

Seksueel gedrag bij beermakaken^o

K. Nieuwenhuijsen*

Een grote groep beermakaken, levend in een buitenkooi, werd gedurende 3 jaar bestudeerd. De strakke dominantiehiërarchie en de centraal-perifere samenstructuur die kenmerkend zijn voor vrijlevende makaken bleken ook in deze groep in gevangenschap te bestaan.

Het seksueel gedrag van beermakaken omvat enkele bijzondere aspecten, zoals het orgasme-gezicht dat zowel door mannetjes als door vrouwtjes vertoond kan worden. Beermakaken beginnen al op zeer jonge leeftijd met copuleren. Er is geen andere primatensoort die qua seksuele potentie zo hoog scoort als de beermakaak. Mannetjes masturbeerden vaak, maar vrouwtjes zelden. Oudere mannetjes richtten zich bij hun masturbaties op een vrouwelijke 'partner'.

Mannetjes met een hoge dominantierang interrumpeerden copulaties van ranglagere mannetjes, waardoor de laatsten zelden of nooit tot copuleren kwamen. Er waren geen aanwijzingen voor enige invloed van het hormoon testosteron op het gedrag. De invloed van vrouwelijke geslachtshormonen op seksueel gedrag bleek in deze groep duidelijker dan bij beermakaken in het laboratorium: vrouwtjes copuleerden het vaakst in de peri-ovulatoire fase van de ovariumcyclus; tijdens de zwangerschap daalde de seksuele activiteit, en gedurende de lactatie bleef ze laag. Sociale factoren konden de hormonale effecten overstemmen.

Het seksueel gedrag van de meeste zoogdiersoorten is in hoge mate afhankelijk van geslachtshormonen. Vrouwelijke zoogdieren zijn slechts gedurende een korte periode rond het moment van de ovulatie gemotiveerd om te paren, en worden alleen dan door hun mannelijke soortgenoten aantrekkelijk gevonden. Veel mannelijke zoogdieren zijn voor hun seksuele activiteit afhankelijk van het hormoon testosteron: na castratie paren ze niet meer (Young, 1961).

* Dr. K. Nieuwenhuijsen, bioloog. Instituut Endocrinologie, Groei & Voortplanting; Faculteit der Geneeskunde, Postbus 1738, 3000 Rotterdam.

^o geaccepteerd 7 juni 1988

Apen onderscheiden zich in dit opzicht van lagere zoogdieren, in die zin dat hormonale effecten op gedrag minder uitgesproken zijn. Vrouwtjes kunnen tijdens alle fasen van de ovariumcyclus copuleren, alhoewel de meeste onderzoekers een duidelijke piek in seksuele activiteit rond het moment van ovulatie vaststelden. Castratie-studies met apen lieten slechts een onvolledige afname in seksuele activiteit zien.

De beermakaak (*Macaca arctoides*) neemt tussen de apen een bijzondere plaats in. De copulatiefrequenties fluctueren bij deze soort nauwelijks over de ovariumcyclus (Slob e.a., 1978a en 1978b). Castratie en testosteronsubstitutie hebben op het seksueel gedrag van mannelijke beermakaken geen eenduidig effect (Slob & Schenck, 1981; Schenck & Slob, 1986).

Bovenstaande vondsten werden verkregen in laboratoriumtests, waarin dieren gedurende korte periodes in een paar-situatie werden geobserveerd. De gelegenheid om beermakaken te bestuderen onder meer natuurlijke omstandigheden werd geboden door de firma Organon. In Oss beschikte Organon over een grote groep beermakaken, die continu tesamen leefden in een buitenkooi. In het kader van een promotieonderzoek werd gedurende 3 jaar studie gemaakt van het gedrag van de dieren. Tevens werden er regelmatig bloedmonsters genomen, voor hormoonbepalingen.

De huidige studie richtte zich niet uitsluitend op de invloed van geslachtshormonen op seksueel gedrag. Tal van andere onderwerpen werden bestudeerd, zoals de ontwikkeling van jonge dieren, de sociale structuur van de groep en de invloed van seizoenen op fysiologie en gedrag. In dit artikel zullen enkele van de meest in het oog springende resultaten worden gepresenteerd en worden vergeleken met vondsten aan andere makakensoorten. De bekendste daarvan zijn de rhesusaap (uit India) en de Japanse makaak, twee soorten die zowel in hun natuurlijke omgeving als in gevangenschap uitgebreid zijn onderzocht. Aan de beermakaak is veel minder onderzoek gedaan, zeker in het wild, omdat beermakaken in hun natuurlijke verspreidingsgebied (Indochina) zeer zeldzaam geworden zijn.

Materiaal en methoden

Studiegroep

Aan het begin van de studieperiode (1 maart 1980) bestond de groep uit 70 individuen: 27 mannetjes en 43 vrouwtjes, in leeftijd variërend van 0 tot ongeveer 15 jaar. Gedurende de studie (3 jaar) werden er 11 mannetjes en 16 vrouwtjes geboren, en overleden 2 mannetjes en 1 vrouwtje.

De groep leefde in een grote buitenkooi (9,4 x 15,4 m), waarvan de wanden en het dak (op 4,5 m hoogte) van gaas waren, bevestigd op een metalen frame. De bodem van de kooi



Figuur 1. Overzicht van de buitenkooi. Achterin zijn 2 van de 4 schuilhokken te zien. Op de voorgrond lopen Eelco en zijn jongere broer Elvis; midden op de foto zit James.

bestond uit een laag zand. In de kooi stonden 4 houten schuilhokken waarin de apen konden wegkruipen bij slecht weer (Figuur 1). De buitenkooi was via een sluis verbonden met een kleinere, verwarmde binnenkooi. Overdag was de sluis gesloten, en zaten alle apen buiten. 's Avonds en 's nachts konden ze vrij in en uit lopen. Elke ochtend rond 8.00 uur werden de dieren in de binnenkooi gevoederd. Voor meer details omtrent huisvesting en verzorging zij verwezen naar Nieuwenhuijsen e.a. (1985).

Gedragsobservaties

Gedragsobservaties werden steeds door één persoon tegelijk uitgevoerd. De observator/trice liep rond de buitenkooi, en sprak de geobserveerde gedragingen in op een draagbare tape recorder. De tapes werden later uitgeschreven. De hieronder gepresenteerde resultaten zijn steeds (tenzij anders vermeld) afkomstig van systematische observaties, d.w.z. observaties uitgevoerd tussen 9.00 en 17.00 uur, terwijl de complete groep aanwezig was in de buitenkooi. Er werden in totaal ruim 1000 uren aan systematische observaties besteed. Daarin werden onder meer seksuele interacties en conflicten genoteerd.

De meeste observaties werden door de auteur uitgevoerd. Daarnaast werkten er drie doctoraal studenten in de biologie aan het onderzoek mee: Marielle Bonke-Jansen, Els Broekhuizen en Bas Drukker.

