

5.1. Sociaal en seksueel gedrag, vooral bij mensen en apen

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Bij de mens worden mannen en vrouwen gemakkelijk verliefd en jaloers;
de uitkomst is betrekkelijke monogamie met stiekem overspel.*

Samenvatting

Bij apen en mensen is er een nauwe samenhang tussen het sociaal en seksueel gedrag. Dat bepaalt de structuur van de samenlevingen. De meeste apen leven in haremverband of in promiscue communes. Sommige andere apensoorten leven in monogame paartjes of solitair. Bij chimpansees vinden we drie voortplantings-patronen: vooral polygynie (één man claimt verscheiden vrouwtjes), promiscuïteit, en tijdelijke paarvorming.

Die drie patronen bij chimpansees komen ook bij mensen voor, maar bij de mens is tijdelijke paarvorming (monogamie) het dominante patroon. Er zijn DNA-, lichamelijke en psychische aanwijzingen dat de huidige mensen vooral tot monogame wezens geëvolueerd zijn, met vrij veel overspel, al is in veel culturen ook polygynie toegestaan. Mannen en vrouwen worden gemakkelijk verliefd of jaloers; dan proberen mannen en vrouwen hun partner trouw op te leggen, en is monogamie de waarschijnlijke uitkomst.

Twee factoren spelen hier een rol: geslachtsverdeling (demografie) en machtsverdeling.

- Geslachtsverdeling. Als veel mannen door geweld omgekomen zijn, zullen er in de samenleving meer vrouwen dan mannen zijn; dan is polygynie in het belang van mannen en vrouwen. Dat geldt voor chimpansees en sommige mensenvolken.
- Machtsverdeling. Als er grote machtsverschillen zijn tussen individuen van één geslacht, dan zullen de machtige individuen meer sekspartners winnen of opeisen. Dat geldt voor verscheidene diersoorten en sommige volken. Dan is polygynie door rijke of machtige mannen in het belang van die mannen en de vrouwen.

	Samenvatting
1.	Inleiding
2.	Groepen
2.1.	Groepen en groepsgrenzen
2.2.	Waardoor leven dieren in groepen?
3.	Sociaal en seksueel gedrag bij niet-menselijke primaten
3.1.	Een stamboom van primatengemeenschappen
3.2.	Alleen-levende primaten
3.3.	Communes (<i>multi-male/multi-female</i> groepen)
3.4.	Harems (<i>one-male/multi-female</i> groepen)
3.5.	Monogamie (<i>one-male/one-female</i> groepen)
3.6.	Algemene principes van voortplanting bij primaten
4.	Voortplanting bij mensen
4.1.	Varianten tussen verschillende volken
4.2.	DNA aanwijzingen voor relatieve monogamie
4.3.	Lichamelijke aanpassingen aan monogamie bij de mensen
4.4.	Psychische aanpassingen aan monogamie bij de mens
5.	Groepen bij mensen
5.1.	Gemeenschappen bij apen en mensen
5.2.	Verwantschap en andere relaties
5.3.	Evolutie van gemeenschappen
6.	De rol van erfelijkheid in seks en voortplanting
6.1.	Indirecte aanwijzingen voor erfelijke invloeden
6.2.	Erfelijkheidsonderzoek
7.	Een scenario: de evolutie van monogamie bij de mens

1. Inleiding

In dit stuk wil ik de evolutie van sociaal en seksueel gedrag beschrijven, vooral bij primaten, en ook de sociale en seksuele relaties. Afstamming, verblijfplaats en seksueel gedrag vormen de structuur van de samenleving van mensen en dieren (Lévi-Strauss 1949, Fox 1975, Bischof 1975, Chapais 2010). *“Een van de belangrijkste biologische vragen over de samenleving is: waarom gaat een individu over tot het tijdrovende, frustrerende en soms schadelijk gedoe om in een groep te leven, in plaats van te leven in onbelemmerde, maar soms gevaarlijke en niet-geïnformeerde eenzaamheid?”* (Kummer 1978). Het leven in groepsverband heeft voor- en nadelen; die voor- en nadelen worden hier besproken. *“In het algemeen bepalen de middelen van bestaan de sociale structuur van een organisme. Daar dachten Karl Marx en Charles Darwin hetzelfde over.”* (Harcourt en De Waal 1992, p. 495). Die middelen van bestaan zijn voedsel, veiligheid, woonplaats, soortgenoten en sekspartners.

In de biologische evolutie zijn die individuen succesvol die gemiddeld de meeste nakomelingen krijgen die tot volwassenheid komen. Daarom zijn seksueel gedrag en kindverzorging in de evolutie zo belangrijk. In de natuur zien we allerlei strategieën tot voortplanting. Dit stuk gaat vooral over de evolutie van sociaal en seksueel gedrag bij de mens, maar om dit in een evolutionaire context te plaatsen beschrijf ik ook het voortplantingsgedrag van andere dieren, vooral onze naaste verwanten, de apen en mensapen.

Sociaal en seksueel gedrag fossiliseren niet. Hoe kunnen we dan toch onderbouwd de evolutie van voortplantingssystemen bespreken? Die evolutie kunnen we afleiden (1) door gedrag van apen en mensapen te vergelijken met dat van de mens, (2) door lichamelijke aanpassingen aan voortplantingsvarianten te vergelijken, en (3) doordat voortplanting verrassende sporen in het DNA nalaat.

2. Groepen

2.1. Groepen en groepsgrenzen

Een poging tot omschrijving

Cooley (1909) heeft het begrip 'primaire groep' bij de mens gelanceerd. De primaire groep is een kleine sociale groep die de belangrijkste groep voor de leden is. Denk hierbij aan een familie (maar alleen als de familieleden nauwe onderlinge banden hebben) of een vrienden-groep. Een primaire groep wordt ook wel een 'in-groep' of een 'we-group' genoemd. Bij die-

ren zie je soms meteen welke individuen een groep vormen, maar bij chimpansees in het wild kostte het veel jaren van moeizaam onderzoek, voordat gemeenschappen van chimpansees vastgesteld waren. Mensen gebruiken namen voor de eigen en andere groepen. In de antropologie onderscheidt men grotere groepen met gebiedsgrenzen. Die grenzen scheiden groepen met verschillen in taal, cultuur, voortplanting, sociaal-politieke structuur en economie (zie onder). Steeds zal empirisch onderzocht moeten worden of individuen een 'echte groep' vormen.

”Groepen bestaan”

De antropoloog Bronislav Malinowski (1941, p. 534 - 535) ging ervan uit dat er wel-omschreven sociale eenheden (groepen) bestaan. *“Iedere antropoloog of onderzoeker in sociale wetenschap gaat vanzelfsprekend uit van het idee dat een stam een eenheid is. Een etnografische kaart van de wereld toont op ieder continent welomschreven grenzen tussen de volken. [...] Stammen onderscheiden zich van elkaar door de manieren waarop families, lokale groepen, clans, en economische, magische en religieuze subgroepen zijn georganiseerd. De identiteit van de instituties, hun vermogen om samen te werken door gemeenschappelijke taal, cultuur en wetten, de uitwisseling van diensten, en de mogelijkheid om op grote schaal gezamenlijke acties te ondernemen – dat alles draagt bij tot de vorming van een primitieve, cultureel homogene eenheid. Volgens mij is dit het prototype van wat we tegenwoordig 'nationaliteit' noemen: een grote groep verenigd door taal, traditie en cultuur. Net zoals we onderscheid zien tussen primitieve, cultureel gedifferentieerde stammen, zo zien we vandaag onderscheid tussen Duitsers en Polen, Zweden en Noren, Italianen en Fransen.”* Maar hij vervolgt: *“In onze moderne wereld vallen die onderscheiden niet altijd samen met de grenzen van staten.”*

Problemen met groepsgrenzen

Zelfs van een 'primaire groep' (bijvoorbeeld het kerngezin) kan men geen precieze grenzen definiëren (Faris 1932). Er zijn steeds fundamentele, onoplosbare problemen om groepsgrenzen in de praktijk empirisch vast te stellen (LeVine en Campbell 1972, p. 81 - 113).

1. Binnen groepsterritoria leven ook mensen die zichzelf tot andere groepen rekenen.
2. In cultuur en taal zijn er vaak geen discontinue grenzen, maar geleidelijke overgangen.
3. Tussen de mensen onderling is er vaak onenigheid tot welke groepen individuen gerekend moeten worden.

4. Er zijn allerlei positieve relaties tussen groepen, zoals bondgenootschappen of politieke unies.
5. Individuen en groepen kunnen besluiten zich bij een andere groep aan te sluiten.
6. Het komt voor dat één groep opsplijst in twee of meer groepen.
7. Het komt voor dat twee of meer groepen samensmelten tot één groep.

Groepen zijn een bron van samenwerking en opoffering, maar ook van discriminatie en uitsluiting. Bij iedere *in-group* hoort een *out-group*. Sommige onderzoekers vinden die discriminatie zo verwerpelijk dat ze niet in termen van groepen wensen te denken. Maar je bestrijdt discriminatie niet door te doen alsof groepen niet bestaan¹.

Alleen bij streng geïsoleerde groepen zijn er geen problemen met groepsgrenzen. Bijvoorbeeld de Jehova's Getuigen en de Hutterieten sluiten buitenstaanders uit, en zijn streng endogaam: als men buiten de groep trouwt, wordt men uit de gemeenschap verstoten. Op afgelegen eilanden, zoals Paaseiland en Pitcairn, kunnen mensen generaties lang geïsoleerd leven.

Subjectieve groepskeuze

Vaak kunnen mensen zelf bepalen tot welke groep ze horen. In een aantal landen kunnen mensen vrij voor een politieke partij kiezen. De meeste personen met XY chromosomen zien er uit als mannen en zeggen zich man te voelen, terwijl de meeste XX-persoon eruit zien als vrouwen en zeggen zich vrouwen te voelen. Maar stel: een XY-persoon zegt zich vrouw te voelen, en presenteert zich als vrouw (al dan niet na een operatie); tegenwoordig vindt men het in het westen beschaafd zo'n persoon als vrouw te beschouwen en te behandelen. Een ander voorbeeld: het is een persoonlijke besluit de buitenwereld te laten weten dat men homo-, bi- of heteroseksuele voorkeuren heeft. Maar als homoseksuelen in een samenleving gediscrimineerd worden, zijn er goede redenen zich niet openlijk tot de groep van homoseksuelen te verklaren.

Als groepen in oorlog zijn, kunnen de gevolgen voor de verliezer ernstig zijn. Expliciet partij kiezen is dus riskant. De deelnemers kunnen grote belangen hebben bij onduidelijkheid, chaos, verraad of een dubbelrol.

¹ Alleen als je de *in-group* definieert als 'alle mensen', is er geen discriminatie van andere mensen meer. Alleen als je alle levende wezens met gevoel als *in-group* definieert (Mill 1863), is er niet meer het probleem van discriminatie van dieren

2.2. Waardoor leven dieren in groepen?

2.2.1. Hypotheses over het belang van leven in een groep

Er zijn twee verschillende situaties:

- blijvende groepen die het hele leven van dieren (of een groot deel daarvan) voortbestaan,
- tijdelijke groepen die op tijdelijke basis ontstaan (coalities en allianties).

Meestal bespreekt men groepen dieren als stabiele verzamelingen van individuen. Bij veel soorten zijn de groepen inderdaad stabiel. Maar bij andere soorten (1) migreren individuen voortdurend tussen (sub)groepen, en (2) splitsen en versmelten subgroepen voortdurend, d.i. een *fission/fusion*-structuur (Aureli e.a. 2008).

Het evolutionair VOORdeel van leven in groepen


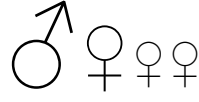
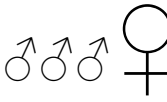
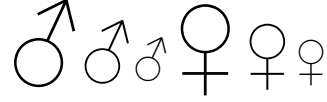
Omdat veel soorten in groepen leven, gaat men er in het algemeen van uit dat leven in groepen evolutionair nuttig is. Voor afzonderlijke diersoorten zijn er verschillende verklaringen dat leven in groepen nuttig is. Er zijn veel relevante hypothesen over het evolutionair voordeel van leven in groepen (Bertram 1978, Ebensperger 2001). Sommige hiervan zijn plausibel, maar het is lastig deze hypothesen empirisch te toetsen.

1. **Bescherming tegen roofdieren**; hiervan zijn verschillende varianten:

- 'Veel ogen': er zijn meerdere individuen die als eerste een roofdier kunnen waarnemen en dan alarm kunnen slaan.
- De 'zelfzuchtige kudde': plaatsen bij het centrum van de kudde zijn veiliger dan perifere plaatsen; als nu veel individuen naar het centrum trekken, ontstaat een min of meer compacte kudde.
- Verwarring van roofdieren: roofdieren zouden moeilijker een prooi kunnen vangen in een groep prooidieren (Lorenz 1963). Bij vissen is dit bevestigd (Major 1978). Als elritsen de keuze hebben tussen een school met sterke vissen of met zwakke vissen, dan kiezen ze de school met zwakke vissen, wat in hun eigenbelang is (Metcalf en Thomson 1995).
- Groepsverdediging: het komt voor dat twee ouders hun nest verdedigen, dat muskussen een verdedigingskring vormen tegen wolven, en dat groepen dieren predatoren lastig vallen.

2. **Voedsel**:

- Samen foerageren: als dieren samen foerageren is de kans groter dat voedsel ontdekt wordt.

		aantal vrouwtjes per mannetje	
		1 (monogynie)	>1 (polygynie)
aantal mannetjes per vrouwtje	1 (mono-andrie)	 <p>monogamie (man/vrouw-koppel)</p>	 <p>harem (polygynie, (one-male/multi-female group))</p>
	>1 (polyandrie)	 <p>polyandrie (one-female/multi-male group)</p>	 <p>commune (polygynandrie, (multi-male/multi-female group))</p>

Figuur 1. In dit schema worden de verschillende namen voor voortplantingssystemen gedefinieerd. De dikgedrukte namen worden bij voorkeur gebruikt.

- Samen jagen: er zijn verscheidene voorbeelden dat roofdieren samen een prooi vangen. Een school roofvissen bemachtigde per jager meer prooivissen (Major 1978), maar bij wolven en leeuwen is dit niet gevonden (zie onder).

3. Competitie met soortgenoten:

- Competitie tussen groepen: bij apen zien we conflicten tussen buurgemeenschappen waarbij de grootste groep vaak wint.
- Bij diersoorten die in 'harems' leven (zie figuur 1 voor de terminologie), treffen we ook vaak mannengroepen buiten de harem aan; zo'n mannengroep kan strijden met de leider van een harem, en bij een overwinning kan een of enkele mannetjes uit de mannengroep de harem overnemen.
- Bij de mens kunnen individuen met gemeenschappelijke belangen samenwerken om hun doel te bereiken, bijvoorbeeld politieke groepen, vakbonden, actiegroepen, minderheden.
- Bij de mens werken medewerkers van een bedrijf samen om de doelen van het bedrijf te bereiken.
- Dodelijke groepsgevechten tussen soortgenoten zijn zeldzaam. Vaak wint dan de grootste groep. Zover ik weet, komen die alleen bij mieren en mensen voor.

4. **Samen warm blijven**, bijvoorbeeld bij keizerpinguïns in hun broedplaatsen, bleke vleermuizen of kleine knaagdieren in hun nest (Kerth 2008).

5. **Efficiënte migratie**. Het is voorgesteld dat het voor ganzen aerodynamisch gunstig is om in V-formatie te vliegen. Voor vissen zou zwemmen in scholen hydrodynamisch voordelig zijn.

6. Voortplanting:

- Seks: voor seks moeten minstens twee individuen bij elkaar komen (de kleinste groep). Bij dieren die in harems leven, komen verscheidene vrouwtjes met het leidende mannetje bijeen. Bij sommige vissen komt het ook voor dat op de 'paaigronden' gelijktijdig massaal sperma en eitjes in het water worden vrijgezet, zodat massale, anonieme bevruchting plaatsvindt.
- Samen broedzorg, dit is een combinatie van competitie met soortgenoten, en verdediging tegen roofdieren.
- Samen verdedigen van de nakomelingen, bijvoorbeeld tegen baby-moord.
- Overerven van territorium aan nakomelingen (Lindström 1986).

7. Gezamenlijke verblijfplaats.

- Als dieren een speciale verblijfplaats hebben, kunnen zich daar veel individuen verzamelen. Dat zien we bij papegaaiduikers, sommige vleermuizen en mantelbavianen. Soms betreft dit sociale groepen, en soms uitsluitend het delen van een verblijfplaats
- Samen een groot nest maken.

8. **Delen van informatie**, leren door observeren, cultuur. Hiervan zijn verscheidene varianten bij dieren:

- Aanleren van de soortkenmerken.
- Aanleren welke individuen (waarschijnlijk) verwanten zijn.
- Aanleren wat goed voedsel is (deels leren door observatie).
- Aanleren wat natuurlijke vijanden zijn (deels leren door observatie).

- Aanleren van de soorteigen/lokale vocalisaties (zoals vogelzang en taal, leren door observatie).

9. In-group/out-group antagonisme. Bij sociale dieren (inclusief de mens) is het algemene patroon dat individuen sociale groepen vormen met vijandigheid naar andere groepen (Sumner 1906, Stein 1976, Choi and Bowles 2007).

Het evolutionair NAdeel van leven in groepen

Samenleven heeft ook nadelen:

1. het beschikbare voedsel moet verdeeld worden;
2. een individu laag in de rangorde kan benadeeld worden door hoger geplaatste individuen;
3. een groep prooidieren kan roofdieren aantrekken;
4. de kans op infecties is groter.

Er is niet één selectiedruk die maakt dat dieren in het algemeen in groepen leven, maar bij afzonderlijke soorten en situaties lijken verschillende selectiedrukken een rol te spelen. In het algemeen kan de optimale groeps grootte niet gedefinieerd worden (Bertram 1978).

2.2.2. Seksueel gedrag, paarvorming en groepsvorming

Voortplantingsgedrag en paarvorming

Bij sommige diersoorten leven de individuen solitair, bij andere in paren, en weer bij andere in groepen. Bij sommige diersoorten paren de mannetjes of vrouwtjes slechts één maal in hun leven (zoals eendagsvliegen). Bij andere soorten paren ze vaker in hun leven; dan is de vraag: paren de mannetjes en vrouwtjes dan met dezelfde partner? Er zijn verschillende varianten, waarbij promiscuïteit, polygynie, polyandrie, polygynandrie en monogamie voorkomen. De duur van de paarband bij vogels wordt besproken in sectie 2.2.4. Het sociaal en seksueel gedrag bepalen de sociale structuur (zie ook Lack 1940).

1. Man en vrouw komen niet samen; er is uitwendige bevruchting.
2. man en vrouw komen alleen samen voor de copulatie;
3. Man en vrouw zijn alleen enkele dagen rond de copulatie samen.
4. Man en vrouw blijven bijeen tijdens het broedseizoen of wanneer het paar de jongen voedt.
5. Man en vrouw blijven verscheidene broedperiodes of verscheiden jaren (bij elkaar);
6. Man en vrouw vormen in principe een paar voor het leven.

In verscheidene van deze varianten komt promiscuïteit, polygynie, polyandrie, polygynan-

drie en overspel voor. De paartjes kunnen op zich leven, of onderdeel zijn van een grotere groep.

Families

We spreken van een 'familie' als de nakomelingen van één ouderpaar minstens tot volwassenheid bij het ouderpaar blijven. Bij mensen en dieren komen zowel kerngezinnen als grootgezinnen voor. Hierboven zijn verscheidene potentiële voordelen van groepsleven genoemd. Als dieren met verwanten in een groep leven, gelden die voordelen niet alleen voor het onderzochte dier, maar ook voor zijn verwanten. Volgens de theorie van verwantselectie verwacht men dat dieren vooral met hun verwanten in een groep leven. Dat klopt inderdaad voor veel verschillende soorten vogels en zoogdieren (Emlen 1995).

2.2.3. Scholen van vissen

Veel vissen leven in scholen, waarbij sommige scholen uit zeer veel individuen bestaan. Ongeveer een kwart van de vissensoorten leeft continu in een school, daarom vermoedt men dat leven in een school nuttig was en is in de evolutie van vissen (Shaw 1978, Pitcher en Parrish 1993). In een school vissen zijn alle individuen gelijk: vissen maken geen onderscheid tussen individuen uit hun school (Shaw 1987). Bescherming tegen roofdieren zou een belangrijk nuttig effect van scholen zijn, maar (1) sommige predatoren (roofvissen, haaien, walvissen, menselijke vissers) kunnen uit een school grote aantallen vissen tegelijk vangen, en (2) ook roofvissen vormen scholen. Als roofvissen in een school jagen kunnen ze een school prooivissen opsplitsen, en daarna de afzonderlijke prooien opeten (Major 1978). Het leven in scholen wordt hier niet verder besproken.

