

WEDIJVEREN OM NAKOMELINGSCHAP: DE SOCIO-OECOLOGIE VAN PAARRELATIES BIJ DE PRIMATEN^o

Jan A.R.A.M. van Hooff*

Bij vrouwen van een aantal diersoorten is het seksueel gedrag geëmancipeerd tot een sociaal instrument voor de manipulatie van betrekkingen in de vorm van een dienstengunst en uitwisselingssysteem. In deze gevallen is het te begrijpen dat de copulatie is losgekoppeld van een exclusieve hormonale controle en afhankelijk is geworden van sociale variabelen. In dergelijke soorten is het vrouwelijk seksueel gedrag niet in eerste instantie gericht op de paring, maar op het vestigen en in standhouden van relaties. Ook de mens is hier een onmiskenbaar voorbeeld van.

Het verschillend accent dat er is in de seksuele strategieën van mannen en vrouwen wordt ook weerspiegeld in onze psychologie. Experimenten van Symons & Ellis (1989) laten bijvoorbeeld zien dat onder jong-volwassenen (een geëmancipeerde studentenpopulatie) promiscuïteitsfantasiën bij mannen vooral erotisch van aard zijn, terwijl ze bij vrouwen meer romantisch zijn.

Het evolutiemodel

Hoe slaag je erin meer nakomelingen in de komende generaties na te laten dan anderen? Want zij of hij, die dat lukt, bereikt dat de genetische aanleg van zijn eigenschappen zich verspreidt in die komende generaties, met name natuurlijk die eigenschappen, welke bijdroegen tot dat voortplantingssucces. Want wat zich niet alleen handhaaft, maar zich zelfs uitbreidt, is nu eenmaal biologisch succesvol en dus - per definitie - aangepast. Die zij of hij hoeft daar natuurlijk niets van te beseffen, zeker niet als zij of hij een dier is. We hebben het namelijk over de 'logica' die wij in het evolutieproces kunnen herkennen.

* Prof. Dr. J.A.R.A.M. van Hooff, hoogleraar Ethologie en Socio-oecologie Groep, Rijksuniversiteit Utrecht, Postbus 80086, 2503 TB Utrecht.

^o Bewerking van een lezing gehouden op een wetenschappelijke vergadering van de Ned. Ver. voor Seksuologie, najaar 1991 te Amsterdam.

In een notedop hebben we hier immers het principe geformuleerd, op grond waarvan aanlegfactoren, zowel lichamelijke als gedragsmatige, worden geselecteerd op hun aanpassingswaarde. Zo worden door de natuurlijke selectie ook de aanlegfactoren voor motivationele mechanismen, gevoeligheden, preferenties, gedrevenheden en dergelijke doelmatig afgestemd. Als een eigenschap, welke dan ook, een bijdrage levert tot een vergelijkenderwijs groter voortplantingssucces voor de drager van die eigenschap (dat is: voor zijn/haar 'fitness'), of voor de verwanten, waarmee dat dier erfelijke aanleg gemeen heeft (voor zijn/haar 'inclusive fitness'), dan zal de genetische specificatie van die eigenschap in de populatie worden verbreid en zodoende alternatieve eigenschappen kunnen verdringen. Het spreekt vanzelf dat het seksuele gedrag en het jongverzorgingsgedrag de meest directe fitnessconsequenties hebben. Variaties daarin staan dan ook het meest onmiddellijk bloot aan natuurlijke selectie.

Nu treffen we in het dierenrijk, zowel binnen soorten, maar vooral tussen soorten grote variaties in seksuele gedragsvormen en, daardoor, in paarrelatiesystemen aan. Dit artikel doet verslag van de recente ontwikkelingen in de inzichten over hoe de verschillende vormen van seksueel gedrag en van paarsystemen bij onze naaste verwanten, de primaten, evolutionair, d.w.z. als aanpassingen, kunnen worden begrepen. Zo'n vergelijkende beschouwing kan ook verhelderend zijn voor ons inzicht in de variaties die we binnen onze eigen soort aantreffen.

Samenvatting van de gedachtenlijn

De structuur van het artikel volgt de denkstappen in onze huidige voorstelling over de evolutie van paarrelaties.

