectieve abortussen en moord op babymeisjes, en dat leidt weer tot een mannenoverschot in China en India. Er zijn veel hypothesen geformuleerd om het ontstaan van bruidsprijzen of bruidsschatten te verklaren, maar er zijn nog geen bevredigende culturele verklaringen (Maitra 2008). Met verwanteselectie kan men dit niet verklaren. Ik denk dat een bruidsprijs (de man betaalt) de oorspronkelijke toestand was, omdat dit bij apen voorkomt en het dominante patroon bij mensen is. Ik denk dat bij sommige volken door een historisch toeval (mensen misbruiken hun macht?) een bruidsschat (de vrouw betaalt) ontstaan is.

2.4. Vriendschap

2.4.1. Vriendschap bij dieren

Vriendschap bij dieren

Bij verscheidene diersoorten worden langdurige positieve sociale relaties tussen twee individuen uit dezelfde gemeenschap waargenomen (Seyfarth en Cheney 2012, Brent e.a. 2014). De laatste tijd gebruiken ethologen het woord 'vriendschap' voor langdurige positieve relaties tussen dieren (zie tekstkader "Relatie als neutrale term", Smuts 1985, Goodall 1986, Cords 2002, Silk 2002, Jolly 2007, Thierry 2007). Tot nu toe zijn vriendschappen beschreven bij mensen, chimpansees, apen, Afrikaanse olifanten, hyena's, wilde paarden en dolfijnen (Seyfarth en Cheney 2012, Brent e.a. 2014). Silk (2002) stelde voor om het woord 'vriendschap' alleen te gebruiken voor een relatie tussen niet-verwanten. Ik gebruik echter het woord 'vriendschap' liever ongeacht andere relaties tussen de individuen. Verwanten kunnen elkaars vijanden worden, dus vriendschap tussen verwanten is niet vanzelfsprekend. Soms weten mensen niet dat ze biologisch verwant zijn. En ook bij dieren is het vaak onduidelijk of en hoe verwanten elkaar

Relatie als neutrale term

Hier gebruik ik het woord 'relatie' als een neutrale, beschrijvende term.

In de wiskunde kunnen relaties beschreven worden in wiskundige formules: $y = f(x)$ beschrijft het verband tussen y en x . Zo verklaren de massa, positie en bewegingen van de zon en de planeten, en de bewegingswetten van Newton de bewegingen van de planeten in het zonnestelsel.

In de systeemleer is er bijvoorbeeld een formele definitie van systeem. "*Systeem (definitie). Twee of meer elementen met een niet-lege verzameling relaties tussen de elementen, zodanig dat de onderzoeker de elementen tezamen als een eenheid kan beschouwen, afhankelijk van zijn belangstelling. [...] Structuur van systeem S (definitie). De verzameling van relaties tussen de elementen van S.*" (van Dongen en Van den Bercken 1981, p. 52).

De logica van deze beschrijving uit de systeemleer is van toepassing op alle systemen, inclusief gemeenschappen van dieren en mensen. "*Structuur verwijst dus naar de patronen van de relaties.*" (Hinde 1976, p. 8). "*Als twee individuen in de loop der tijd een aantal interacties hebben, wordt het verloop van iedere interactie beïnvloed door de voorafgaande. We zeggen dan dat de individuen een relatie hebben...*" (Hinde 1987, p. 23-24). Jane Goodall (1986) wijdde een heel hoofdstuk aan de relaties tussen de chimpansees in Gombe, zoals vriendschap, seksuele relaties, competitie en vijandschap.

Sommige onderzoekers vermijden het begrip 'relaties' (of 'vriendschap') voor het beschrijven van verbanden tussen dieren, omdat dit een antropomorfe term zou zijn (Henzi en Barrett 2007). Hier gebruik ik het woord 'relatie' als neutrale term om verbanden tussen mensen en tussen dieren te beschrijven als verklaring voor gedrag (zie ook Seyfarth en Cheney 2012).

als zodanig identificeren. Vriendschap kan voorkomen tussen sekspartners.

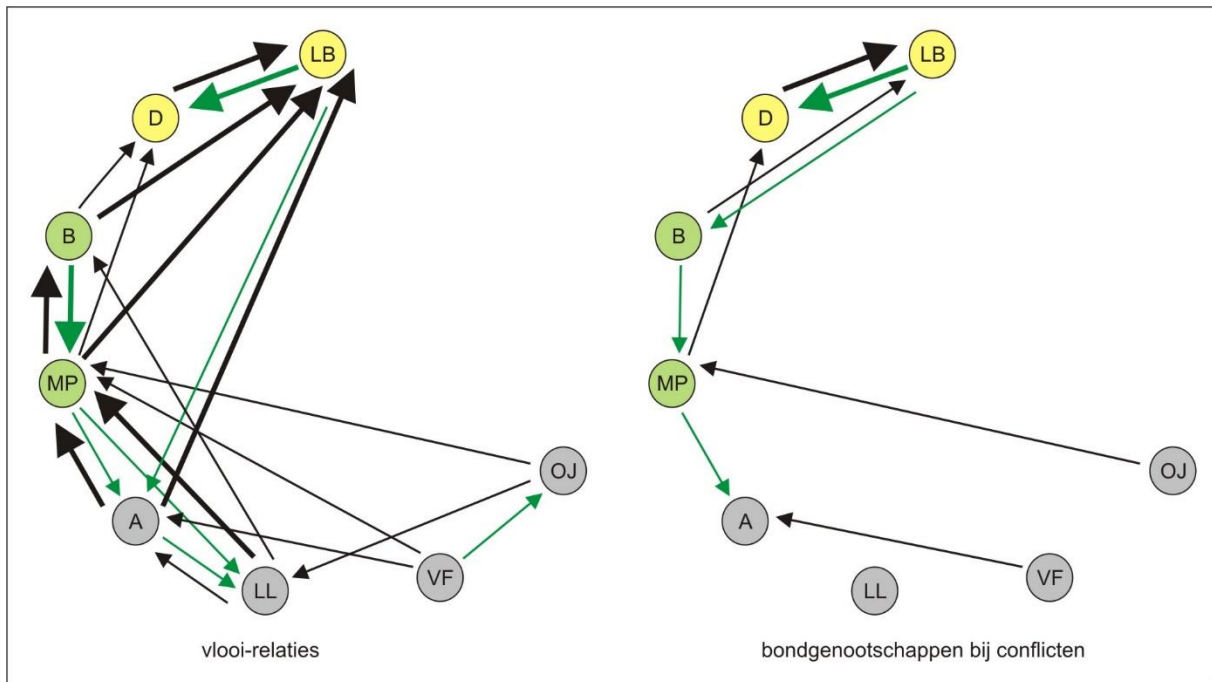
Kunnen we eenduidige gedragscriteria voor 'vriendschap' formuleren? Vriendschap is per definitie een relatie tussen twee individuen. Vriendschap is een continue variabele: tussen twee individuen kan er veel, weinig of geen vriendschap zijn, of ook vijandschap. We spreken van vriendschap als twee individuen gedurende langere tijd vaak bij elkaar zijn, wederzijds positief sociaal gedrag vertonen, zelden agressief naar elkaar zijn, en elkaar steunen bij conflicten.

Er is bij vriendschap een leeraspect: beide individuen hebben geleerd de ander individueel te herkennen, en dat de ander aardig doet. Vriendschap is een speciale relatie met groepsgenoten. In het algemeen vindt men het een essentieel aspect van 'echte vriendschap' dat de relatie bestendig is en niet opportunistisch verandert. Vrienden steunen elkaar bij conflicten binnen de groep. Daarom kan men niet tegelijkertijd veel vrienden hebben, want dat geeft loyaliteitsproblemen bij conflicten.

Vlooi gedrag bij apen

Het onderlinge gedrag binnen groepen apen is niet toevallig. Er is een patroon welke individuen vooral met elkaar omgaan, en welke individuen vooral positieve of vooral negatieve interacties hebben. Bij apen is vlooiën positief sociaal gedrag (zie onder). Apen zitten een groot deel van de tijd groepsgenoten of zichzelf te vlooiën. "*Bijvoorbeeld: individuen die elkaar het meest vlooiën zijn onderling het minst agressief; ze eten samen, spelen en*

vormen bondgenootschappen. Dit is het best gedocumenteerd tussen verwanten, maar komt ook voor bij niet-verwante individuen." (Walters en Seyfarth 1987, p. 316). Bij sociaal vlooiën is er een 'vlooiër' en een 'gevlooid'. Hier bespreek ik twee aspecten van het vlooi gedrag: wie neemt het initiatief tot vlooiën, en is er symmetrie tussen vlooiër en gevlooid. **Initiatief.** Het karakteristieke patroon bij vlooiën is dat aap A een 'vlooi verzoek' doet aan aap B; daartoe richt aap A haar flank naar het gezicht van aap B. Vervolgens kan aap B al dan niet gaan vlooiën. Deze gedragsreeks komt onder andere voor bij bavianen, makaken en chimpansees (Seyfarth 1976). Apen richten hun vlooi verzoek vooral naar individuen met een positie vlakbij in de rangorde. Apen gaan vooral vlooiën als ze een vlooi verzoek krijgen van een individu dat net boven hen staat in de rangorde. Er was concurrentie om vrouwen hoog in de rangorde te vlooiën. Vaak werd een eerdere vlooiër opzij gezet door een vrouwtje dat hoger stond dan de vlooiër, maar lager dan de gevlooid (Seyfarth 1976, 1977). Een speciale categorie zijn vrouwtjes met baby's: deze worden veel vaker gevlooid dan vrouwtjes zonder baby. Een laaggeplaatst vrouwtje met baby wordt dan ook door hooggeplaatste vrouwen gevlooid, wat anders zelden voorkomt (Seyfarth 1976). Kort na fysiek geweld vlooiën de vechtende mannetjes of vrouwtjes elkaar vaak; dat gebeurt bij bavianen, makaken en chimpansees. Dat wordt 'verzoening' genoemd (Seyfarth 1976, de Waal en Van Roosmalen 1979).



Figuur 1. De rangorde, het vlooi gedrag en bondgenootschappen bij conflicten van 8 vrouwelijke groene meerkatten (gegevens van Seyfarth 1980). **Links:** Er was een lineaire rangorde die hier tegen de klok in getoond wordt met het vrouwtje dat het hoogst in de rangorde stond bovenaan. De pijlen tonen het vlooi gedrag, waarbij de dikte van de pijl codeert voor de hoeveelheid vlooi gedrag. Zwarte pijlen tonen dat een hoge geplaatst individu gevlooid wordt, en groene pijlen voor een lager geplaatst individu. Er zijn twee paren met symmetrisch vlooi gedrag waarvan de cirkels dezelfde kleur hebben. **Rechts:** bondgenootschappen bij conflicten; de pijl geeft aan welke individu een ander individu steunt.

Symmetrie.

1. Het meest voorkomend patroon is asymmetrisch vlooiën waarbij vooral de hogere in rang gevlooid wordt.
2. Er zijn ook paren apen die symmetrisch vlooiën, d.w.z. dat beide individuen ongeveer evenveel tijd de 'vlooiër' zijn. Als twee individuen vooral symmetrisch vlooiën, gaat dat vaak gepaard met een jaren durende positieve relatie (= vriendschap).

Vrouwtjes bavianen hoog in de hiërarchie waren weliswaar gewild als vriend, maar niet bereikbaar als vriend voor individuen laag in de rangorde. Vaak waren individuen bevriend met niet-verwante individuen die ongeveer dezelfde rangorde hadden. Individuen uit dezelfde leeftijdsgroep hadden de meest stabiele vriendschappen (Silk e.a. 2006a, b, 2010). Silk e.a. (2003) hebben de sociale interacties van iedere tweetal vrouwtjesbavianen geoperationaliseerd tot een 'sociality index', die een maat voor vriendschap tussen twee individuen is. Bij vrouwtjesbavianen met een hoge gemiddelde sociality index bleven meer kinderen in leven.

Vlooiën, vriendschap en andere relaties

Er zit structuur in het vlooi gedrag, die deels samenvalt met dominantierrelaties en met ver-

wantschap. Het sociaal vlooi gedrag binnen een groep apen kan men afbeelden in sociogrammen. Figuur 1A toont het vlooi gedrag en de dominantierrelaties bij volwassen vrouwtjes groene meerkatten⁶ (Seyfarth (1980)). Hierbij vallen enkele zaken op.

1. Er zit een duidelijke (niet toevallige) structuur in het vlooi gedrag.
2. De meeste vrouwtjes vlooiën met minstens de helft van de andere vrouwtjes – en dus met sommige niet.
3. Er werd vooral, maar niet uitsluitend, 'omhoog gevlooid'.
4. Voor ieder vrouwtje was er slechts één ander vrouwtje dat vooral door haar gevlooid werd.
5. Sommige paren vlooiën vooral elkaar (symmetrisch).
6. Het vrouwtje dat bovenaan in de rangorde stond, werd bovenmatig vaak door andere vrouwtjes gevlooid. Ook de alfa-man werd bovenmatig vaak door alle vrouwtjes gevlooid.