2.2.4. Vogels

De meeste vogelsoorten (90%) leven vooral in man/vrouw-koppels. Dat geldt voor bijna alle zangvogels, maar niet voor bijvoorbeeld kippen en fazanten: één haan heeft verscheidene hennen. Een zeldzaam omgekeerd patroon komt bij jacana's voor: daar heeft één vrouwtje vaak verscheidene mannetjes.

De gevolgen van seks: heggenmussen

De gevolgen van seksueel gedrag van vogels op voortplantingssucces zijn uitgebreid onderzocht bij heggenmussen in Engeland (Davies 1986). In 30% van de gevallen vormden deze heggenmussen een paartje van één mannetje en één vrouwtje. De overige vertoonden ande-

re varianten. Het meest kwam voor (37%) dat één vrouwtje meerdere mannetjes heeft (veelmannen, polyandrie). Het omgekeerde, één mannetje met meerdere vrouwtjes kwam bij 10% voor (harem, veelwijverij, polygynie). Ook waren er kleine communes: twee of meer mannetjes en twee of meer vrouwtjes die duidelijk bij elkaar horen (veelmannen, polygynandrie). Polygynandrie is niet hetzelfde als promiscuïteit: bij polygynandrie is er een band tussen de individuen, en bij promiscuïteit niet. In de evolutie telt hoeveel nakomelingen je tot volwassenheid kunt brengen.

- Vrouwtjes heggemussen hebben het grootste voortplantingssucces als zij twee mannetjes voor zich alleen te hebben (figuur 2). Het is voor vrouwtjes een goede tweede keus om één mannetje voor zich alleen te hebben. Ze hebben minder voortplantingssucces als zij een mannetje met een ander vrouwtje delen.
- Mannetjes heggemussen hebben het grootste voortplantingssucces als ze één of meer vrouwtjes voor zich alleen hebben. Mannetjes hebben minder voortplantingssucces als ze een vrouwtje met een ander mannetje delen.

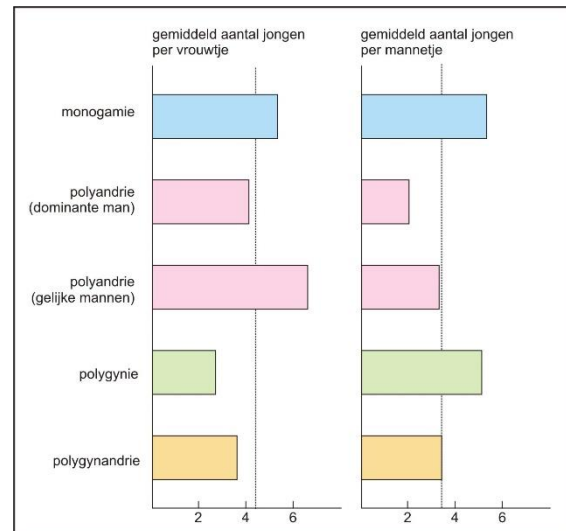
Bij veelwijverij waren er heel wat conflicten tussen de vrouwtjes, en bij veelmannen tussen de mannetjes. Deze ruzies verklaren het lagere voortplantingssucces. Dus mannetjes en vrouwtjes hebben verschillende biologische belangen. De uitkomst is dan dat iedereen doet wat het beste voor hemzelf is, gegeven wat anderen doen². Bovendien heeft bij ongeveer 1% van de jonge heggemussen de moeder stiekem overspel gepleegd (Burke e.a. 1989).

Monogamie

We noemen een vogelsoort monogaam, als de meeste individuen van die soort tijdens het broedseizoen één partner hebben (Ens e.a. 1996). Monogamie leiden we af uit gedrag: de vogels leven in paren, voeden en verdedigen hun jongen, jagen seksconcurrenten weg, en hebben meestal een gezamenlijk territorium. Gezien de stamboom van vogels (Barker e.a. 2004, Hackett e.a. 2008) leiden we af dat monogamie bij vogels minstens 65 miljoen jaar oud is. Monogamie is een relatie tussen een mannetje en een vrouwtje, en daarmee kan monogamie niet erfelijk zijn³. Bij sommige monogame koppels komt overspel voor, en bij andere koppels niet; dat varieert tussen

² In de economie/speltheorie heet dit een Nash-evenwicht (Nash 1951).

³ Monogamie is het gevolg van erfelijke eigenschappen van het mannetje en het vrouwtje.



Figuur 2. Voortplantingssucces bij heggemussen.

soorten en individuen. Bij keizerpinguïns is monogamie 'obligaat': de jongen kunnen alleen overleven als zowel een moeder als een vader hen voeden; deze taak is zo zwaar dat alleen twee biologische ouders dit opbrengen.

De duur van de paarband

De duur van de paarband varieert tussen soorten (zie ook Lack 1940). Bij sommige soorten vormen het mannetje en het vrouwtje een paarband in principe voor het hele leven. De bekendste voorbeelden van paarvorming voor het leven bij vogels zijn zwanen en ganzen. De grauwe gans was voor Lorenz (1963) het grote voorbeeld van de vorming van een band tussen twee individuen. Bij sommige soorten blijven het mannetje en vrouwtje dag en nacht in elkaars nabijheid (zoals zwanen, sommige ganzen, eksters, dwergpapegaaien), zodat ze geen van beide stiekem overspel kunnen plegen.

Bij andere soorten worden ieder broedseizoen weer paren gevormd. Zijn dat dezelfde paren als het vorige jaar? Of hetzelfde paartje gevormd wordt als vorig jaar, hangt ook af van het voortplantingssucces (Dubois en Cezilly 2002): als van een paartje in een bepaald jaar veel jongen uitgevlogen zijn, is de kans groter dat beide individuen het volgende jaar weer samenkomen. Of dezelfde individuen het volgende jaar weer een paar vormen, varieert ook per soort. Bij de Magelhaen- en Galapagospinguïns vormt 90% van de individuen hetzelfde paar als het vorige jaar, uiteraard als beide partners nog in leven zijn (Williams 1996). Bij keizerpinguïns is dit slechts 15%.

Mobbing

Vaak ziet men dat groepen vogels een roofvogel of uil lastig vallen. De vogels naderen de roofvogel, achtervolgen hem, of vliegen enige tijd rond hem. Dat noemt men 'mobben'. Vaak is het gevolg dat de roofvogels of uilen vertrekken. Mobben lijkt riskant voor de prooivogels, maar in feite vallen er zelden slachtoffers (Caro 2005). Tijdens de broedperiode vallen vogels vaker een roofvogel of uil lastig dan daarbuiten. Mobben gebeurt meestal door groepen vogels, soms van verschillende soorten, maar incidenteel door één ouderpaar.

2.2.5. Zoogdieren

Algemeen neemt men aan dat de eerste zoogdieren in de evolutie solitair leefden, onder andere omdat de meest primitieve monotrematen, buideldieren en insectenetters nu solitair leven (Wilson 1975, p. 224). Ook de meest primitieve roofdieren en primaten leven solitair (Pérez-Barberia e.a. 2007).

Moeders met kinderen

De meest basale relatie bij alle zoogdieren is de relatie tussen een moeder en haar kinderen. Het overleven van de kinderen hangt af van het gedrag en het overleven van de moeder. *"Zelfs bij zogenaamd solitaire soorten, die alleen sociaal gedrag vertonen bij de paring en de moederzorg, zien we verregaande en vrij langdurige interacties tussen de moeder en haar nakomelingen."* (E.O. Wilson 1975, p. 220). Bij sommige soorten houden de moeders hun pasgeboren kind continu bij zich, maar bij andere soorten laten de moeders hun baby's achter op een verborgen plek, en keren regelmatig terug om ze te voeden. De relatie tussen moeder en kind is ongelijk. De moeder bevoordeelt haar eigen kinderen selectief, terwijl de kinderen voedsel en bescherming van hun moeder ontvangen, en in dit opzicht hun moeder als individu selectief 'benadelen', maar wel het verspreiden van haar allelen bevorderen. Als de kinderen zelfstandig geworden zijn, zijn de opties dat de nakomelingen bij de moeder blijven, of vertrekken, of dat vooral de zonen of dochters vertrekken. Dit heeft grote invloed op de relaties binnen de groep.

Groepen bij roofdieren

Ik bespreek hier kort de groepen bij roofdieren, en in sectie 3 uitgebreid bij primaten. Bij de 'hogere' primaten leven bijna alle soorten in groepsverband, terwijl er bij de roofdieren grote verschillen tussen groepen zijn. Alle beerachtigen leven solitair, terwijl alle hondachtigen in groepen leven. Men neemt aan dat het erfelijk* is dat de hondachtigen in groepen leven,

en dat dit ontstaan is, doordat jagen in groepen evolutionair voordelig was (Pérez-Barberia e.a. 2007). Dat lijkt plausibel, maar bij grote onderzoeken in de USA aan wolven (1 – 18 jagers) en in Afrika aan wilde honden (3 - 20 jagers) bleek dat de hoeveelheid gevangen prooi in kg per jager nauwelijks samenhang met de grootte van de troep (Creel en Creel 1995, Mech en Boitani 2003). Wel slaagden grotere troepen wolven erin om een grote prooi (zoals bizon of eland) te vangen. Alle katachtigen leven solitair, met één opmerkelijke uitzondering: de leeuw. Jachtpogingen van leeuwinnen zijn vaker succesvol als de groep leeuwinnen (van 1 – 7 jagers) groter is (Stander en Albon 1993), al tonen de figuren dat bij grotere groepen - tegen de verwachting in - de jachtbuit in kg per jager afnam. Een groep leeuwinnen kan zelfs een jonge of verzwakte olifant neerleggen. We moeten het belang van jagen in groepen niet overdrijven: er zijn veel roofdieren die succesvol solitair jagen op een grote prooi: bijvoorbeeld tijgers, luipaarden, jachtluipaarden en jaguars.

Groepen bij walvissen

Verscheidene soorten walvissen leven in groepen. Er is een opmerkelijk patroon bij potvissen. In de Stille Zuidzee leven vrouwtjes potvissen in stabiele groepjes van gemiddeld 11 dieren met hun nakomelingen (Whitehead e.a. 2012). Gedurende enkele dagen trekken zulke groepjes op met wisselende gelijkaardige groepjes. In de Stille Zuidzee behoren die groepjes tot clans van duizenden potvissen met overeenkomstig gedrag en een eigen dialect. De gedragsverschillen tussen deze clans komen door leren tot stand: het zijn 'culturele clans' (Whitehead en Rendell 2014). In de Stille Zuidzee komt het voor dat groepen van tientallen orka's een groepje potvissen aanvallen. Een potvis is 10 – 15 maal zwaarder dan een orka, maar de tactiek van de orka's is dat ze alsmar in groepjes van 3 – 5 individuen een potvis aanvallen, verwonden en zich terugtrekken, zodat ze uiteindelijk een verzwakte potvis kunnen eten (Pitman e.a. 2001). Bij zo'n aanval kunnen groepjes potvissen uit dezelfde clan te hulp schieten, zodat ze door hun grote aantal de orka's verdrijven (Whitehead e.a. 2012). In de Atlantische Oceaan lijken dergelijke aanvallen van orka's op potvissen niet voor te komen. Dat zou verklaren dat potvissen in de Atlantische Oceaan geen culturele clans vormen.

3. Sociaal en seksueel gedrag bij niet-menselijke primaten

3.1. Een stamboom van primaten-gemeenschappen

Figuur 3 geeft een stamboom van primaten met daarin codes voor de levenswijze (deels ontleend aan Shultz e.a. 2011). De meest oorspronkelijke primaten leefden waarschijnlijk solitair, zoals nu nog veel halfapen. De afzonderlijke varianten worden hieronder besproken.

3.2. Alleen-levende primaten

Solitair levende halfapen

Solitair leven komt voor bij halfapen. Alle lori's en verscheidene lemuren, zoals de dwergmaki en het vingerdier leven solitair. Alle lori's en sommige lemuren zijn nachtdieren. Men vermoedt dat het leven 's nachts relatief veilig was door de afwezigheid van nachtelijke predatoren, zodat leven in groepen toen geen extra veiligheid tegen roofdieren bood.

De 'solitaire' orang-oetangs

De orang-oetang is de enige mensaap die vrij solitair leeft. Men neemt aan dat de gemeenschappelijke voorouder van orang-oetangs en gorilla's in haremverband leefden juist zoals de huidige gorilla's. Dat vermoedt men omdat bij orang-oetangs de mannetjes veel groter zijn dan de vrouwtjes, en dat is het patroon van dieren die in harems leven. Men neemt aan dat de voorouders van de orang-oetangs na de afsplitsing van de lijn naar gorilla en chimpansee (15 Mya), een episode van voedsel-schaarste hebben doorgemaakt, waardoor ze verspreid moesten leven (Harrison en Chivers 2007). Volwassen orang-oetang mannetjes komen in twee varianten voor.

- Volledig uitgegroeide mannetjes zijn tweemaal zo zwaar (meer dan 90 kg) als vrouwtjes. Op een leeftijd van 12 – 14 jaar kunnen zij volledig uitgegroeide wangflappen ('*flanged*') en een grote keelzak hebben, terwijl hun lichaamsgewicht blijft toenemen (Leigh en Shea 1995). (Dat noem ik 'grote mannetjes'.) Zij hebben grote territoria van verscheidene km². Ze brullen langdurig (1 – 4 minuten) onafgebroken als signaal voor andere mannetjes en vrouwtjes.
- Daarnaast komt een andere variant van volwassen mannetjes voor: kleinere mannetjes zonder wangflappen ('*unflanged*'); deze werden tot 1982 ten onrechte aangezien voor vrouwtjes of onvolwassen mannetjes. (Dat noem ik 'kleine mannetjes'.) De aanwezigheid van een mannetje met wang-

flappen remt de ontwikkeling van de andere mannetjes, zodat deze geen wangflappen en keelzak ontwikkelen en tijdelijk ophouden met groeien. Zij kunnen tot de leeftijd van 30 jaar of ouder in deze *unflanged* toestand blijven.

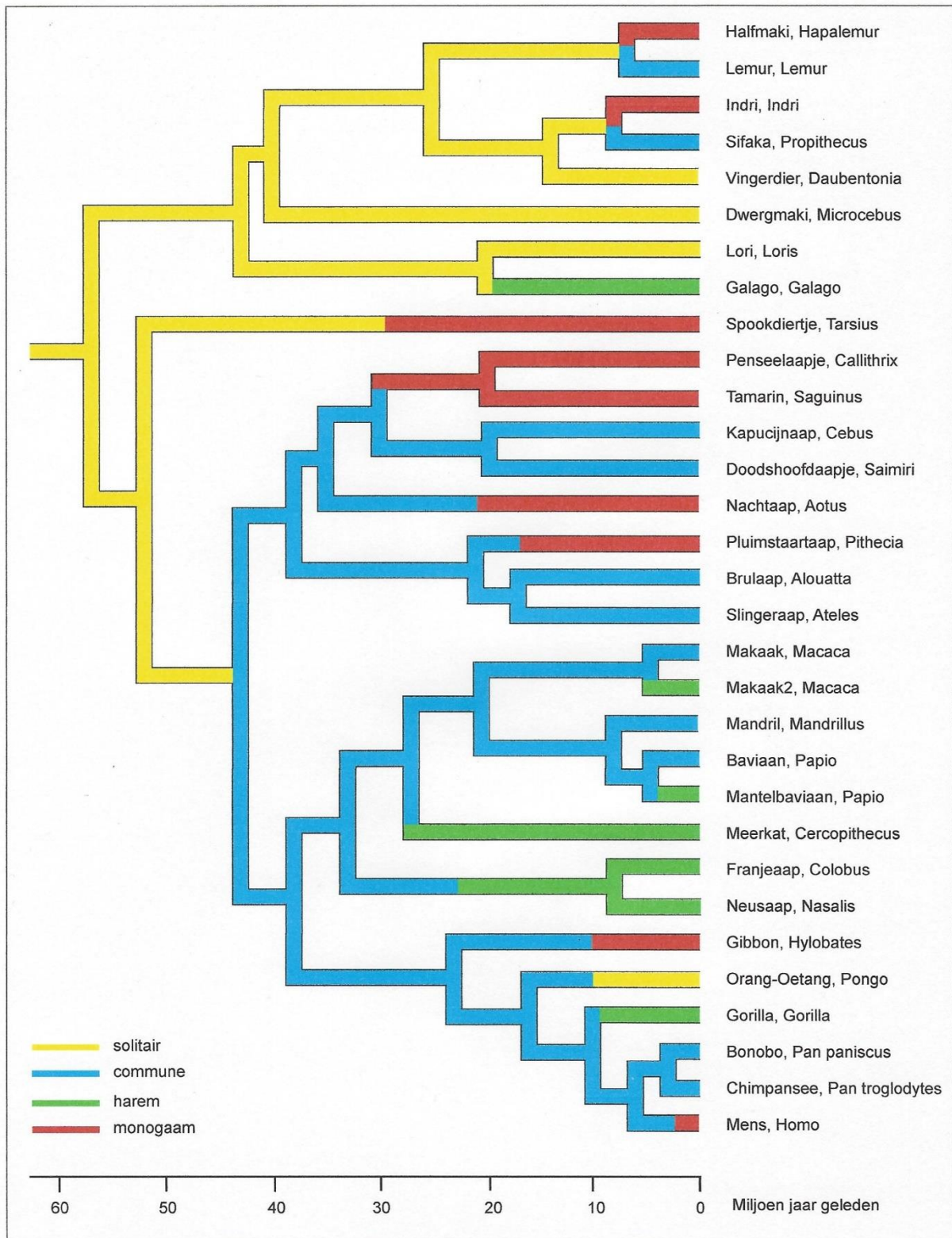
Grote mannetjes tolereren geen andere grote mannetjes in hun territorium, maar wel kleine mannetjes. Kleine mannetjes hebben geen territorium. Sommige kleine mannetjes verblijven jarenlang in hetzelfde gebied, en andere zwerven. De vrouwtjes hebben kleinere territoria; de territoria van 2 – 4 vrouwtjes overlappen met het territorium van één groot mannetje. Vrouwtjes prefereren copulaties met het dominante grote mannetje, en niet met andere grote of kleine mannetjes (Knott en Kahlenberg 2007). Maar die andere mannetjes dringen zich op en dwingen vrouwtjes vaak tot paren. Meer dan 90% van de paringen door kleine mannetjes was afgedwongen (Maggioncalda en Sapolsky 2002). Als een groot mannetje een copulatie door een klein mannetje waarneemt, verstoort hij deze, maar doordat zijn leefgebied zo groot is, zal hij veel copulaties niet opmerken. Er zijn dus twee voortplantingsstrategieën: de dominante grote mannetjes roepen en wachten, terwijl de andere mannetjes sluipen en verkrachten (Harrison en Chivers 2007). Beide strategieën hebben succes: ongeveer de helft van de baby's was door grote mannetjes verwekt en de rest door kleine mannetjes (Utami e.a. 2002). Maar doordat er meer kleine dan grote mannetjes zijn, heeft een groot mannetje toch meer voortplantings-succes.

3.3. Communes

(*multi-male/multi-female* groepen)

Groepen en verwantschap bij primaten

Vermoedelijk ontstonden tussen 74 en 52 Mya primaten die niet meer 's nachts maar overdag actief waren. Voorheen hielden ze zich overdag schuil voor roofdinosauriërs maar die stierven 65 Mya uit. De eerste primaten leefden vermoedelijk solitair. Later gingen primaten in sociale groepen van verscheidene mannetjes en verscheidene vrouwtjes (communes) leven. Zo'n gemeenschap van verscheidene mannetjes en vrouwtjes kon ontstaan als de kinderen de moeder niet meer verlieten. Nu leven bij veel soorten apen en mensapen de volwassen mannetjes en vrouwtjes in communes (figuur 3). De mannetjes en vrouwtjes paren met leden van de gemeenschap, en weinig of niet met leden van andere gemeenschappen. Wie met wie paart, hangt af van de dominantie van mannetjes, de wilskracht van



Figuur 3. Vereenvoudigde stamboom van enkele primaten met daarin codes voor sociale systemen (gebaseerd op ideeën van Shultz e.a. 2011). Ik heb ervoor gekozen om enkele bekende, relevante soorten te tonen, en niet alle soorten, zoals Shultz e.a. (2011). De overgangen tussen systemen zijn ongetwijfeld geleidelijk en de tijdstippen daarvan zijn betrekkelijk speculatief. Er zijn redenen om het spookdiertje en de mens als 'monogaam' te labelen, en de orang-oetang als 'solitair'.

vrouwtjes, en van hun individuele voorkeur. Dit patroon zien we bijvoorbeeld bij chimpansees, bonobo's, makaken, brulapen, slingerapen, kapucijnerapen en doodshoofdaapjes. Bij sommige soorten hebben communes een territorium, en andere soorten hebben een leefgebied met onduidelijke grenzen. De communes hebben 10 – 150 leden.