Fysiologische metingen

De dieren werden eens per week gewogen. Bloedmonsters werden wekelijks afgenomen bij vrouwtjes, en maandelijks bij mannetjes. In de bloedmonsters van de vrouwtjes werden pro-

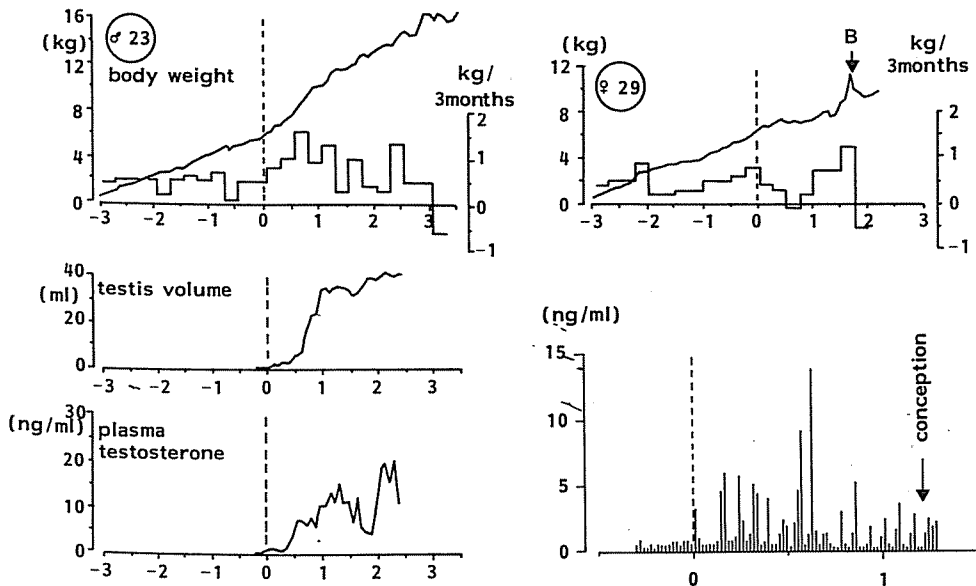
gesteron concentraties bepaald. Op grond daarvan konden ovulatie- en conceptiedata vrij nauwkeurig geschat worden. In het bloed van de mannetjes werden testosteron concentraties bepaald. Eens per maand werd bij de mannetjes het volume van de testikels gemeten, m.b.v. een zogenaamd testikelsnoer.

Alle fysiologische metingen werden 's ochtends, voor het voederen, uitgevoerd. De hormoonbepalingen werden pas enkele weken of maanden na de bloedafname uitgevoerd. Tijdens de gedragsobservaties was dus niet bekend in welke fase van de cyclus de vrouwtjes zich bevonden.

Enkele fysiologische gegevens

De volwassen mannetjes in de groep van Oss wogen gemiddeld 12 kg, volwassen vrouwtjes waren 2 tot 3 kg lichter. Het geboortegewicht was, zowel voor mannetjes als voor vrouwtjes, gemiddeld 0,50 kg. Net als bij de mens maakten de dieren in de puberteit een groeisput door.

Het begin van de puberteit werd bij de mannetjes gemarkeerd door de indaling van de testikels in het scrotum, op een leeftijd van gemiddeld 3.3 jaar. Vóór die tijd bevonden de testikels zich in de buikholte, enkele cm boven de penis. Na de indaling groeiden de testikels in 1 à 2 jaar tot het volwassen volume van 40 ml. 'Volwassen' testosteronspiegels (> 5 ng/ml) werden al eerder bereikt (zie Figuur 2). Rond de 4e verjaardag begon de productie van ejaculaat en werd aangenomen dat de mannetjes fertiel waren. Deze aanname was gebaseerd op



Figuur 2. Fysiologische ontwikkeling van een mannelijke (links) en een vrouwelijke (rechts) beermakak; twee typerende voorbeelden. Horizontaal is de tijd in jaren t.o.v. de testikelindaling of de eerste ovulatie uitgezet. Lichaamsgewichten zijn weergegeven per maand en gewichtstoename per 3 maanden. B = bevalling. Naar Nieuwenhuijsen e.a., 1987a.

onderzoek aan andere makakensoorten, waarbij bleek dat de productie van volwassen spermatozoa 6 tot 12 maanden na de start van de testikelgroei aanving.

Bij vrouwelijke beermakaken was (het begin van) de puberteit (b.v. de menarche) moeilijk vast te stellen: menstruele bloedingen waren onopvallend en duurden maar kort. Bovendien konden vaginale bloedingen optreden na copulaties. Wel kon, aan de hand van progesterongetallen, worden vastgesteld wanneer vrouwtjes voor het eerst ovuleerden (gemiddelde leeftijd: 3.7 jaar). Hierbij moet worden opgemerkt dat de eerste ovulatie een laat puberteitsverschijnsel is, dat niet kan worden vergeleken met de testikelindaling bij mannetjes. Voorafgaand aan de eerste ovulatie maakten de vrouwtjes een spurt in de gewichtstoename door; die groeisput was niet zo uitgesproken als bij de mannetjes (zie Figuur 2).

Een ovulatoire ovariumcyclus duurt bij de beermakaka, net als bij de mens en bij vele andere primatensoorten, gemiddeld 4 weken. In tegenstelling tot chimpansees en bavianen hebben beermakaken geen zwellingen van het achterlijf waaraan duidelijk is te zien of een vrouwtje vruchtbaar is. Daarom waren hormonale gegevens nodig om ovulatiegegevens te kunnen bepalen.

Er gingen gewoonlijk enkele ovulatoire cycli voorbij voordat een vrouwtje voor het eerst zwanger werd, ook al copuleerde ze regelmatig met fertiele partners. Bij volwassen vrouwtjes deed zich, na een eerdere zwangerschap, hetzelfde verschijnsel voor. De beermakaka lijkt niet zo'n vruchtbare soort te zijn als bijvoorbeeld de rhesusaap, waar vrouwtjes gewoonlijk zwanger worden bij de eerste ovulatie (na de puberteit of na een vorige zwangerschap).

De zwangerschap duurde gemiddeld 25 weken. Na de geboorte van een levend jong gingen er 6 tot 14 maanden voorbij voordat de moeder weer ovuleerde en 15 tot 30 maanden tot de volgende bevalling. Na de geboorte van een dood jong kwamen ovulaties veel sneller weer op gang, en duurde het maar 6 tot 10 maanden voor er weer een jong werd geboren.

Beermakaken kennen geen voortplantingsseizoen: copulaties, concepties en bevallingen zijn er het hele jaar door. Rhesusapen en Japanse makaken daarentegen copuleren alleen in het najaar en hebben in het voorjaar een geboorteseizoen (Nieuwenhuijsen e.a., 1985).

SOCIALE STRUCTUUR

De studiegroep in Oss telde aanvankelijk 70 leden en groeide in de loop van 3 jaar tot bijna 100 leden. In vergelijking met makakengroepen in het wild is dat aan de grote kant, maar niet extreem: er zijn vrijlevende makakengroepen met een paar honderd leden beschreven. Evenals in de groepen in het wild waren er in Oss ongeveer 1,5 keer zoveel vrouwtjes als mannetjes.