Vertrekpunt is de grote variatie aan paarvormingssystemen, die we bij de verschillende primaten aantreffen. Die variatie zien we vooral tussen de soorten, maar ook binnen de soorten. We vermoeden, dat het hier om aanpassingen aan verschillende levensomstandigheden gaat. Dat houdt dus in, dat we moeten nagaan welke oecologische omstandigheden als evolutionaire selectiefactoren die aanpassing kunnen hebben gericht. Theoretische overwegingen en feitelijke waarnemingen wijzen erop, dat de leden van de beide sexen door hun verschillende rol in het voortplantingsproces ook verschillende belangen en, daardoor, verschillende seksuele strategieën hebben. Dit uit zich vooral in de concurrentie om de seksuele toegang tot geslachtspartners. Deze concurrentie is voor mannelijke zoogdieren als regel (maar niet altijd!) dwingender dan voor vrouwelijke zoogdieren. Een mannelijke primaat kan zijn reproductiesucces maximaliseren door te proberen de seksuele toegang tot een zo groot mogelijk aantal vrouwen te monopoliseren.

Of dit ook werkelijk lukt hangt ervan af in hoeverre de verdeling van bevruchtbare vrouwen in ruimte en tijd toelaat dat een man de toegang ertoe kan monopoliseren. Kan

dit ("uitsluitingscompetitie"), dan heeft de winnaar exclusieve toegang en daarmee een grote "vaderschapszekerheid". Kan dit niet ("scharrelcompetitie"), dan is er lage "vaderschapszekerheid" en is er bovendien ruimte voor vrouwelijke manipulatie. Die "vaderschapszekerheid" blijkt de houding van een man tegenover de jongen van een vrouwtje te bepalen: intolerant, zo niet gevaarlijk t.o.v. van 'onbekende' jongen (met de mogelijkheid van infanticide) en beschermend t.o.v. 'eigen' jongen. Voor vrouwelijke dieren is het van belang enerzijds bedreiging van hun jongen door mannen af te wenden (door bevordering van "vaderschapsonzekerheid") en anderzijds mannelijke investering ten gunste van hun jongen te bevorderen (door bevordering van "vaderschapsillusie").

Seksueel gedrag wordt daarmee een middel om de paarband te reguleren. Dit wordt weerspiegeld in de vervaging van het verband tussen vrouwelijke vruchtbaarheid (tijdstip van ovulatie) en vrouwelijke seksuele bereidheid. De verschillende stappen in dit evolutionaire model worden in de volgende hoofdstukken nader uitgewerkt.

Verscheidenheid in socio-seksuele systemen

Solitaire organisatie

De primaten, de groep zoogdieren waartoe wij zelf ook behoren, vertonen forse onderlinge verschillen in hun sociale organisatie, en - in samenhang daarmee - in hun voortplantingsstrategieën. Sommige soorten leiden een promiscu en solitair bestaan. Die soorten vinden we vooral onder de nachtlevende halfapen (Bearder, 1987). Onder daglevende soorten is een solitaire levenswijze uiterst zeldzaam. Een opmerkelijke uitzondering vinden we onder de mensapen, namelijk de reusachtige boombewonende orang-oetan. Daar gaan de mannen en vrouwen het grootste deel van de tijd hun eigen weg in de groene koepel van het tropisch regenwoud, rondtrekkend in leefgebieden die met een flinke overlap op elkaar aansluiten (b.v.: Rijksen, 1978; Rodman en Mitani, 1987).

Monogame paren

Enkele andere soorten leven in monogame paren, soms met één of meer nakomelingen. Bekende voorbeelden daarvan uit de groep van de mensapen zijn de gibbons en de siamangs, waar een ouderpaar samenleeft met de opgroeiende jongen. Andere voorbeelden levert de groep van de Zuidamerikaanse apen: daar leven de kleine klauwaapjes, de oestities en tamarins in gezinsverband (b.v.: Goldizen, 1987).