Vroeger dacht men dat de leden van een apengroep onderling verwant waren. Maar de verwantschap tussen leden van groepen is bij alle primaten complex. Dat komt omdat er overall verspreiding is: de jong-volwassen mannetjes of vrouwtjes verlaten hun geboortegroep, en sluiten zich aan bij een andere groep, en paren met leden van die groep.

Apen en mensapen zijn:

- matrilokaal (de dochters blijven in de gemeenschap van hun moeder), bijvoorbeeld bij de makaken, zodat in de groep veel vrouwtjes met elkaar verwant zijn: in de gemeenschap zijn er dan moeders, vaders, tantes, dochters en zussen;
- of patrilokaal (de zonen blijven in de gemeenschap van de vader), bijvoorbeeld bij chimpansees en bonobo's; in de groep zijn er dan moeders, vaders, ooms, zonen en broers.

3.3.1. Machtsverhoudingen

Concurrentie en rangorde

Succes in de evolutie hangt af van het succes in allerlei concurrentiesituaties. Er is competitie om (1) voedsel, en dus om (2) het gebied waar dat voedsel gewonnen kan worden, om (3) sekspartners, en om (4) veiligheid, dus om een goede schuilplaats of om sterke bondgenoten. In iedere populatie zijn er individuen die de competitie om voedsel, land, sekspartners en veiligheid vaak winnen, en individuen die deze competitie vaak verliezen. Hierdoor ontstaan hiërarchieën: één voor mannetjes en één voor vrouwtjes. Frequente winnaars komen hoog in de rangorde, en frequente verliezers laag. In hoofdstuk 4.3. toon ik dat mannetjes-apen hoog in de rangorde meer voortplantingssucces hebben; dat geldt minder voor de vrouwtjes. Jarenlang was er in de ethologie onevenredig veel aandacht voor competitie, agressie en rangorde. Maar apen hebben ook veel positief sociale interacties met elkaar en deze spelen een rol in de machtsverhoudingen (Sussman en Garber 2007). Er is verschil tussen soorten apen in de dominantie- of leiderschapsstijl (hoofdstuk 4.3.).

Coalities bij niet-menselijke primaten

Apen en mensapen van één gemeenschap hebben niet alleen relaties op basis van ver-

wantschap en dominantie, maar zij vormen ook coalities, allianties of bondgenootschappen binnen de gemeenschap (hoofdstuk 4.3.). Deze coalities worden onderhouden door onderling positief sociaal gedrag. Soms zijn dit coalities van verwante dieren, maar soms ook van niet-verwanten. Bij doodshoofdaapjes en kapucijnerapen komen allianties van vrouwtjes tegen mannetjes voor. Binnen een gemeenschap van apen komen ook negatieve relaties tussen individuen voor. Mannetjes doodshoofdaapjes vormen tijdens de voortplantings-tijd allerlei coalities, die met andere coalities strijden. De Waal (1982) beschreef in detail een coalitie van twee volwassen chimpanseemannen die de alfa-man versloeg (De Waal 1982).

3.3.2. Afzonderlijke apengroepen

Makaken

Er zijn 21 soorten makaken. Alle soorten leven in communes van 10 – 140 individuen (Melnick en Pearl 1987). Alle soorten makaken zijn matrilokaal, dus de opgroeiende dochters blijven in de groep, terwijl de opgroeiende zonen de groep verlaten. Dat heeft tot gevolg dat veel vrouwtjes in een groep verwant zijn. De volwassen vrouwtjes vormen een hiërarchie; de rangorde van de dochters hangt vooral af van de status van de moeders. Ook de volwassen mannetjes in een groep gedragen zich volgens een hiërarchie. De mannetjes zijn groter en sterker dan de vrouwtjes; alle makaken leven matrilokaal en patriarchaal. Er zijn grote verschillen in 'leiderschapsstijl' tussen de soorten makaken (hoofdstuk 4.3.). Pas-volwassen mannetjes verlaten hun geboortegroep en sluiten zich aan bij een andere gemeenschap; ze bezetten dan vaak eerst een middenpositie in de hiërarchie. Veel vrouwtjes maken contact met die nieuw-gekomen mannetjes (Takahata e.a. 1999, Soltis e.a. 2001). Bij makaken-mannetjes leidt een hoge positie in de rangorde tot groter voortplantingssucces. Mannetjes hoog in de rangorde vormden koppeltjes met vrouwtjes in hun vruchtbaarste periode. Maar als verscheidene vrouwtjes tegelijk hun vruchtbaarste periode hadden, konden ook lager geplaatste mannetjes nakomelingen verwekken. Van de mannetjes laag in de rangorde had 30% - 70% geen enkele nakomeling. Bij makaken zijn de verschillen in voortplantingssucces van de mannetjes groot, en afhankelijk van hun positie in de rangorde, maar bij vrouwtjes zijn de verschillen veel kleiner (hoofdstuk 4.3.). Resusapen behandelen leden van de eigen groep positiever dan leden van andere groepen (Mahajan e.a. 2011).

Bavianen

Meestal worden er 5 soorten bavianen onderscheiden. De mantelbaviaan wordt hieronder bij de harems besproken. De overige bavianen leven vaak in communes van enkele tientallen tot 200 individuen (Stammach 1987, Jolly 2007). Ook bavianen zijn matrilokaal en patriarchaal. De Kaapse baviaan vertoont waarschijnlijk het meest oorspronkelijke patroon: communes zoals bij de verwante makaken. In voedselrijke gebieden zijn er communes met verscheidene volwassen mannen, in schrale gebieden zijn de groepen kleiner met slechts één volwassen man (een harem). Bij gele bavianen en anubis-bavianen zijn de troepen complexer en groter (tot 200 individuen, Melnick en Pearl 1987). Afzonderlijke vrouwtjes hebben seks met veel mannetjes; er is sterke sperma-competitie. De mandril is verwant met bavianen. Bij mandrillen waren alle nakomelingen verwekt door bovenste 35% van mannetjes in de rangorde (Dixson e.a. 1993, Charpentier e.a. 2005).

Onze Wilde Neef de chimpansee

De chimpansee en de bonobo zijn de soorten die het meest met de mens verwant zijn: ze zijn nauwer met de mens verwant dan met de gorilla (figuur 3). Voor een bespreking van de evolutie van de mens zijn chimpansee en bonobo de meest relevante soorten. Toshisada Nishida (1968) heeft ontdekt dat chimpansees in gemeenschappen (*unit groups*) leven, en Jane Goodall (1973) heeft dat bevestigd; zij noemde dat '*communities*'. Chimpansees leven in groepen van 20 – 150 individuen: mannen, vrouwen, de kinderen van deze vrouwen en ook chimps die zich bij de groep gevoegd hebben. De leden van een gemeenschap kennen elkaar individueel. De leden van een gemeenschap zijn vijandig naar leden van andere gemeenschappen⁴. Iedere gemeenschap heeft zijn eigen territorium van 10 - 40 km², dat door de mannetjes verdedigd wordt. Chimpansees zijn vooral patrilokaal. Dat houdt in dat de mannetjes (in principe) hun leven lang in hun territorium blijven. Maar wanneer meisjes in een gemeenschap geslachtsrijp worden, verlaten ze meestal hun gemeenschap. Dit leidt ertoe dat mannen in een gemeenschap verblijven met hun moeder, vader, ooms, (half)broers, neven langs vaderszijde, en niet-geslachtsrijpe meisjes en jongens. Het leidt ertoe dat een volwassen, gemigreerde vrouw aanvankelijk in een gemeenschap leeft met niet-verwante individuen, maar later leeft ze daar met haar kinderen, waarvan de zoons weer in die

gemeenschap blijven. Een chimpansee-gemeenschap is ontstaan toen de meest recente gemeenschappelijke voorvader leefde. Dat kan men meten door het vergelijken van Y-chromosomen. Met deze methode zijn 8 chimpansee-gemeenschappen onderzocht. Die gemeenschappen bestonden gemiddeld 1070 jaar (!), met een grote spreiding van 125 tot 2625 jaar (Langergraber e.a. 2014). Er is dus een extreme continuïteit in de mannelijke lijn. Dat is veel langer dan de maximale leeftijd van een individu (64 jaar)⁵. Overdag vormen chimpansees van een gemeenschap kleine foerageer-groepjes (*parties*) van wisselende samenstelling, vaak van minder dan 6 individuen. Vooral de mannetjes nemen deel aan de groepjes. Dit noemt men een *fission/fusion*-structuur.

Mannetjes en vrouwtjes leven relatief afzonderlijk. Mannetjes chimpansees leven in een lineaire hiërarchie met de alfa aan de top. Veel mannen investeren om alfa te worden, maar op ieder moment is er slechts één alfa. De alfa-positie wordt slechts enkele jaren door hetzelfde individu bekleed, en in die periode verwekt hij de meest nakomelingen (Goodall 1986, Boesch en Boesch-Achermann 2000). Mannetjes-chimpansees sluiten wel coalities waardoor de positie van de coalitiepartners in de hiërarchie stijgt (de Waal 1982, Stumpf 2007). Zonen van dezelfde moeder werken vaak samen. De mannen zijn meestal in gezelschap van andere mannen van de eigen gemeenschap. De mannetjes zijn druk en luidruchtig. Voor de veiligheid is het belangrijk dat er voldoende volwassen mannen zijn die het territorium verdedigen, en dat het territorium gedurende het hele jaar voldoende voedsel levert voor alle leden van de gemeenschap. In een gemeenschap zijn er meer **vrouwtjes** dan mannetjes, waarschijnlijk doordat mannetjes door chimpansees van andere gemeenschappen gedood zijn. De vrouwtjes leiden met hun kinderen een meer teruggetrokken leven in het midden van het territorium (Pusey e.a. 1997, Wrangham en Smuts 1980, Williams e.a. 2002). De vrouwtjes hebben hun eigen hiërarchie. Bij vrouwtjes chimpansees wordt de hiërarchie zichtbaar bij voedselcompetitie en ontstaan er coalities tussen niet-verwante vrouwtjes. Vrouwtjes hoog in de rangorde leven langer, krijgen meer kinderen en hun kinderen overleven vaker (Stumpf 2007). Er is een band tussen een moeder en haar kinderen, vooral met zonen, die in de gemeenschap blijven. Een moeder hoog in de rangorde kan

⁴ Geweld binnen en tussen chimpanseegroepen wordt besproken in hoofdstuk 6.2.

⁵ Ter vergelijking: met dezelfde methode bestonden kleinschalige, patrilokale mensengemeenschappen 400 – 1000 jaar.

de positie van haar zoon bevorderen. Als het territorium groot is, verblijven de vrouwen in grotere groepjes en is het interval tussen geboortes korter (Williams e.a. 2004); voor vrouwen is het dus evolutionair gunstig om lid te zijn van een grote gemeenschap met een groot territorium. Bij chimpansees is de zorg voor de kinderen uitsluitend een vrouwenzaak. Er is voortdurend de dreiging dat hun baby's door mannetjes of vrouwtjes van de eigen soort gedood worden (hoofdstuk 6.2.).

Seksueel gedrag bij chimpansees

Bij chimpansees zijn de mannen zo sterk, zo dominant en zo agressief dat zij vooral het voortplantingsgedrag bepalen. Als een vrouwtje ovuleert, toont ze dat duidelijk door extreem opgezwollen schaamlippen ('roze konten'). Er zijn drie opties voor de mannen.

- **Polygynie:** bezitterig. De alfa domineert de voortplanting. (1) Hetzij de alfa probeert alle ovulerende vrouwtjes voor zich te houden door de concurrentie weg te jagen (Stumpf en Boesch 2005, Boesch e.a. 2006). Daardoor verwekt de alfa de meeste kinderen. Als er slechts 2 vrouwen gelijktijdig in oestrus waren, behield de alfa deze voor zichzelf. Maar als er meer dan 2 vrouwen gelijktijdig in oestrus waren, kon de alfa deze niet meer monopoliseren; dan verwekten ook lager staande mannen kinderen. Tijdens zijn leiderschapsperiode verwekt de alfa-man 30% - 50% van de baby's (Constable e.a. 2001, Vigilant e.a. 2001, Boesch e.a. 2006, Wroblewski e.a. 2009). (2) Het komt ook voor dat de alfa tolerant is en zijn bondgenoten toegang tot de ovulerende vrouwtjes gunt (Duffy e.a. 2007). Als een chimpanseevrouw in haar meest vruchtbare periode is, heeft ze meestal een voorkeur voor de mannetjes die hoog in de hiërarchie staan (Muller e.a. 2006).
- **Promiscue.** De mannetjes paren bij iedere gelegenheid met een vrouwtje in oestrus. Als een populair vrouwtje in oestrus was, en als de alfa haar niet kan of niet wil monopoliseren, kan het gebeuren dat allerlei mannetjes om beurten met haar paren, een *sexual party* (Goodall 1986). De paringen zijn snel (7 - 8 sec). Tijdens de tijd van de hoogste vruchtbaarheid zijn vrouwtjes-chimpansees kieskeuriger: ze namen meer seksuele initiatieven naar sommige mannetjes, en verzetten zich meer tegen andere (Stumpf en Boesch 2005).
- **Monogame koppeltjes.** Een mannetje dat lager in de hiërarchie staat, probeert incidenteel een vrouwtje in oestrus te verleiden of te dwingen om met hem een tijdelijk 'koppeltje' (*consort*) te vormen. Zij gaan

naar de periferie van het territorium en leven daar teruggetrokken. Ook vrouwtjes kunnen initiatief nemen om gedurende enkele dagen een koppeltje te vormen met een lager-geplaatst mannetje van haar keuze (Pusey e.a. 1997, Stumpf en Boesch 2005). Deze koppeltjes zijn in principe seksueel exclusieve relaties. Ze duren 3 - 50 dagen. Ook binnen koppeltjes is er geweld van de man tegen de vrouw. Als er koppeltjes waren gevormd, leidden deze er vaak toe dat het betrokken mannetje inderdaad het vrouwtje bevrucht had (Goodall 1986). Dan ging het mannetje later zijn nageslacht beschermen.

Hoe vaak ieder van deze opties voorkomt, hangt af van de groepsgrootte, en de grootte en de begroeiing van het territorium. In Gombe werden veel baby's uit tijdelijke koppeltjes geboren, maar in Taï juist weinig (Goodall 1986, Boesch en Boesch-Achermann 2000). Bij chimpansees worden bijna alle baby's verwekt door mannen van de gemeenschap. Verkrachtingen komen voor bij chimpansees, maar zijn zeldzaam. Geweld van mannetjes-chimpansees tegen vrouwtjes-chimpansees komt voor, zowel in haar vruchtbare als haar onvruchtbare periode. Mannetjes die relatief gewelddadig zijn tegen vrouwtjes in hun onvruchtbare fase, paarden vaker met hen in de vruchtbare fase en verwekten meer nakomelingen (Feldblum e.a, 2014).

Onze Sexy Nicht de bonobo

In veel opzichten lijkt het leven van bonobo's op het leven van chimpansees. Ook bonobo's leven in gemeenschappen met een territorium. Ook bonobo's brengen de dag door in *parties*. Ook bij bonobo's blijven de mannetjes hun leven lang in de groep bij hun moeder, terwijl de meisjes in de puberteit de groep verlaten en zich bij een andere groep aansluiten. Dan ontwikkelt ze eerst een relatie met een andere vrouw in de nieuwe gemeenschap (Stumpf 2007). Er is weinig competitie tussen de vrouwtjes. Het opvallendste verschil met de chimpansees is dat bij bonobo's coalities van vrouwtjes de baas zijn over afzonderlijke mannetjes, hoewel een individueel mannetje zwaarder en sterker is dan een vrouwtje. Ook bonobo's leven promiscue binnen de gemeenschap. Ze doen veel meer aan seks dan chimpansees, en wel in alle denkbare situaties, combinaties, standjes en variaties. De paringen zijn snel (12 - 15 sec). Bonobo-vrouwtjes hebben langere tijd de opgezwollen schaamlippen (14 - 20 dagen) dan hun vruchtbare periode duurt. Dat is een truc om langer aantrekkelijk te zijn. Bonobo's zijn minder vaak agressief dan chimpansees. Aanvankelijk be-

stond het beeld dat bonobo's veel seks bedreven, en niet agressief waren. Nu weten we beter: afhankelijk van de situatie kunnen bonobo-vrouwtjes agressief zijn. In een dreigende situatie beteugelen bonobovrouwtjes meestal het geweld van mannetjes door seks aan te bieden. Maar als dat niet lukt, kunnen ze gezamenlijk een mannetje behoorlijk te verwonden.

Waardoor kon deze situatie ontstaan? Waarschijnlijk leefde de gemeenschappelijke voorouder van chimpansees en bonobo's 6 Mya in patriarchale communes zoals de huidige chimpansees en veel andere apen. Het probleem voor de vrouwtjes was hoe hun baby's te beschermen tegen mannetjes die hun baby's bedreigden; dit hebben de bonobo-vrouwtjes op 2 manieren opgelost.

1. Bonobo-vrouwtjes paren met zeer veel mannetjes, zodat ieder mannetje de vader van iedere baby kan zijn; dat vermindert de kans op kindermoord.
2. Bovendien worden coalities gevormd door bonobo-vrouwtjes binnen de gemeenschap die door dispersie meestal niet-verwant zijn.

Daarmee slaagden ze erin hun nageslacht beter te beschermen. Bij bonobo's is kindermoord niet waargenomen (Furuichi e.a. 2011). In tegenstelling tot chimpansees vormen bonobo-vrouwtjes nauwelijks seksueel exclusieve koppeltjes met mannetje (Furuichi en Hashimoto 2002), zodat ze niet op één mannetje vertrouwen voor bescherming. Bij bonobo's is er wel een duidelijk alfa-mannetje, maar de hiërarchie voor de mannetjes onder hem is minder duidelijk. De meeste (> 80%) baby's waren door mannetjes uit de eigen gemeenschap verwekt, vooral door mannetjes hoog in de rangorde (Gerloff e.a. 1999). Verrassend genoeg, verwekten de alfa's bij bonobo's relatief meer kinderen dan bij chimpansees (Surbeck e.a. 2017); dit vergt verder onderzoek. Bij bonobo's zijn de mannetjes onderling minder agressief dan bij chimpansees. Bij bonobo's zijn er ongeveer evenveel mannetjes als vrouwtjes in een gemeenschap, dus bij bonobo's worden niet selectief mannetjes gedood, en bij chimpansees wel. De meeste verwondingen bij bonobomannetjes zijn het gevolg van stropers. Enkele bonobo's in het wild missen hun testes (de Waal en Lanting 1997), wat wijst op geweld tussen mannetjes. Immers bij chimpansees is het afbijten van de testes een frequent onderdeel van geweld tussen mannetjes (hoofdstuk 6.2.). In dierentuinen zijn de meeste verwondingen van bonobo-mannetjes veroorzaakt door de vrouwtjes (de Waal en Lanting 1997).

3.4. Polygyne harems (*one-male/multi-female* groepen)

Verscheidene primaten leven in polygyne harems, dat is in groepen van één man met meestal meer dan één vrouwtje, haar kinderen en soms nog enkele andere, half- of geheel volwassen mannetjes, (*one-male units*, OMU). Dit is bij verscheidene apensoorten het gebruikelijke patroon. Harems treffen we ook aan bij sommige meerkatten, franjeapen, neusapen en gorilla's. Bij dieren die in polygyne harems leven is het mannetje aanzienlijk groter dan het vrouwtje. Uit communes kunnen harems ontstaan als één alfa-man erin slaagt de andere mannen te verdrijven en de meeste vrouwtjes voor zich te houden. Dit is evolutionair voordelig voor deze alfa-man.

3.4.1. Afzonderlijke harems

Hoelmans

Veel hoelmans (langoeren) leven in harems. Bij hoelmans is ontdekt dat na machtsovername de nieuwe man – als normaal patroon – zuigelingen doodt en bij de vrouwtjes eigen nakomelingen verwekt (hoofdstuk 6.2.). Sommige hoelmans leven in harems, en andere in communes. In een harem werden alle kinderen verwekt door de leidende man. In communes verwekte de alfa gemiddeld 57% van de nakomelingen, terwijl 21% verwekt was door mannen buiten de gemeenschap. De man in een harem heeft gemiddeld meer voortplantingssucces dan een alfa in een commune (gemiddeld 6,8 vs. 2,3 nakomelingen, Launhardt e.a. 2001).