De twee vrouwen die het hoogst in de rangorde stonden, vlooiën vooral elkaar en wel

⁶ Bij resusapen is hetzelfde patroon gevonden (Sade 1972. Seyfarth 1977).

symmetrisch. Tussen de 8 vrouwtjesmeerkatten van de groep was er veel onderling vlooi-gedrag, waarbij vooral 'omhoog gevlooid' werd. Figuur 1B toont welke vrouwtjes ander vrouwtjes steunden bij conflicten (bondgenootschappen). De twee vrouwtjes aan de top waren de beste bondgenoten. Veel vrouwtjes namen deel aan vlooi-gedrag, maar veel minder aan bondgenootschappen bij conflicten. Bondgenootschappen volgden enigszins de vlooi-relaties.

Bij analyses van gedrag van apen werd het vlooiën van een soortgenoot als 'altruïstisch gedrag' opgevat. Maar anderen spraken van 'sex for grooming' of 'food for grooming' (de Waal 1997). Het was lastig om 10 minuten vlooiën of gevlooid worden in een of andere waarde uit te drukken. Ik denk dat vlooiën investeren in positieve relaties is. De meest machtige groepsgenoot is de meest aantrekkelijke partner, daardoor is er competitie om die- ren in de top te vlooiën (Seyfarth 1980). Is vlooiën 'goedkoop' sociaal gedrag? Ja en nee. Ja, want vlooiën kost de vlooiër even weinig, juist zoals een mens die bij vrienden of kennissen langsgaat en een praatje maakt. Nee, het is niet goedkoop, want als een dier investeert in een positieve relatie met een individu, kan het dier in die tijd niet investeren in relaties met andere individuen. Het is ook een betrouwbaar signaal, want ieder groepslid kan zien wie met wie vlooit.

Vlooiën en vooral symmetrisch vlooiën is een teken van vriendschap. Vriendschap is iets anders dan wederkerig altruïsme. In een stuk over apen en mensapen merkten Seyfarth en Cheney (2012, p. 167) op: "*Nauwe vrienden werken samen, ongeacht wat kortgeleden gebeurd is; maar anderen letten meer op 'wat heb je onlangs voor mij gedaan?' "*

Vriendschap en seks

Bij apen komen vaak koppeltjes tussen volwassen mannetjes en vrouwtjes in hun vruchtbare periode voor. Dergelijke koppeltjes komen onder andere voor bij makaken, bavianen en chimpansees. Dat is eerder inleidend paargedrag dan 'vriendschap'. Wel gebruikt men het woord 'vriendschap' voor associaties tussen mannetjes en vrouwtjes in andere periodes, bijvoorbeeld bij lacterende vrouwtjes. Dan steunden de mannetjes 'hun' vrouwtjes bij agressieve interacties (Moscovice e.a. 2010). Bij beerbavianen in het wild vormden de vruchtbare vrouwtjes koppeltjes met 2 - 3 mannetjes. Als bij zo'n koppeltje een aapje geboren werd, prefereerde het vrouwtje het mannetje met wie ze de langste tijd een koppeltje had, als deze tenminste nog aanwezig was (Moscovice e.a. 2010). Anders prefereer-

de ze het tweede mannetje uit haar *consort*-episode, ook als dit mannetje niet de vader van haar baby was, wat de onderzoeker wel, en de bavianen niet kan weten.

Vriendelijke vocalisaties

Niet alleen door vlooiën, maar ook door geluiden uit apen toekomstig positief gedrag. Naast de bekende luide roepen, hebben makaken, bavianen en chimpansees ook zachtere vocalisaties: *grunts* en *girneys*. Deze vocalisaties bevorderen positief sociaal contact⁷. Als een vrouwtje resusaap *grunts* of *girneys* uitte, terwijl ze een ander vrouwtje naderde, was er daarna minder agressie en minder onderdanig gedrag van het vrouwtje dat benaderd werd. Ook werd er na deze geluiden meer gevlooid. Als een vrouwtje met deze geluiden een ander vrouwtje met baby naderde, dan behandelde ze de baby beter dan vrouwtjes die zonder geluiden naderden (Silk e.a. 2000). Dit zijn 'goedkope praatjes' die een rol spelen in sociale interacties.

Vriendschap bij chimpansees

Vriendschap tussen mannetjes. Bij chimpansees in het wild vormen mannen onderling sterke vriendschappen die enige tijd duren (Mitani 2009, Langergraber e.a. 2009). Bij chimpansees blijven de meeste mannen (vaak broers en halfbroers) in de gemeenschap. In een bepaalde gemeenschap waren er 4 koppels van twee halfbroers aan moederszijde die lang genoeg onderzocht waren; deze waren allen bevriend. De meeste vriendschappen (22 van de 28) betroffen niet-verwante mannen. Vriendschappen kwamen vooral voor bij mannen met een nabije positie in de rangorde.

Vriendschap tussen vrouwtjes. Bij chimpansees in het wild vormen vrouwen onderling hechtere, langer durende vriendschappen dan de mannetjes (Mitani 2009, Langergraber e.a. 2009). Die vriendschappen bleken onder andere door het symmetrisch vlooiën. Bij chimpansees migreren opgroeiende vrouwen naar naburige gemeenschappen. De vraag was: migreren ze vooral naar gemeenschappen waar ook hun (half)zussen verblijven? Dat blijkt niet het geval: binnen een gemeenschap zijn er nauwelijks verwante vrouwen (Langergraber e.a. 2009). Er waren binnen een gemeenschap ook subgroepen van 7 - 14 vrouwen, die positief met elkaar omgingen, maar niet verwant waren.

Vriendschap tussen een man en vrouw. Bij chimpansees komen ook positief sociale rela-

⁷ Ik denk dat deze vocalisaties de voorganger zijn van gesproken mensentaal (hoofdstuk 7.2.).

ties tussen een mannetje en een vrouwtje voor. Dit betreft vooral de koppeltjes die onderdeel van het inleidende seksuele gedrag zijn (zie boven), maar ook langer durende positieve relaties (vriendschappen), die onderdeel van het sociaal gedrag zijn. Overigens is bij chimpansees geen voortplantingsvoordeel aangetoond van vriendschap voor mannen of vrouwen (Hemelrijk e.a. 1999).

Chimpansees spelen het Vertrouwensspel

Op basis van gedragsobservaties werd in een groep van 15 chimpansees (8 vrouwtjes en 7 mannetjes) de *sociability index* (zie boven) van ieder tweetal berekend. Als twee chimps wederzijds relatief sociaal met elkaar omgingen, werden zij 'vrienden' genoemd. Vervolgens speelden steeds twee chimps een variant van het Vertrouwensspel (hoofdstuk 4.2.) die voor chimps geschikt was gemaakt. Tussen vrienden koos de Zender vaker de vertrouwensvariant dan tussen niet-vrienden, en tussen vrienden zond de Ontvanger/Terugzender vaker voedsel terug (Engelmann en Herrmann 2016). Ook bij chimpansees kan het gedrag bij dit spel deels door vriendschap verklaard worden.

2.4.2. Vriendschap bij mensen

Positieve relaties bij mensen

Regelmatig zien we dat mensen in een groep gedurende lange tijd wederzijds uitgesproken positief gedrag vertonen. Dan noemen we hun relatie 'vriendschap'. Aristoteles (*Ethica Nicomachea*, boek 8) spreekt alleen van vriendschap als de relatie wederzijds is. In allerlei situaties maken mensen 'automatisch' vrienden. Mensen hebben slechts een klein aantal (2 - 4) echte vrienden. In crèches en speelgroepen maken kinderen van 1 - 4 jaar spontaan vrienden. In goede relaties tussen volwassenen zijn de betrokkenen gericht op het welzijn van de ander en speelt 'terugbetaling' geen rol (Clark en Mills 1979). Bij westerse en niet-westerse volken komen vriendschappen voor (Silk 2002, Apicella e.a. 2012). Vriendschappen blijken na analyse van sociale netwerken (Borgatti e.a. 2009, Barabási 2009). Vrienden vertonen uiterlijke en erfelijke overeenkomsten; het is onduidelijk wat hier oorzaak en gevolg is (McPheron e.a. 2001, Christakis en Fowler 2014). Chagnon (1983) beschrijft hoe vriendschap met iemand uit een andere cultuur kan ontstaan vanuit een neutraal-zakelijke relatie. Voor zijn antropologisch onderzoek bij de Yanomamö was het noodzakelijk dat hij de verwantschapsrelaties kende, maar na enige tijd ontdekte hij het probleem dat het voor de Yanomamö taboe was overleden voorouders te benoemen en over hen te spreken. Verschei-

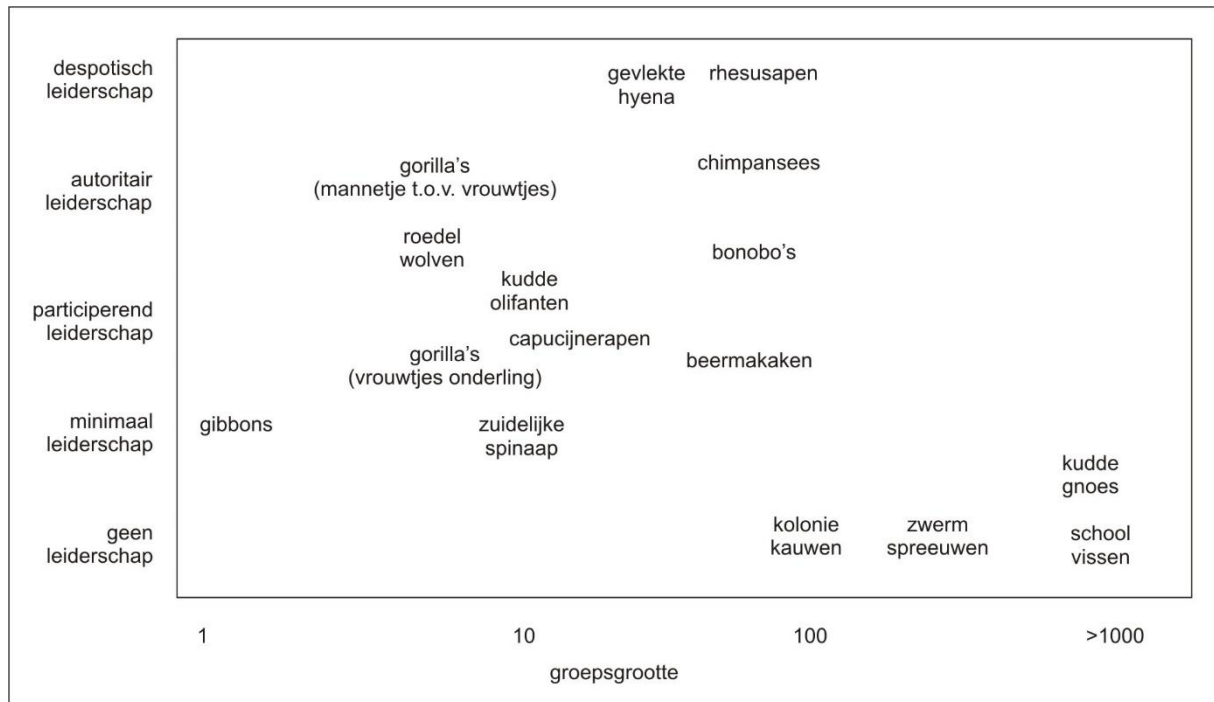
dene leden van de stam hadden hem bedrogen met fictieve afstammingsverbanden en fictieve namen. Totdat een jong-volwassen man, Rerebawa, bij Chagnon kwam met het voorstel voor een uitruil. *"Op een dag kwam hij naar mijn hut toen de anderen vertrokken waren. Hij wilde mij als vrijwilliger helpen met mijn stambomen. Hij legde uit dat hij 'arm' was en een machete nodig had. Hij wilde voor mij werken op de voorwaarde dat ik niet zou vragen naar zijn ouders of familieleden die overleden waren. Hij voegde eraan toe dat hij niet zou liegen, zoals de anderen in het verleden."* (Chagnon 1983, p. 24). Het begon dus als een relatie met betaalde diensten, maar geleidelijk ontwikkelde de relatie met Rerebawa tot vriendschap. Ook de relatie met het stamhoofd, Kaobawa, werd vriendschap. *"Ik heb veel tijd doorgebracht met deze twee mannen en hun gezinnen, en ik leerde hen veel beter kennen dan de meeste andere Yanomamö. [...] Toen de tijd verstreek, werden we echte vrienden, en de formele 'informant/antropoloog-relatie' verdween. Uiteindelijk hielden we het werk en de beloning niet meer bij. Beiden brachten veel uren door met gesprekken met mij, zonder dat ze iets terug vroegen. Als ze iets wilden, dan vroegen ze erom, ongeacht het evenwicht van goederen en diensten tot die tijd."* (Chagnon 1983, p. 25-26). Daarmee schetst Chagnon de eigenschappen van vriendschap bij mensen in dezelfde termen, als Seyfarth en Cheney die schetsten voor apen en mensapen (zie boven). Het gaat om de relatie (vriendschap in dit geval) en niet om wederkerigheid. Bij relaties houden mensen en dieren de verstandhouding bij en niet de boekhouding over verleende en ontvangen diensten en goederen.