Dominantie hiërarchie

De leden van vrijlevende apengroepen kunnen, op grond van het winnen en verliezen van conflicten, worden gerangschikt in een hiërarchische volgorde. De top-positie in de dominantie hiërarchie wordt vrijwel altijd ingenomen door een mannelijk dier (de 'alpha-man') (zie voor referenties: Fedigan, 1982; de Waal, 1982; Nieuwenhuijsen, 1985). Ook in de groep in Oss bestond er, in elk geval tussen de volwassen dieren, een strakke en stabiele

dominantie volgorde. De leider van de groep heette James; hij won van alle anderen en werd zelf nooit verslagen. Ook de plaatsen 2, 3 en 4 werden door mannetjes ingenomen. Op de vijfde plaats stond het eerste vrouwtje, Els. Voor het overige was er geen duidelijk geslachtsverschil in dominantierang. Mannetjes waren dus, ondanks hun grotere fysieke kracht, niet per definitie dominant over alle vrouwtjes.

De dominantieverhoudingen tussen de volwassen dieren onderling bleven stabiel. Echter, de posities van jongere dieren ten opzichte van de volwassenen veranderden in de loop der tijd. Vóór de puberteit hadden zowel mannetjes als vrouwtjes tamelijk lage dominantieposities. Op 3- tot 5-jarige leeftijd stegen ze in rang: mannetjes bereikten uiteindelijk een positie in de subtop, een vrouwtjes kwamen in rang direct onder hun moeder te staan (Nieuwenhuijsen e.a., 1988). In 1983 slaagde een 5-jarig mannetje er zelfs in de 14-jarige James te verslaan. Het jonge mannetje, Eelco, werd daarmee de nieuwe leider van de groep. Hij was een zoon van Els, de top-vrouw. De machtswisseling vond plaats nadat de officiële studie was afgelopen. De hier gepresenteerde gegevens hebben steeds betrekking op de situatie waarin James de leider was (tenzij anders vermeld).

Algemeen gedragspatroon

In de meeste studies over het gedrag van apen ligt de nadruk op agressie en/of seks. Hiermee zou wellicht de indruk gewekt kunnen worden dat het dagelijks leven van een aap bestaat uit een voortdurende aaneenschakeling van gevechten en copulaties. In werkelijkheid gaat het er niet zo heftig aan toe.

De apen in Oss brachten het merendeel van hun tijd door met het rustig in groepjes bij elkaar zitten, waarbij ze slapen of elkaars huid verzorgden ('vlooiën'). Net als in het wild bleken volwassen vrouwtjes en enkele top-mannetjes vaak dicht bij elkaar in de buurt te zitten: zij vormden de sociale kern van de groep. Andere mannetjes en sommige ranglage vrouwtjes konden urenlang in hun eentje zitten, spelend met een boomtak of kuilen gravend in het zand op de bodem van de kooi. Jonge dieren waren nog het meest actief: ze speelden vaak met elkaar. Volwassen dieren deden daar niet aan mee.

Per uur werden gemiddeld 30 agressieve dyades gezien (paar-interacties waarbij agressie werd vertoond door één of beide dieren). De meeste agressieve acties bestonden uit een dreigende grom of een slagbeweging: slechts in 10% van de dyades werd er gebeten of werden haren uitgerukt. Veruit de meeste aanvallen (98%) waren gericht op een opponent met een

lagere dominantierang, dus een waarvan zeker gewonnen kon worden.

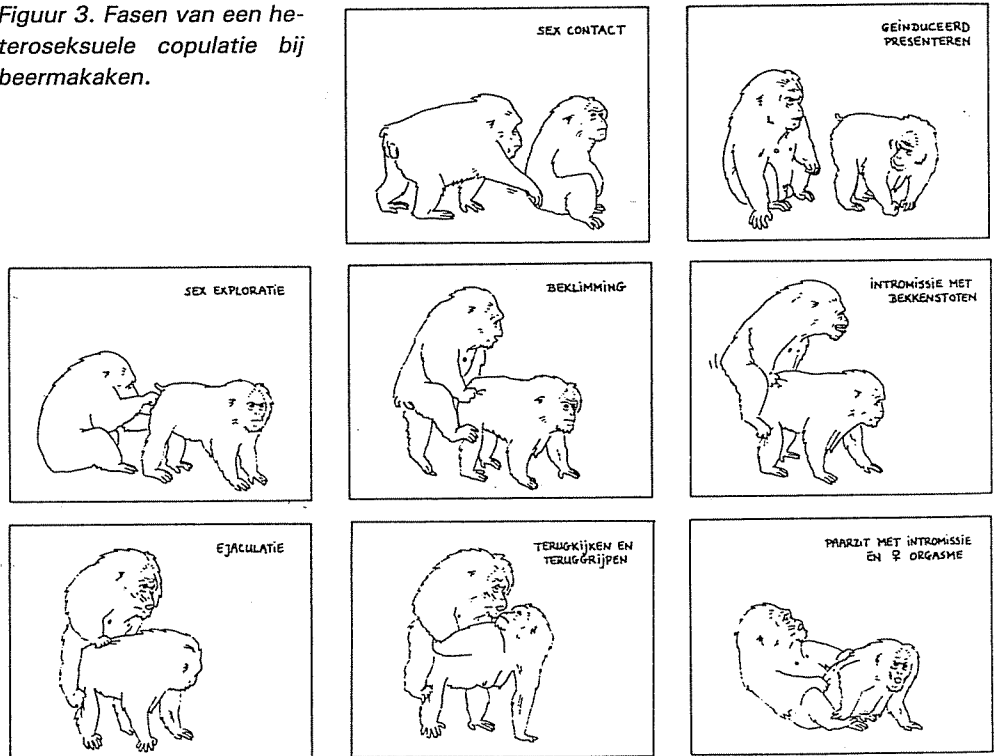
De gemiddelde copulatie frequentie voor de gehele groep bedroeg 1,5 per uur. Soms copuleerde een koppel meerdere malen per uur, met tussenpozen van 5 tot 10 minuten. Naast zulke 'drukke' periodes (in 10% van de observatie-uren werden 3 of meer copulaties gezien) waren er ook vele uren waarin helemaal niet werd gecopuleerd (60% van de observatie-uren). Er waren voor wat seksueel gedrag betreft geen duidelijk piek-uren aan te wijzen: over het geheel lagen de copulaties evenredig gespreid over de uren van de dag. Tijdens de incidentele nachtelijke observaties was er nauwelijks sprake van enige seksuele of andere activiteit (zie ook Slob & Nieuwenhuijsen, 1980).

SEKSUEEL GEDRAG

Beschrijving van seksuele gedragingen

Figuur 3 toont het verloop van een heteroseksuele copulatie bij beermakaken. In dit voorbeeld neemt het mannetje het initiatief. Ook vrouwtjes kun-

Figuur 3. Fasen van een heteroseksuele copulatie bij beermakaken.



nen copulatie initiëren, door spontaan naar een mannetje toe te gaan en te presenteren. Overigens leidde lang niet alle (spontaan of geïnduceerde) presentiegedrag tot een copulatie (dat wil zeggen: een beklimming met intromissie) en leidde een copulatie niet altijd tot ejaculatie.

Beermakaken zijn typische 'single mount ejaculators': copulaties bestaan gewoonlijk slechts uit één beklimming met intromissie (gemiddelde duur: 25 seconden), bekkenstoten (gemiddeld 38) en ejaculatie. Slechts in 15% van de copulaties gingen meerdere intromissies (meestal 2 of 3, maximaal 10) aan de ejaculatie vooraf.