Gorilla's

Gorilla's leven in polygyne harems, in groepen van 1 - 3 volwassen mannen met 3 - 12 volwassen vrouwen en hun kinderen. Jonge mannetjes-gorilla's hebben een zwarte rug, maar bij het opgroeien worden de haren wit ('zilverrug'). In een harem kan er meer dan één zilverrug mannetje zijn, maar altijd is één mannetje duidelijk de baas, die kortweg 'de zilverrug' genoemd wordt. De zilverrug is wel 1,5 tot 2 maal zo zwaar als de vrouwtjes. Vooral de zilverrug paart met de vrouwtjes, en de andere mannetjes minder of niet. Een gorilla-harem trekt rond en heeft geen territorium. Het is moeilijk om de rangorde tussen de volwassen vrouwtjes vast te stellen. Meestal is er weinig of geen voedselcompetitie tussen vrouwtjes, en zijn er zo weinig conflicten dat onderzoekers de rangorde onder de vrouwtjes niet kunnen bepalen. Toch lijkt een rangorde onder vrouwtjes lang stabiel te zijn (Robbins 2007). Net-volwassen vrouwtjes verlaten de groep en

voegen zich bij een solitair mannetje of bij een andere groep. De meeste opgroeiende mannetjes verlaten de groep; zij leven hetzij alleen, of in een mannetjesgroepje, of trekken een tijd met een vrouwtje op. Bij gorilla's komt kindermoord voor: hetzij bij confrontatie tussen groepen of bij de machtswisseling binnen een groep (Fossey 1983). De zilverrug biedt enige bescherming tegen kindermoord. De zilverrug in een bestaande harem staat niet toe dat een mannetje zich bij hun groep aansluit. Incidenteel binden zilverruggen vrouwtjes uit een andere harem aan zich. Ernstige gevechten tussen zilverruggen komen voor, maar zijn relatief zeldzaam.

3.4.2. Gemeenschappen van harems

Als er contacten tussen afzonderlijke harems zijn, ontstaat een complexere gemeenschap, een *multilevel society* (Qi e.a. 2017).

Gouden stompneusapen

Gouden stompneusapen leven in grote gemeenschappen in China; iedere gemeenschap bestaat uit enkele harems. Bij de puberteit verlaten de jong-volwassen mannetjes en vrouwtjes de harem van hun geboorte. Binnen een harem zijn de vrouwtjes onderling verwant, zoals bleek uit DNA-testen (inteeltcoëfficiënt 0,0375, d.i. meer verwant dan achterneef/-achternicht). Soms migreerden vrouwtjes naar een harem waarin al vrouwelijke verwanten waren (Guo e.a. 2015).

Mantelbavianen

De sociale structuur is het meest complex bij mantelbavianen. De meeste mantelbavianen leven in harems van één volwassen mannetje met 1 - 10 volwassen vrouwtjes en hun kinderen. In een harem paart alleen de volwassen man; er is nauwelijks sperma-competitie. Deze harems zijn jarenlang stabiel, al komen migraties van de vrouwtjes voor (Kummer 1968). Verscheidene harems en alleenstaande mannetjes vormen een 'troep' (Kummer noemde dit een '*band*'). Een troep is een stabiele sociale eenheid: leden van een troep foerageren gezamenlijk, ze hebben bijna uitsluitend contacten met leden van de eigen troep, en ze slapen bij elkaar. Binnen een troep kunnen enkele harems een kleinere sub-eenheid vormen, een '*clan*'; de leden van een *clan* zijn waarschijnlijk nauw verwant. Bij mantelbavianen komen machtswisselingen minder vaak voor dan bij andere harems. Doordat ze in troepen leven, kunnen ze binnendringende mannetjes beter weerstaan. Verscheidene troepen kunnen tezamen een kudde vormen met honderden individuen ('*multitroup aggregation*', Kummer

noemde dit een '*troup*'). De harems en de troepen zijn wel sociale eenheden, in tegenstelling tot de kuddes. Een gelijkaardige structuur vinden we bij bruine of sfinxbavianen (Fischer e.a. 2017).

3.5. Monogamie (man/vrouw-koppels)

Sommige primatensoorten leven vooral monogaam. Monogame verbanden kunnen ontstaan uit communes of uit harems. Bij bavianen en makaken komen vriendschappen voor, die zouden kunnen evolueren tot monogame paartjes. Bij chimpansees komen koppeltjes voor; als beide partners langere tijd bij elkaar blijven, kan een relatie ontstaan die op monogamie lijkt. Bij de meeste monogame soorten komt ook overspel voor.

Monogame Amerikaans aapjes

In twee lijnen van Zuid-Amerikaanse aapjes zijn man/vrouw-koppels het dominante patroon geworden: bij de dwergaapjes en de pluimstaartapen. Gezien de stamboom van de primaten (figuur 3, Shultz e.a. 2011) is in deze lijnen monogamie 10 – 20 miljoen jaar geleden ontstaan. Als een paartje eenmaal gevormd is, blijven de partners vele jaren bij elkaar (Robinson e.a. 1987).

De monogame gibbons

Gibbons zijn de kleinste mensapen. Alle 12 gibbonsoorten leven monogaam. Er zijn meestal hechte kerngezinnen van een mannetje en een vrouwtje met 2 - 3 opgroeiende kinderen. Paartjes van de meeste gibbonsoorten zingen luide duetten; het evolutionaire voordeel van deze duetten is nog onduidelijk (Geissmann 1999, Clarke e.a. 2006). Gezien de stamboom van de primaten (figuur 3, Shultz e.a. 2011) is bij gibbons monogamie zo'n 10 miljoen jaar geleden ontstaan. Afwijkingen van het monogame patroon zijn waargenomen (Bartlett 2007). In ongeveer 10% van de gevallen, bestaat de groep uit 3 volwassen individuen, die wellicht allen aan de voortplanting deelnemen. Het komt voor dat een individu zijn partner verlaat. Ongeveer 9% van de copulaties betreft overspel. Overigens is het nog onduidelijk waardoor monogamie bij gibbons ontstaan is. De verspreiding van het voedsel, bescherming tegen roofdieren of tegen kindermoord, en de zorg voor de jongen spelen wellicht een rol (Leighton 1987, Reichard 2003, Bartlett 2007). Gibbonpaartjes leven onderling meestal vreedzaam. Vaak zijn er zo weinig conflicten dat onderzoekers niet kunnen bepalen of het mannetjes of het vrouwtje dominant is, of misschien zijn ze wel echt gelijk. Bij gibbons is geen kindermoord beschreven. Als de

zoons en dochters geslachtsrijp worden, zijn er verscheidene opties: (1) ze worden uit het territorium verjaagd door de ouder van hetzelfde geslacht, (2) ze verwerven een naburig territorium, vaak met hulp van hun ouders, (3) ze vertrekken en gaan zwerven, (4) of ze blijven langere tijd bij hun gezin (Tilson 1981, Bartlett 2007).

3.6. Algemene principes van voortplanting bij primaten

Hier bespreek ik kort de algemene principes van de voortplanting bij apen en mensapen. Inceest en incest bij mensen en andere dieren is het onderwerp van hoofdstuk 5.2.

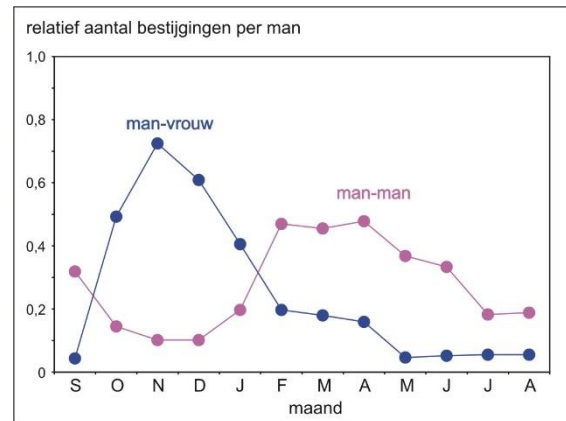
Seks als sociaal gedrag

Bij de meeste soorten zoogdieren komen paringen uitsluitend voor tijdens de vruchtbare periode van de vrouwtjes; vaak zijn paringen op andere tijden onmogelijk. Dat geldt niet voor primaten. Vrouwtjes apen hebben weliswaar vruchtbaarheidscycli, maar laten ook paringen toe buiten die periodes. Soms gebruiken vrouwtjes seks om steun van de alfa-man voor zich te winnen (de Waal e.a. 1976).

Seksueel gedrag heeft gevolgen voor de voortplanting, en voor de sociale relaties. Vooral bonobo-vrouwtjes gebruiken seks in allerlei sociale situaties. Dat geldt ook voor homoseksueel gedrag. Bij volwassen Japanse makaken waren er in de voortplantingstijd vooral man/vrouw-bestijgingen, maar daarbuiten meer man/man-bestijgingen dan man/vrouw-bestijgingen (figuur 4, Hanby 1972).

Vriendschap en vaderzorg

Bij sommige soorten ontstaat een paarband tussen sekspartners (Brumbaugh en Fraley 2006). Een paarband is 'een min of meer duurzame verbintenis tussen man en vrouw die langer duurt dan de copulatie tot nadat het nageslacht geboren is.' (Dit is identiek aan de definitie van 'huwelijk' door Westermarck 1891, p. 21 - 22). Daarnaast vertonen mannetjes en vrouwtjes bij makaken en bavianen gedrag dat we bij mensen 'vriendschap' noemen (hoofdstuk 4.3.). "Positieve associaties tussen volwassen mannen en vrouwen kunnen ook ontstaan buiten de voortplantingstijd. Zulke 'vriendschappen' blijken als beide partners veel bij elkaar zitten en elkaar veel vlooien." (Thierry 2007, p. 233). Kort na de bevalling gaan bavianenvrouwtjes vaak een 'vriendschap' aan met een volwassen, niet-verwant mannetje met wie ze rond de conceptie gepaard heeft. Het mannetje steunt het vrouwtje bij conflicten en hij verdedigt haar en haar kind (Palombit 2010). Als het vrouwtje later weer



Figuur 4. Vrouw-man en man-man bestijgingen bij Japanse makaken (gegevens van Hanby 1972).

vruchtbaar wordt, paart zij relatief vaak met 'haar vriend'. Bij makaken, bavianen en chimpansees komen koppeltjes voor tijdens de periode van de hoogste vruchtbaarheid van het vrouwtje.

Vaderzorg is gebruikelijk bij monogame soorten, maar ook bij veel andere apen soorten komt vaderzorg voor, onder andere het vlooien, het dragen van jongen bij migraties en het verdedigen van de nakomelingen (Buchan e.a. 2003, Brumbaugh en Fraley 2006).

Spermacompetitie

Bij sommige soorten primaten paren de vrouwtjes met één of weinig mannetjes: bij voorbeeld de monogame gibbons of de polygyne gorilla's. Er zijn ook soorten, zoals de chimpansee en bonobo, waarbij de vrouwtjes normaal met veel mannetjes uit hun gemeenschap paren (polyandrie). Ook solitaire vrouwtjes kunnen met verscheidene mannetjes paren. Ieder individueel mannetje heeft er evolutionair voordeel bij dat een eicel bevrucht wordt door zijn sperma en niet door het sperma van de ander. Dan is bij promiscue soorten niet alleen concurrentie tussen mannetjes bij de partnerkeuze, maar ook tijdens en na de paring: spermacompetitie. Bij primaten zijn de volgende methodes relevant:

1. de hoeveelheid sperma en het aantal spermacellen,
2. de kwaliteit van het sperma,
3. een paringsplug – bij sommige soorten klontert het sperma na enige tijd samen tot een prop in de vorm van de baarmoedermond en de wanden van de vagina, waardoor het eigen sperma vastgehouden wordt, en andermans sperma tegengehouden (Dixson 1998, p. 237);
4. de frequentie van het copuleren en ejaculeren.

Promiscue soorten vertonen sterke sperma-competitie. De mannetjes produceren veel sperma, zij copuleren en ejaculeren vaak, hun sperma vormt een paringsplug, en hun sperma blijft langer vitaal.

De biologische belangen van mannen en vrouwen

Bij primaten hebben mannetjes en vrouwtjes verschillende biologische belangen (Van Hoof en Van Schaik 1992).

Mannetjes kunnen hun voortplantingssucces vergroten door met veel vrouwtjes te paren, bij voorkeur in haar meest vruchtbare periode. Voor een mannetje zijn het belangrijkste: voldoende toegang tot vruchtbare vrouwtjes en ook nog voldoende goed voedsel voor zichzelf. Ook veiligheid voor zichzelf en zijn eigen nakomelingen is belangrijk.

Vrouwtjes kunnen het aantal geboortes niet vergroten door met veel mannetjes te paren. Voor een vrouwtje zijn het belangrijkste: voldoende goed voedsel voor zichzelf en haar kinderen, en veiligheid voor zichzelf en haar kinderen. Bij veiligheid moeten we niet alleen aan roofdieren denken, maar ook aan mannetjes of vrouwtjes van de eigen soort die kindermoord plegen. Vrouwtjes kunnen de overlevingskansen van hun kinderen vergroten door (1) krachtige mannetjes als bondgenoot/echtgenoot te kiezen, (2) verwarring te scheppen over het vaderschap door met veel mannetjes te paren – voor het overleven van de nakomelingen kan dit wel nuttig zijn, of (3) door coalities met andere vrouwtjes te vormen. Voor een vrouwtje is een geschikte seksuele partner tijdens haar vruchtbare periode ook belangrijk, maar daarvoor zijn er genoeg willige mannetjes.

Bij **monogame soorten** is het een biologisch belang voor mannetjes en vrouwtjes om hun partner voor zich alleen te behouden, als deze tenminste vruchtbaar is.

Ovulatie-signalering en vorming van koppeltjes

Bij sommige apensoorten etaleren de vrouwtjes hun vruchtbare periode. Rond de ovulatie zwellen de schaamlippen: dat zijn de grote roze konten die men in dierentuinen bij chimpansees en bavianen kan zien. Bij chimpansees duurt deze periode 10 dagen, en bij bonobo's 14 – 20 dagen (Nishida en Hiraiwa-Hasegawa 1987). Bij soorten waarbij de vrouwtjes geen speciale signalen hebben voor de ovulatie spreekt men van verborgen ovulatie, maar dat is een rare term, omdat de afwezigheid van speciale ovulatie-signalen de oorspronkelijke toestand is. Ovulatie-signalering is in de evolutie in verscheidene niet-verwante

groepen apen ontstaan (Dixson 1998, p. 213, Brumbaugh en Fraley 2006, p. 83). Als een vrouwtje 'te koop loopt' met haar vruchtbare periode, is de kans groot dat een mannetje hoog in de hiërarchie enige tijd een koppeltje met haar vormt en als enige met haar paart. Vooral de mannetjes hoog in de rangorde slagen erin een vruchtbaar vrouwtje te monopoliseren en concurrenten weg te jagen - met of zonder haar medewerking.

Afgedwongen seks

Afgedwongen seks (verkrachting) is bij de meeste primatensoorten zeldzaam. Bij de meeste soorten slagen de vrouwtjes erin opdringende mannetjes af te weren (Dixson 1998, p. 66 - 67). Alleen bij de orang-oetang zijn afgedwongen paringen frequent (zie boven). Bij de chimpansee en de mens is verkrachting zeldzamer; bij de bonobo is het niet waargenomen.

4. Voortplanting bij mensen

De drie voortplantingsopties van chimpansees komen ook bij mensen voor: monogamie, polygynie en promiscuïteit. Alleen zijn bij mensen koppeltjes (monogamie⁶) frequenter en duren deze langer (figuur 5).

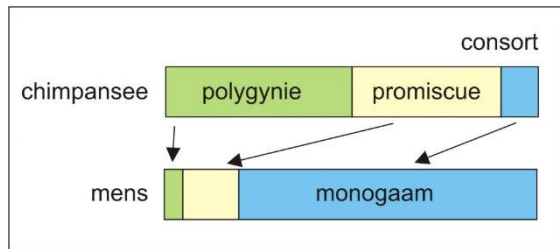
4.1. Varianten tussen verschillende volken

4.1.1. Het overwegend monogame patroon

Jagers/verzamelaars

Bij alle volken wordt het voortplantingsgedrag beïnvloed door culturele voorschriften. Men vermoedt dat de situatie bij jagers/verzamelaars het meest lijkt op het patroon bij de eerste mensen. Steeds was duidelijk welke mannen en welke vrouwen 'bij elkaar horen', ofwel er was een koppel dat door het volk wordt erkend. Bij gemeenschappen van jagers/verzamelaars komt het voor dat de leider meer dan één vrouw heeft, maar in het algemeen komt weinig polygynie voor (Walker e.a. 2011). Bij de meeste jager/verzamelaarsvolken werden de huwelijken gearrangeerd door de ouders of door de gemeenschap (Walker e.a. 2011).

⁶ Sommige mensen gebruiken het woord 'monogaam' als synoniem voor 'trouw'. Dat is ongelukkig. Er kan pas sprake zijn van overspel als er een (impliciete) afspraak voor seksuele exclusiviteit is (Reichard 2003). Een paarband (bij monogamie of polygynie) is juist een voorwaarde voor ontrouw.

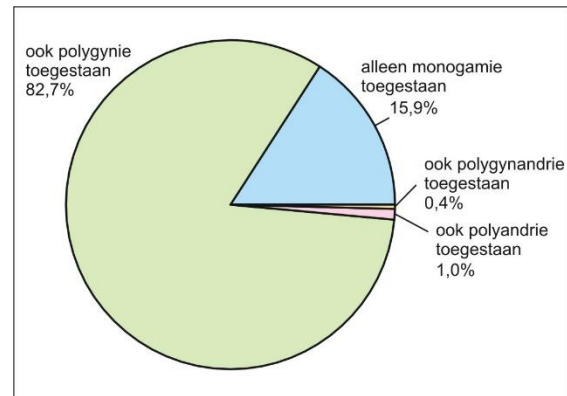


Figuur 5. Verschuiving van de voortplantingspatronen van mannen bij chimpansees (wat vermoedelijk het oorspronkelijke patroon was) naar het patroon bij mensen.

Erkende relaties bij allerlei volken

De mens is een monogame diersoort, juist zoals gibbons en de meeste vogels. Dit is een feitelijke en geen morele constatering. Overal ter wereld leeft 60% - 90% van de volwassenen in gezinnen van één man en één vrouw met hun kinderen (Ford en Beach 1951, p. 122, Murdock 1967, Eibl-Eibesfeldt 1989, Fisher 1995, 2006). Bovendien wordt ongeveer 95% van de kinderen door de officiële vader verwekt (zie onder). Voor individuen in allerlei culturen is het man/vrouw-koppel de meest voorkomende variant, hoewel in slechts in 16% van de culturen monogamie dwingend wordt opgelegd (figuur 6). Verreweg de meeste (83%) gemeenschappen staan polygynie⁷ toe. Maar alleen leiders, rijke mannen en goede jagers kunnen zich meer dan één vrouw permitteren. Als er in een samenleving meer vrouwen dan mannen zijn (bijvoorbeeld doordat mannen gesneuveld zijn), is polygynie frequenter – en in het belang van vrouwen en van de dominante mannen. Culturen met polyandrie zijn zeldzamer: in weinig culturen mag een vrouw meer dan één man hebben, en dan zijn de echtgenoten vaak broers. Bij twee volken waren alle voortplantingsverbanden toegestaan. Bij de Kaingang in het Amazonegebied waren de seksrelaties bekend in de groep. Bij de Kaingang leefde 60% van de stamleden in een paar van één man en één vrouw (figuur 7). Verder leefde 18% in een polygyn verband, 14% polyandrien en 8% polygynandrien (Ford en Beach 1951). De uiteindelijke voortplantingsverbanden bij de Kaingang zijn het resultaat van de belangen en mogelijkheden van vrouwen en mannen. De Kaingang leefden vaker in man/vrouw-koppels dan de heggemussen in Engeland (figuur 7).

⁷ In het dagelijkse spraakgebruik noemt men polygynie (veelwifverij) meestal polygamie, omdat men de andere variant van polygamie, openlijke polyandrie (veelmannerij), te onwaarschijnlijk vindt.



Figuur 6. Toegestane huwelijksverbanden bij allerlei volken (gegevens van Ford en Beach 1951).

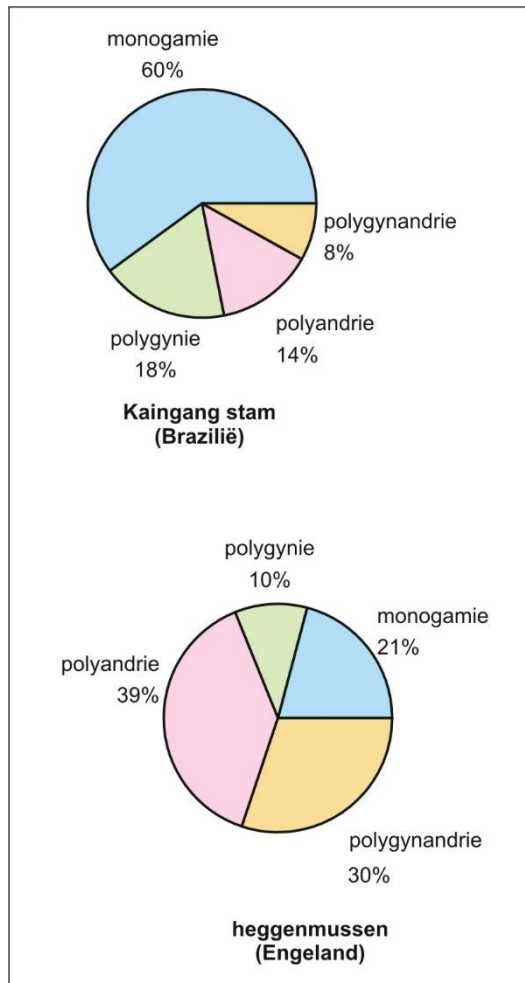
Bij de Mosuo in Zuidwest-China waren er geen erkende paarrelaties, maar de vrouwen mochten seks hebben met wie ze wilden, maar uitsluitend met stamgenoten (zie tekstkader "Het Mosuo-volk").