2.5. Rangorde, machtsrelaties en leiderschap

2.5.1. Asymmetrisch gedrag - rangorde

Rangorde bij apen

Rangorde bij dieren is het eerst ontdekt als de 'pikorde' bij kippen (Schjelderup-Ebbe 1922). Later werd duidelijk dat rangorde algemeen voorkomt bij sociale dieren. In apengroepen is er een rangorde, die blijkt uit interacties tussen de individuen, al dan niet met coalities (Bernstein 1981, Watts 2010). Bij soorten die in communes (*multi-male/multi-female* groepen) leven, zoals chimpansees en bonobo's, is er een afzonderlijke rangorde voor de mannetjes en de vrouwtjes. Bij soorten die in harems leven, zoals gorilla's, is er een rangorde voor de vrouwtjes. Uit het gedrag blijkt dat apen de



Figuur 2. Stijlen van leiderschap bij verschillende diersoorten.

sociale positie van hun groepsgenoten geleerd hebben (Seyfarth 1976). *“Een eigenschap van de meeste mannetjeschimpansees is hun obsessie, vanaf hun puberteit, om hun sociale rang te behouden en te verbeteren; veel van hun interacties zijn aan dat doel gewijd.”* (Goodall 1986, p. 184).

Het belang van een rangorde bij apen

Een rangorde geeft vooral voordelen voor de individuen aan de top: zij verwerven meer voedsel en de mannetjes hoog in de rangorde hebben meer voortplantingssucces (sectie 2.5.5.). Maar is een rangorde in het belang van individuen midden in en onderin de rangorde? Zijn zij beter af door in de groep te blijven, en te proberen hogerop te komen of hun lage positie te accepteren, of zijn zij beter af door de groep te verlaten en hun geluk elders te beproeven? Dat is niet bekend. Een stabiele rangorde leidt tot wel rust in de groep. De positie in de rangorde heeft invloed op veel gedragingen, niet alleen op de uitkomst van conflicten, maar apen letten meer op individuen hoog in de rangorde (Chance 1967), en vaak vlooiën ze vaker hoger geplaatste individuen.

2.5.2. Dominantie en leiderschap

Dominantie en leiderschap

De begrippen 'dominantie' en 'leiderschap' komen weliswaar uit verschillende tradities, maar beide begrippen behandelen de machtsrelaties tussen individuen in een groep. Onder-

zoekers zijn er niet in geslaagd het eens te worden over een definitie van 'leiderschap' bij mensen.

- In de traditie van de **ethologie** spreekt men van rangorde en dominantie (Schjelderup-Ebbe 1922, Lorenz 1963, Hinde 1978, Watts 2010). Aanvankelijk besteedde men vooral aandacht aan lichamelijke kracht en gevechten voor een hogere positie. Maar lichamelijke kracht is niet altijd het belangrijkste: bij chimpansees bereiken alleen mannetjes met voldoende sociale steun in de groep de top (de Waal 1982, Goodall 1986). Het sluiten van bondgenootschappen is daarvoor belangrijk.
- In de traditie van de **sociale psychologie** spreekt men van leiders en navolgers (zie onder). Bij mensen worden autocratische, democratische of *laissez-faire* stijlen van leiderschap onderscheiden: (Lewin e.a. 1939). Deze stijlen hingen vooral samen met de persoonlijkheid van de leider, en of de leider vooral gericht is op het behalen van resultaat voor zichzelf, of op een goede relatie met 'zijn' mensen. Tegenwoordig is het populair te spreken over transformatieel en situationeel leiderschap. Tegenwoordig benadrukt men vooral de positieve sociale eigenschappen van de leider.

Niet bij alle diersoorten die in groepen leven, is er een rangorde of leiderschap: bij scholen vissen en zwermen spreuwen lijken de individuen echt gelijk. Bij sommige soorten gedra-

gen individuen hoog in de rangorde zich despotisch, en bij andere soorten tolerant (Thierry e.a. 2000, Watts 2010). Bij dieren komen de verschillende stijlen van leiderschap voor die ook bij mensen gevonden zijn (figuur 2). Er zijn grote verschillen in 'leiderschapsstijl' tussen de soorten makaken (Thierry 2007). Aan het ene uiterste staan de resusapen, die despotisch zijn, en nauwelijks verzoening kennen. Resusapen "zijn valse figuren met een strenge hiërarchie waarbij degenen met een hogere rang zelden aarzelen om degenen die lager op de ladder staan af te straffen" (De Waal en Vernooy 2005 p. 144). Aan het andere uiterste staan de beermakaken en moormakaken met meestal een ontspannen, tolerant sociaal leven; zij verzoenen zich na ruzies met elkaar. Omdat dominantie en leiderschap met macht en ongelijkheid te maken hebben, liggen deze begrippen politiek gevoelig (hoofdstuk 6.3.). Hier probeer ik een integratie te maken van dominantie en leiderschap bij mensen en andere dieren.

Dominantie en sociale relaties

Groene meerkatten leven in groepen van meestal 10 – 30 individuen, vooral vrouwtjes onder een dominante alfa-man. Opgroeïende mannetjes verlaten de groep. De vrouwtjes leven hiërarchisch: er zijn A-vrouwtjes, hoog in de rangorde, B-vrouwtjes midden in de rangorde, en C-vrouwtjes laag in de rangorde.

- B- en C-vrouwtjes proberen A-vrouwtjes te vlooiën; als dat lukt, worden ze door A-vrouwtjes in ruil voor het vlooiën getolereerd.
- B-vrouwtjes proberen A-vrouwtjes te vlooiën, maar als het gezelschap andere A-vrouwtjes bevat, wordt dit B-vrouwtje minder getolereerd.
- B-vrouwtjes zijn vaak agressief naar C-vrouwtjes, vooral wanneer andere B-vrouwtjes en A-vrouwtjes dit waarnemen.

Het gedrag van vrouwtjes groene meerkatten lijkt erop gericht hun positie te behouden en te verbeteren (zie hoofdstuk 10.2 over doelgericht gedrag, Borgeaud e.a. 2017).

Leiderschap bij mensen

Of iemand een 'leider' is, wordt op verschillende manieren afgeleid: (1) gedragsobservaties, (2) de keuze van de anderen, (3) officiële benoeming, en (4) biografieën (Bass 1990). Leiderschap is een relatie tussen één individu (de 'leider') en een aantal individuen (de 'volgers').

- Plato, Plutarchus, Carlyle (1841) en Galton (1869) besteedden vooral aandacht aan de persoonlijkheidseigenschappen van een succesvolle leider. Die eigenschappen zou-

den vooral erfelijk zijn ('een geboren leider').

- Max Weber (1922) maakt onderscheid waarop een leider zijn gezag baseert: wetten, traditie of persoonlijk charisma (zoals heldhaftigheid, magische krachten of voorstellingen).
- Autocratische, democratische of *laissez-faire* stijlen van leiderschap (Lewin e.a. 1939): verscheidene auteurs hebben hierop voortgebouwd (Bass 1990, p. 416).
- Situationeel leiderschap (Hersey en Blanchard 1969): optimaal gedrag van de leider hangt in dit model af van de maturiteit van teamleden.
- Transactioneel/transformationeel leiderschap (Burns 1978, Bass 1985): een transformationeel leider brengt verandering tot stand door zijn navolgers/teamleden te inspireren.
- Emotionele leiderschapsstijlen zijn afgeleid van het model van emotionele intelligentie (Goleman e.a. 2002).

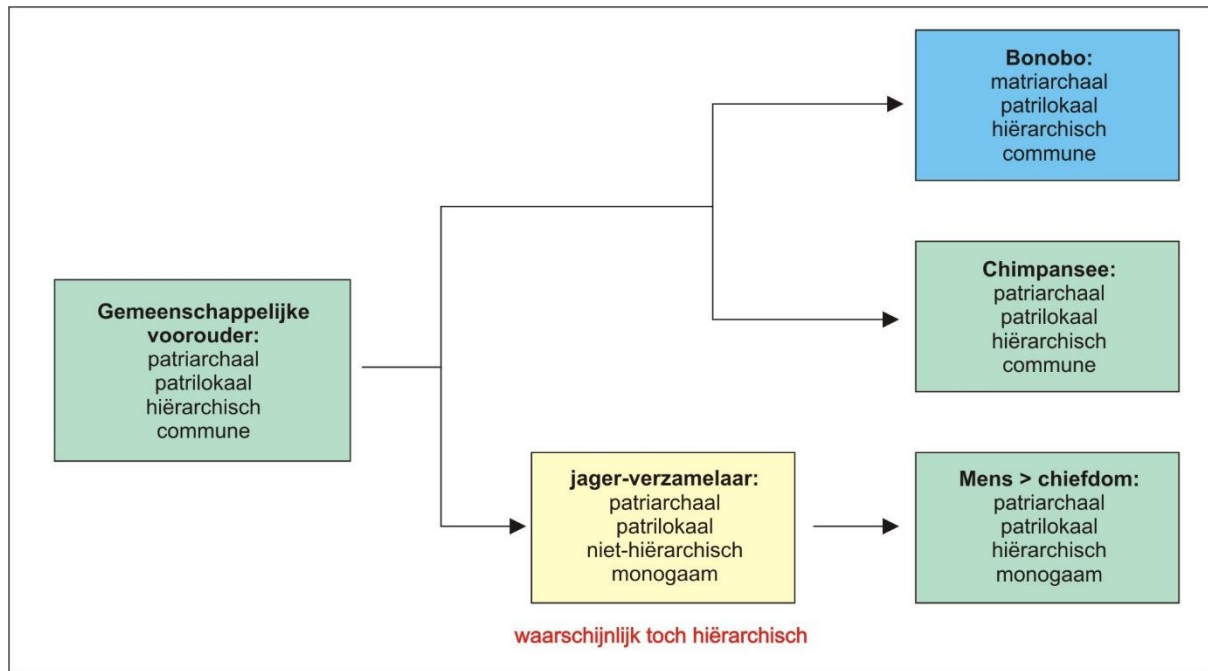
Hier beperk ik me tot aspecten van leiderschap die door gedragsobservaties bevestigd worden.

2.5.3. Verdeling van bezit binnen gemeenschappen

Zijn kleine gemeenschappen egalitair?

Lange tijd meenden antropologen dat kleinschalige, niet-westerse gemeenschappen niet hiërarchisch (d.i. egalitair) zouden zijn. Dat zou bijvoorbeeld gelden voor !Kung ('Bosjesmannen')⁸, Pygmeeën, *native Australians*, Shoshones en Eskimo's (Fortes en Evans-Pritchard 1940, Middleton en Tait 1958, Flannery 1972). Boehm benadrukt de gelijkheid bij kleinschalige volken van jagers-verzamelaars, en hij spreekt van een 'egalitair syndroom' (Boehm 1993, 1997). Maar hij beschrijft zoveel situaties waarin stamleden in verzet komen tegen autoritaire of despotische stamhoofden, en deze afzetten, verdrijven of doden, dat deze gemeenschappen zeker niet in het algemeen egalitair zijn. Zowel bij de redelijk egalitaire !Kung als bij de krijgsvolke Yanomamö zijn er leiders, en in beide volken zijn sommige leiders redelijk en diplomatiek, en andere onredelijk en grof (Lee 1979, p. 345, Chagnon 1983, p. 26). "Theoretisch zou in een egalitaire samenleving alle individuen dezelfde sociale status moeten hebben, een samenleving waar niemand een hogere rang heeft dan de anderen. Maar dat geldt zelfs niet voor de meest primitieve samenlevingen." (Sahlins 1958, p.

⁸ Zie hoofdstuk 2.2 voor de naamgeving van allerlei volken.



Figuur 3. Opvattingen over de socioseksuele structuur bij mensen, chimpansees, bonobo's en hun gemeenschappelijke voorouder. Overigens denk ik dat er bij jager/verzamelaars mannen zijn die evenzeer naar dominantie streven als chimpansees en sommige westerse mannen, maar in kleine groepen ontstaat er vaker een stabiel machtsevenwicht bij relatief grote gelijkheid.

1). Bij kleinschalige gemeenschappen van nomadische jager-verzamelaars was er geen niet-bederfelijk bezit dat ongelijk verdeeld kon worden. Overal heerst de sterke norm om het voedsel binnen de gemeenschap redelijk te verdelen, al zijn er soms conflicten over de verdeling van voedsel (Lee 1979, p. 374-376). Bij conflicten zal, afhankelijk van de persoonlijkheid van de leider en van de volgelingen, een vrij gelijke of een erg ongelijke situatie ontstaan.

Ook alle grotere gemeenschappen van de mens hebben een hiërarchie en sociale geleidingen (hoofdstuk 5.1.). Bij de gemeenschappelijke voorouder van mens en chimpansee was er ongetwijfeld een dominantie-hiërarchie. Het is onwaarschijnlijk dat daaruit gemeenschappen van jager/verzamelaars ontstaan zouden zijn zonder hiërarchie, en vervolgens weer grote gemeenschappen met hiërarchie (figuur 3). Ook in de kleinste eenheden (het gezin) zijn de relaties soms egalitair en soms despotisch. Egalitaire samenlevingen zijn eerder de wens van egalitaire antropologen dan een algemeen verschijnsel.

Leiderschap en verdediging

Gemeenschappen van herders of landbouwers hebben vee, voorraden en land die verdedigd moeten worden. *“De Herero, de Himba en andere herdersvolken in Afrika moeten hun vee en graslanden beschermen. Dit vergt een*

opperhoofd om gevechten te coördineren, en dit wordt gecultiveerd door gehoorzaamheid aan de leiders op een dagelijkse basis. In tijden van nood worden dergelijke hiërarchieën ook gevormd in eerdere liberale democratieën. Hiërarchische rolsystemen ontstaan in kleine groepen als snelle beslissingen nodig zijn, en als een groep een taak heeft uit te voeren.” (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 309). Hoe groter gemeenschappen zijn, en hoe groter de bedreiging, des te groter de ongelijkheid in macht en bezit.