Naast de beermakaak zijn er nog enkele andere makakensoorten die het 'single mount ejaculation' patroon vertonen. Daarentegen zijn de rhesusaap en de Japanse makaak 'multiple mount ejaculators': copulaties omvatten gemiddeld ca. 10 intromittieve beklimmingen, met tussenpozen van 1 of enkele minuten.

De ejaculatie van mannelijke beermakaken is duidelijk herkenbaar aan het plotseling ophouden van de bekkenstoten, het verkrampen van het lichaam en het verschijnen van een typische gezichtsuitdrukking: het 'fronsende-ronde mond gelaat', oftewel het orgasme-gezicht. Daarna duurt de intromissie gemiddeld nog 1 minuut voort. Wanneer een volwassen mannetje het orgasme-gezicht heeft vertoond, is er naderhand altijd gestold sperma aan zijn penis waar te nemen.

Wat betreft het optreden van het orgasme-gezicht en de lange post-ejaculatoire intromissie zijn beermakaken uniek. Bij andere apensoorten is de ejaculatie moeilijker te herkennen: er zijn geen veranderingen in de gelaatsuitdrukking, alleen een lichte verkramping van het lichaam, waarna het mannetje direct afstapt.

In 1 op de 6 copulaties vertoonde het vrouwtje, tegelijk met haar partner, ook het orgasme-gezicht. Laboratorium onderzoek heeft aangetoond dat ze op zo'n moment inderdaad, in fysiologische zin, een orgasme heeft (uterus contractie en verhoogde hartslag; Goldfoot e.a., 1980; Slob e.a., 1986). In de huidige studie was er, m.b.t. vrouwelijke orgasmes, een grote individuele variatie: sommige vrouwtjes hadden ze nooit, anderen alleen met bepaalde partners. De percentages lagen vrij hoog voor man-vrouw paren waarin veel copulaties werden gezien. Wellicht bevordert het 'goed op elkaar ingespeeld' zijn het optreden van vrouwelijke orgasmes. Helaas waren de getallen te mager om die hypothese te bewijzen.

Het bestaan van het vrouwelijk orgasme is, behalve voor de mens, voor geen enkele andere diersoort aangetoond. Daarmee is overigens niet gezegd dat het ook niet bij andere soorten kan optreden.

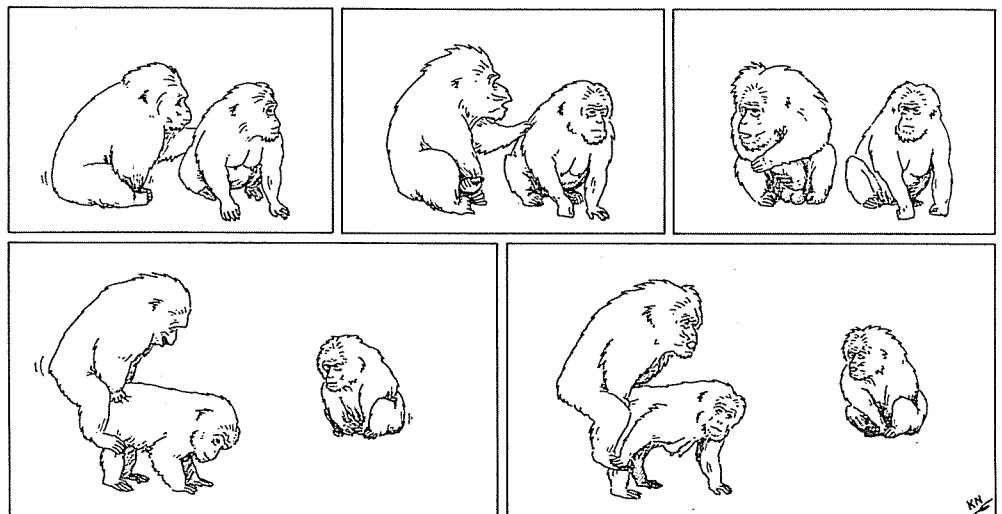
Masturbatie door vrouwtjes was, in de groep in Oss, uiterst zeldzaam.

Gedurende de 3 studie jaren werd slechts 4 maal gezien dat een vrouwtje masturbeerde, dat wil zeggen dat ze gedurende enige tijd met haar vingers over haar clitoris of het gebied daaromheen wreef. Het betrof 4 verschillende individuen, en eenmaal werd daarbij het orgasme-gezicht vertoond. In de primatologische literatuur wordt zelden melding gemaakt van masturbatie door vrouwtjes, in tegenstelling tot masturbatie door mannetjes. Daaruit zou men kunnen afleiden dat masturbatie door vrouwelijke apen in het algemeen een uitzonderlijk gedrag is.

De mannelijke apen in Oss masturbeerden regelmatig. Een bijzonder gedrag was het *gericht masturberen*: mannetjes beroerden hun penis terwijl ze naar een bepaald vrouwtje keken, of haar vasthielden met hun vrije hand. Ook werd masturbatie gericht op copulerende paren (Figuur 4). Opmerkelijk was dat het orgasme-gezicht bij gericht masturberen altijd, en bij *solistisch masturberen* meestal niet werd vertoond. Ook in vrijlevende apengroepen zijn (solistisch en gericht) masturberende mannetjes waargenomen. Dit gedrag is dus geen gevangenschaps-artefact.

Seksuele activiteit en sociale positie

Bij de volwassen mannetjes bestond een sociale controle op heteroseksue-



Figuur 4. Boven, v.l.n.r.: masturbatie gericht op een enkel vrouwtje; het orgasme-gezicht verschijnt; sperma zichtbaar.

Onder, v.l.n.r.: masturbatie gericht op een copulerend paar; de twee mannetjes ejaculeren tegelijkertijd (uit: Nieuwenhuijsen e.a., 1986).

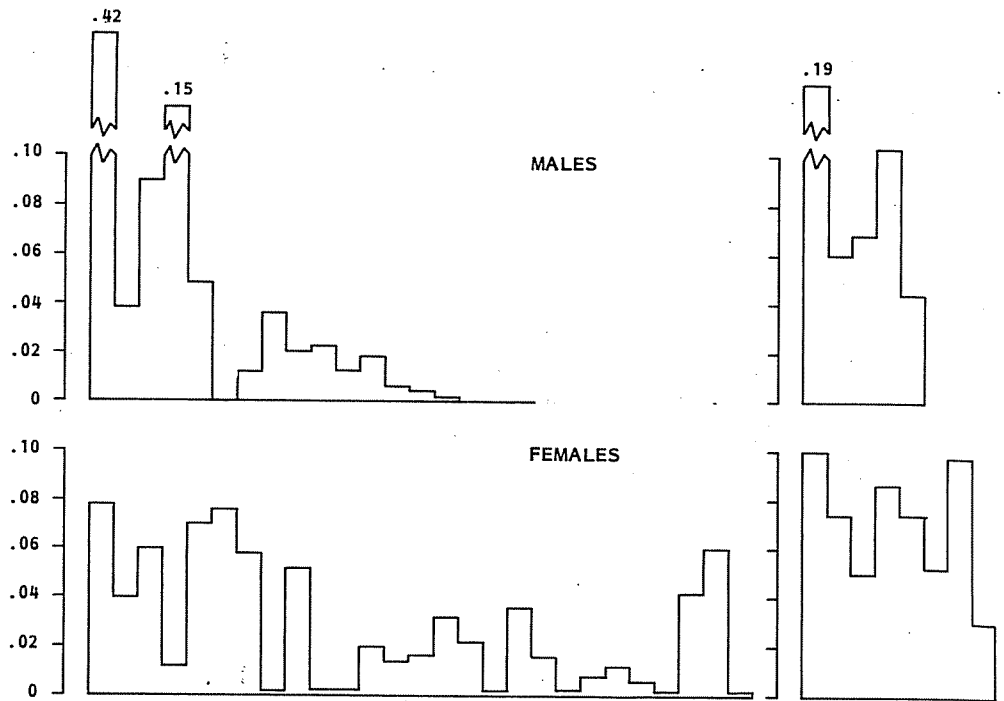
le interacties: mannetjes met een hoge dominantierang tolereerden niet dat ranglagere mannetjes copuleerden. Alleen de alpha man kon ongestoord copuleren in het zicht van andere dieren. Andere mannetjes moesten stiekem copuleren. Wanneer een mannetje met een hogere dominantierang zo'n stiekeme copulatie ontdekte stapte hij op het paar af wat altijd een onmiddellijke beëindiging van de copulatie tot gevolg had. Soms ging zo'n interruptie gepaard met agressie, gericht op de mannelijke copulant. Ook tijdens de post-ejaculatoire intromissie kon een copulatie nog geïnterrumpeerd worden.