Gearrangeerde huwelijken

In veel samenlevingen spelen de ouders een rol in de partnerkeuze van hun zoons en dochters. In sommige culturen bepalen uitsluitend de ouders wie met wie trouwt: de bruiloft is dan vaak de eerste keer dat de echtelieden elkaar zien. In andere culturen kennen bruid en bruidegom elkaar al, en wordt met hun voorkeur rekening gehouden. In veel culturen met gearrangeerde huwelijken gaat men ervan uit dat 'de liefde wel zal komen'. Een 27-jarige Mormoonse vrouw zei na 10 jaar huwelijk: "Tijdens de eerste drie jaren van mijn huwelijk vond ik mijn man niet eens aardig, maar nu kan ik zeggen dat ik echt van hem houd." (Jankowiak en Allen 1995, p. 283). Dat lukt niet altijd. In Japan werden de echtelieden door de ouders gekozen, maar als het echt niet klikte, was dubbele zelfmoord van beide echtelieden de uitweg (*shinjū*). In sommige culturen met gearrangeerde huwelijken mag de man later met een extra vrouw van de eigen keuze trouwen (polygynie). Dat geeft vaak spanningen tussen de vrouwen.

Seriële monogamie is het westerse patroon

In Nederland leeft 80% van de volwassenen in hetero- of homoseksuele paren. Dat wil zeggen: ze hebben één partner van het andere of hetzelfde geslacht; hun sociale omgeving weet 'wie-bij-wie hoort', ze signaleren aan de buitenwereld dat ze bij elkaar horen (hand-in-hand lopen in het openbaar, trouwen, ringen),



Figuur 7. Voortplantingsverbanden bij de Kaingang (gegevens van Ford en Beach 1951) en bij heggenmussen (gegevens van Davies 1986).

en ze delen hun territorium (huis). Ze maken vaak bij de overheid bekend dat ze een relatie hebben, en dat gaat gepaard met rechten en plichten. In de 'vrije' westerse landen is het monogame huwelijk de enige toegestane huwelijksvorm. In 2001 is een man in Utah (USA) tot gevangenisstraf veroordeeld wegens veelwijverij.

Soms ontstaan er problemen tussen de partners. Dan is scheiding vaak het gevolg, hoewel de samenleving en de kerken echtscheiding ontmoedigen. Na een scheiding vormen beide ex-echtgenoten meestal weer nieuwe één-man-één-vrouw-koppels: d.i. seriële monogamie.

4.1.2. Polygynie

In sommige situaties kunnen mannen meer dan één vrouw 'hebben'. Ik noem enkele situaties.

- In het klassieke Rome gold officieel monogamie: Romeinse mannen mochten met slechts één vrouw getrouwd zijn. Maar seks met maîtresses en slavinnen was geaccepteerd, en het werd door de keizers op grote schaal bedreven (Betzig 2010).
- Binnen de Islam mogen gelovige mannen maximaal 4 vrouwen hebben, terwijl gelovige vrouwen slechts één man mogen hebben.
- Bij de meeste volken is polygynie toegestaan, maar toch kunnen alleen de 'beste' mannen zich meer dan een vrouw permitteren: stamhoofden, grote jagers e.d. (zie onder).
- Machtige heersers nemen vaak tientallen of honderden vrouwen. De sultans hadden tientallen of honderden vrouwen. Volgens de Joodse Tenach (het Christelijke Oude Testament) had koning Salomon 700 vrouwen en 300 concubines (1 Koningen 11: 1-3), maar dat lijkt een overschatting.
- De Tiwi is een volk op de eilanden ten noorden van Australië (Hewett e.a. 1988). Zij vormen een gerontocratie waarbij de groep van oude mannen de macht heeft. Hun systeem schrijft voor dat alle vrouwen getrouwd moeten zijn, maar niet dat alle mannen getrouwd moeten zijn. De oude mannen bepalen met wie de jonge vrouwen trouwen, en dat is dus met de oude mannen, die daarmee zeer veel vrouwen kunnen hebben. Jonge mannen hebben dus geen partner. Waarom komen de jonge mannen niet collectief in opstand tegen dit systeem? De jonge mannen hebben zeer langdurige initiatieriten van de leeftijd van 14 jaar tot ongeveer 25 jaar; die tijd leven ze grotendeels in afzondering in het oerwoud. Waarom komen de jonge vrouwen niet collectief in opstand tegen dit systeem? Maar opstand door jonge vrouwen is lastig, want door het systeem van initiatie zijn de mannen van 14 – 25 jaar voor de jonge vrouwen onzichtbaar.
- Uit DNA-onderzoek bleek dat 16 miljoen mannen in het gebied van het Mongoolse Rijk afstammen van één man die ongeveer 1000 jaar geleden geleefd heeft. Dzijngis Khan of zijn directe voorvaders zijn hiervoor de beste kandidaat (Zerjal 2003). Ook de stichters van de Ierse Uí Néill dynastie en van de Chinese Manchu dynastie hebben onevenredig veel traceerbare nakomelingen nagelaten (Batini en Jobling 2017).
- De Dogon is een volk in Mali (W.-Afrika). Bij hen is polygynie toegestaan: de feitelijke voortplantingsverbanden zijn monogamie en polygynie. Het voortplantingssucces is gemeten bij de Dogon als het aantal kin-

deren dat minstens 10 jaar oud werd. Mannen hadden het meeste succes als ze meerdere vrouwen hadden, en vrouwen hadden het meeste succes bij monogamie (Strassmann 2003).

4.1.3. Promiscuïteit – overspel

Promiscuïteit

Echte promiscuïteit komt in enkele varianten voor.

- In verscheidene communes geldt de afspraak van vrije seks, waarbij het vormen van paartjes of vaak seks hebben met dezelfde partner ontmoedigd wordt. Seksuele contacten horen 'one-night-stands' te blijven en geen relaties te worden.
- Sommige mensen zonder vaste relatie hebben seks met wisselende partners zonder verder een relatie met hen op te bouwen. Vooral beroemde personen, zoals vorsten en pop-musici, hebben hiervoor de mogelijkheden.
- Bij homoseksuele mannen komt veel promiscuïteit voor (Symons 1980).

Overspel

In alle culturen leven de meeste volwassenen in monogame verbanden die door de omgeving erkend worden. Maar: *"Het blijkt dat er zowel bij mannen als bij vrouwen een sterke neiging bestaat om andere sekspartners te zoeken. Dat gebeurt zelfs in samenlevingen waar dergelijke relaties als overspel worden beschouwd en zwaar bestraft."* (Ford en Beach 1951, p. 123-124). Seks en relaties – voor, naast en in plaats van het huwelijk - komen in alle samenlevingen voor. Maar samenlevingen oordelen heel verschillend over buitenechtelijke seks (Ford en Beach 1951, p. 111 - 116). De 'dubbele standaard' dat overspel van mannen eerder getolereerd wordt dan overspel van vrouwen, komt in veel culturen voor (Buss 2000). Sommige samenlevingen straffen overspel niet of mild; of men beschouwt overspel als een zaak van uitsluitend de betrokkenen. In andere culturen staat een zware straf op overspel. In veel Islamitische landen riskeren mannen en vooral vrouwen hun leven door seks buiten het huwelijk.

In de evolutie is strikte trouw riskant: je kunt immers een onvruchtbare partner treffen, of een partner met erfelijke ziektes, en strikte trouw sluit andere opties voor voortplanten uit. Daar staat tegenover dat overspel risico's met zich meebrengt: voor geslachtsziekten en voor geweld in relaties, inclusief doodslag (Buss 2000). Seksuele perikelen zijn een van de belangrijkste redenen voor doodslag bij de mens (Daly en Wilson 1988, 1996). *"Er zijn dus goe-*

de biologische redenen om overspel te plegen, en goede redenen om het stiekem te doen" (Van Dongen 1986). Naar schatting pleegt 15% - 50% van de gehuwden wel eens overspel (Buss 2000, Fisher 2006).

Gemiddeld bleek 5% van de kinderen niet verwekt te zijn door de echtgenoot van de moeder ('vaderlijke discrepantie'); dit cijfer varieert van 0,8% - 30%. Als mannen veel vertrouwen in hun vaderschap hadden, was 1,9% van de kinderen niettemin door een ander verwekt. Als mannen toch al twijfelden aan hun vaderschap, was bij 30% van de kinderen die twijfel terecht (Bellis e.a. 2005, Anderson 2006, overzicht van 35 publicaties vooral uit westerse landen).

4.2. DNA aanwijzingen voor relatieve monogamie

Op basis van overeenkomst in het DNA kan men de afstammingsgeschiedenis bestuderen voor individuele mensen en volken (hoofdstuk 2.2.). Bij de Yoruba uit West-Afrika was er per man met nageslacht 1,4 vrouw met nageslacht; in Europa was dit cijfer 1,3 en in Oost-Azië 1,1; in West-Afrika was de meeste polygynie (of overspel), en in Oost-Azië de minste (Labuda e.a. 2010). Op basis van de diversiteit in het Y-chromosoom concludeerden Dupanloup e.a. (2003) dat er in de evolutie van de mens 'pas recent' een verandering van overwegend polygynie naar overwegend monogamie plaatsgevonden heeft. Ze zijn niet expliciet wat ze bedoelen met 'recent', maar uit hun discussie volgt dat ze denken dat die 'recente overgang' tijdens de laatste 10 – 20 kya plaatsvond, gekoppeld aan culturele veranderingen. Ik heb hieronder echter verscheidene erfelijke*⁸ lichamelijke en psychische aanpassingen aan monogamie beschreven, maar er zijn veel generaties nodig om die aanpassingen in de genen vast te leggen. Ik schat dat monogamie tussen 1,8 en 0,4 Mya ontstaan is in de lijn van de mensen, samen met het ontstaan van taal (hoofdstuk 7.2.).

⁸ In dit boek noem ik een eigenschap 'erfelijk' wanneer dit door expliciet erfelijkheidsonderzoek is aangetoond, en erfelijk* (met een sterretje) als er indirecte aanwijzingen zijn voor een bijdrage van erfelijkheid, maar geen expliciet erfelijkheidsonderzoek (zie hoofdstuk 3.1.).

4.3. Lichamelijke aanpassingen aan monogamie bij de mensen

Lichamelijke verschillen tussen chimpansee en mens

Sinds 6 miljoen jaar is de evolutie van de mens en de chimpansee/bonobo gescheiden. In die tijd is de mens uiterlijk veranderd. Het lichaamsgewicht is met een factor 2 toegenomen en het hersengewicht met een factor 3. In die tijd zijn we rechtop gaan lopen en hebben we onze vacht grotendeels verloren.

De grootte van mannen en vrouwen

Bij de mens is de man gemiddeld 8% zwaarder dan de vrouw (seksueel; dimorfisme 1,08, Gaulin en Boster 1985). Bij een polygyne soort zoals de gorilla is fysieke kracht (en dus lichaamsgewicht) belangrijk om een harem te verwerven en te behouden. Bij deze soorten is er een sterke selectiedruk ten gunste van fysieke kracht van het mannetje; dus er komen sterke, grote mannen. Een dergelijke selectiedruk is er niet voor de vrouwtjes; dus de vrouwtjes worden niet extra groot. Dit is een algemeen patroon bij polygyne soorten: dat het mannetje groter is dan het vrouwtje (gorilla's, bizonen, leeuwen, zee-olifanten, hanen). Bij gorilla's is het seksueel dimorfisme 1,8, en bij chimpansees 1,25. Bij de monogame gibbons zijn de mannetjes en vrouwtjes even zwaar: Ook dit is een algemeen patroon bij monogame soorten, zowel bij apen als bij vogels. Bij de mens zijn mannen iets groter dan vrouwen, maar de verschillen zijn klein voor een mens-aap. Tussen volken varieert het seksueel dimorfisme tussen 1,04 en 1,1, maar dit correleert niet met het dominante voortplantingssysteem van die volken (Gaulin en Boster 1992).

De penis

Desmond Morris (1967) meende dat de mens de grootste penis van de mensapen heeft. Orang-oetangs en gorilla's hebben inderdaad kleine pikkes: in erectie respectievelijk 4 en 3 cm (Short 1979). Maar de penissen van chimps, bonobo's en mensen zijn in erectie gemiddeld ongeveer 15 cm lang (Dixson en Mundy 1994, Mondaini e.a. 2002). De gemiddelde vaginalengte is bij de mens 11 cm, maar bij chimpansees door de seksuele zwelling wel 17 cm (Dixson 1998). Er is wel een verschil in penisvorm. De penis van de mens is over zijn hele lengte gemiddeld 4 cm dik, terwijl de penissen van chimpansees en bonobo's dunner zijn en spits toelopen (verg. afbeeldingen in Dixson en Mundy 1994, en De Waal en Lanjing 1997). De dikke penis van de mens is waarschijnlijk een product van seksuele selec-

tie: de grote penis maakt indruk en is voor de vrouw aangenamer bij de paring⁹.

Copulatieduur en ejaculatie-frequentie

Er zijn grote verschillen in de copulatieduur tussen mensen en hun naaste verwanten. Bij de chimpansee duren de copulaties gemiddeld 7 – 8 sec, en bij de bonobo, 12 – 15 sec (Nishida en Hiraiwa-Hasegawa 1987). Bij mensen duren copulaties veel langer. De gemiddelde tijd tussen het moment dat de penis in de vagina kwam tot het moment van ejaculatie (gemeeten door de vrouw met een stopwatch), is 5 – 10 minuten (Waldinger e.a. 2005, Giuliano e.a. 2008), maar er is grote variatie: van minder dan 1 minuut tot langer dan 20 minuten (de standaard deviatie is even groot als het gemiddelde). Bij een ejaculatielijktijd van minder dan 1 of 2 minuten spreekt men van 'prematu- re ejaculatie'; dat is voor veel vrouwen onbevredigend. Een ejaculatielijktijd van meer dan 20 minuten kan overgaan in een ejaculatiestoornis. Vergeleken met chimpansees en bonobo's heeft de mens een lange ejaculatielatentie. Dat is in overeenstemming met een monogaam voortplantingspatroon, waarbij man en vrouw tijd en privacy hebben, en waarbij wederzijdse bevrediging wordt nagestreefd. De lange ejaculatielatentie van de mens is een lichamelijke aanpassing aan een monogaam leven. Helaas heb ik nog geen onderzoek gezien naar erfelijke invloeden op de ejaculatielatentie. Ook in de copulatie/ejaculatie-frequenties zijn er grote verschillen tussen mensen en mensapen: ongeveer 0,5 maal per dag bij de mens (afhankelijk van de duur van de relatie), 0,1 maal per dag bij de gibbon, 8 maal per dag bij de gorilla en 5 tot meer dan 10 maal per dag bij de chimpansee en de bonobo (Dixson 1998). Ook dat is in overeenstemming met monogamie bij gibbons en mensen.

Geringe spermacompetitie

Als vrouwen promiscue zijn, ontstaat er bij mannen selectiedruk voor spermacompetitie. Bij chimpansees en bonobo's paren de vrouwtjes met veel verschillende mannetjes. Bij deze soorten is er sterke spermacompetitie: de mannetjes hebben grote zaadballen (150 g, bij de mens 40 – 50 g) en laten bij de paring een paringsplug achter in de vagina. De mannetjes van gibbons, orang-oetangs, gorilla's en mensen hebben relatief kleine teelballen: bij deze soorten is er weinig spermacompetitie. De spermacellen van de chimpansee zijn beter uitgerust voor overleven en competitie dan de

⁹ Er is geen markt voor dildo's met de afmetingen van een bonobo-penis in erectie, ondanks de reputatie van de bonobo als vrouwvriendelijke, zeer seksuele mens-aap.



Figuur 8. Verschillen tussen chimpansees en mensen in de voorkeuren van mannen. De billen bij vrouwtjeschimpansees in ovulatie en bij een vrouw van de mens (beeld van Bea Stienstra).

spermacellen van de mens (Anderson e.a. 2007). Dit alles is in overeenstemming met het beeld dat bij de mens de gemiddelde vrouw in de vrij recente evolutionaire geschiedenis (zeg: de laatste miljoen jaar) betrekkelijk weinig ontrouw geweest is. Bij de mens waren de meeste vrouwen zo weinig ontrouw, dat de selectiedruk voor spermacompetitie kon verdwijnen. Al is er wel enige ‘vaderlijke discrepantie’ gemeld (zie boven). Een overblijfsel van spermacompetitie is de intense seks die een man met zijn vrouw heeft, als hij weet of vermoedt dat zij zojuist overspelig is geweest (Buss 2000, p. 216).

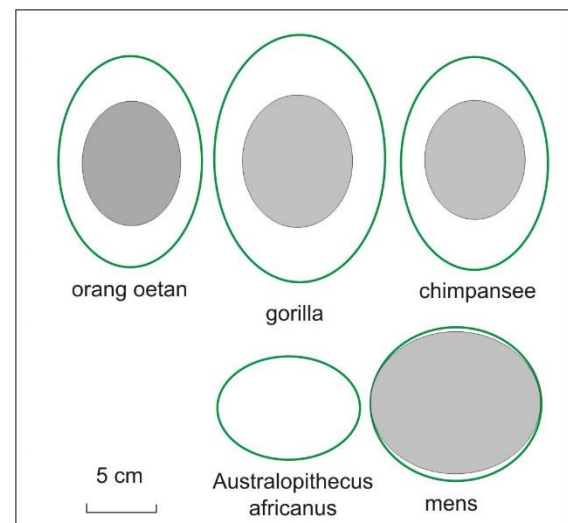
Ovulatiesignalering

Bij chimpansees en bonobo's heeft het vrouwtje opvallende signalen voor haar ovulatie: enorm opgezwollen roze schaamlippen (figuur 8). Mannetjes van deze soorten worden aangetrokken door deze roze konten. De mannetjes hoog in de rangorde behouden deze vrouwtjes voor zich alleen. En mannetjes lager in de rangorde proberen seksueel exclusieve koppeltjes met zulke vrouwtjes te vormen. Bij gibbons, orang-oetangs, gorilla's en mensen lopen de vrouwtjes niet te koop met hun vruchtbaarheid. Bij de voorouder van de mensapen waren er geen opvallende signalen voor de ovulatie. De voorouder van de chimpansee en bonobo heeft wel opvallende ovulatiesignalen ontwikkeld. Jong-volwassen vrouwtjes van chimpansees en bonobo's konden zich gemakkelijker bij een nieuwe groep aansluiten door bijzonder aantrekkelijk te zijn met hun roze kont. Voor de voormoeder van de

mens was het belangrijk om continu aantrekkelijk te zijn zodat ze de man langdurig aan zich bond; ook haar billen droegen daartoe bij.

Grote breinen – hulpeloze baby's

Mensen hebben erg grote breinen en grote hoofden. Het hoofd van baby's van mensapen past ruim door het bekken van de vrouwtjes, terwijl het babyhoofd bij de mens alleen met moeite het geboortekanaal kan passeren – en soms niet (figuur 9). Bij mensen is de bevalling vaak moeizaam en sterfte in het kraambed was een belangrijke doodsoorzaak voor vrouwen.



Figuur 9. De grootte van het geboortekanaal en het babyhoofd bij mensapen en de mens (gegevens van Leutenegger 1982).

Daardoor worden mensenbaby's geboren met een klein (onrijp) brein. Onder de primaten zijn de mensenbaby's uniek: zij zijn hulpeloos. Bij de mens is de zorg voor de kinderen aanzienlijk zwaarder en langduriger dan bij mensapen. Monogamie en vaderzorg verbeterden de kansen van die hulpeloze baby's. Een ouderpaar met kinderen kan de competitie winnen van alleenstaande moeders.

4.4. Psychische aanpassingen aan monogamie bij de mens

Deze sectie is een vreemd element in dit hoofdstuk. Overall was het principe dat ik me beperk tot uitspraken die door empirie en logica getoetst kunnen worden - dus uitspraken over gedrag. Dit hoofdstuk gaat primair over belevingen, en die zijn nu eenmaal niet toetsbaar. Ik denk dat bij de mens mannen en vrouwen erfelijk* verliefd en jaloers worden, en dat dit leidt tot monogamie. Ik heb besloten sectie 4.4. toch te schrijven: de lezer kan besluiten het over te slaan.