Eénmansgroepen of haremgroepen

De meeste daglevende primatensoorten leven daarentegen in grotere groepen. Die

kunnen weer sterk variëren in grootte, in mate van samenhang en compactheid en in samenstelling. Zo leven gorilla's, vele langoren en meerkatten als regel in compacte, éénmans-harengroepen; er is dan één reproductieve man, die de toegang tot een groep vrouwen monopoliseert door mannelijke rivalen te weren (b.v.: Fossey, 1983; Cords, 1987). Soorten als de mantelbaviaan en de gelada leven in grote troepen, die zijn samengesteld uit afzonderlijke hareneenheden (Kummer, 1968; Dunbar, 1984). Bij mantelbavianen tonen de haremmannen een zeker respect voor de 'aanspraken' op vrouwen van andere mannen, met wie zij goede relaties onderhouden, b.v. doordat de mannen met elkaar verwant zijn (Stammbach, 1987).

Meermansgroepen

Andere soorten zoals de meeste makaken, de steppebavianen en - van onze verwanten - de chimpansee en de bonobo, leven in meermansgroepen, waarbinnen vaak promiscue relaties voorkomen (b.v. Takahata, 1982; Nishida en Hiraiwa-Hasegawa, 1987; White, 1989). Wie in zulke meermansgroepen seksuele toegang tot de vrouwen heeft wordt soms bepaald door de dominantieverhoudingen van de mannen, die samen in zo'n groep leven (de "priority-of-access" regel - zie Dunbar, 1988). Maar dit varieert nogal van soort tot soort, en zelfs binnen een en dezelfde soort. Dat wijst erop dat er bij de paarvorming meer aan de hand is dan of een dominante man andere mannen van de wijfjes kan afhouden (zie Dunbar, 1988, voor een overzicht). Vaak vinden we mengvormen van de genoemde systemen. Zo zijn de troepen van mantelbavianen en geladabavianen samenstelsels van met elkaar verbonden harengroepen. Binnen meermansgroepen, zoals van makaken, kan een dominante man soms achtereenvolgens een enkel vrouwtje monopoliseren, als dat in oestrus is. We spreken dan van de vorming van consortrelaties.

Verscheidenheid in seksuele patronen: cycliciteit en afwijkingen daarvan

De verschillende soorten onderscheiden zich ook sterk in de aard en verdeling van hun socioseksuele interacties, b.v. in de frequentie, cycliciteit en verdeling van seksuele gedragingen. Zo lijken bonobo (dwergchimpansee) en chimpansee op het eerste gezicht veel op elkaar, doordat ze beide in promiscue meermansgroepen leven. Niettemin vertonen ze belangrijke verschillen in hun patronen van seksueel gedrag. Terwijl, bijvoorbeeld, bij de chimpansee het seksuele verkeer grotendeels beperkt is tot periodes waarin de wijfjes vruchtbaar zijn, treedt het bij zijn naaste verwant, de bonobo gedurende de gehele menstruele cyclus op en dan ook nog in een vergelijkenderwijs zeer hoge frequentie. Veel meer dan bij de chimpansee is seksueel gedrag bij de bonobo een belangrijk onderdeel van verzoenings-, kalmerings- en afhankelijkheidsrituelen; ook isoseksuele contacten komen daar zeer veelvuldig voor (Kano, 1989; de Waal, 1989).

Seksueel gedrag is dus blijkbaar meer dan alleen maar een voortplantingsinstrument. Eenzelfde verschil vinden we onder makaken: terwijl de rhesusmakaak een relatief sterke cycliciteit vertoont, is deze bij de beermakaak aanzienlijk minder opvallend (Nieuwenhuijsen, 1985). Is die veelvormigheid nu louter een toevallige speling van de natuur? Evolutiebiologen geloven dat niet zomaar. Ze bezien de diversiteit in de natuur nu eenmaal vanuit een vergelijkend-evolutionaire invalshoek. Ze vragen zich af in hoeverre deze variaties begrepen kunnen worden als adaptaties, als evolutionaire aanpassingen. Zijn de verschillende sociale eigenschappen door natuurlijke selectie bevorderd, omdat ze aan dieren, die in bepaalde oecologische omstandigheden leefden, een groter voortplantingssucces leverden? Zo ja, welke oecologische factoren zijn daarbij dan van belang geweest als selectiedruk?