Deze sociale controle verklaart waarom de alpha man veruit de hoogste copulatie frequentie had (hij copuleerde bijna net zo vaak als alle andere volwassen mannetjes samen), terwijl de 3 laagst geplaatste mannetjes nooit copuleerden (Figuur 5). Een soortgelijke verdeling van copulatie frequentie is aangetroffen in tal van andere apengroepen, zowel in het wild als in gevangenschap (zie Estep e.a., 1988). James copuleerde niet alleen het meest, hij had ook de hoogste ejaculatie ratio (84%). Voor de overige volwassen mannetjes (voorzover die copuleerden) varieerde deze ratio van 33 tot 73%.

Verschillen in seksuele potentie lagen niet ten grondslag aan de gevonden verdeling. Ranglage mannetjes die weinig copuleerden konden namelijk wel frequent masturberen. Bovendien bleken diezelfde mannetjes frequent te kunnen copuleren wanneer de sociale controle wegviel. Dit gebeurde tijdens experimentele observaties waarbij de ranghoogste mannetje(s) tijdelijk uit de groep werd(en) gehaald of waarbij 1 mannetje met 1 of meer vrouwtjes tijdelijk in een binnenkooi werd gezet. Alle volwassen mannetjes copuleerden in zo'n situatie met grote regelmaat, dat wil zeggen om de 5 à 10 minuten. Tijdens één van die experimentele observaties werden in een periode van 6 uur maar liefst 59 copulaties met ejaculatie van 1 mannetje gezien. Het betreffende mannetje was Sam, de nummer 3 in de hiërarchie, en James en Herman waren voor deze sessie uit de groep gehaald. Het aantal van 59 in 6 uur is voor primaten aan absoluut record.

Na de machtswisseling in 1983 werden enkele incidentele observaties uitgevoerd, waaruit bleek dat Eelco, de nieuwe alpha man, nu veruit de hoogste copulatie frequentie had. Van James werden in die periode nog maar enkele – stiekeme – copulaties gezien.

Vrouwtjes interrumpeden elkaars copulaties niet. Ranghoge vrouwtjes bleken de favoriete partners van de top-mannetjes (met name James) te zijn, en copuleerden daardoor vaker dan de vrouwtjes uit de middelste en onderste regionen van de hiërarchie. De correlatie tussen dominantierang en copulatie activiteit was bij de vrouwtjes echter niet zo sterk als bij de



Figuur 5. Copulatiefrequenties (per uur) van volwassen mannetjes (boven) en vrouwtjes (onder). De individuen zijn gerangschikt van hoog (links) naar laag (rechts) in dominantiepositie.

mannetjes (Figuur 5). Dit is in overeenstemming met vondsten aan andere makakengroepen in het wild en in gevangenschap. De copulatie activiteit van vrouwtjes werd in de eerste plaats bepaald door hun reproductieve status (cyclisch, zwanger of lactierend). Hierop komen we later uitgebreid terug.

De masturbatie activiteit van mannetjes correleerde niet met hun dominantierang: alle volwassen mannetjes, inclusief James, masturbeerden wel eens. Masturbatie frequenties correleerden ook niet (negatief) met copulatie frequenties; masturbatie vormde dus geen compensatie voor een tekort aan copulaties. In tegenstelling tot copuleren stond masturberen niet bloot aan sociale controle: ranghoge mannetjes bemoeiden zich niet met ranglagere masturbanten, ook niet bij gerichte masturbatie. Ranghoge vrouwtjes ontvingen de meeste gerichte masturbaties.

Seksuele activiteit en leeftijd

Beklimmingen tussen beermakaken werden al op vroege leeftijd waargeno-

men. Al voor de 1e verjaardag traden ze vaak op, als onderdeel van speelse interacties. Echte copulaties (met intromissie) begonnen op z'n vroegst rond de 1e verjaardag. Voor de mannetjes bedroeg de leeftijd waarop ze voor het eerst copuleerden gemiddeld 1.6 jaar (bereik 1.0 - 2.4) en voor de vrouwtjes gemiddeld 2.2 jaar (bereik 1.0 - 3.1; Nieuwenhuijsen e.a., 1988).

Ook bij andere makakensoorten zijn 1-jarige mannetjes al seksueel actief. Het bijzondere van beermakaken is dat ze bij die eerste copulaties al het volledige volwassen gedragspatroon kunnen vertonen, inclusief het orgasmegezicht. Pas veel later, n.l. rond de 4e verjaardag, wordt daarbij ook sperma geproduceerd.

Al vanaf het begin copuleerden de jonge mannetjes behalve met leeftijdsgenootjes ook met geheel volwassen partners. De copulatie frequenties lagen aanvankelijk laag. Echter, op 2-jarige leeftijd (dus ruim voor het begin van de puberteit) waren de frequenties al vergelijkbaar met die van (subtop) volwassen mannetjes. Tijdens en na de puberteit was er geen systematische stijging of daling. Er was dus geen verband tussen de veranderende testosteronspiegels en de copulatie activiteit. Eelco copuleerde het meest van alle puber-mannetjes en, nadat bij James had verslagen, zelfs het meest van alle mannetjes.

Het was opmerkelijk dat de copulaties van pre-puberale mannetjes niet werden geïnterrumpeerd door ranghoge volwassen mannetjes. De jonge dieren konden vrijuit copuleren, zelfs vlak voor de neus van James. Dit veranderde naarmate ze ouder werden: copulaties van puber-mannetjes werden steeds minder getolereerd, en vanaf een jaar na het puberteitsbegin waren bijna alle copulaties 'stiekem' (Nieuwenhuijsen e.a., 1988).