4.4.1. Verliefdheid

Is verliefdheid cultureel?

Vroeger meende men dat verliefdheid en romantische liefde een westerse uitvinding was uit de Romantiek (1780 - 1850) of van de hoofse ridderscultuur (1250 - 1500). Nu weten we dat in alle tijden en culturen verliefdheid voorkomt (zie onder, Jankowiak en Fischer 1992, Jankowiak 1995). Verliefdheid is het begin van een relatie, of het einde van de vorige relatie. Bij mensen duikt telkens weer verliefdheid op, ook bij mensen met een redelijk bevredigende relatie (Glass en Wright 1985), en ook in situaties waarin de formele afspraken anders zijn, zoals in arts-patiënt relatie, tussen leraar en leerling, in de prostitutie en bij opnames van pornofilms. Er is waarschijnlijk grote variatie tussen individuen in de intensiteit, de frequentie en de duur van de verliefdheid, maar dit is nog niet wetenschappelijk onderzocht. Iedere samenleving moet omgaan met de seksuele verlangens en verliefdheden van haar leden, terwijl seksueel gedrag en verliefdheden kunnen leiden tot ongewenste zwangerschappen, tot verzet tegen de ouders, tot het verbreken van bestaande relaties of huwelijken, tot relaties met leden van een vijandige groep, of tot onvoldoende zorg voor de kinderen. Seksuele perikelen zijn een belangrijke reden voor moord en doodslag. Sommige samenlevingen zijn zeer strikt met strenge straffen voor overtreding, terwijl andere samenlevingen toleranter zijn (zie boven).

Wat is romantische liefde?

Dorothy Tennov (1979) heeft de eerste moderne, systematische verhandeling over romantische liefde geschreven. Tennov beschrijft verliefdheid uitsluitend in termen van beleving en niet in termen van gedrag. Zij introduceerde een nieuw woord '*limerence*', wat ongeveer hetzelfde is als verliefdheid. Tennov onderscheidde 13 componenten in '*limerence*', die als beleving benoemd worden, en voor de meeste mensen zouden gelden (zie ook Harris 1995).

1. Obsessief denken aan één persoon.
 2. Acuut verlangen dat de gevoelens beantwoord worden en verlangen naar volledige samensmelting (wat dat ook moge betekenen).
 3. Emotionele afhankelijkheid.
 4. Onmogelijkheid om tegelijkertijd op meer dan één persoon verliefd te zijn.
 5. Levendige fantasieën dat de geliefde de liefde toch beantwoordt, in tijden van onbeantwoorde verliefdheid.
 6. Angst voor afwijzing en onhandige verlegenheid in de nabijheid van die ene persoon.
 7. Gevoelens worden intenser bij tegenslag.
 8. Het gedrag van die ene persoon interpreteren als blijk van wederkerig verlangen naar elkaar, en de neiging om neutraal gedrag van die ene persoon te interpreteren als verborgen passie.
 9. 'Hartenpijn' bij sterke onzekerheid.
 10. Het gevoel is zo intens dat het andere zorgen verdringt.
 11. Blijdschap als het zeker lijkt dat de gevoelens beantwoord worden.
 12. Idealiseren van die ene persoon.
 13. Seksueel verlangen naar die ene persoon.
- De meeste mensen kennen verliefdheid uit eigen ervaring: verliefdheid zou een universele eigenschap van de mens zijn (Tennov 1979, Fisher 1995, Buss 1988). Maar expliciet wordt gemeld dat niet alle mensen verliefd worden (Tennov 1979, Jankowiak en Fischer 1992). Tennov meldt expliciet dat verliefdheid op zich een normale, niet-pathologische toestand is, hoewel de intensiteit en de gevolgen ervan afwijkend kunnen zijn. Uit verliefdheid voor een 'burgermeisje' hebben verscheidene westerse vorsten de rechten op de troon opgegeven; de bekendste hiervan was koning Edward VIII van het U.K. in 1936.
- Is verliefdheid een uniek gevoel of een zeer sterke vorm van iemand aantrekkelijk vinden (Berscheid en Walster 1978, p. 152)? Volgens mij is verliefdheid een uniek gevoel, want:

1. verliefdheid is een krachtig gevoel met irrationele aspecten (zie boven); terwijl aantrekkelijk vinden sterk of zwak kan zijn en minder irrationeel is;
2. verliefdheid richt zich op slechts één persoon, terwijl het normaal is om meer mensen aantrekkelijk te vinden;
3. verliefdheid speelt een rol in de paarvorming; alleen bij monogame diersoorten kan verliefdheid voorafgaan aan de copulatie (Lorenz 1963, Wachtmeister en Enquist 2000);
4. hetero- en homoseksuele mensen worden bijna uitsluitend verliefd op mannen of op vrouwen, terwijl ze vrienden van beide seksen hebben.

Romantische liefde in oude geschriften

Verliefdheid komt al voor in de oudste literatuur. Het Gilgamesh-epos is een zeer oud verhaal, dat waarschijnlijk stamt uit ongeveer 2100 BCE. In het Gilgamesj-epos accepteren jonggeliefden niet dat de vorst (Gilgamesj) het recht op de eerste huwelijksnacht opeist. Er is een oud Egyptische verhaal van ongeveer 1100 BCE. over de twee kinderen van farao Merneptah: zoon Naneferkaptah en dochter Ahura¹⁰. Deze beiden wilden met elkaar trouwen, maar de farao wilden hen uithuwelijken aan de kinderen van generaals. De koningin steunde de keuze van haar kinderen: alleen een prinses is een waardig echtgenote voor een prins. De farao stemde in met de keuze van zijn kinderen: “... romantische liefde heeft de belangen van de familie verslagen om allianties met buitenstaanders veilig te stellen door huwelijken.” (Hopkins 1980, p. 346, Frandsen 2009, p. 49). De Ilias (ongeveer 750 BCE) gaat over verliefdheid en wrok: de held Achilles is woedend omdat zijn liefje Briseïs door de legeraanvoerder was ingepikt. Ook de Odyssee gaat over liefde en trouw: vooral de trouw van Penelope, de vrouw van Odysseus, maar het is ook het verhaal over de man die per sé naar zijn vrouw en zoon wil terugkeren – en onderweg verscheidene seksuele avontuurtjes heeft. Het is onbekend wanneer het Hooglied uit de Tenach (het Oude Testament) geschreven is; men denkt tussen de 8e en 3e eeuw BCE. Het Hooglied beschrijft de verliefdheid inclusief het erotisch verlangen tussen bruid en bruidegom. Sommigen interpreteren het Hooglied als een allegorie voor de Liefde van God voor het volk Israël. Maar allegorie of niet, de schrijver verwoordt verliefdheid, zoals we die nu kennen. De bruidegom eindigt met: “*Alles aan u is mooi, mijn vriendin, er is geen enkel gebrek aan u.*”

¹⁰ Deze gegevens stemmen niet overeen met historische beschrijvingen.

Fases van romantische liefde

Getuigenissen uit allerlei culturen spreken van de fases in romantische liefde:

- Een man uit de communistische Volksrepubliek China “*Het begin was vreselijk. Ik wist niet wat te doen. Ik vond mijn lief het mooiste meisje dat ik ooit gezien had, maar ik dacht niet dat ze me zou willen. Daar bleef ik maar over denken en piekeren. Toen vroeg ik haar of ze me nog een keer wilde zien. Ik was ervan overtuigd dat ze niet wilde, maar ze wilde wel. Ik was zo gelukkig. Dagen en dagen dacht ik aan niets anders dan hoeveel ik van haar hield.*” (Jankowiak 1995, p. 172).
 - Een vrouw uit de Volksrepubliek China: “*Nadat ik was voorgesteld, was ik niet teleurgesteld, maar ik was bang dat ik niet mooi genoeg was voor hem. Toen hij me enkel dagen niet bezocht, zonk ik in een diepe depressie die pas ophield toen hij me vroeg hem weer te zien. Na enkele ontmoetingen, trouwden we. Het was een heerlijke tijd. Alles was gemakkelijk en gelukkig. Hoewel ik tevreden ben met mijn huwelijk, zijn we nu wel drukker en afstandelijker.*” (Jankowiak 1995, p. 172)
 - Een !Kung vrouw Nisa: “*Als twee mensen samen komen, staan hun harten in vuur, en hun passie is erg groot. Na een poosje verkoelt het vuur, en zo blijft het dan. Ze blijven van elkaar houden, maar anders – warm en afhankelijk.*” (Fisher 2006, p. 99)
- Berscheid en Walster (1978) onderscheiden ‘romantische of gepassioneerde liefde’, en ‘kameraadschappelijke liefde’. Zij onderscheiden twee stadia van romantische liefde: (1) verlangen, en (2) het stadium van ‘beantwoorde liefde’. Ik onderscheid vier fases:
1. Een persoon wordt verliefd op een ander, zonder te weten of dit gevoel beantwoord wordt. Dit heet ‘romantisch verlangen’.
 2. Beide personen weten dat de verliefdheid wederzijds is. Deze fase heet ‘romantische passie’. Als de ouders of samenleving het toestaan, is er in deze fase veel seks. Er zijn grote verschillen tussen culturen of, hoe en waar men zijn verliefdheid mag tonen. De duur van deze fase is variabel, en hangt ook af van de komst van kinderen. Intense verliefdheid duurt meestal 1,5 – 3 jaar (Tennov 1979, Money 1980).
 3. Daarna komen beiden meestal in een rustigere fase van wederzijdse genegenheid en betrokkenheid, eventueel met kinderen. Dit kan zich in verschillende richtingen ontwikkelen. (1) De wederzijdse genegenheid blijft bestaan, tot een van beiden overlijdt (‘en ze leefden nog lang en gelukkig’). In het dagelijks spraakgebruik wordt dit wel kortweg

'liefde' genoemd; maar om verwarring te vermijden noem ik dit 'rijpe liefde'. (2) Een van de partners wordt verliefd op een derde, èn hij/zij geeft toe aan die verliefdheid, èn die verliefdheid wordt beantwoord. ('Een van beiden heeft een minnaar.'). Dat kan het einde zijn van de oorspronkelijke relatie, maar niet altijd. (3) Er ontstaat een fase van genegenheid en tolerantie met minder passie. (4) Er ontstaat een fase van sleur en onverschilligheid, die lang kan duren. (5) De gelieven krijgen een hekel aan elkaar, en gaan uit elkaar, of ruziën tot een van beiden overlijdt.

4. Tenslotte kan een man of vrouw het sterven van de partner liefdevol begeleiden.

In de Oneida commune (New York, 1848 – 1880) werd vrije seks gepropageerd, maar romantische liefde en seksuele exclusiviteit werd afgekeurd; toch stak ook daar verliefdheid en jaloezie de kop op (Carden 1969, p. 58-61). Berscheid en Walster (1978) omschrijven 'kameraadschappelijke liefde' als "*de affectie die we voelen voor hen met wie onze levens diep verweven zijn.*" Als iemand minstens enkele jaren een vaste partner heeft met positieve interacties en zonder (ontdekte) ontrouw, wordt dit hier 'rijpe liefde' genoemd. Ik ben niet gelukkig met het voorstel van Reis en Aron (2008, p. 85) om de begrippen romantische en rijpe liefde ook te gebruiken voor de relaties tussen verwanten en vrienden. Verliefdheid en rijpe liefde zijn unieke relaties die in alle onderzochte culturen voorkomen (Levine e.a. 1995). Fisher (1998) beschrijft het neurale en hormonaal systeem dat wellicht een rol speelt bij romantische passie.

'Just like the first time, I'm helpless again'

In de fase van romantisch verlangen, voordat men weet dat de verliefdheid beantwoord wordt, vinden we verrassend genoeg "*soms verlamme, maar altijd ongemakkelijke verlegenheid bij die speciale ander*" (Tennov 1979). Waarom zitten mensen zo in elkaar dat ze juist in die belangrijke situatie zo onhandig zijn? Bij beginnende verliefdheid moet men erop kunnen vertrouwen dat men niet bedrogen wordt. Bedrog is immers een strategie om een ander voor zich te winnen en in bed te krijgen (O'Sullivan 2008). Dit heet in de ethologie het probleem van het geven van betrouwbare signalen (Wachtmeister en Enquist 2000): het uitzenden van betrouwbare signalen waarbij bedrog minder waarschijnlijk is. Juist die echte, onhandige verlegenheid, die nauwelijks nagebootst kan worden, is een teken van oprechtheid. Tegelijkertijd is het belangrijk dat men zijn verliefdheid niet voortijdig verraadt door eenduidig verliefd gedrag. Veel mensen

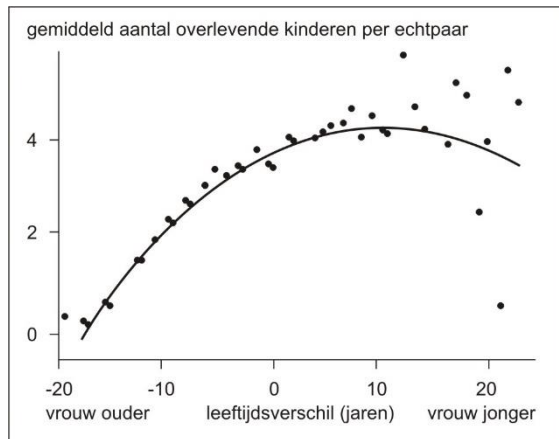
herkennen zich in de zin "Ik ben weer even hulpeloos als de eerste keer" uit het liedje '*The heat is on*'. Vermoedelijk geldt deze ontroerende onhandigheid niet voor iedereen. Ervaren rokkenjagers en nymfomanen hebben hier vast minder last van.

4.4.2. Jaloezie

Als mannen en vrouwen een vaste partner hebben, vinden ze het meestal verschrikkelijk als hun partner seksueel of emotioneel ontrouw is. Ook bij monogame diersoorten jagen mannetjes en vrouwtjes seksuele concurrenten weg. Buss (2000) meent dat deze jaloezie wortels in de evolutie heeft. In natuurlijke selectie is het aantal eigen nakomelingen dat men tot volwassenheid kan brengen, cruciaal. Er zijn consistente geslachtsverschillen in jaloezie: mannen vinden seksuele ontrouw erger dan emotionele ontrouw, terwijl het bij vrouwen precies omgekeerd is (Buss 2000, Okami en Shackelford 2001). Seksuele ontrouw van de vrouw is biologisch schadelijk voor de man, wanneer hij investeert in kinderen die niet van hem zijn. Emotionele ontrouw van de man kan biologisch schadelijk voor de vrouw zijn, wanneer hij middelen van bestaan afstaat aan andere vrouwen. Ook in gemeenschappen waar het polygyne huwelijk het godsdienstige ideaal is, zoals bij de Mormonen, worden gehuwde vrouwen toch jaloers als hun man een tweede vrouw neemt (Jankowiak en Allen 1995). Ook om een andere reden is jaloezie belangrijk: het is de belangrijkste reden voor moord en doodslag tussen partners (Daly en Wilson 1988, 1996). Jaloezie is een vervelende, pijnlijke emotie; jaloezie richt veel ellende aan. Daarom oordelen velen negatief over jaloezie, maar voor sommigen is jaloezie een teken van 'echte liefde'. Buss (2000) betoogt dat jaloers gedrag voor het bereiken van evolutionaire doelen even belangrijk is als verliefdheid en seks.

4.4.3. Mensenmannen hebben een voorkeur voor jongere vrouwen

Bij de mens hebben mannen een uitgesproken voorkeur voor jonge vrouwen. Dat lijkt een aanpassing aan de monogame leefwijze. Als een man een relatie start met een jonge vrouw, kan hij meer kinderen bij haar verwekken dan bij een relatie met een oudere vrouw. Bij de mens draagt trouwen met een jonge vrouw inderdaad bij tot voortplantingssucces voor de man. De Sami ('Lappen') in Finland leven monogaam, en buitenechtelijke seks wordt niet getolereerd; binnen huwelijken werden gemiddeld



Figuur 10. Het verband tussen het leeftijdsverschil tussen man en vrouw en het voortplantingssucces uitgedrukt als het aantal kinderen die tot 18 jaar overleefden bij de Sami ("Lappen") in Finland. Hier zijn de data van Helle e.a. (2008) overgenomen.

de meeste kinderen geboren als de man 10 jaar ouder was dan de vrouw (figuur 10, Helle e.a. 2008). Mannetjes van orang-oetans en chimpansees daarentegen wijzen pas-voorvrouwen af, die inderdaad in het begin minder voortplantingssucces hebben (Muller e.a. 2006, Knott en Kahlenberg 2007).

5. Groepen bij apen en mensen

5.1. Gemeenschappen bij apen en mensen

De maximale groeps grootte

Voor apen en mensen in kleinschalige gemeenschappen gelden beperkingen voor de maximale groeps grootte.

1. Hoeveel mensen/dieren kunnen gevoed worden door het groepsareaal?
2. Hoeveel tijd heeft een individu om sociale contacten te onderhouden met groepsleden?
3. Hoeveel cognitieve capaciteit heeft een individu om sociale contacten bij te houden?

Dunbar (1992) concludeerde dat voor primaten de grootte van de neocortex samenhangt met de groeps grootte. Hij extrapoleerde dat mensen sociale contacten kunnen onderhouden met maximaal 150 mensen; dat getal is een eigen leven gaan leiden als 'het aantal van Dunbar' (Dunbar 2010). Op dagelijkse basis hebben mensen contacten met een kleiner aantal. Overigens is het maximaal aantal individuen in gemeenschappen van makaken, bavianen, chimpansees en bonobo's ook rond de 150 (zie boven). Wellicht kunnen deze apen en mensapen met hun breinen relaties met

maximaal 150 verschillende groepsleden verwerken.

Bij jager/verzamelaars bevatten de lokale groepen (*bands*) gemiddeld 30 – 40 individuen, met uitschieters naar boven (Marlowe 2005). Bij primitieve land- en tuinbouwers zijn de dorpen groter: 200 – 400 individuen. Volgens Chagnon wordt de maximale grootte niet zozeer bepaald door voedselproductie. "Het lijkt erop dat er een bovengrens is aan de grootte van een groep die kan samenwerken op basis van verwantschap, afstamming en huwelijk". (Chagnon 1968, p. 73)

Sociale complexiteit

We hebben eerder gezien dat bij mantelbavianen de sociale basiseenheid de éénmansharem is, maar dat verscheidene harems samen een groep van hogere orde vormen, een 'troep', en dat verscheidene troepen samen een 'kudde' van honderden individuen vormen. De harems en troepen vormen wel sociale eenheden, maar de kuddes zijn eerder losse samenraapsels.

Bij de mens is de meest voorkomende sociale basiseenheid het gezin, maar ook bij de mens vormen verscheidene gezinnen een 'familie', en daar bovenop sociale organisaties van veel meer niveaus (Flannery 1972).

Er zijn verschillende beschrijvingen voor de ontwikkeling van een maatschappij (Swanson 1960, Flannery 1972, Keeley 1996, Johnson en Earle 1987, Roes en Raymond 2003, Moor e.a. 2007).

1. Gekoppeld aan groeps grootte en sociale geleding: men onderscheidt kerngezinnen, grootgezinnen, stammen, *chiefdoms* en staten.
2. Gekoppeld aan de verblijfplaats: familiegrond, dorp, stad, provincie, staat, verenigde staten.
3. Gekoppeld aan voedselwinning en technische vaardigheden: jagen/verzamelen, visserij, veehouderij, tuinbouw, landbouw, industrie, computertechnologie.
4. Gekoppeld aan het aantal hiërarchische groepen ('soevereine organisaties', Swanson 1960). Het kerngezin is de basisgroep. Groepen kunnen tezamen een supergroep van een hogere orde vormen. Hoe meer lagen van groepen een samenleving telt, hoe complexer de samenleving is.

Mensen en groepen mensen passen nu eenmaal niet in één schema; daardoor zijn er veel verschillende classificaties. Tabel 1 geeft een schematisch overzicht van de kenmerken van deze geledingen, grotendeels ontleend aan het schema van Flannery (1972), waarbij ik aan de onderkant het kerngezin heb toegevoegd, en aan de bovenkant de hyperpower (Chua 2007).