2.5.4. Macht en erfelijkheid

Machtsrelaties zijn relaties tussen verscheidene individuen, dus die relaties kunnen niet erfelijk zijn. Wat wel erfelijk kan zijn, zijn (1) de mate waarin een individu gedrag vertoont om de baas te spelen, en (2) de mate waarin een individu accepteert dat een ander de baas speelt.

Erfelijkheid en machtsrelaties bij dieren

Biologische evolutie gaat alleen over eigenschappen die in enige mate erfelijk zijn en die invloed hebben op overleven of het voortplantingssucces. Een rol van erfelijkheid in dominantie ligt dan ook voor de hand. *“Voor mannetjeschimpansees betekent het agressief najagen van dominantie zo iets als een levenslange carrière.”* (Boehm 1993, p. 246). Een

rangorde kan alleen ontstaan wanneer een of enkele individuen leiderschapsgedrag vertonen, en de andere groepsleden deze leider accepteren (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 309). Of een individu leider wordt, hangt ook af van de andere individuen: accepteren zij het gezag van dit individu?

De verschillende soorten makaken vormen het beste voorbeeld hoe leiderschapsstijlen tussen soorten kunnen variëren van participierend tot despotisch. Dit zijn vooral erfelijke* soortverschillen, maar er is ook een omgevingsinvloed. Het gedrag van twee soorten makaken is erg verschillend: resusapen zijn agressief en verzoenen niet na conflicten, terwijl beermakaken relatief zachtmoedig en tolerant zijn en na conflicten verzoenen. Er werd een gemengde groep gevormd van jonge makaken: 4 resusapen van 2 jaar oud en 3 beermakaken van 2,5 jaar oud werden voor een periode van 5 maanden bij elkaar geplaatst. In die periode vertoonden de resusapen meer verzoeningsgedrag na conflicten, terwijl ze ook geleidelijk minder conflicten hadden en minder verwondingen opliepen (de Waal en Johanowicz 1993).

Door een toevallige gebeurtenis is de ontwikkeling van agressie bij anubisbavianen gevolgd. In Kenya leefde een groep anubisbavianen op 1 km afstand van een toeristenaccommodatie. De meest dominante mannetjes gingen foerageren op de afvalhoop van die accommodatie. In 1983 was er een uitbraak van runder-tuberculose, en alle bavianen die van de afvalhoop gegeten hadden, overleden. De overgebleven bavianen vormden een uitzonderlijke, niet-agressieve groep (Sapolsky en Share 2004). Deze groep bleef minstens 10 jaar vreedzaam, hoewel de oorspronkelijke mannetjes de groep verlaten hadden en nieuwe mannetjes in de groep waren gekomen. Kennelijk was er een nieuw, vreedzaam cultureel patroon ontstaan, waar de nieuw-gekomen mannetjes zich aan aanpasten.

Machtsrelaties bij kinderen

Kinderen in crèches en speelgroepen vormen 'vanzelf' machtsrelaties (Eibl-Eibesfeldt 1989). De meeste kinderen groeien op met jongere en oudere kinderen. In dergelijke gemengde groepen is leeftijd belangrijk voor de machtspositie. Voor een onderzoek naar oorzaken van machtsrelaties kan men het beste kinderen van dezelfde leeftijd onderzoeken. Bij kinderen van 3 – 4 jaar is vooral fysieke kracht belangrijk voor dominantie. Maar bij kinderen van 5 – 6 jaar worden positieve sociale eigenschappen belangrijker. Kinderen die hoger in de hiërarchie staan, nemen meer initiatief, doen rollenspelen, en beschermen zwakkere

kinderen. Zij zijn wel agressiever dan het gemiddelde kind, maar niet het meest agressief in de groep (Hold 1977, Eibl-Eibesfeldt 1989). Tussen de leeftijden van 4 jaar tot 15 jaar is de sociale positie van kinderen vrij stabiel (Weisfeld e.a. 1987). Het was opmerkelijk dat 8 – 11 jarige jongens en meisjes meenden dat ze een hogere positie in de hiërarchie hadden dan hun werkelijke positie (Boulton en Smith 1990). Machtsrelaties ontstaan 'vanzelf' bij kinderen, wat een aanwijzing is dat ook erfelijkheid een rol speelt.

Machtsrelaties bij volwassenen

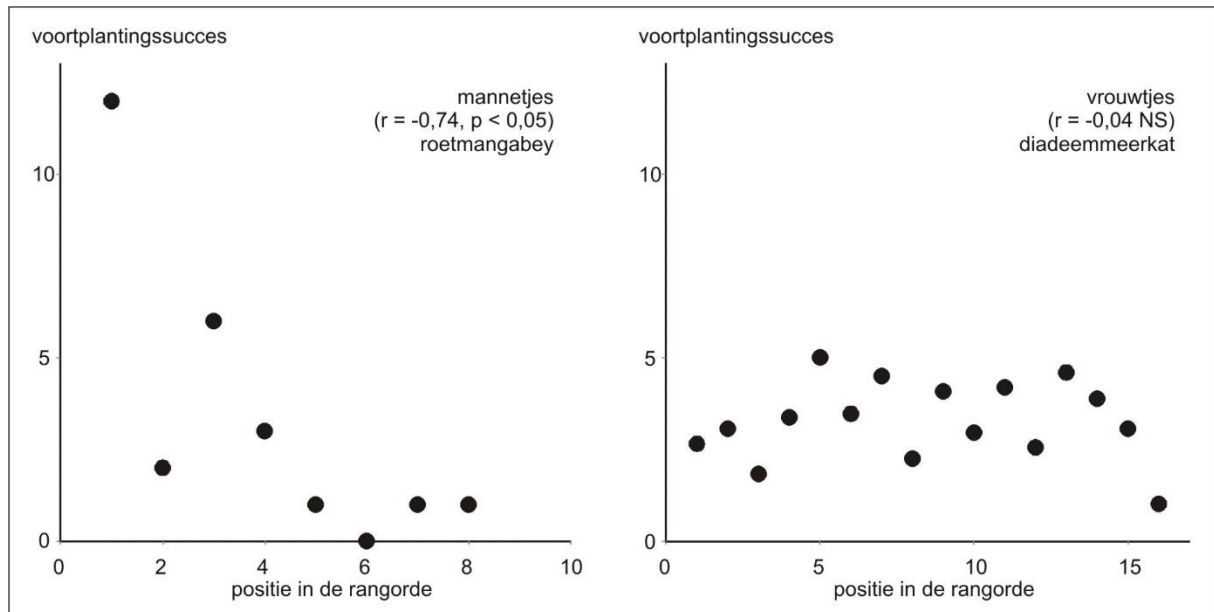
Er is maar weinig ethologisch onderzoek naar rangordes bij mensen gedaan. Mannen in een Amerikaanse gevangenis konden goed in een rangorde worden geplaatst op grond van hun interacties. Hoger geplaatste gevangenen hadden meer bezit en een groter territorium dan lager geplaatsten (Austin en Bates 1974). Patiënten in een Australische instelling voor geestelijk gehandicapten vormen een dominantierangorde, die ook gerelateerd was aan het klinische beeld van de patiënten (Pawlowsky en Ivinskis 1980). Hoog geplaatste patiënten hadden een groter territorium.

Erfelijkheid en machtsrelaties bij mensen

Er is veel onderzoek gedaan om **persoonseigenschappen** te identificeren die gekoppeld zijn aan leiderschap. Voor leiderschap zijn relevant intelligentie⁹, initiatief-nemen, volharding en zelfvertrouwen, maar de waarde van de correlaties waren meestal klein, en afhankelijk van de situatie. Er waren geen persoonskenmerken die in het algemeen sterk aan leiderschap gekoppeld zijn (Stogdill 1948, Mann 1959). De correlaties tussen de *Big Five* (hoofdstuk 3.4.) en transformatieele en transactieele leiderschap zijn klein; de sterkste correlatie was de kleine correlatie tussen extravertie en transformatieele leiderschap (0,24, Bono en Judge 2004).

Het verband tussen **leiderschap en dominantie** is complex. In 11 van de 17 onderzoeken bleken de leiders meer dominant te zijn, maar in 4 onderzoeken werden bazige personen niet geaccepteerd als leider (Bass 1990). In het algemeen gedragen mensen zich zo dat er kans is dat ze het gedrag van anderen bijsturen, en ze verzetten zich ertegen dat anderen hun eigen gedrag bijsturen. (In termen van beleving: ze proberen de baas over anderen te zijn en ze willen niet dat anderen de baas over hen spelen.) *“De aard van de mens stimuleert de mensen om te domineren, maar liet men-*

⁹ Zie ook hoofdstuk 3.5.



Figuur 4. Voortplantingssucces bij mannetjes- en vrouwtjes- apen. A. Mannetjes roetmangabeys gegevens van Gust e.a. (1998, table 1, large group 1991-1992), bepaald met DNA, de groep leefde in een gebied van 30 x 30 m. B. Vrouwtjes diadeemmeetkatten, gegevens van Cords (2002, fig 3), bij apen in het wild in Kenia, nakomelingen die minstens 12 maanden overleefd hebben, over een periode van 5 – 19 jaar (vermenigvuldigd met de mediane duur van 9 jaar om dit zo goed mogelijk met de data van de mannetjes te kunnen vergelijken). Hopelijk komen er in de toekomst gegevens van het aantal nakomelingen dat de afzonderlijke mannetjes en vrouwtjes in hun hele leven in het wild kregen, en het aantal nakomelingen dat volwassen geworden is, en de tijd dat ze een bepaalde plaats in de rangorde hadden.

sen tegelijkertijd **weerstand bieden tegen dominantie.**” (Boehm (1993 p. 246). Als het leiderschap van één individu niet door de andere individuen geaccepteerd wordt, kan een egalitaire gemeenschap ontstaan, of een langdurige machtsstrijd.

Dominantie is in middelgrote mate **erfelijk** met heritabiliteiten tussen 0,38 en 0,57, en voor leiderschap tussen 0,30 en 0,59 (Bouchard e.a. 1998, Johnson e.a. 1998, 2004). De waarden van heritabiliteit van onderdanigheid variëren sterk: van 0,14 tot 0,79 (Jang e.a. 1998, Stein e.a. 2002). Vermoedelijk hangt de score voor onderdanigheid sterk af van de situatie.

2.5.5. Macht en voortplantingssucces

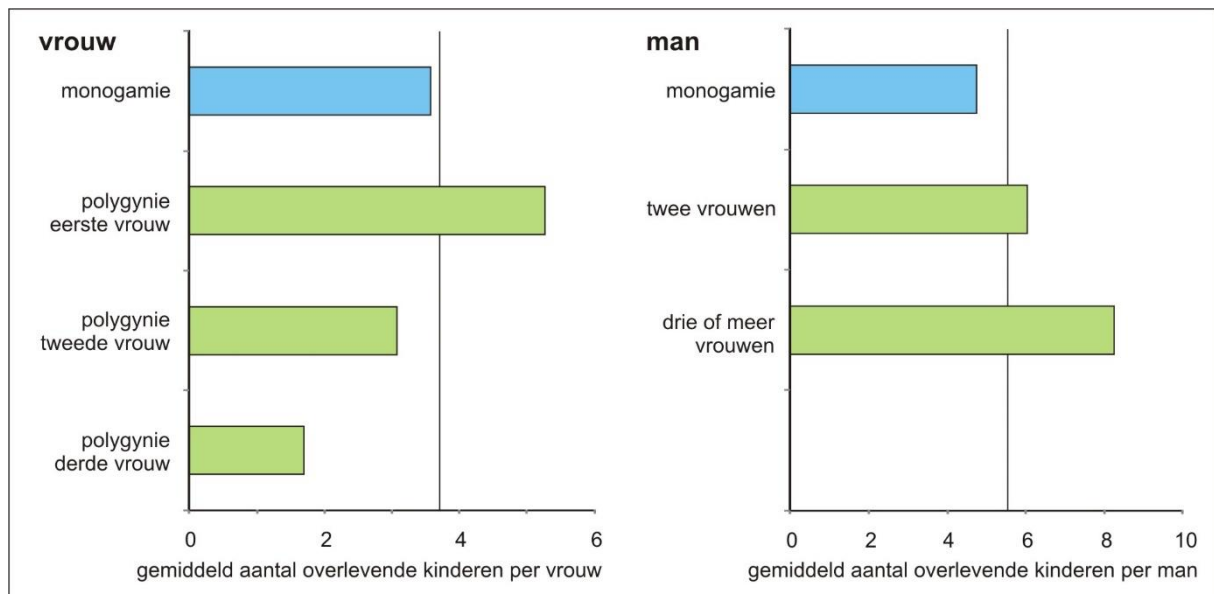
Rangorde en voortplantingssucces bij apen

Na de ontdekking van rangordes bij dieren, bleek dat het voortplantingssucces samenhangt met de positie in de rangorde (Hinde 1978, Watts 2010). Mannetjesapen hoog in de rangorde verwekken meestal meer nakomelingen dan mannetjes laag in de rangorde; bij veel soorten zijn die verschillen groot (figuur 4A, Paul e.a. 1992, 1993, de Ruiter en van Hoof 1993, Kuester e.a. 1995, Bercovitch en Nürnberg 1996, Gust 1998, Soltis e.a. 2001, Widdig

e.a. 2004). Bij sommige soorten zijn de vrouwtjes in een gemeenschap gelijktijdig vruchtbaar; dan zijn de verschillen in het voortplantingssucces tussen mannen kleiner, want een man aan de top kan dan niet alle vruchtbare vrouwen monopoliseren (Ostner e.a. 2008). Topvrouwtjes hadden soms iets meer nakomelingen dan lager geplaatste vrouwtjes, maar soms was er geen verschil (figuur 4B, Van Noordwijk en van Schaik 1999, Cords 2002). Bij chimpansees in het wild is er een sterk verband tussen dominantie van de vrouwtjes en voortplantingssucces ($r = 0.60$, Pusey e.a. 1997). Het is aannemelijk, maar niet onderzocht en dus niet aangetoond, dat in tijden van voedselschaarste de vrouwtjes hoog in de rangorde meer voedsel verwerven en daardoor beter voor hun kinderen zorgen.