In vergelijking met andere makakensoorten beginnen vrouwelijke beermakaken vroeg te copuleren: bij de andere soorten copuleren de vrouwtjes pas als ze in de puberteit zijn (ongeveer vanaf de 3e verjaardag). Net als de jonge mannetjes hadden jonge vrouwtjes aanvankelijk lage copulatie frequenties. Een verschil met de mannetjes was dat jonge vrouwtjes uitsluitend met even jonge of jongere partners copuleerden. Pas rond de 3e verjaardag waren er voor het eerst copulaties met volwassen mannetjes; ongeveer tegelijkertijd stegen de copulatie frequenties tot het volwassen niveau. Waarschijnlijk maakten de vrouwtjes op die leeftijd (driekwart jaar voor de eerste ovulatie) ook hun eerste puberale oestradiol stijgingen door. Bij de vrouwtjes leken geslachtshormonen dus wel van invloed op seksuele activiteit.

Veranderingen in seksuele activiteit op zeer hoge leeftijd konden niet onderzocht worden aangezien er geen 'bejaarde' (meer dan 20 jaar oude) die-

ren in de groep zaten. Wel kon het verloop vanaf de puberteit (3-4 jaar) tot op 'middelbare leeftijd' (ca. 15 jaar) worden bekeken. In alle leeftijdsklassen bleken zowel individuen met hoge als individuen met lage copulatie frequenties voor te komen. Els, één van de oudste dieren in de groep, en haar jong-volwassen dochter Erica hadden bij de vrouwtjes de hoogste scores. Sam, die het record van 59 copulaties vestigde, was één van de oudste mannetjes in de groep. Het oudste mannetje in de groep was waarschijnlijk Herman; wanneer zijn copulaties en masturbaties bij elkaar werden geteld, had hij de hoogste ejaculatie score van alle mannetjes. Hij werd op de voet gevolgd door de 10-jarige Joost. Na de machtswisseling had de 6 jaar jonge Eelco in dit opzicht de hoogste score.

Masturbatie frequenties van mannetjes varieerden niet over de leeftijd. Het gericht masturberen was echter wel leeftijdsafhankelijk: het werd alleen vertoond door mannetjes van minstens 10 jaar oud. Relatief oude vrouwtjes waren het meest geliefd als 'masturbatie-object'. De weinige jong-volwassen vrouwtjes waarop wel eens masturbaties werden gericht hadden allen een hoge dominantie rang.

Seksuele activiteit en mannelijke geslachtshormonen

Eerder in dit artikel werd al opgemerkt dat er bij (pre-)puberale mannetjes geen verband bestond tussen testosteronspiegels en seksuele activiteit. Jonge mannetjes konden al frequent copuleren terwijl hun testosteronspiegels nog zeer laag waren, en de puberale testosteronstijgingen gingen niet samen met een systematische toename in copulaties. Bovendien copuleerden pubers met relatief hoge testosteronspiegels niet opvallend vaak.

De vondsten bij volwassen mannetjes bevestigden dit beeld. De individuele testosteron-gemiddelden (gebaseerd op maandelijkse metingen), die varieerden van 5 tot 26 ng/ml, correleerden niet significant met de individuele copulatie scores. Ook de correlaties met dominantierang, met agressie frequentie en met 'totaal-ejaculaties' (copulatie + masturbatie) waren niet statistisch significant. Binnen elk individu wisselden periodes met relatief hoge testosteron-waarden en periodes met lagere waarden elkaar af. Die verschillende periodes correspondeerden niet met seksueel meer of minder actieve fasen. Kortom: er kon geen enkel verband tussen testosteron en seksueel gedrag worden aangetoond (Nieuwenhuijsen e.a., 1987b).

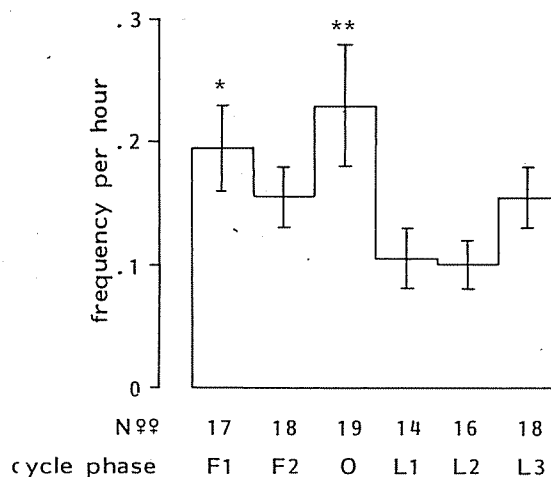
Verskillende onderzoekers hebben geopperd dat bij primaten de testosteronspiegels in het bloed boven een bepaalde drempelwaarde moeten liggen voor het tot uiting komen van seksueel gedrag. Chambers e.a. (1982), die met rhesusapen experimenteerden, vergeleken de situatie met

een motor die met een lege brandstoftank niet kan functioneren, maar met een volle tank evenveel presteert als met een halfvolle tank. De volwassen mannetjes in Oss beantwoordden inderdaad aan dit beeld: het leek voor hun seksuele activiteit niet uit te maken of hun testosteronspiegels enkele of vele nanogrammen per milliliter bedroegen. De vondsten aan de jongste dieren waren echter niet in te passen in de drempelwaarde-hypothese: met hun nog lege 'brandstoftank' konden zij toch hoge prestaties leveren.

Seksuele activiteit en vrouwelijke geslachtshormonen

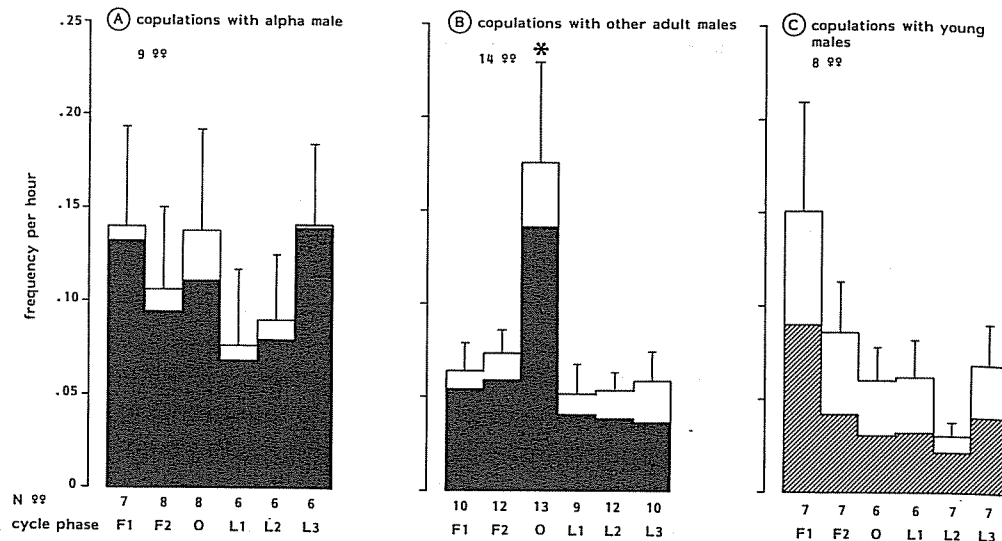
Vrouwelijke geslachtshormonen leken in laboratoriumtests weinig invloed te hebben op het seksueel gedrag van beermakaken: in tegenstelling tot andere apensoorten copuleerden beermakaken gedurende alle fasen van de ovariumcyclus even vaak, en stopte hun seksuele activiteit niet na ovariectomie. In die laboratoriumstudies werd steeds maar 1 mannetje met 1 of 3 vrouwtjes geobserveerd (Slob e.a., 1978a en 1978b).