	Kerngezin	Grootgezin (band)	Stam (tribe)
Aantal individuen	Tot 20	20 - 50	Tot 1000-den
Basis groepsvorming	Gezin/huwelijk	Afstamming	Afstamming
Economie	Jagen/verzamelen, ruilhandel	Jagen/verzamelen, soms domesticatie van gewassen of dieren, ruilhandel	Vaak tuinbouw, landbouw, veeteelt, arbeidsdeling
Macht/leiding	Gezinshoofd	Wisselend leiderschap,	Soms stamhoofden
Sociale geleding	Echtpaar aan het hoofd	Families, zonder formele rang	Informele rang
Verdediging	Mannelijke gezinsleden	Mannen van de band	Gerekrueteerd uit mannen van de stam
Groepsgeweld, oorlog	Nauwelijks	Strooptocht (raid), kop-pensnellen, jachtwapens	Strooptocht (raid), kop-pensnellen, jachtwapens
Recht/rechtspraak	Onderling geregeld	Onderling geregeld	Raad van stamoudsten
Religie	Zeer zwak, soms voorouders	Zwak, voorouders, soms sjamaan	sjamaan Offers Magisch genezen

Tabel 3. Ideaaltypische eigenschappen van de afzonderlijke gemeenschappen bij mensen (vooral gebaseerd op gegevens van Flannery 1972). Let wel: het onderscheid tussen deze gemeenschappen is niet absoluut, en er zijn veel uitzonderingen

5.2. Ontstaan en splitsing van groepen

Welke natuurlijke groepen?

Er zijn grote, onoplosbare problemen om objectief groeps grenzen voor mensen of dieren vast te stellen, en te definiëren wie bij de groep hoort en wie niet (sectie 2.1., LeVine en Campbell 1972). Dat wordt extra complex, doordat individuen soms van groep wisselen. Maar als men bijvoorbeeld grensconflicten tussen groepen apen observeert of de interacties tussen gemeenschappen chimpansees, dan kan men bijna altijd een individu eenduidig tot de één of de andere gemeenschap rekenen. Dat geldt voor de langer bestaande gemeenschappen, maar niet voor wisselende groepjes en coalities binnen een gemeenschap.

Ontstaan

Bijna alle apen, mensapen en mensen leven in stabiele groepen. Baby's worden in een bestaande groep geboren. De jonge apen en mensen blijven de eerste jaren 'vanzelf' lid van hun gezin en van de groep van de moeder. Tot de puberteit blijven ze lid van die groep. Voor jonge dieren is het riskant om de moedergroep te verlaten.

Nieuwe adolescente mannetjes of vrouwtjes worden af en toe in de gemeenschap opgenomen; incidenteel verwisselen volwassen mannetjes of vrouwtjes van gemeenschap. De opname van nieuwe mannetjes of vrouwtjes is ingewikkeld, omdat de zittende mannetjes en

vrouwtjes in de groep hun eigen belangen hebben.

Splitsing

Bij apen en mensapen is er een soort-eigen patroon dat adolescente meisjes of jongens de groep verlaten. Dat gedrag vermindert de kans op inteelt. De jongens of meisjes gaan zwerfen en proberen zich bij een andere groep dan de moedergroep aan te sluiten.

Een andere variant bij apen, mensapen en mensen is dat een grote groep opsplijt in twee groepen. Dat is waargenomen bij chimpansees in Gombe en bij de Yanomamö. Een dergelijke opsplitsing is gebruikelijk bij politieke en religieuze groeperingen.

5.3. Groepssamenhang

Groepscohesie of *in-group* favoritisme ontstaan 'vanzelf'. Jonge kinderen nemen in het begin de normen en waarden van hun ouders en hun omgeving automatisch over. Maar in de puberteit gaan ze soms andere ideeën aanhangen.

Ethnocentrisme - *In-group* favoritisme

William Graham Sumner (1906) merkte op dat bij mensen iedere groep positief oordeelt over de eigen groep, en negatief over de andere groepen. De aanwezigheid van een gemeenschap (of *in-group*) veronderstelt ook de

Chieftdom	Natiestaat	Hyperpower
Tot 10.000 den	100.000 – den tot 1.000.000en	vele miljoenen
Afstamming en coalities	Gemeenschappelijk gebied	Coalitie van staten
Vaak tuinbouw, landbouw, veeteelt, bedrijven. Arbeidsdeling, gildes, herverdeling van goederen	Bedrijven, Gespecialiseerde werkers Handel in goederen en diensten	Multinationals, Wereldhandel in goederen en diensten
Erfelijke elite, opperhoofden	Elite, koning, Bureaucratie, Belastingen	Supranationale organen Belastingen
Begin van stratificatie	Stratificatie, sociale klassen	Stratificatie, sociale klassen
Ad hoc leger van bekwame krijgers	Politie, Staand leger, vaak dienstplicht	Politie, Supranationale coalities
Veldslagen (ritueel of dodelijk)	Oorlog, militaire hiërarchie, militaire training, speciale wapens	Wereldoorlog, of vaak oorlog in ver verwijderde gebieden
Gewoonterecht,	Geschreven wetten, Benoemde rechters	Supranationale wetten
Soms is de wereldlijke leider ook geestelijke leider. Soms zijn wereldlijke en geestelijke leider verschillende personen.	Staatsgodsdienst. Vaak religieus intolerant. Priesterklasse. Grote gebouwen voor religie. Offers.	Geen staatsgodsdienst Religieus tolerant Godsdienstvrijheid

Tabel 3 (vervolg)

aanwezigheid van andere gemeenschappen (of *out-groups*). In het algemeen bevoordelen leden van de *in-group* elkaar, en benadelen ze leden van de *out-group* (hoofdstuk 4.3.). Ook tussen mensengroepen waren er steeds tegenstellingen. *“Het geldt zowel voor de ruwe stammen als voor de beschaafde samenlevingen, dat ze moesten voortgaan met zelfverdediging tegen de buitenwereld en met interne samenwerking – antagonisme naar buiten en vriendschap naar binnen.”* (Spencer 1892, p. 322). De normen van de eigen groep zijn de normen waarmee men andere groepen beoordeelt. Dit noemde men ethnocentrisme¹¹ of *in-group* favoritisme. *“Een van de best-gedocumenteerde bevindingen in de sociale psychologie is dat mensen de neiging hebben om meer gunstige opvattingen en stereotypes te hebben over hun eigen groep en de leden daarvan, dan over een andere groep en diens leden. En mensen zijn geneigd meer economische en symbolische beloningen te geven aan leden van hun eigen groep dan van een andere groep. Dit alles-omvattende verschijnsel wordt ethnocentrisme genoemd, het wij-zij onderscheid, het in-group vooroordeel, in-group bevoordeling, of in-group/out-group differentiatie.”* (Rabbie 1992). Tabel 3 in hoofdstuk 4.3. geeft een overzicht van gedragingen t.o.v. de *in-group* en de *out-group* (LeVine en Campbell

1972). Mensen delen anderen onvermijdelijk in als leden van de *in-group* of van een *out-group*. *“Mensen zijn heel vindingrijk om minuscule verschillen te ontdekken op grond waarvan ze anderen kunnen verachten.”* (Pinker 1994, p. 242). Als mensen zichzelf en anderen categoriseren tot verschillende groepen, ontstaat discriminatie (Rabbie 1992).

In-group en out-group bij kinderen

Van kinderen van 3 - 4 jaar maakte 21% een egalitaire keuze naar de *in-group*, terwijl dat bij 7 - 8 jarigen toenam tot 60% (Fehr e.a. 2008). In dit opzicht is er een geslachtsverschil. Meisjes prefereren een gelijke verdeling met de *in-group* en met de *out-group*, terwijl jongens vooral leden van de *in-group* bevoordelen. Voor een onderzoek waren groepen gevormd uit kinderen van 11 jaar die elkaar niet kenden, op basis van toevallige criteria; die kinderen gingen snel de *in-group* bevoordelen en de *out-group* benadelen (Sherif e.a. 1961). Het bevoordelen van groepsgenoten komt algemeen voor bij mensen. Zo zeer dat in sommige situaties cliëntelisme een probleem is.

Gemeenschappen bij mensen

Bij kleinschalige, niet-westerse volken leven de gezinnen en families meestal bij elkaar. Vaak leven verscheidene families samen in een dorp. De leden van de gemeenschap zorgen voor voedsel, veiligheid en zorg voor de kinderen. Bij elkaar wonen leidt tot gemeenschappelijke

¹¹ Ik spreek liever algemeen over 'groepscentricisme', omdat lang niet altijd ras (ethnos) een basis is van groepsvorming.

belangen en dat leidt bij overvloed tot samenwerking, en bij schaarste tot concurrentie. Binnen groepen kan altruïstisch gedrag alleen blijven bestaan, wanneer voldoende groepsleden zelfzuchtig gedrag van anderen (bedrivers en klaplopers) afstraffen. “*Mensen zijn de meest samenwerkende soort op deze planeet, en de meest straffende. Dat is geen toeval.*” (Silk 2007). Modelstudies tonen dat onder externe bedreiging op basis van gen-centrische natuurlijke selectie parochiaal altruïsme waarschijnlijk wordt, d.i. bevoordelen van groepsleden en vijandigheid naar andere groepen (Choi en Bowles 2007). Externe dreiging is nodig om het ontstaan van altruïsme naar groepsleden te verklaren. In westerse landen krijgen misdadigers gevangenisstraffen; het verblijf in een gevangenis is duur voor de overheid/belastingbetaler, dus dat kunnen we beschouwen als ‘altruïstisch straffen’ door de samenleving.

Bij kleinschalige, niet-westerse volken is de maximale groeps grootte zo’n 150 mensen. Bij mensen – maar niet bij chimpansees – komen bondgenootschappen tussen gemeenschappen voor, die de veiligheid van de deelnemende groepen vergroten. Voor de veiligheid is het van levensbelang om tot een grote, machtige groep te behoren. In de loop van de geschiedenis hebben mensen steeds grotere combinaties van gemeenschappen gevormd tot stammen en *chiefdoms* (tabel 1). Uiteindelijk ontstonden gedurende minstens de laatste 10.000 jaar steeds grotere gemeenschappen tot natiestaten met miljoenen inwoners (Carneiro 1970, Flannery 1972, Johnson en Earle 1987). Erg grote groepen worden intern verbonden door religieuze en politieke opvattingen. Binnen een grote gemeenschap kunnen weer lokale subgroepen ontstaan die meer autonomie of zelfstandigheid opeisen, waardoor staten en *chiefdoms* uiteen kunnen vallen.

Subgroepen binnen een gemeenschap

Binnen een gemeenschap kunnen subgroepen ontstaan, die met elkaar in competitie leven. Zo gaan binnen een land bedrijven en sportclubs onderling concurrentie aan. In sommige gemeenschappen wordt slechts één religie of één politiek opvatting toegestaan. Inderdaad kunnen religieuze en politieke tegenstellingen leiden tot tweedracht en tot godsdienst- of burgeroorlogen. Het is in democratieën steeds mogelijk dat de politieke competitie uitmondt in geweld of burgeroorlog. Religie en politiek vormen bij uitstek de bindende én scheidende krachten binnen gemeenschappen (hoofdstuk 8.2.). Er zijn bij mensen ook subgroepen op basis van geslacht. Overigens stonden de grootste gemeenschappen (*superpowers*)

binnen hun gebied verschillende religieuze opvattingen toe (Chua 2007). Dat gold voor het Perzische rijk onder Cyrus de Grote (576 – 530 BCE), voor het Romeinse Rijk en voor de Nederlanden in de Gouden Eeuw (1602 – 1672). Mensen betrappen zichzelf erop dat ze partij kiezen voor hun eigen groep, of dat nu de voetbalclub uit hun woonplaats is, het bedrijf waarvoor ze werken, of zangers uit hun land bij een songfestival. Mensen kunnen de prestaties van hun eigen groep niet eerlijk beoordelen, en daarom mogen leden van de groep die deelneemt aan de competitie, niet als scheidsrechter of als jurylid optreden.

Een speciale situatie ontstaat als er binnen een grote gemeenschap of een natiestaat minderheden bestaan. Minderheden zijn groepen die in enig opzicht anders zijn dan de meerderheid van de grote gemeenschap. Minderheden kunnen bestaan op basis van religie, afstamming (‘ras’), land van herkomst (immigranten) of seksuele voorkeur. De leden van de meerderheidsgroep behandelen minderheden soms als *out-group*.

5.3. Evolutie van gemeenschappen

Ook bij apen komen tegenstellingen tussen gemeenschappen voor, vaak door concurrentie om hetzelfde territorium. Bij apen leidt concurrentie om territorium tussen gemeenschappen wel tot spectaculaire grensconflicten, maar zelden tot dodelijke slachtoffers. Resus- apen behandelen leden van de *in-group* positief, en leden van de *out-group* negatief (Mahajan e.a. 2011). Een voorkeur voor eigen groepsleden komt bij apen en mensen ‘vanzelf’, en hoeft niet afgedwongen te worden. Wellicht speelt ook voorkeur voor het bekende een rol (*mere exposure effect*, hoofdstuk 3.6., McAuliffe en Dunham 2016).

De gemeenschappelijke voorouder van mens, chimpansee en bonobo had waarschijnlijk een leefwijze en sociale structuur die leek op de communes van chimpansees en/of de harems van gorilla’s. De gemeenschappen van chimpansees bevatten 20 – 150 individuen; deze gemeenschappen hebben een groepsterritorium. Met DNA-onderzoek is aangetoond dat deze gemeenschappen gemiddeld 1000 jaar als gemeenschap blijven bestaan (Langergraber e.a. 2014); dat is veel langer dan de maximale levensverwachting van een individuele chimpansee van 64 jaar. Ze leven vooral van verzamelen en soms van jagen.

Tabel 2. Het verband tussen leefwijze en seksueel gedrag bij allerlei diersoorten.

Seksueel gedrag	Leefwijze		
	Solitair	In paren	In groepen
Promiscue (geen paarband)	orang-oetang, tijger, kat	-	haring, zalm
Polygynie (harem)	-	-	kip, fazant, baviaan, leeuw, zee-olifant, bizon, gorilla
Polyandrie	-	-	jacana, naakte molrat
Polygynandrie (commune)	-	-	Chimpansee, bonobo,
Monogamie (paarband)	alleen bij soorten die slechts één maal in hun leven paren (geen paarband)	ekster, koolmees, gibbon	Gans, dwergpapegaai, zwaan, keizerpinguïn, kauw, wolf, mens

Bij de mens waren er spectaculaire veranderingen: een groter brein, taal en veel meer cultuur. In groepsleven is er continuïteit tussen de gemeenschappen van chimpansees en kleine gemeenschappen van menselijke jager/verzamelaars. Vervolgens vormden verscheidene bands van 100 - 200 mensen grotere sociale eenheden, zoals dorpen en steden. Bij de Yanomamö vormen dorpen coalities om zich te beschermen tegen vijandige dorpen. Door taal en cultuur konden bij mensen grotere sociale eenheden ontstaan. Nog grotere sociale eenheden, zoals staten, konden volgens Carneiro (1970) alleen met dwang van boven bijeen gehouden worden.

6. De rol van erfelijkheid in seks en voortplanting

Voortplanting is essentieel in biologische evolutie, en biologische evolutie gaat alleen over eigenschappen die in enige mate erfelijk zijn. Een rol van erfelijkheid in voortplantingsprocessen ligt dan ook voor de hand.

6.1. Indirecte aanwijzingen voor erfelijke invloeden

Verschillen tussen diersoorten

Verschillende diersoorten vertonen verschillende, soort-eigen seksuele en sociale gedragingen (figuur 3, tabel 2). Iedereen gaat ervan uit dat deze soort-eigen gedragingen deels een erfelijke basis hebben. Het meest klassieke en best onderzochte voorbeeld van voortplanting bij zoogdieren komt van de Amerikaanse woelmuizen. De prairiewoelmuis is monogaam, terwijl de bergwoelmuis en de veldwoelmuis promiscue zijn (Young en Wang 2004). Dergelijke soortverschillen zijn erfelijk. De erfelijkheid en de neurochemie van deze verschillen worden nu onderzocht. Maar hoe deze soortver-

schillen overgeërfd worden, is nog niet duidelijk (Fink e.a. 2006). Of en in hoeverre dit relevant is voor het voortplantingssysteem van andere zoogdieren, is nog onduidelijk.

Verschillen tussen culturen?

Als een eigenschap in nagenoeg alle culturen voorkomt, is dat een zwakke aanwijzing dat deze eigenschap deels erfelijk is. In veel landen zijn er (vaak ongeschreven en impliciete) regels voor het seksueel gedrag.

Als ondanks culturele druk een eigenschap niet onderdrukt kan worden, vormt dat een aanwijzing voor een erfelijke component. Zo heeft men bijvoorbeeld ondanks draconische straffen seks buiten het huwelijk niet kunnen uitbannen.

Men heeft wel ten onrechte uit culturele uniformiteit geconcludeerd tot erfelijke invloeden. In alle culturen vond men bijvoorbeeld dat vrouwen seksueel meer terughoudend waren dan mannen. Men meende daarom dat dit verschil vooral erfelijk zou zijn (*the myth of the coy female*, Hrdy 1981), maar er was ongetwijfeld ook een cognitieve component, die voor alle culturen gold. Overal weten vrouwen dat ze ongewenst zwanger kunnen worden. Nu er goede voorbehoedsmiddelen zijn, hebben vrouwen het risico op ongewenste zwangerschappen grotendeels in eigen hand. Ik beschouw voorbehoedsmiddelen als een grote aanwinst, maar strikt genomen is dat een onnatuurlijke situatie (geen waarde-oordeel). Door de voorbehoedsmiddelen konden er vrijgevochten vrouwelijke rolmodellen komen, die op termijn *Sex and the city*, *The Penis Song*, *Desperate Housewives* en *Hou je bek en bef me* (Merol) mogelijk maakten. Vrouwen zijn van nature niet zo terughoudend, maar ze waren tot de komst van goede voorbehoedsmiddelen – soms - verstandig genoeg om ongewenste zwangerschappen te voorkomen.

Het Mosuo-volk

Het Mosuo-volk is een volk van zo'n 40.000 individuen in Zuidwest China, vlak bij de grens met Tibet. Zij noemen zichzelf de 'Na'. Zij leven van landbouw en veeteelt. De Mosuo leven in grootgezinnen in grote familiehuizen. Zij leven matrilineair: de zonen en dochters blijven wonen bij de familie van hun moeder (ook de volwassen mannen), en bezit erft over in de vrouwelijke lijn. De vrouwen beslissen over huiselijke zaken, en de mannen beslissen over politiek. (Het volk is dus niet matriarchaal.) Het komt voor dat een familie vrouwen of mannen van buiten 'adopteert' en hen als volwaardige familieleden beschouwt.

Dit volk is bijzonder, doordat zij geen geïnstitutionaliseerde huwelijken hebben (Walsh 2005, Stacey 2009). Er is een ceremonie waarin jongens en meisjes op de leeftijd van 12 – 14 jaar in hun systeem 'volwassen' worden. Daarna dragen mannen en vrouwen verschillende kleren, en de vrouwen krijgen een eigen slaapkamer. Het is uitsluitend de zaak van de vrouw met wie ze slaapt en met wie ze seks heeft; dat noemt men een *walking marriage*. Maar het volk is preuts: het is taboe om over seksuele partners of seksueel gedrag te praten. De vrouwen kunnen het initiatief nemen een man in haar kamer uit te nodigen, waar zij seks kunnen hebben. De man komt dan 's avonds in haar kamer en vertrek 's ochtends weer naar zijn familie. De ouders en de familie dienen zich hiermee niet te bemoeien. Mannen en vrouwen kunnen en mogen op één moment meerdere seksuele partners hebben – dat is een strikt persoonlijke zaak en het wordt niet besproken en niet maatschappelijk beoordeeld. Dan is het soms onbekend wie de vader van een kind is. De Mosuo-vrouwen mogen promiscue leven, maar de meeste Mosuo leven in een langdurig paarverband en wisselen niet vaak van partner. Mosuo-vrouwen kunnen gedurende meer dan 20 jaar een *walking marriage* met dezelfde man hebben. (Omdat spreken hierover taboe is, zijn er geen kwantitatieve gegevens hierover.) Bij de Mosuo is het de culturele norm dat de familie van een vrouw zorgt voor haar nakomelingen, en dat een man zorgt voor de nakomelingen in de familie van zijn moeder. Door dit systeem groeien kinderen op zonder hun vader maar met ooms, neven en broers aan moederszijde. Doordat de families van de moeders voor de kinderen zorgen, konden de *walking marriages* een cultureel en evolutionair stabiel systeem zijn, met de mogelijkheid van promiscuïteit op initiatief van de vrouw.

Volgens de overlevering is dit matrilineair systeem met *walking marriages* eeuwen geleden door de mannelijke adel aan de boeren opgelegd om de mannelijke boeren minder macht te geven en opstanden te voorkomen – dus door onderdrukkende mannen...

Bij vrouwen in het westen ontstond de mythe dat de Mosuo een matriarchaal aards paradijs zouden vormen voor vrije meisjes en vrouwen. Bij westerse en Chinese mannen ontstond de mythe dat de Mosuo een paradijs voor vrije seks zouden zijn. Er ontstond grootschalig toerisme dat het gesloten en preutse Mosuo-leven ontworchtte (Walsh 2005), maar wel veel welvaart bracht. Ook prostitutie door Mosuo- en andere vrouwen bloeide.