Ongelijkheid in de verdeling van vrouwen

Kleinschalige, niet-westerse samenlevingen zouden redelijk egalitair zijn, maar in één aspect is er in alle samenlevingen grote ongelijkheid: polygynie. “De hoofden van bijna iedere stam in de wereld zijn erin geslaagd meer dan één vrouw te verwerven.” (Darwin 1871, p. 368-369). Bij alle volken hebben de leidende mannen meer vrouwen dan de andere mannen



Figuur 5. Voortplantingssucces van mannen en vrouwen in een kleinschalige gemeenschap van boerenherders in Ethiopië (gegevens van Gibson en Mace 2007). Links: Gehuwde vrouwen hadden het meeste voortplantingssucces als zij de eerste vrouw in een polygyn verband waren. De verticale lijn geeft het gemiddeld aantal kinderen voor alle vrouwen (3,7 kind/vrouw). Rechts: Gehuwde mannen hadden meer voortplantingssucces naarmate zij meer vrouwen hadden. De verticale lijn geeft het gemiddeld aantal kinderen voor alle gehuwde mannen (5,5 kind/man).

(Redmond 1994). Er zijn wel verschillen: de mate van polygynie hangt af van economische en demografische omstandigheden. Vooral als de groep meer vrouwen dan mannen bevat, en als een bepaalde man op een of andere manier meer middelen van bestaan heeft, is polygynie in het belang van de rijkere man en zijn vrouwen. Als er evenveel mannen als vrouwen zijn, en als de mannen ongeveer evenveel middelen van bestaan hebben, is er relatief weinig polygynie en veel monogamie. Bij de !Kung en Eskimo's leefden slechts 5% van de mannen in polygyn verband. In de vruchtbaarste gebieden rond Arnhem Land (Australië) kon een hooggeplaatste man wel 10 of 20 vrouwen hebben (Gat 2010).

Rangorde en voortplantingssucces bij niet-westerse mensen

In kleinschalige, niet-westerse samenlevingen hebben leiders meer nakomelingen, en meer nakomelingen die overleven (Chagnon 1979, Kaplan en Hill 1985, Turke en Betzig 1985, Hughes 1986, Flinn 1986, Borgerhoff Mulder 1987, Voland en Engel 1990, Cronk 1991, Thornhill 1991, Hopcroft 2006). In het algemeen is het verband tussen status en voortplantingssucces bij kleinschalige niet-westerse gemeenschappen klein ($r = 0,19$, von Rueden en Jaeggi 2016). Dat geldt voor jager/verzamelers, herders en tuin- en landbouwers. Bij apen is dat verband sterker ($r = 0,66$).

Bij half-nomadische herders in Ethiopië hadden mannen gemiddeld 1,5 – 2 kinderen extra per extra vrouw (Gibson en Mace 2007). Polygynie vergroot het voortplantingssucces van mannen (figuur 5B). Voor vrouwen was het verband complexer. In Afrika hadden de eerste vrouwen in een polygyn huwelijk gemiddeld de meeste kinderen (figuur 5A); dit betrof de eerste vrouwen die jong met een rijke man trouwden. Op de tweede plaats stonden vrouwen in een monogaam huwelijk. De tweede en derde vrouw in een polygyn huwelijk hadden gemiddeld steeds minder kinderen (Gibson en Mace 2007). Bij Afrikaanse volken hebben mannen met veel land of veel vee meer vrouwen, meer kinderen, en meer kinderen die overleven (Borgerhoff Mulder 1987, Cronk 1991, Borgerhoff Mulder en Behem 2010). Grotere samenlevingen werden geleid door mannen met de status van 'koning'. Koningen in Afrika, Polynesië en Amerika hadden veel vrouwen, en zeer veel nakomelingen. Mannen hebben er biologisch belang bij om meer vrouwen te hebben, wat er toe leidt dat andere mannen gemiddeld minder vrouwen hebben. Naarmate samenlevingen groter werden, kwam het vaker voor dat de leiders zeer veel (> 10) vrouwen hadden (Betzig 1982, 1986). Er was ook discrepantie tussen de officiële regels en de praktijk. In het klassieke Egypte en Rome was monogamie de norm, maar daarnaast had de mannelijke vorst veel concubines en

slavinnen bij wie hij kinderen verwekte. In de top van de Kerk van Jezus Christus van de Heiligen der Laatste Dagen ('Mormonen') waren er mannen met meer dan 40 vrouwen en meer dan 40 kinderen (Faux en Miller 1984).

Westerse samenlevingen

Tegenwoordig is bij monogame westerse volken voortplantingssucces minder gekoppeld aan maatschappelijk succes (Vining 1986, Pérusse 1993, Hopcroft 2006). Dat was het gevolg van verscheidene ontwikkelingen.

Monogamie. Vanuit kleinere samenlevingen die polygynie toestonden, zijn grote samenlevingen met grote hiërarchische verschillen ontstaan die monogamie oplegden voor het gewone volk, en zelfs voor de vorst. In westerse landen mag men wettelijk slechts één huwelijkspartner hebben; vaak is polygynie strafbaar. Mensen (M/V) met een hoge positie in enige rangorde kunnen gemakkelijker buitenechtelijke sekspartners krijgen, maar het is niet wetenschappelijk onderzocht in welke mate dit tot voortplantingssucces leidt. In de USA hadden zeer rijke burgers gemiddeld 17% meer overlevende kinderen dan de gemiddelde Amerikaan (Essock-Vitale 1984).

Met de **demografische transitie** kregen vrouwen gemiddeld minder kinderen, waardoor de verschillen in voortplantingssucces afnamen. Dankzij **voorbehoedsmiddelen** kregen echtparen een sociaal geaccepteerde methode om hun kindertal te bepalen, wat in de praktijk leidde tot minder kinderen

2.5.6. Straffen

In de natuur komt het regelmatig voor dat een dier een soortgenoot bijt, slaat, najaagt of bedreigt. Als het slachtoffer dat gedrag 'accepteert', concluderen we dat er een machtsverhouding is, waarbij de dreiger een hogere positie heeft. Dan noemen we dit gedrag 'straffen'. Ik bespreek straffen in een hoofdstuk over machtsverhoudingen, omdat bij dieren en mensen steeds een machtiger individu een minder machtig individu bestraft.

Straffen bij dieren

Bij dieren bestaat straffen uit lijfstraffen of dreigen. Een leidend dier kan onderschikte dieren afstraffen, als deze ongewenst gedrag vertonen. Een moeder kan haar kinderen bestraffen. En een mannetje kan mannetjes lager op de rangorde en alle vrouwtjes bestraffen. Een vrouwtje kan vrouwtjes lager op de rangorde bestraffen. Binnen een gemeenschap heeft straffen verscheidene gevolgen: het vestigen en handhaven van gezagsverhoudingen, het ontmoedigen van bedriegers en klaplopers, het

corrigeren van nakomelingen of toekomstige sekspartners, en samenwerking in stand houden (Clutton-Brock en Parker 1995). Gestraft worden leidt altijd tot leren (Thorndike 1932). De gestrafte leert twee verbanden: welke gedrag tot straf leidt, en welke groepsgenoten straffen uitdelen. In de natuur kunnen dieren meestal straf vermijden door gedragsverandering, vluchten of stiekem regels overtreden. De Waal (1982) beschrijft twee illustratieve voorvallen. In de groep chimpansees in Arnhem gingen de dieren 's avonds naar binnen, en kregen ze pas voedsel als alle dieren binnen waren. Op een mooie zomeravond bleven twee pubermeisjes lang buiten, pas heel laat gingen ze naar binnen, en toen werden alle dieren gevoed. De pubermeisjes kregen de volgende dag zo'n afstraffing dat ze de volgende avonden als eerste binnen waren. In de Arnhemse chimpanseekolonie hadden twee dominante mannen een andere dominante man 's nachts dodelijk verwond. De vrouwen accepteerden dat niet en dreven de twee (dominante!) daders de volgende dag de bomen in.

Straffen bij mensen

We moeten hier onderscheid maken tussen straffen door individuen en straffen door een derde partij namens de gemeenschap (Traulsen e.a. 2012). Bij **kleinschalige volken** van jagers/verzamelaars is er geen krachtig gezag dat straf kan opleggen. Bij !Kung werden moordenaars gedood door krijgers uit de gemeenschap, zonder dat dit tot verdere bloedwraak leidde; het doden van een moordenaar was kennelijk door de gemeenschap geaccepteerd (Lee 1979). Verscheidene volken hebben cultureel voorgeschreven straffen, bijvoorbeeld bij overspel (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 395). Maar in de praktijk ging men hier opportunistisch mee om. Bij kleinschalige, niet-westerse samenlevingen is de rechtspraak gericht op genoegdoening en het herstel van relaties (Diamond 2012).

Bij **grotere volken** hadden de leiders veel meer macht. De leiders konden zich aanvankelijk van alles ongestraft permitteren, en straffen groepsgenoten vooral opportunistisch en despotisch (de doodstraf voor een belediging, Betzig 1982). Om wraak in te perken werd het principe 'oog-om-oog, tand-om-tand' geformuleerd: de straf mocht niet zwaarder zijn dan het vergrijp. 'Oog-om-oog, tand-om-tand' was aanvankelijk een humanitair principe om een despotische leider in te perken. In het westen is de rechtspraak niet zozeer gericht op genoegdoening en het herstel van relaties, maar op schuld en straf (Diamond 2012).

2.6. Bondgenootschappen binnen de *in-group*

Coalities bij apen

De machtspositie van een aap hangt eerder af van zijn relaties met groepsgenoten dan van zijn eigen kracht (Harcourt en de Waal 1992). Bij een troep gele bavianen was een coalitie van 3 mannen dominant over de hele troep, terwijl ze ieder afzonderlijk de andere mannen niet hadden kunnen overheersen. De 3 mannen aan de top paarden tweemaal zoveel als de andere 3 mannen in de troep (Hall en DeVore 1965). Als een apengemeenschap een duidelijke hiërarchie heeft, dan zijn individuen hoog in de hiërarchie gewild als bondgenoot. Of dieren coalities aangaan, heeft een erfelijke en een omgevingscomponent. Er zijn soortverschillen of dieren coalities sluiten met groepsgenoten. Coalities zijn bijvoorbeeld zeldzaam bij vrouwtjes diadeemmeerkatten (Cords 2002). Dieren die in hun jeugd sociaal gedepriiveerd zijn, sluiten later minder bondgenootschappen met soortgenoten.

Coalities bij mensapen

“De vaardigheid van een mannetjeschimpansee om bij conflicten steun te verwerven, is waarschijnlijk de belangrijkste factor om een hoge rang te bereiken en te behouden.” (Goodall 1986, p. 418). Dat geldt voor chimpansees in het wild en in een chimpanseekolonie in Arnhem. De machtspositie van een man hangt vooral af van zijn relaties met andere mannen en met de vrouwen, en niet primair van fysieke kracht (de Waal 1982). *“In Gombe zijn er **stabiele coalities**, gebaseerd op wederzijdse lange-termijns relaties of vriendschappen (vaak tussen siblings), en **opportunistische coalities** als twee of meer mannen (ongeacht hun relatie) hun krachten verenigen tegen een gemeenschappelijke rivaal.”* (Goodall 1986, p. 418). Steeds vormen mannen onder de alfa-man onderlinge coalities, die nogal eens na enige tijd de alfa-man verslaan, en daarna uiteenvallen. Later ontstaan er nieuwe coalities. De coalities tussen de mannen aan de top veranderen om de paar jaren. Bij chimpansees in het wild vormden (half)broers van moederszijde die via hun moeder een speciale band hadden, vaker coalities. Dat gold niet voor halfbroers van vaderszijde, die elkaar niet als verwant konden identificeren (Langergraber e.a. 2007)

Kameraadschap bij strijders

Bij chimpansees komt een speciaal gedrag voor: een groep individuen (meestal mannen) maakt patrouilles in het gebied van een buurvolk (hoofdstuk 6.2.). Dat is een gevaarlijke

onderneming, waarbij geregeld doden vallen. De veiligheid van de strijders bij chimpansees en mensen hangt af van hun medestrijders. Niet alle strijders zijn verwant of bevriend. Dit leidt tot speciale relaties, waarbij voor ieder de kans op overleven afhangt van de moed en opoffering van de anderen *“De krachtigste motivatie om het gevecht vol te houden [...] is de band gevormd tussen leden van een peloton.”* (Rielly 2000, p. 610).

Vrienden of bondgenoten?