De sexen: verschil in voortplantingsstrategieën

Wie zich afvraagt wat de aanpassingswaarde van reproductieve strategieën mag zijn, die moet bedenken dat je om voortplantingssucces te boeken wel met z'n tweeën moet zijn. Het gaat dus altijd om een wisselwerking van twee strategieën: een vrouwelijke en een mannelijke strategie. Enig deductief denkwerk maakt al snel duidelijk dat de strategieën die mannelijke en vrouwelijke individuen volgen om hun voortplantingssucces te maximaliseren wel moeten verschillen. Er is immers een sterke asymmetrie in het niveau van ouderlijke inbreng tussen wijfjes en mannetjes, speciaal bij de zoogdieren (Trivers, 1972). Er is dus ook verschil in de beste manier om het eigen nakomelingental op te voeren. Wijfjes zullen in de regel het aantal nakomelingen dat ze met succes voortbrengen niet kunnen opvoeren door meer paringen aan te gaan. Om het uiteindelijke voortplantingssucces tijdens hun hele bestaan zo groot mogelijk te maken, zullen ze in de eerste plaats moeten investeren in een blijvende goede conditie van hun nakomelingen en - niet ten leste - ook van zichzelf. Hoe beter die conditie des te korter kan het interval tot een volgende succesvolle geboorte gehouden worden, en wel in een voortplantingscarrière, die zo lang mogelijk duurt. Op het eerste gezicht hebben vrouwelijke zoogdieren dus weinig te winnen door naar zoveel mogelijk paringen te dingen met verschillende partners. Dit is de conclusie die voortvloeit uit deze eerste-ordebenadering. Maar we zullen zien dat er niettemin omstandigheden zijn, die tot een uitbreiding van dit eerste-ordermodel leiden.

Voor mannelijke dieren ligt de situatie bij de meeste soorten anders. Bij het merendeel van de primaten kunnen mannen maar weinig bijdragen aan het opgroeisucces van hun nakomelingen of aan de reproductieve conditie van een verkoren partner. Wel kunnen ze een groter voortplantingssucces behalen door te proberen hun paarsucces op te voeren en zoveel mogelijk vrouwen te bevruchten. Dit moeten ze dan wel doen in een wedijver met mannelijke rivalen, die hetzelfde op het oog hebben (Clutton-Brock e. a., 1977).

Aangezien vrouwen slechts een beperkt aantal bevruchtingen kunnen verwezenlij-

ken, zouden zij dus aanzienlijk selectiever moeten zijn bij het spenderen van deze voor hen veel kostbaarder gelegenheden. Ze zouden hun bevruchting moeten gunnen aan een man die genen bijdraagt, welke een zo goed mogelijke waarborg bieden voor het voortbrengen van een nakomeling die op zijn beurt weer goede voortplantingsvooruitzichten heeft.

Het evolutionaire model dat uit deze eerste "beperkingsloze" deductieve benadering voortvloeit, schets mannen als vergelijkenderwijs onselectieve mededingers voor paringen. Vrouwen worden daarentegen verondersteld zorgvuldiger en selectiever te werk te gaan. Vaak is dit vertaald als zou dit betekenen dat vrouwelijke dieren erop geselecteerd zijn preuts en passief te zijn in hun seksuele interacties. Sarah Hrdy (1983), een vurig pleitbezorgster van het belang van een evolutionaire, socio-oecologische benadering van het sociale gedrag heeft echter op overtuigende wijze betoogd, dat die conclusie niet dwingend is en dat de aanname daarvan meer te maken heeft met de socioculturele normen, die men aanhangt dan met deductieve logica en empirische evidentie. We komen hier nog op terug wanneer we de invloed van vrouwelijke partnervoorkeur behandelen.

Een sleutelbegrip: het type concurrentie

Leven in groepen: de prijs is concurrentie

Het paarvormingssysteem is één van de aspecten van sociale organisatie. Die wordt in eerste instantie gekenmerkt door de grootte, mate van samenhang en de samenstelling van groepen. Socio-oecologische studies hebben duidelijk gemaakt dat groepsgrootte en groepssamenhang een aanpassingscompromis weerspiegelen. Bepaalde voordelen van het leven in groepen (in het bijzonder een grotere veiligheid voor natuurlijke vijanden) worden alleen verkregen tegen de prijs van een verhoogde wederzijdse concurrentie binnen zo'n groep (b.v. van Schaik, 1983; van Schaik en van Hooff, 1983; Dunbar, 1988, 1989; van Hooff, 1988). Variaties in groepsgrootte en -samenhang, zoals die tussen en binnen soorten worden gevonden, suggereren dat voor de meeste soorten de feitelijke graad van socialiteit een balans is van de relatieve sterkte van deze tegengesteld werkende selectiedrukken.