Figuur 6. Copulatiefrequenties gedurende de ovariumcyclus; copulaties met en zonder ejaculatie. Gemiddelden \pm S.E.M. van 19 vrouwtjes. $N_{\text{♀}}$ = aantal vrouwtjes waarvan minstens 1 copulatie werd gezien. Cyclus fasen (5-daagse blokken): folliculair (F1 en F2), peri-ovulatoir (O) en luteaal (L1, L2 en L3). Significante verschillen ($P < 0.05$): * $>$ L1, ** $>$ L1 en L2.



In de groep in Oss bleken copulatie frequenties wel over de cyclus te fluctueren (Figuur 6). Echter, de gevonden fluctuaties waren niet zo sterk als bij andere apensoorten onder vergelijkbare omstandigheden. De copulatiefrequenties waren rond het moment van ovulatie ongeveer 2 maal zo hoog als halverwege de luteale fase, terwijl bijvoorbeeld rhesusapen op mid-luteale dagen helemaal niet copuleren (zie studies geciteerd door Nieuwenhuijsen e.a., 1986).

Een ander verschil met andere apensoorten lag in het feit dat de gevonden fluctuaties niet voor alle mannetjes golden: de alpha man James en on-



Figuur 7. Copulatiefrequenties gedurende de ovariumcyclus voor 3 partnerklassen. Wit: zonder ejaculatie; zwart: met ejaculatie; gearceerd: met ejaculatie gedrag maar zonder sperma. Zie ook Figuur 6. * > F1, L1, L2 en L3.

volwassen mannetjes copuleerden even vaak met folliculaire, peri-ovulatoire en luteale partners terwijl de overige mannetjes (volwassen en niet alpha) een duidelijke piek met peri-ovulatoire vrouwtjes vertoonden.

De gevonden cycliciteit was niet te verklaren aan de hand van de paringsbereidheid van de vrouwtjes: proceptiviteit (spontaan presenteren naar volwassen mannetjes) was in alle fasen van de cyclus even hoog. Ook was er geen variatie over de cyclus in receptiviteit (de mate waarin vrouwtjes seksuele avances van mannetjes accepteerden). Wel werd een cycliciteit gevonden in de attractiviteit van de vrouwtjes. Dit bleek uit de verdeling van gerichte masturbaties: die werden het meest gericht op peri-ovulatoire vrouwtjes, en het minst op mid-luteale vrouwtjes. Gericht masturberen vormde een ideale maat voor attractiviteit, daar het niet onderhavig was aan sociale controle en ook niet afhing van de receptiviteit van de partner.

Vrouwtjes leken in de periode rond de ovulatie, wanneer de oestradiolspiegels hun maximale waarden bereikten, het meest attractief te zijn. Progesteron, waarvan de spiegels in de luteale fase stegen, leek de attractiviteit te onderdrukken. Waarin die attractiviteit nu precies gelegen is is onduidelijk. Het zou te maken kunnen hebben met de lichaamsgeur, het uiterlijk of de manier van bewegen van de vrouwtjes. Wat het ook zij, de betreffende veranderingen waren van dien aard dat ze aan de waarneming van de onderzoekers zijn ontsnapt.

Het is opmerkelijk dat de alpha man en de jonge mannetjes ongevoelig leken voor fluctuaties in de attractiviteit van vrouwelijke soortgenoten. Hetzelfde gold voor mannelijke beermakaken in laboratoriumtests. Bij de jonge mannetjes zou deze ongevoeligheid een kwestie van onervarenheid kunnen zijn, maar voor James en de volwassen laboratorium-mannetjes ging dat argument niet op. Een punt van overeenkomst tussen James, de jonge mannetjes in Oss en de volwassen mannetjes in het lab was dat zij allen ongestoord, zonder interrupties konden copuleren. Hierin verschilden zij van de 'overige volwassen' mannetjes in Oss. Die bleken zich bij hun pogingen om te copuleren te concentreren op peri-ovulatoire vrouwtjes: kennelijk waren ze met die vrouwtjes het meest bereid een hardhandige interruptie te riskeren. James copuleerde bij voorkeur met ranghoge vrouwtjes, ook op momenten dat die vrouwtjes niet peri-ovulatoir waren terwijl andere, ranglage vrouwtjes dat wel waren. Hetzelfde verschijnsel deed zich voor tijdens de experimentele observaties: in afwezigheid van topmannetjes copuleerde de 'tijdelijke alpha man' altijd met ranghoge partners, ongeacht hun precieze hormonale status (mits niet zwanger of lacteerd, zie hieronder). Voor de mannetjes die het voorrecht genoten vrijuit te kunnen copuleren leek seksueel gedrag niet alleen een reproductieve functie te hebben: mogelijk diende het ook als middel om hun speciale sociale status te demonstreren.

Zwangere vrouwtjes copuleerden aanvankelijk gewoon door. Vanaf 2 maanden na de conceptie werd er, vrij plotseling, nauwelijks meer gecopuleerd, ook niet met James of met jonge mannetjes. Pas maanden na de bevalling kwam de copulatie activiteit weer op gang. Wanneer precies, hing af van de lengte van de periode tussen bevalling en eerstvolgende ovulatoire ovariumcyclus (6 tot 14 maanden). Twee tot 3 maanden voor de eerste post-partum ovulatie werd er weer gecopuleerd.

Net als bij de fluctuaties in copulatie frequenties over de cyclus kon het bovenbeschreven patroon niet worden verklaard aan de hand van proceptiviteit of receptiviteit, maar leek het te berusten op veranderingen in attractiviteit: gerichte masturbatie frequenties verliepen ongeveer gelijk met copulatie frequenties.

De voortdurend hoge progesteronspiegels tijdens de zwangerschap leken de attractiviteit van de vrouwtjes drastisch te verminderen. Tijdens de lactatie zouden de hoge prolactinespiegels of het ontbreken van hoge oestradiolspiegels ten grondslag kunnen liggen aan de lage attractiviteit.

Isoseksueel gedrag

Tot nu toe is er bij seksueel gedrag alleen maar gesproken over interacties

tussen dieren van verschillend geslacht. Iseksuele interacties kwamen ook veel voor, maar anale intromissies of orgasme gedrag werd daarbij nooit waargenomen. In laboratoriumstudies is wel melding gemaakt van orgasmes bij seksuele interacties tussen mannetjes (Chevalier-Skolnikoff, 1976; Slob & Schenck, 1986) of vrouwtjes (Goldfoot e.a., 1980), maar in groepen met een 'natuurlijke' samenstelling is dit uitzonderlijk (Hanby, 1974). Presenteergedrag en vluchtige beklimmings tussen leden van hetzelfde geslacht zijn echter voor alle apensoorten, ook in het wild, een algemeen verschijnsel. Vaak doen die isoseksuele interacties zich voor tijdens conflicten.

De volwassen vrouwtjes in de groep vertoonden per individu 2 tot 3 maal isoseksueel presenteergedrag; slechts in 5% van de gevallen leidde dit tot een beklimning. Tussen de mannetjes lag de presenteer frequentie een factor 12 hoger en leidde de helft tot een beklimning. Iseksueel presenteren tussen vrouwtjes volgde in grote lijnen de dominantieverhoudingen: meestal (90%) werd er 'van laag naar hoog' gepresenteerd. Tussen mannetjes leken dominantie verschillen echter geen rol te spelen: er werd ongeveer even vaak 'omhoog' als 'omlaag' gepresenteerd en beklommen. Kennelijk was isoseksueel presenteren en beklommen worden voor mannetjes geen uiting van onderdanigheid.