Wanneer noem je een relatie ‘vriendschap’ en wanneer ‘bondgenootschap’? Tussen chimpanseemannen zijn de coalities meer opportunistisch dan tussen chimpanseevrouwen. Dus tussen chimpanseemannen waren er meer bondgenootschappen, en tussen chimpanseevrouwen vooral vriendschappen. Het is de vraag of je het beste machtige bondgenoten kunt hebben, of lid zijn van een groep met zwakkere groepsliden. Als een elrits (een visje) de keuze heeft tussen een school met sterke vissen of met zwakke vissen, dan kiest hij de school met zwakkere vissen (Metcalfe en Thomson 1995). Dat is in het eigenbelang van dit visje, want het visje zal bij gevaar eerder overleven in een school met zwakkere visjes dan met sterkere visjes. Bij apen zijn de individuen hoog in de rangorde het meest gewild als vriend of bondgenoot.

2.7. Wederzijds altruïsme of handelsrelaties?

Wederzijds altruïsme

Het probleem was hoe men het feitelijk voorkomende positief sociaal gedrag tussen niet-verwante mensen of dieren kon verklaren op basis van Darwinistische evolutie. Daarom stelde Trivers (1971) dat wederzijds altruïsme tussen niet-verwante individuen kan ontstaan op basis van Darwinistische (gen-centrische) evolutie. Hij noemde 3 voorbeelden van wederzijds altruïsme:

1. Poetsvissen verwijderen parasieten bij andere, grotere vissen. Maar achteraf gezien is dit geen altruïsme, maar symbiose.
2. Alarmroepen bij vogels, waardoor soortgenoten gewaarschuwd worden, maar waardoor de roeper zijn aanwezigheid verradt en dus extra risico loopt. Later werd aangenomen dat dieren vooral alarmkretten slaan als ze er verwanten in de buurt zijn; het zou dus eerder verwantenselectie dan wederzijds altruïsme zijn.
3. Wederzijds altruïsme komt in allerlei situaties bij mensen voor.

Wederzijds altruïsme bij dieren?

Het beroemdste voorbeeld van wederzijds altruïsme tussen volwassen dieren leek het uitwisselen van bloed door vampiervleermuizen, maar dat is eerder hulp aan behoeftigen en vooral aan behoeftige vrienden (sectie 2.8.1). Wederzijds altruïsme is zeldzaam bij dieren in de natuur (Koenig 1988, Hammerstein 2003, Stevens en Hauser 2004, Stevens e.a. 2005). “*Gedrag dat de eigen fitness vermindert, ten gunste van de fitness van andere individuen is bij dieren grotendeels beperkt tot groepen verwanten. Ondanks decennia onderzoek zijn de aanwijzingen zeldzaam voor wederzijds altruïsme in herhaalde paarsgewijze interacties.*” (Fehr en Fischbacher 2003). Veronderstelt wederzijds altruïsme bij apen de aanwezigheid van een ‘boekhoudsysteem’ om alle uitwisselingen met alle partners en de ‘waarde’ van die uitwisselingen bij te houden? Beschikken apen wel over dergelijke cognitieve capaciteiten (Schino en Aureli 2009)? Ik denk het niet. Er zijn weinig voorbeelden van wederzijds altruïsme bij dieren, maar er zijn veel voorbeelden van dieren met een goede onderlinge relatie, die ‘wat voor elkaar over hebben’, zonder boekhoudlijstjes, of dieren met een slechte onderlinge relaties, die elkaar waar mogelijk lastig vallen.

Altruïsme of handel?

Is wederzijds altruïsme ‘echt altruïsme’ of is het eigenlijk handel met uitgestelde betaling? Dit lijkt het eerste begin van ‘bij iemand in het krijt staan’ of van ‘schuld’ (Graeber 2011). In het westen zijn de meeste handelsrelaties geen wederzijds altruïsme, maar het gelijktijdig uitwisselen van overeengekomen goederen en diensten in een win-win situatie. Bij de Yanomamö is er veel ruilhandel met goederen, eten en diensten, maar (1) ieder voorwerp of dienst moet worden terugbetaald met een ander voorwerp of dienst: de ontvanger heeft de verplichting om iets gelijkwaardigs terug te betalen. (2) De terugbetaling dient te worden uitgesteld, want in hun cultuur is het belangrijk dat er onderlinge verplichtingen blijven. “*Vele jaren na het begin van mijn veldwerk, werd ik benaderd door een man met aanzien die een machete vroeg voor het stuk vlees dat hij me 5 of 6 jaar geleden gegeven zou hebben.*” (Chagnon 1983, p. 14). Ayn Rand (1957) heeft met *Atlas shrugged* een kapitalistisch Utopia beschreven, waar ‘de moraliteit van het rationele eigenbelang’ heerst. Rationele uitruil van goederen en diensten stond daar centraal. Handel is een win-win situatie. Het was in het Utopia van Ayn Rand juist niet de bedoeling dat mensen een ander ‘om niets’ een plezier deden. Ayn Rand

verdedigt een strikt zakelijk systeem, maar in de praktijk zijn mensen niet zo strikt zakelijk. Er is een fundamenteel verschil tussen vriendschap en een handelsrelatie; ofwel tussen *communal relationships* en *exchange relationships* (Clark en Mills 1979, Ariely 2008, ch. 4).

- Bij vriendschappen “...*waarderen mensen wederkerigheid in hun contracten met vrienden, maar vermijden het om precies de gegeven en ontvangen voordelen bij te houden, en zijn juist beledigd als vrienden hen meteen en direct terugbetalen.*” (Silk 2003, p. 37). Dit sluit aan bij zegswijzen in het Nederlands: “De liefde mag niet van één kant komen.” “Je moet niet alles op een goudschaaltje wegen.”
- Handel kan voor alle betrokkenen voordelig zijn (win-win), ook tussen mensen die elkaar niet kennen, en wellicht nooit meer ontmoeten. Bij handel is er vaak uitsluitend een handelsrelatie.

2.8. Helpen

2.8.1. Hulpbehoevende dieren

De laatste tijd wordt er veel gesproken over ‘empathie’ of compassie in gedrag tussen dieren en tussen mensen (Cialdini e.a. 1997, Preston en de Waal 2002, de Waal 2008, 2009, Keltner e.a. 2010). Empathie wordt vaak verwoord in termen van beleving (‘meeleven met de zwakkeren en behoeftigen’), maar ik wil hier zoveel mogelijk in termen van gedrag en zo weinig mogelijk in termen van beleving spreken, omdat die laatste niet toetsbaar zijn. In gedragstermen kan men spreken van het al dan niet helpen van behoeftigen. Hierboven zijn verschillende relaties tussen dieren of mensen genoemd: o.a. verwanten, sekspartners, vrienden of leden van de *in-group*. In ieder van deze relaties kan een individu behoeftig zijn of worden. In ieder van bovenstaande relaties kan een lid tijdelijk hulpbehoevend zijn of worden. Bij nestblijvende dieren zijn alle pasgeboren dieren hulpbehoevend.

Babyzorg is de meest basale zorg

Bij soorten met broedzorg bevoordelen de ouders hun nakomelingen ‘ten koste van zichzelf’ (Hatchwell 2009, van Schaik en Burkart 2010, Lukas en Clutton-Brock 2012). Alle zoogdiermoeders voeden hun pasgeboren kinderen met moedermelk. Dit voeden kost de moeder veel energie, die zij ook voor de eigen levenskansen had kunnen gebruiken. Dit is zo’n evident voorbeeld van het bevoordelen van nakomelingen ten koste van zichzelf, dat het normaal geen altruïsme genoemd wordt.

Nadruk op empathie of wreedheid?

In de natuur zijn er voorbeelden van wat mensen empathie of wreedheid noemen. Het lijkt vooral een persoonlijke voorkeur of een onderzoeker vooral empathie of vooral wreedheid benadrukt. Frans de Waal benadrukt de positieve eigenschappen van mensen en dieren; hij beschrijft hoe een bonobo zich ontfermt over een gewonde spreeuw (de Waal 2005, 2009). Jane Goodall heeft een grote liefde voor chimpansees en andere dieren, maar zij benoemt ook pijnlijke en negatieve aspecten. Jane Goodall beschrijft de gevolgen van een polio-epidemie bij chimpansees, waarbij een mannetje uit de gemeenschap aan beide benen verlamd was geraakt. De andere chimpansees uit de gemeenschap toonden geen empathie, maar vermeden het zieke dier¹⁰. Als hij een vlooiverzoek deed, negeerden de anderen hem. *“Toen ik hem daar zo alleen zag zitten kreeg ik tranen in mijn ogen. Nog nooit was ik zo dicht bij een gevoel van haat jegens chimpansees geweest als op dat ogenblik.”* (van Lawick-Goodall en Van Lawick 1971, p. 181). (Na enkele dagen hadden zij deze zieke chimpansee uit zijn lijden verlost.) Elders beschrijft Jane Goodall hoe chimpansees hun prooi eten: *“Als chimpansees jagen, dan doden ze zelden gericht een kleine prooi (zoals een baby-aapje). Meestal sterft het slachtoffer voordat hij opgegeten wordt – en omdat ze meestal met het brein beginnen, volgt een snelle dood. [...] Vrij vaak sterft een grote prooi langzaam, terwijl hij opgegeten wordt.”* Goodall (1986, p. 529-530). Er was geen teken van empathie, maar ook niet van wreedheid; het was achteloos eten, zoals bij het eten van een banaan.

Zoogdiermoeders brengen deze opoffering op, en zij zijn zeker welke jonge dieren hun biologische nakomelingen zijn. Zonder deze opoffering zouden er geen nakomelingen overleven. De relatie tussen ouders en kind *“is meestal zo asymmetrisch dat er nauwelijks situaties zijn dat een kind een altruïstische daad aan de ouders kan verstrekken, of zelfs aan een broer of zus.”* (Trivers 1971, p. 38). Eenzijdige opoffering ten gunste van het nageslacht is algemeen in de natuur. Het is geen wederzijds altruïsme. Allerlei gedrag van volwassen dieren lijkt afgeleid van het voeden van pasgeboren dieren, door de vorm van het gedrag en de reactie van de ander. Denk hierbij aan het

¹⁰ Er zijn ook andere meldingen dat chimpansees zieke en gewonde soortgenoten mijden (Yerkes en Yerkes 1936). Waarschijnlijk is dit een uiting van een erfelijk* systeem dat dieren besmetting, ziekte en gevaar vermijden.

hofmakerij-voeden bij vogels (zie boven), de bloedvoeding bij vampiervleermuizen en het kinderlijk gedrag bij hofmakerij bij de mens.

Vampiervleermuizen

Het klassieke voorbeeld van wederzijds altruïsme zou zijn het delen van bloed door vampiervleermuizen (Wilkinson 1984). Vampiervleermuizen leven in Amerika; zij leven van het bloed van zoogdieren dat ze 's nachts opzuigen. Zoektochten naar bloed zijn niet altijd succesvol. Dat is een risico, want deze dieren kunnen hooguit 3 dagen zonder nieuw voedsel overleven. Overdag verblijven vampiervleermuizen in grotere groepen in holle bomen. Moedervampiers braken bloed uit om hun nakomelingen te voeden. Maar vleermuizen geven ook bloed aan niet-verwante volwassen vleermuizen. Voor het overleven is het voor de ontvanger belangrijk dat hij bloed krijgt. Vleermuizen wisselen wederkerig bloed uit (Wilkinson 1984, 1986, Kerth 2008). Binnen een gemeenschap van vampiervleermuizen worden subgroepjes gevormd van individuen die onderling bloed uitwisselen (Carter en Wilkinson 2015). Vleermuizen die de afgelopen jaren meerdere niet-verwanten gevoed hadden, hadden later meer potentiële donoren. Volgens mij is dit niet zozeer wederzijds altruïsme, maar het helpen van een behoeftige soortgenoot, en daarmee het opbouwen van een sociaal netwerk. Voor dieren die leven als vampiervleermuizen, is het verwerven van vrienden belangrijk om in de toekomst te overleven.

Buffels, gorilla's en chimpansees

Er is een film dat een solitaire mannetjesleeuw een buffel gevangen heeft en vasthoudt. De buffel uit de groep van de gevangen buffel naderen langzaam schouder aan schouder de leeuw die de buffel vasthield, en verjagen de leeuw: de buffel ontsnapt en overleeft.

Dian Fossey (1983) beschrijft bij gorilla's het voorval dat de *silverback* van een harem bij een gevecht met een andere *silverback* ernstig gewond geraakt was aan zijn arm. Het herstel duurde wel 6 maanden. In die tijd werd hij gesteund door zijn bijna-volwassen zoon. Toen had de zoon gemakkelijk het leiderschap van de groep kunnen overnemen, maar dat deed hij niet.

Na een gewelddadig conflict bij chimpansees gaan bevriende groepsgenoten vaak naar de verliezer toe, raken hem aan, omarmen hem en vlooiën hem. Dit gedrag wordt 'troosten' genoemd (de Waal en Van Roosmalen 1979). Troosten is het steunen van een verliezer.

Tabel 5. Het herkennen van de eigen nakomelingen. Biologisch de meest nadelige situatie is dat een volwassene een eigen kind verwerpt. Het adopteren van andermans kind is biologisch minder nadelig.

		Keuze van volwassene	
		Aanvaardt kind	Verwerpt kind
Status van het kind	Eigen kind	Terecht positief: Aanvaardt eigen kind	Fout negatief: Verwerpt eigen kind; kind overlijdt Zeer nadelig
	Niet eigen kind	Fout positief: Adoptie Nauwelijks nadelig	Terecht negatief: Verwerpt andermans kind

Zorgen dat soortgenoten niet lijden

Er zijn experimenten gedaan met duiven, ratten en resusapen, die geleerd hadden een opdracht uit te voeren met voedselbeloning. Als nu die opdracht er later toe leidde dat ze niet alleen voedsel kregen, maar dat een soortgenoot waarneembaar tegelijk een elektrische schok kreeg, dan voerden ze die opdracht niet of minder uit. Ze gaven dus voedsel op, zodat een soortgenoot geen elektrische schok kreeg (Church 1959, Rice en Gainer 1962, Masserman e.a. 1964, Watanabe en Ono 1986).