Monogamie en erfelijkheid

Monogamie kan niet erfelijk zijn, want het is een relatie. Toch zien we bij veel soorten (vooral bij vogels) dat het één-man-één-vrouw-koppel het soortgeen voortplantingspatroon is; dat wijst op een of andere erfelijke* basis voor monogamie. Het is bij monogame soorten erfelijk* dat individuen op een moment één partner van het andere geslacht kiezen (bij de mens 'verliefdheid') en dat ze seksuele rivalen weggagen (bij de mens 'jaloezie'). Als individuen van beide geslachten dit gedrag vertonen, en als er ongeveer even veel mannen als vrouwen zijn, zijn man/vrouw-koppels het voorspelbare gevolg. Of een individu na paarvorming trouw blijft, hangt mede af van erfelijkheid, de persoonlijkheid, de gelegenheid tot overspel, de verstandhouding en het voortplantingssucces van het paar.

Lichamelijke aanpassingen aan monogamie

Vergeleken met mensapen zien we in allerlei opzichten dat de mens aangepast is aan een

monogame levenswijze. Dat zien we aan het geringe seksueel dimorfisme bij de mens, maar we zien het ook aan de dikke penis, de kleine ballen, de langdurige copulaties, de relatief lage ejaculatiefrequentie en het ontbreken van spermacompetitie. Dit alles zijn erfelijke* lichamelijke aanpassingen aan een leefwijze in man/vrouw-koppels.

Psychische aanpassingen aan monogamie

Psychische aanpassingen aan monogamie bij de mens zijn algemeen.

- **Verliefdheid** komt in alle culturen voor en is niet uit te bannen. Er zijn weinig verschillen in het voorkomen van verliefdheid tussen volkeren (Fisher 2004). Wel zijn er grote verschillen tussen culturen of en hoe en wanneer met verliefdheid mag uiten. Verliefdheid is niet uit te bannen; dat is een aanwijzing dat er een erfelijke component bij verliefdheid is. Ik heb geen gericht onderzoek gevonden naar erfelijke bijdragen tot verliefdheid.

- **Jaloezie** steekt iedere keer de kop weer op – tegen alle afspraken en eventueel groepsdruk in. *“Omdat jaloezie en ontrouw bij alle volken voorkomen ... heeft iedere cultuur methodes voorgeschreven over hoe hiermee om te gaan.”* (Buss 2000 p. 187). *“We zullen jaloezie niet kunnen elimineren, gezien de diepe wortels van deze gevaarlijke passie. Dat zou alleen kunnen als ontrouw of verlating helemaal nooit voorkwam.”* (Buss 2000, p. 183). Het mislukken van de ‘open huwelijken’ uit de 60er en 70er jaren toonde dat jaloezie niet uitgebannen kan worden uit de levens van geliefden (Buss 2000, p. 221). Dat is een aanwijzing dat er een erfelijke component bij jaloezie is. De meeste mannen vinden seksuele ontrouw van hun vrouw erger dan emotionele ontrouw, terwijl dit voor de meeste vrouwen omgekeerd is (Buss 2000). Men vermoedt dat dit geslachtsverschil deels een erfelijke basis heeft. Ik heb geen gericht onderzoek gevonden naar erfelijke bijdragen tot jaloezie.
- Mannetjes bij orang-oetangs, chimpansees en bonobo's geven een voorkeur aan rijpe, ervaren vrouwen boven jonge vrouwen (Muller e.a. 2006 Knott en Kahlenberg 2007). Bij de mens hebben mannen echter een **voorkeur voor jonge vrouwen**: bij de mens prefereren jonge en oudere mannen jongere partners (Buss 1989). Dan is er een langere periode dat ze bij die vrouwen kinderen kunnen verwekken. Ik vermoed dat die voorkeuren erfelijke* componenten hebben, maar dat is nog niet onderzocht. Het is boeiend te onderzoeken of vrouwen bij de mens een voorkeur hebben voor oudere of jonge mannen. Jonge vrouwen (22 - 23 jaar) prefereren oudere partners (Buss 1989). Het is de vraag of dit ook voor oudere vrouwen geldt.

6.2. Erfelijkheidsonderzoek

Met GWAS zijn enkele genen gevonden die een rol spelen bij het ontstaan van de menopauze en bij seksuele disfunctie bij vrouwen (Burri e.a. 2012, Perry e.a. 2013).

Heritabiliteit en voortplantingsgedrag

In alle aspecten van seksualiteit speelt erfelijkheid een kleine tot grote rol. In biologische eigenschappen, zoals de leeftijd van de eerste menstruatie en van de menopauze, is de heritabiliteit middelgroot (0,44 – 0,51, Kirk e.a. 2001, Mustanski e.a. 2007). Ten onrechte

denken sommigen dat de grootte van heritabiliteit onafhankelijk van de omgeving is. Maar in de formule van de heritabiliteit zit ook de bijdrage van de omgeving. Zo zien we dat de heritabiliteit voor vrouwen in het al dan niet krijgen van kinderen in Denemarken voor de demografische transitie (1940) groot is (0,70), en na de demografische transitie middelgroot (0,45, Kohler e.a. 1999).

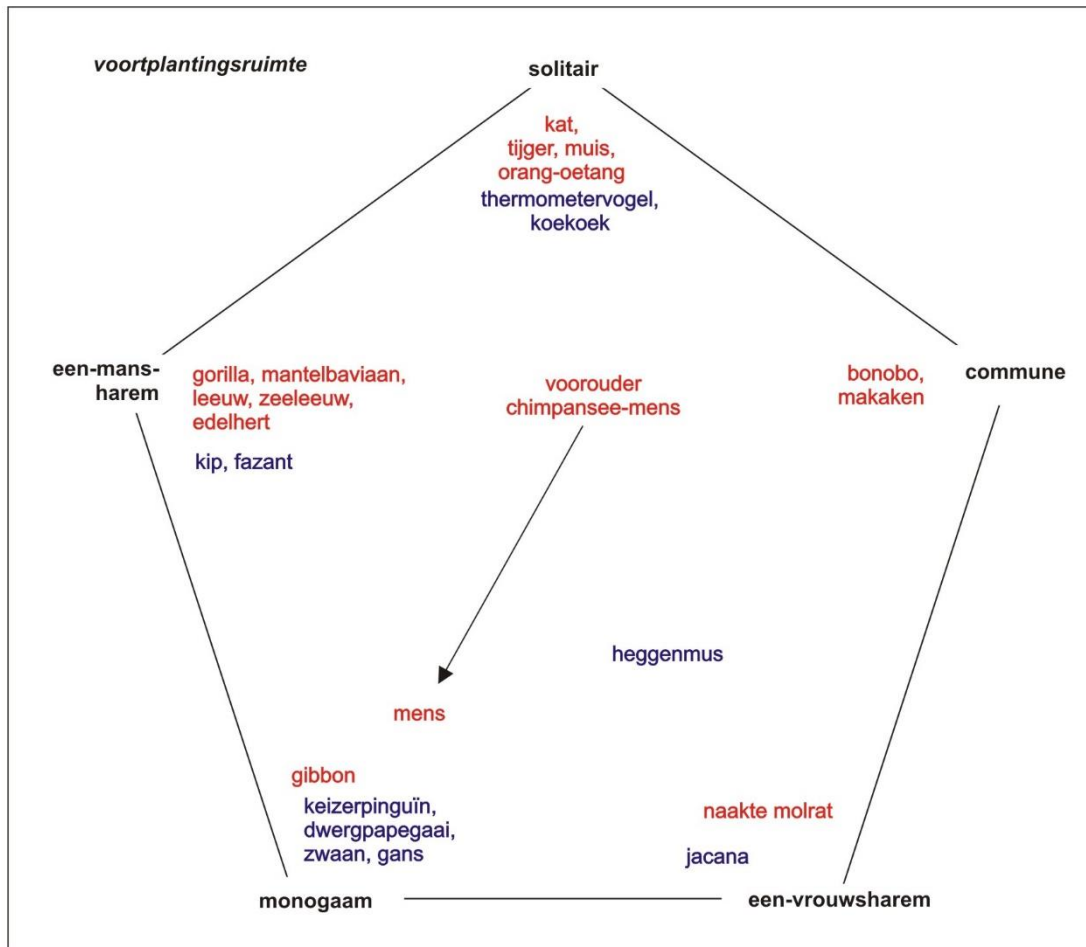
In Darwinistische evolutie is het aantal nakomelingen dat men krijgt, een belangrijke parameter. Voor vrouwen is het aantal kinderen in middelgrote mate erfelijk: de heritabiliteit varieert van 0,38 – 0,42 (Kohler e.a. 1999). Voor mannen heeft erfelijkheid een kleine invloed op het aantal kinderen (heritabiliteit 0,17, Kohler e.a. 1999).

Voor het ontstaan van monogamie bij de mens zijn speciaal ontrouw, het aantal relaties en de duur van de relaties belangrijk. Het aantal seksuele partners is voor mannen en vrouwen deels afhankelijk van de cultuur: mag men met meer dan een persoon trouwen, en wordt seks buiten het huwelijk bestraft? Het aantal seksuele partners is ook deels afhankelijk van erfelijkheid: de heritabiliteit hiervan is in het westen middelgroot (0,38 – 0,42 bij vrouwen, en 0,55 bij mannen, Cherkas e.a. 2004, Mustanski e.a. 2007). Tot nu toe hebben alleen Cherkas e.a. (2004) ontrouw onderzocht, en wel alleen bij vrouwen (in de UK). Van deze groep rapporteerde ongeveer 22% dat ze ooit hun partner ontrouw geweest zijn; hierin was de heritabiliteit middelgroot (0,41). Eerder hebben we gezien dat het aantal seksuele partners en de frequentie van ontrouw gekoppeld is aan persoonlijkheid; ook dit is in zekere mate erfelijk (hoofdstuk 3.4.).

7. Scenario's: de evolutie van sociaal en seksueel gedrag

'Het' voortplantingssysteem van diersoorten

Van iedere diersoort kan men formuleren wat het meest voorkomende voortplantingssysteem is. Bij sommige soorten voldoen alle individuen aan één systeem. Bijvoorbeeld alle keizerpinguïns zijn monogaam, en alle tijgers solitair en promiscue. Gorilla-mannen hebben een harem, behalve die mannen die geen of slechts één vrouw hebben bemachtigd. Bij heggenmussen komen allerlei voortplantingsverbanden voor. Ook bij primaten komen polygynie, promiscuïteit en monogamie voor.



Figuur 11. De 'voortplantingsruimte': het dominante voortplantingspatroon voor enkele soorten vogels (blauw) en zoogdieren (rood). De evolutie van voortplantingsgedrag kan weergegeven worden als een traject in deze ruimte.

Natuurlijke selectie werkt alleen als er binnen een populatie of binnen een soort variatie is, en als die eigenschap deels erfelijk is. De evolutie van voortplantingsgedrag kan men grafisch uitbeelden als een wandeling in de 'voortplantingsruimte' (figuur 11).

Groepsleven bij primaten

Primaten leven zo'n 52 miljoen jaar in groepen, en dit groepsleven is een stabiele eigenschap van primaten gebleven (Shultz e.a. 2011). Er zijn voorlopig wel speculaties, maar nog geen empirisch gesteunde hypothesen waardoor primaten in groepen leven, en in welke groepsvarianten. Voor apen en mensen geldt: vooral mannen met een positie hoog in de rangorde krijgen meer kinderen, en meer van hun kinderen overleven (zie hoofdstuk 4.3.).

Kindermoord

Bij veel soorten apen komt kindermoord voor als gedrag dat evolutionair nuttig is voor de dader (hoofdstuk 6.2.). Kindermoord kwam in

de evolutie voor, lang voordat mensapen ontstaan waren. De zorg voor de kinderen is voor gorilla's, chimpansees en bonobo's vooral de taak van de moeders, maar vrouwtjes stonden wel voor het probleem hoe hun kinderen te beschermen tegen moordzuchtige mannetjes. **Gorilla**-vrouwtjes blijven met hun kinderen binnen de groep onder bescherming van de zilverrug (Harcourt en Greenberg 2001). **Bonobo**-vrouwtjes hebben dit opgelost door met zeer veel mannetjes te paren, en zo verwarring over het vaderschap te zaaien, en door coalities met andere vrouwtjes te sluiten. Bij **chimpansees** leven de vrouwtjes met hun kinderen teruggetrokken en meer in het centrum van hun gemeenschappelijk territorium. Vaak paren ze met verscheidene mannetjes van de eigen gemeenschap. Bij chimpansees vormen mannetjes en vrouwtjes incidenteel koppeltjes voor enkele dagen, speciaal in de periode dat de vrouwtjes maximaal vruchtbaar zijn.

Ook voor de voormoeder van de **mens** was veiligheid van haarzelf en haar kinderen belangrijk (Campbell 1999).

Vaderzorg

Als mannetjesapen hun eigen nakomelingen onderscheiden van de nakomelingen van andere mannetjes, dan is de kans groot dat die mannetjes in hun eigen nakomelingen investeren en deze bevoordelen. Maar bij de meeste apensoorten maken de mannetjes dit onderscheid niet, en investeren weinig in de jongen van hun groep. Alleen de monogame gibbon-mannetjes investeren veel in de kinderen van hun vrouwtjes die waarschijnlijk hun nakomelingen zijn. Chimpansee-mannetjes verdedigen baby's en kinderen die hun nakomelingen kunnen zijn (hoofdstuk 6.2.). Volgens het neodarwinisme is vaderzorg ontstaan, toen het mannetje in zijn eigen nakomelingen kon investeren. Bij mensen geeft de gezamenlijke inspanning van moeder en vader vermoedelijk een beslissend voordeel voor de kinderen.

Verschuiving van patronen

Zoals de meeste apen, leefden de voorouders van de mensapen ongetwijfeld in groepen. Juist zoals bij de orang-oetang, de gorilla en de chimp, was hun gemeenschappelijke voorouder ongetwijfeld patriarchaal en patrilokaal. Chimpansee-mannetjes hadden drie opties voor voortplanting: polygynie, promiscuïteit of tijdelijke koppeltjes. Ook bij mensen bestaan die drie opties nog, maar in andere frequentie en in andere vorm (figuur 5).

Polygynie is bij chimpansees het dominante voortplantingspatroon. In de meeste culturen van mensen is polygynie toegestaan, maar alleen de rijke mannen kunnen meer dan één vrouw trouwen. In het westen polygyne verbanden met kinderen nauwelijks voor.

Promiscuïteit is bij chimpansees een vrij succesvol patroon. Promiscuïteit leidt bij mensen tot nageslacht (1) bij alleenstaande meisjes/vrouwen die onbedoeld zwanger worden (daarover zijn geen cijfers), en (2) bij vrouwen met een relatie die van een andere man zwanger worden (er is grote spreiding, maar men schat dit op 5% van de geboorten).

Monogamie: koppels met (enige) seksuele exclusiviteit. Bij chimpansees vormen volwassen mannen en vrouwen min of meer vrijwillig tijdelijke koppels, al komt ook dwang voor. Dit lijkt een voorganger van de monogame relaties bij mensen. Bij mensen worden de koppels gevormd door de betrokken man en vrouw, hun ouders of de gemeenschap

- **Frequentie.** Van de chimpansee-baby's zijn 5% – 30% geboren uit koppeltjes, in menselijke samenlevingen – ook buiten het

westen – leven 60% - 83% van de mannen en vrouwen in een man/vrouw-paar.

- **Leeftijd.** Bij chimpansees ontstaan deze koppels meestal, maar niet altijd, tijdens de vruchtbare periode van de vrouwtjes. Bij mensen ontstaan relaties ongeacht de leeftijd van mannen en vrouwen, al hebben mannen wel een voorkeur voor jonge vrouwen.
- **Duur.** Bij chimpansees blijven de koppels 3 – 50 dagen bestaan. Bij mensen daarentegen worden veel relaties aangegaan voor veel jaren. In de praktijk duren veel relaties niet levenslang, hoewel sommige overheden en religies echtscheiding onmogelijk proberen te maken. Ook als echtscheiding niet toegestaan is, komt verlatting voor. En een uiterste uitweg is partnerdoding.

Al met al is monogamie nu de dominante leefwijze voor mensen, bij alle volken. De vraag is dan: door welke selectiedrukken is bij de mens het dominante voortplantingspatroon verschoven van polygynie/promiscuïteit naar monogamie?

Monogamie van de mens: hypothesen

Er zijn veel suggesties welke factoren bijgedragen kunnen hebben tot het ontstaan van het betrekkelijk monogame gedrag van mensen (Kaplan e.a. 2000, Opie e.a. 2013, Lukas en Clutton-Brock 2013, de Waal en Gavrilets 2013, Gray 2013). Apen en mensapen leven in groepen waarin mannetjes kinderen doden die zeker niet hun biologische nakomelingen zijn (hoofdstuk 6.2.). Als mannetjes hun eigen nakomelingen beschermen tegen die kindermoord, is dat biologisch voordelig (Van Schaik en Kappeler 1997, Opie e.a. 2013). Bij chimpansees beschermen de mannetjes de nakomelingen die uit hun koppeltjes zijn geboren. Die bescherming door de vader kan een selectiedruk voor monogamie geweest zijn.

In de evolutie van de mens vanaf *Homo habilis* zijn tussen 1,8 en 0,4 Mya de hersenen groter geworden (hoofdstuk 7.2.). Dergelijk grote hersenen hebben consequenties: (1) er is meer voedsel/energie nodig, en (2) de baby's van mensen worden prematuur geboren, anders zou hun grote hoofd het geboortekanaal niet kunnen passeren; mensenbaby's kunnen veel minder dan baby's van chimpansees. De baby's van mensen zijn 'secundaire nestblijvers'. Daardoor hadden moeders van onze voorouders meer hulp en bescherming nodig dan chimpansee-moeders. Voor de veiligheid van haar jongen moest de voormoeder van de mensheid een mannetje liefst verscheidene jaren aan zich binden, vermoedelijk met seks. Het risico van kindermoord zou dan een oorzaak zijn voor het ontstaan van langdurige

man/vrouw-koppels in de lijn naar de mens (Opie e.a. 2013). Voor vrouwen is het belangrijk om een machtige man aan zich te binden als bescherming van haar kinderen. Bij de partnerkeuze vinden ook de huidige vrouwen bescherming door de man belangrijk (Greiling en Buss 2000). Toen monogamie geleidelijk het dominante patroon werd, was het evolutionair succesvol voor mannen om een koppeltje te vormen met een jonge vrouw. Dan kon het koppeltje langer blijven bestaan, en meer kinderen voortbrengen. Daardoor zou bij mensen mannen de voorkeur voor jonge vrouwen ontstaan zijn (sectie 4.4.3.). Ik speculeer dat monogamie het dominante patroon werd, toen het grote brein van mensen en daardoor hulpeloze baby's ontstaan waren. Daarmee zou in de lijn naar de mens een monogame leefwijze tussen 1,8 en 0,4 Mya ontstaan zijn.

Monogamie is bij verscheidene soorten ontstaan

Verscheidene malen in de evolutie is er monogamie ontstaan met een erfelijke* basis.

- Minstens 65 miljoen jaar geleden is er in de evolutie van vogels monogamie ontstaan, die bij minstens 90% van de soorten is blijven bestaan. Konrad Lorenz spreekt expliciet over verliefdheid bij grauwe ganzen. *“Slechts éénmaal in zijn leven presenteert een mannetjes grauwe gans zijn triomfritueel voor een vreemdeling, met de belofte van eeuwige liefde en vriendschap, en*

dat gebeurt als een temperamentvol jong mannetje plotseling verliefd wordt (zonder aanhalingstekens!) op een vreemd meisje.” (Lorenz 1963, p. 273).

- Bij kleine Amerikaanse aapjes is monogamie 10 – 20 miljoen jaar geleden ontstaan.
- De gemeenschappelijke voorouder van de gibbons was waarschijnlijk monogaam; in deze lijn is monogamie zo'n 10 miljoen jaar oud.
- De afstammingslijnen van chimpansee en mens zijn 6 miljoen jaar geleden uit elkaar gegaan. In de lijn van de mens is waarschijnlijk tussen 1,8 en 0,4 Mya relatieve, seriële monogamie ontstaan.

Monogamie is vele malen in de evolutie ontstaan: telkens wanneer een samenwerkend ouderpaar de competitie met alleenstaande moeders kon winnen door verschillende oorzaken, zoals het verstrekken van voedsel en bescherming. We nemen aan dat bij vogels al 65 miljoen jaar een selectiedruk werkzaam was die monogamie bevorderde. In die tijd kon striktere monogamie met minder conflicten ontstaan dan in de korte tijd bij mensen. Bijvoorbeeld bij keizerpinguïns, zwanen en dwergpapegaaien komen minder ruzie tussen echtelieden voor dan bij de mens. Bij verscheidene andere soorten is monogamie ontstaan met minder conflicten, minder overspel, minder echtscheiding, en meer liefde dan bij mensen.