Bij Japanse makaken is het optreden van isoseksueel gedrag in verschillende groepen bestudeerd. Iseksuele interacties tussen mannetjes bleken in alle groepen veelvuldig voor te komen, maar de mate waarin vrouwtjes naar elkaar presenteerden en elkaar beklommen varieerde sterk van groep tot groep (Fedigan, 1982). In dit opzicht kunnen er dus 'culturele' verschillen bestaan tussen verschillende groepen van dezelfde soort. De vondst dat in Oss mannetjes isoseksueel veel actiever waren dan vrouwtjes moet dan ook niet gezien worden als typerend voor alle primaten.

Dankwoord

Karel de Neef, Ad Lammers en Wim Hagedoorn verleenden namens Organon hun medewerking aan het onderzoek. Marielle Jansen, Els Broekhuijsen en Bas Drukker assisteerden bij de observaties. Geert van Cappellen, Marja Ooms, Peter Woutersen en Paula van der Vaart deden de hormoonbepalingen. Koos van der Werff ten Bosch, Jan van Hooff en Koos Slob begeleidden het onderzoek. Ik ben al deze mensen zeer erkentelijk.

Literatuur

Het aantal referenties is hier met opzet beperkt gehouden. Aan de hand van genoemde artikelen is het mogelijk een volledig overzicht van de relevante literatuur te verkrijgen. Chambers, K. C., J. A. Resko en C. H. Phoenix (1982). Correlation of diurnal changes in hor-

- mones with sexual behavior and age in male rhesus macaques. *Neurobiol. Aging*, 3: 37-42.
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1976). Homosexual behavior in a laboratory group of stump-tail monkeys (*Macaca arctoides*): forms, contexts, and possible functions. *Arch. Sex. Behav.*, 5: 511-527.
- Estep, D. Q., K. Nieuwenhuijsen, K. E. M. Bruce, K. J. de Neef, P. A. Walters III, S. C. Baker en A. K. Slob (1988). Inhibition of sexual behaviour among subordinate stump-tail macaques, *Macaca arctoides*. *Anim. Behav.*, 36: 854-864.
- Fedigan, L. M. (1982). *Primate Paradigms. Sex roles and social bonds*. Eden Press, Montreal.
- Goldfoot, D. A., H. Westerborg-van Loon, W. Groeneveld en A. K. Slob (1980). Behavioral and physiological evidence of sexual climax in the female stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*). *Science*, 208: 1477-1479.
- Hanby, J. P. (1974). Male-male mounting in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Anim. Behav.*, 22: 836-849.
- Nieuwenhuijsen, K. (1985). *Geslachtshormonen en gedrag bij de beermakaak (Macaca arctoides)*. Proefschrift. Erasmus Universiteit, Rotterdam.
- Nieuwenhuijsen, K., M. Bonke-Jansen, E. Broekhuijsen, K. J. de Neef, J. A. R. A. M. van Hooff, J. J. van der Werff ten Bosch en A. K. Slob (1988). Behavioral aspects of puberty in group-living stump-tail monkeys (*Macaca arctoides*). *Physiol. Behav.*, 42: 255-264.
- Nieuwenhuijsen, K., M. Bonke-Jansen, K. J. de Neef, J. J. van der Werff ten Bosch en A. K. Slob (1987a). Physiological aspects of puberty in group-living stump-tail monkeys (*Macaca arctoides*). *Physiol. Behav.*, 41: 37-45.
- Nieuwenhuijsen, K., A. J. J. C. Lammers, K. J. de Neef en A. K. Slob (1985). Reproduction and social rank in female stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Int. J. Primatol.*, 6: 77-99.
- Nieuwenhuijsen, K., K. J. de Neef en A. K. Slob (1986). Sexual behaviour during ovarian cycles, pregnancy and lactation in group-living stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Human. Reprod.*, 1: 159-169.
- Nieuwenhuijsen, K., K. J. de Neef, J. J. van der Werff ten Bosch en A. K. Slob (1987b). Testosterone, testis size, seasonality, and behavior in group-living stump-tail monkeys (*Macaca arctoides*). *Horm. Behav.*, 21: 153-169.
- Schenck, P. E. en A. K. Slob (1986). Castration, sex steroids, and heterosexual behavior in adult male laboratory-housed stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *Horm. Behav.*, 20: 336-353.
- Slob, A. K., M. J. Baum en P. E. Schenck (1978a). Effects of the menstrual cycle, social grouping, and exogenous progesterone on heterosexual interaction in laboratory housed stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Physiol. Behav.*, 21: 915-921.
- Slob, A. K., W. H. Groeneveld en J. J. van der Werff ten Bosch (1986). Physiological changes during copulation in male and female stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Physiol. Behav.*, 38: 891-895.
- Slob, A. K. en K. Nieuwenhuijsen (1980). Heterosexual interactions of pairs of laboratory-housed stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) under continuous observation with closed-circuit video recording. *Int. J. Primatol.*, 1: 63-80.
- Slob, A. K. en P. E. Schenck (1981). Chemical castration with cyproterone acetate (Adrocur®) and sexual behavior in the laboratory-housed male stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*). *Physiol. Behav.*, 27: 629-636.
- Slob, A. K. en P. E. Schenck (1986). Heterosexual experience and isosexual behavior in

laboratory-housed male stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *Arch. Sex. Behav.*, 15: 261-268.

Slob, A. K., S. J. Wiegand, R. W. Goy en J. A. Robinson (1978b). Heterosexual interactions in laboratory-housed stumptail macaques (*Macaca arctoides*): observations during the menstrual cycle and after ovariectomy. *Horm. Behav.*, 10: 193-211.

De Waal, F. (1982). *Chimpansee-politiek, macht en seks bij mensenapen*. Becht, Amsterdam.

Young, W. C. (1961). The hormones and mating behavior. In: *Sex and internal secretions*. W. C. Young en G. W. Corner (eds.), Williams & Wilkins, Baltimore.

Summary

Sexual behavior of stumptail macaques

A large group of stumptail macaques (*Macaca arctoides*), living in an outdoor cage, was studied for 3 years. The linear and stable dominance hierarchy, as well as the central-peripheral proximity structure, typical of free-ranging macaques, were also apparent in this captive group.

The sexual behavioral repertoire of stumptail macaques contains some peculiar features, e.g. the orgasm face, which may be performed by males and females. Stumptails start to copulate at an early age. With regard to ejaculatory potency, male stumptail macaques outscore all other primate species studied. Masturbation was frequently seen in males, but rarely in females. Fully adult males masturbated while looking at a particular female.

High-ranking males copulated much more frequently than lower-ranking males, due to the fact that the former interrupted copulations by the latter. No significant correlations between male testosterone levels and any behavioral measure were found. Female gonadal hormones influenced sexual behavior in this group more clearly than was the case in laboratory stumptails: copulation frequencies were highest around ovulation time, decreased during pregnancy, and remained low throughout lactation. Hormonal effects could be overruled by social factors.