Adoptie bij dieren

Adoptie van hulpbehoevende jonge dieren komt voor bij vogels, apen en mensen (Riedman 1982, Roulin 2002). Dieren kunnen hun biologische nakomelingen niet perfect identificeren. De biologische kosten van het verwerpen van een eigen kind zijn enorm, maar de biologische kosten van het adopteren van andermans kind zijn niet zo groot. Waarschijnlijk verklaart dat dat in de evolutie dieren ontstaan zijn, die gemakkelijk kleine soortgenoten adopteren (tabel 5). *“Bij veel soorten apen clusteren groepsgenoten rond moeders die net een kind gekregen hebben. Bavianen begroeten pasgeboren baby's uitgebreid, en moeders van pasgeboren baby's worden overladen met positief sociale toenaderingen. Bij sommige apensoorten [...] staan de moeders toe dat andere apen hun baby dragen, terwijl bij andere soorten [...] de moeders andere ervan weerhouden hun kind aan te raken of te dragen.”* (Silk 1990, p. 33). Het lijkt erop dat er bij primaten een erfelijk* patroon is dat vrouwtjes en mannetjes positief reageren op jonge dieren. In termen van beleving: veel apen zijn dol op baby's en willen baby's bij zich hebben, maar soms is die 'apenliefde' schadelijk voor de baby. *“Hoewel babyzorg door een ander dan de moeder soms goedaardig is, worden baby's soms geschaad door andere apen dan hun moeder die de baby verwaarlozen of misbruiken.”* (Silk 1990, p. 33). Bij chimpansees heeft adoptie van verweesde jonge chimpansees geen effect op de overle-

ving van de jonge chimpansees. Het adopteren van een baby-chimp was een investering voor de adoptiefouder, maar alles bij elkaar overleefde slechts 30%, en dat was onafhankelijk van de adoptie (Boesch e.a. 2010).

2.8.2 Hulpbehoevende mensen

Prehistorie

In de Kaukasus is een schedel gevonden van een oude *Homo erectus* van 1,8 Mya die alle tanden verloren had en nog jaren voortgeleefd had zonder tanden (Lordkipanidze e.a. 2005). Ongetwijfeld hebben groepsleden hem geholpen met voedsel.

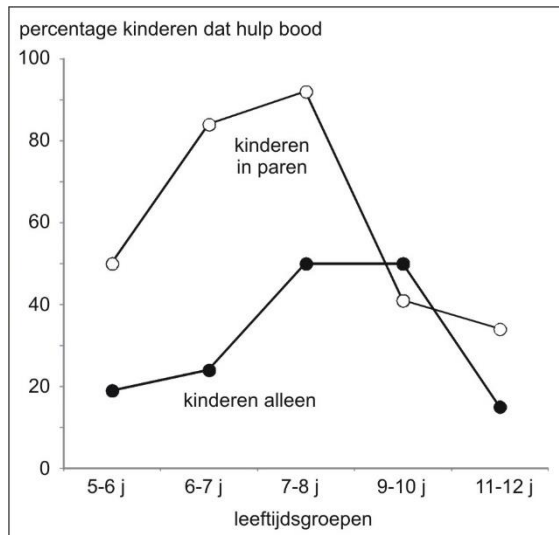
In de Sanidar-grot in Irak is het skelet gevonden van een Neanderthaler-man van wie de rechterbovenarm gebroken was. De rechterarm was onbruikbaar en geatrofieerd, maar toch heeft hij nog jarenlang overleefd (Hublin 2009). Zonder uitgebreide zorg van groepsleden was dat onmogelijk geweest.

Er zijn schedels gevonden van prehistorische mensen met ernstige hersenafwijkingen, zoals een waterhoofd, die toch veel jaren overleefd hebben.

Kinderen helpen

In een onderzoek naar empathisch gedrag bij kinderen van 1 – 3 jaar, wendde de moeder of een onbekende onderzoekster pijn voor in het huis van het kind. Kinderen van 3 jaar vertoonden meer empathisch gedrag dan kinderen van 1 jaar (Knafo e.a. 2008).

Kinderen van 4 - 6 jaar op een kleuterschool deden rollenspelen, bijvoorbeeld dat een kind van een stoel gevallen was en huilde; in deze rollenspelen hielpen kleuters ander kleuters (Staub 1971a). Er is onderzocht of Amerikaanse schoolkinderen van 6 - 12 jaar gaan helpen, als ze horen dat kinderen in een andere kamer in problemen zijn. Er is een groot leeftijdseffect: van 4 – 8 jaar gaan kinderen steeds vaker helpen, maar bij hogere leeftijden minder (figuur 6, Staub 1970). Als kinderen met z'n tweeën waren, hielpen ze vaker dan wanneer ze alleen waren.



Figuur 6. Percentage kinderen op kleuter- en basisscholen dat hulp bood in een nagebootste noodsituatie (gegevens van Staub 1970).

Of kinderen van 12 jaar hielpen, hing er ook van af of ze expliciet toestemming gekregen hadden om te helpen (Staub 1971b). Ook in spontane spelsituaties is geobserveerd of kinderen van 3 - 5 jaar en van 8 - 10 jaar speelmakertjes hielpen. Ook hier hielpen de jongere kinderen meer dan de oudere. Opmerkelijk genoeg, hielpen kinderen van 8 - 10 jaar met mentale retardatie meer dan kinderen met normale intelligentie (Severy en Davis 1971).

De passieve omstander

Op 13 maart 1964 werd een vrouw van 28 jaar in New York vermoord; dit duurde een half uur, waarbij 38 omwonenden vanuit hun flat toekeken en niets deden, zelfs niet de politie bellen. Waarom deden ze niets? Om die vraag te beantwoorden hebben Latané en Darley (1970) verscheidene onderzoeken gedaan. Zij simuleerden allerlei situaties, variërend van lichte opdrachten (de tijd vragen, de weg vragen of 20 cent vragen aan een vreemde op straat), matig (het corrigeren van foute informatie in de metro), verwarrend (het horen van een epileptische aanval), tot zwaar (het aangeven van diefstal in een wachtruimte). De belangrijkste conclusies waren de volgende.

- Sommige mensen helpen meteen, maar dat doen minder mensen dan de onderzoekers van tevoren gedacht hadden. Als mensen in actie komen, doen ze dat vrij snel. De meeste anderen die niets deden, bleven de hele tijd inactief.
- Naarmate er meer omstanders zijn, ondernemen afzonderlijke personen minder vaak actie; dat noemden ze 'sociale remming'. Proefpersonen ontkenden consequent dat

voor hen het aantal omstanders een rol speelde, terwijl dat aantoonbaar toch het geval was. Bij veel omstanders wordt de verantwoordelijkheid 'gedeeld', en vermoedt men dat een ander wel iets doet.

- Als mensen samen met een vriend zijn, helpen ze eerder en vaker.
- Er was geen verband gevonden tussen de persoonlijkheid van mensen en of ze al dan niet hielpen.
- Als mensen het slachtoffer minstens enigszins kennen, is de kans groter dat ze helpen
- Er zijn meer mensen die zeggen dat ze zullen helpen, dan mensen die in feite helpen. Alleen met experimenten zoals hier ondernomen, kan men echt hulpgedrag observeren.

Latané en Darley (1970) melden allerlei redenen (rationalisaties, smoesjes) die proefpersonen melden waarom ze een vreemde in nood niet hielpen. In het algemeen weifelden omstanders of ze zouden interveniëren of niet. Deze resultaten zijn door andere onderzoeken bevestigd, al heeft dat niet geleid tot een praktisch voorstel hoe te zorgen dat mensen vaker helpen in een noodsituatie (Latané en Nida 1981).

Paniek-situaties

Sommige panieksituaties zijn grondig onderzocht. Het best onderzocht zijn wel vliegtuigongelukken. Bij een evacuatie bij een vliegtuigongeluk helpen passagiers elkaar vrij vaak, bijvoorbeeld met het losmaken van de veiligheidsgordels (Galea e.a. 2006). Het zijn vooral, maar niet uitsluitend, familieleden of vrienden die elkaar dan helpen. Bij andere noodsituaties komt het vaker voor dat vreemden elkaar helpen. "Ook in andere gevallen zoals de aanslag op het World Trade Center, de treinbotsing bij Paddington, en de bomaanslagen in de Londense Underground, werd veel hulp verleend aan vreemden." (Ed Galea, persoonlijke mededeling). Het is niet uitzonderlijk dat mensen vreemden helpen.

Adoptie bij mensen

Silk (1990, p. 29) stelde de vraag "Is adoption altruistic?" Adoptie is in het biologisch voordeel van het adoptiefkind als de adoptiefouders beter voor hem zorgen dan de biologische ouders. De kansen van het adoptiefkind op overleven zijn dan groter, en hij kan profiteren van de goederen van de adoptiefouders. Maar statistisch wordt een adoptief- of stiefkind vaker door de surrogaatouders mishandeld, misbruikt of gedood, dan een kind door de biologische ouders (Barth en Berry 1988).

3. Gedrag naar leden van de *out-groups*

3.1. Bondgenootschappen met *out-groups*

Vrienden of bondgenoten?

Bij een bondgenootschap is er altijd een tegenstander tegen wie de bondgenoten samenwerken. De bondgenoten hebben er belang bij dat de tegenstander meent dat de bondgenoten elkaar trouw blijven, minstens totdat de overwinning behaald is. Als de gezamenlijke tegenstander bij een bondgenootschap wegvalt, kan dat het einde van het bondgenootschap zijn, en kunnen eerdere bondgenoten elkaars vijanden worden. Een vriendschap is 'echt', maar bij een bondgenootschap spelen er altijd belangen. Daarom zegt een opportunist: "Je moet je vrienden maken, voordat je ze nodig hebt." Na een overwinning kunnen bondgenootschappen veranderen. Ook de relaties tussen de geallieerden in de Tweede Wereldoorlog waren opportunistisch: na de oorlog werden nieuwe bondgenootschappen gevormd, de NAVO en het Warschaupact werden elkaars vijanden. Kort door de bocht: een vriendschap is echt, en een bondgenootschap is opportunistisch voor een doel. Maar pas na het uiteenvallen of na verraad blijkt dat opportunisme.

3.2. Vijandschap

Definitie

Individu A is de vijand van individu B, als individu A zich zo gedraagt dat de kans groot is dat hij of zijn bondgenoten individu B verjaagt, verwondt of doodt.

Vijandschap bij dieren

Bij verscheidene diersoorten komt het voor dat individuen soortgenoten doden (Gómez e.a., 2016), maar er zijn weinig diersoorten waarbij een volwassen individu in een natuurlijke situatie een volwassen soortgenoot doodt (hoofdstuk 6.2.). Dodelijke vijandschap is normaal bij verscheidene mierensoorten, maar door hun eusociale structuur is dit niet met het gedrag van apen of mensen te vergelijken. Voorspelbaar dodelijk geweld tegen individuele, volwassen mannelijke soortgenoten komt voor bij chimpansees, met zo'n strategie dat er weinig risico voor de aanvallers is (hoofdstuk 6.2.). Het doden van volwassen mannelijke soortgenoten van andere gemeenschappen is onderdeel van het normale gedragspatroon van mannen bij chimpansees. Groepen chimpansees vermijden juist confrontaties met andere

groepen chimpansees (hoofdstuk 6.2.). Verder komt dodelijke vijandschap voor bij leeuwen en wolven en mensen. Bij chimpansees, leeuwen en wolven is dit steeds de aanval van een groep op één individu.

De kosten van vijandschap zijn groot: het is kostbaar om langdurig vijand te zijn van soortgenoten. Bij verscheidene soorten primaten kunnen individuen een conflict beëindigen door wederzijdse verzoening (de Waal en Yoshihara 1983). Relaties tussen dieren kunnen veranderen, en verzoening markeert de overgang van vijandschap naar neutrale of positievere relaties (van Schaik en Aureli 2000).

Vijandschap bij mensen

Uniek voor de mens is dodelijk geweld tussen groepen (veldslagen of oorlog). Vijandschap is duur voor beide partijen. Dat betreft kosten voor bewapening en het in stand houden van een leger. De angst voor de andere groep leidt tot een dure wapenwedloop. Regeringen willen niet het risico van een nederlaag lopen. Daarom besluiten ze de kosten voor bewapening te maken. Een onderbouwde kosten/baten-analyse is onmogelijk, doordat teveel onbekend is. Als het tot gewelddadigheden komt, worden de kosten in mensenlevens en materiële schade veel hoger dan men tevoren vermoedde. In het algemeen maken staten bij oorlog grote schulden (Kennedy 1988). De uiteindelijke kosten van een oorlog zijn vaak veel hoger (soms 16 maal hoger) dan begroot, ook als die oorlog uiteindelijk gewonnen wordt (Nordhaus 2003). De kosten van vijandschap zijn hoog, maar de kosten van een verloren oorlog zijn hoger. Vijandschap heeft ook een nuttig aspect: als je een geduchte vijand hebt, is het riskant voor je bondgenoten/vrienden om je te verraden. "En, ontbrak het iemand aan een vijand, dan werd hem door middel van zijn vrienden de strop omgedaan." (Tacitus en Meijer 1967)

3.3. Vreemden

Vreemden bij primaten

Vreemden vormen een bijzondere categorie. Gedurende lange tijd van onze evolutie waren apen en mensapen vooral omringd door bekende individuen van de *in-group*, en wellicht kenden ze enkele individuen van *out-groups*. Afhankelijk van de soort was er verspreiding van jong-volwassen mannetjes of vrouwtjes. Een vreemde (mens)aap die zich bij een gemeenschap aansluit, is een versterking voor de groep. Een vreemd vrouwtje is een concurrent voor de zittende vrouwtjes, en een vreemd mannetje voor de zittende mannetjes. Maar vreemde vrouwtjes of mannetjes kunnen wel

de groep versterken. Vooral groepen vreemdelingen vormen een gevaar.

Het helpen van vreemden – liefdadigheid

Bij de Oude Grieken was gastvrijheid een morele plicht: als een vreemde zich bij je meldde en steun vroeg, dan werd je geacht hem korte tijd voedsel en onderdak te geven¹¹. Ook het geven van voedsel of geld aan een bedelaar is het helpen van een vreemde.

Liefdadigheid komt algemeen voor in grotere samenlevingen waarbij mensen geld en goederen afstaan voor een goed doel. Mensen geven meer voor de eigen groep dan voor een *out-group*. Mensen geven meer bij natuurrampen dan bij oorlogen. Als een liefdadigheidsorganisatie erin slaagt een ramp 'een gezicht te geven', dan geven mensen meer.

Er is wel een grote correlatie tussen de *self-reported* scores voor altruïsme naar vreemden enerzijds, en naar kennissen, vrienden of organisaties anderzijds ($r = 0,61 - 0,64$, Krueger e.a. 2001), maar dergelijke *self-reported* scores zijn vaak overschattingen.

4. Besluit

Altruïsme is een onhandig begrip

De vraag wat 'echt altruïsme' is, is onopgelost en waarschijnlijk onoplosbaar. Volgens Aristoteles heeft de goede mens plezier in zijn goede daden (Etica Nicomachea, 1099a). Thomas Hobbes (1650) en Adam Smith (1759) vroegen zich af of mensen zich vooral altruïstisch gedragen om zichzelf beter te voelen. *"Altruïsme vormt een probleem voor de psychologie. Wij, mensen, mogen verheugd zijn om altruïstisch gedrag, maar het is verwarrend voor traditionele psychologische theorieën die uitgaan van de aanname dat mensen vooral geleid worden door overwegingen van beloning en straf."* (Latané en Darley 1970, p. 4). Ghiselin meende dat mensen alleen uit eigenbelang anderen helpen: *"Krab een altruïst, en zie een 'hypocriet' bloeden."* (Ghiselin 1974, p. 247). De verwarring ontstaat als men gedrag wil verklaren vanuit de al dan niet bewuste bedoelingen van de actor. *"Ik ben hier niet geïnteresseerd in de psychologie van motieven. Ik ga hier niet discussiëren of mensen zich 'eigenlijk' altruïstisch gedragen vanuit geheime of onbewuste zelfzuchtige motieven. Misschien wel, en misschien niet, en misschien zullen we het nooit weten, maar daar gaat dit boek niet over."* (Dawkins 1976, p. 4). Laten we *"wijselijk het rancuneuze, onproductieve debat vermijden over de 'ware' aard van de zorg voor anderen*

(zelfzuchtig of onzelfzuchtig)." (Zahn-Waxler 2002, p. 48).

Als je een overzicht hebt van de afstamming, seksuele relaties, de rangorde, vriendschappen, bondgenootschappen en vijandschappen in een apen- of mensengroep, dan is er op eens geen behoefte meer om hun gedragingen te beschrijven in termen van egoïsme of altruïsme. Als een moeder haar kind bevoordeelt en daarmee zichzelf benadeelt, of als een individu zijn vriend bevoordeelt en daarmee zichzelf benadeelt, vinden we het woord 'altruïsme' niet op zijn plaats. Als een soldaat grote risico's neemt in een poging de vijand te benadelen, zijn de woorden egoïsme en altruïsme niet op hun plaats. Als een stemgerechtigde belastingbetaler er belastinggeld voor over heeft om een veroordeelde misdadiger in de gevangenis te hebben, is het woord altruïsme niet op zijn plaats. Wederzijds goederen en diensten uitwisselen speelt alleen in handelsrelaties, die uniek zijn voor de mens; dit is een win-win situatie en geen altruïsme.

Hoffman (1981) stelde de vraag: *"Is altruïsme onderdeel van de aard van de mens?"* Zo is dit te algemeen geformuleerd. Maar het is wel erfelijk* dat mensen en andere dieren allerlei relaties met soortgenoten aangaan, en soortgenoten met positieve relaties bevoordelen. *"Altruïsme' is een complex begrip"* (Sober 1988, Khalil 2004, West e.a. 2007). Ik stel voor **om het woord 'altruïstisch' niet meer te gebruiken** in wetenschappelijke beschrijvingen, omdat dit woord vooral tot misverstanden leidt, mede omdat het moreel beladen is. Dan hoeven we niet meer de vraag te stellen of mensen anderen 'echt' altruïstisch straffen (Pedersen 2013). Ik stel voor alleen te vermelden dat een actor een ander bevoordeelt of benadeelt, en of hij zichzelf daardoor bevoordeelt of benadeelt, waarbij de relaties tussen de actor en die ander, en de situatie steeds gespecificeerd worden.

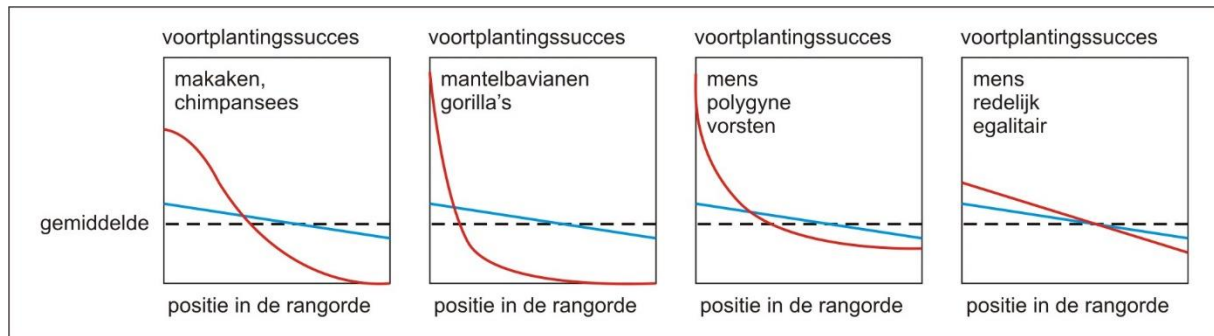
Relaties tussen dieren en tussen mensen

Als we de sociale structuur van een groep dieren of mensen willen overzien, moeten we rekening houden met de belangrijkste relaties (Hinde 1976). Hierboven zijn allerlei relaties tussen individuele dieren en mensen genoemd, die relevant zijn voor sociaal gedrag. Er zijn grote verschillen tussen soorten welke relaties voorkomen en relevant zijn. Afhankelijk van de soort spelen afzonderlijke relaties al dan niet een rol.

Afstammingsrelaties. Bij apen gedragen individuen zich levenslang anders naar verwanten.

Seksuele relaties. De meest nauwe seksuele relaties komen voor bij soorten die in langduri-

¹¹ Voor de Oude Grieken kon de vreemdeling ook een vermomde godheid zijn.



Figuur 7. Schematisch verband tussen de positie in de rangorde voor vrouwen (blauw) en mannen (rood) en voortplantingssucces voor enkele soorten en in enkele situaties.

ge monogame verbanden leven, zoals ganzen, zwanen, gibbons en mensen (hoofdstuk 5.1.).

Machtsverhoudingen komen alleen voor bij individuen van sociaal levende soorten (hoofdstuk 5.1.) die elkaar individueel herkennen. Bij een aantal sociale soorten spannen veel individuen zich in om een hoge plaats in de rangorde te bereiken en behouden. Een hoge positie in de rangorde gaat gepaard met meer voortplantingssucces, maar er zijn soortverschillen en verschillen tussen man en vrouw (figuur 7).

Concurrentie komt nu eenmaal bij alle soorten voor, omdat er steeds meer nakomelingen geboren worden dan op lange termijn kunnen overleven. Dit betreft concurrentie om voedsel, locatie en partners, maar directe onderlinge confrontaties door concurrentie komen alleen bij sommige soorten voor.

Vriendschappen komen alleen voor bij individuen van sociaal levende soorten die elkaar individueel herkennen. Daarnaast moeten de individuen de cognitieve vermogens hebben voor vriendschappen. Bij apen, roofdieren, olifanten, paarden en dolfijnen zijn relaties beschreven als 'vriendschappen'. Bij apen is vlooien een manier om een vriendschap te onderhouden.

Bondgenootschappen tussen individuen komen alleen voor bij sociaal levende soorten die elkaar individueel herkennen. Daarnaast moeten de individuen de cognitieve vermogens hebben voor bondgenootschappen. Bij chimpansees zijn bondgenootschappen gevonden die ophielden te bestaan toen de vijand verslagen was. Bij mensen, maar niet bij chimpansees, komen bondgenootschappen voor tussen gemeenschappen.

Vijanden. Het komt maar bij weinig soorten voor dat volwassen individuen elkaar naar het leven staan. Dat is alleen maar betrouwbaar gevonden bij sociale insecten, leeuwen, wolven, chimpansees en mensen.

Handelsrelaties zijn uniek voor de mens.

De samenhang. Deze relaties hangen samen, maar niet strikt. Het wordt nog een grote uitdaging om op basis van gedrag dergelijke relaties wetenschappelijk betrouwbaar vast te stellen. In onderzoek bij primaten en andere groepen werd aangetoond, dat individuen die succes hadden in sociale relaties, meer voortplantingssucces hadden en meer nakomelingen die overleefden: dus meer evolutionair succes. Door positieve relaties kunnen dieren en mensen de eigen kansen op overleven en voortplanten bevorderen. Bij negatieve relaties, zoals concurrentie en vijandschap, is het voor dieren belangrijk niet te veel biologische schade te lijden; en vaak houdt dat in dat zij concurrenten of vijanden schade toebrengen. Het onderlinge gedrag hangt vooral af van de onderlinge relaties tussen de actoren. Als men gedrag causaal wil verklaren, kan men het beste uitgaan (1) van de relaties tussen de betrokkenen, en (2) van de voor- en nadelen van gedrag voor de betrokkenen.

Relaties als gevolg van leren

Ik heb hier een aantal relaties voor dieren benoemd, maar dit is onvermijdelijk een antropocentrisch beeld "*Mensen classificeren relaties met de namen zusters, broeders, vrienden, beminden, bondgenoten of rivalen.*" (Seyfarth en Cheney 2012, p. 154). Jonge zoogdieren leren hun moeder individueel herkennen, en als ze nestgenoten hebben, leren ze hun nestgenoten individueel herkennen. Verder leren ze groepsgenoten herkennen die een speciale goede relatie met hun moeder hebben, en waarschijnlijk oudere broers of zussen zijn. Ook leren ze groepsgenoten herkennen met wie ze een goede relatie ontwikkelen: groepsgenoten die aardig doen. En ze leren welke groepsgenoten zich agressief naar hen gedragen. Ze leren welke groepsgenoten machtig zijn, en confrontaties winnen, en wie veel confrontaties verliezen. Tenslotte leren ze individuen te herkennen die een bedreiging vormen.

Cognitie en relaties

In complexe samenlevingen hebben de individuen op hetzelfde moment allerlei relaties met de leden van *in-group* en de *out-group*. Wetenschappers leiden de relaties tussen individuen af uit hun gedrag, maar we moeten proberen om gedrag te verklaren en te voorspellen zonder cirkelredeneringen. Voor groepsdieren zoals primaten spelen de relaties tussen groepsgenoten een rol in hun onderling gedrag en in het behalen van evolutionaire doelen (van Schaik en Aureli 2000). Een individu kan met een ander individu gelijktijdig verschillende relaties hebben. Verwante individuen kunnen vrienden zijn, bondgenoten, concurrenten of vijanden. De individuen moeten de cognitieve vermogens hebben om de relaties met verschillende groepsleden te hanteren, en de relaties tussen die groepsgenoten.

Ongeveer 52 Mya zijn primaten in stabiele sociale groepen gaan leven (Shultz e.a. 2011). Lang voor de komst van de mens is in de evolutie van apen het brein sterk in grootte toegenomen, waarschijnlijk doordat deze apen met dat grotere brein sociale relaties beter konden overzien en manipuleren (de *social brain hypothesis*, Dunbar 1992, 1998). De huidige apen hebben de cognitieve capaciteiten om hun relaties met tientallen groepsgenoten te overzien. Volgens mij hebben apen een overzicht welke groepsgenoten hen meestal positief of negatief behandelen, en welke machtig zijn of niet. Volgens mij houden apen geen boekhouding bij van ontvangen en verleende goederen en diensten naar tientallen groepsgenoten. En ze houden geen stamboom bij als basis om hun verwanten te bevoordelen. Volgens Dunbar (1992) hebben mensen de cognitieve vermogens om gedifferentieerde relaties te onderhouden met 150 individuen.