Deze oecologische factoren hebben een tamelijk direct effect op de ruimtelijke verdeling en de relaties van vrouwelijke individuen. Dit is begrijpelijk aangezien vrouwen vooral bekommerd zouden moeten zijn om hun lange-termijn conditie en hun veiligheid. Ze moeten het in de eerste plaats goed doen in de wedijver om toegang tot noodzakelijke bestaansvoorwaarden, zoals voedsel, veilige rustplaatsen en dergelijke te verkrijgen (van Schaik, 1989). Mannen dienen zich bovendien te bekommeren om hun succes in de competitie om toegang tot vrouwen te verkrijgen. Hun patroon van associatie en, meer in het bijzonder, hun reproductieve strategie zal daarom afhangen van de grootte en cohesie

van vrouwelijke associaties (van Hooff en van Schaik, 1992). Het paarvormingssysteem zal dus de resultante zijn van deze twee verschillende strategieën.

Om te begrijpen wat de adaptieve waarde is van de structuur van sociale betrekkingen, die we bij verschillende soorten aantreffen, blijkt concurrentie (wedijver) een sleutelbegrip te zijn. Het is erg verhelderend om hierbij twee hoofdcomponenten van wedijver te onderscheiden: uitsluitingsconcurrentie ('contest competition') en scharrelconcurrentie ('scramble competition') (van Schaik en van Noordwijk, 1988).

Uitsluitingsconcurrentie en scharrelconcurrentie

Uitsluitingsconcurrentie wordt gestimuleerd wanneer een begrensde voorraad van bestaansmiddelen voorkomt in eenheden ("klonten"), die voldoende groot en samengebond zijn om monopolisering mogelijk en rendabel te maken. De concurrentie zal dan tot echte competitie leiden. Deze zal de verschillende groepsleden in verschillende mate treffen: het sterkste dier zal in staat zijn anderen van toegang tot de klont uit te sluiten; hij zal kunnen nemen wat hij er van nodig heeft; tweede in rang kan dan aanspraken maken op wat er overblijft, enzovoorts.

Maar, als de bestaansmiddelen gespreid en in kleine klontjes voorkomen, dan kan het zowel onmogelijk als onrendabel zijn om te gaan investeren in de verdediging ervan. Zo vechten zebra's op de Afrikaanse savannen niet om een graspol. In zo'n situatie van scharrelconcurrentie is het niet het sterkste dier dat er het beste van af komt, maar degene die in staat is de klonten het snelste op te sporen en te bemachtigen. In zo'n situatie treft een tekort alle mededingers in beginsel in gelijke mate: de beschikbare koek wordt in meer gelijke porties verdeeld (Lazarus, 1982; Lornicki, 1988). Er is dan sprake van scharrelconcurrentie.

De invloed van het concurrentietype op de sociale organisatie

Welke component van concurrentie het belangrijkste is heeft verstrekende gevolgen voor de vorm die de sociale organisatie en het paarvormingssysteem aanneemt. Als uitsluitingscompetitie mogelijk is, dan moet dit een selectiedruk opleveren die de evolutie bevordert van competitief vermogen, zowel fysiek als motivationeel. Hiervoor zijn inderdaad overtuigende aanwijzingen. Bij de primaten worden al lange tijd twee typen groepen onderscheiden: er zijn soorten met zogenaamde vrouwgebonden groepen en soorten met niet-vrouwgebonden groepen. De eerste worden gevonden bij soorten met voedselbronnen, die gemiddeld goed monopoliseerbaar zijn, b.v. fruitbomen.

Als de omstandigheden uitsluitingswedijver mogelijk maken, zal dit de evolutionaire ontwikkeling van competitieve vermogens bij vrouwtjes bevorderen. Het leidt dan tot de vorming van sterke lineaire dominantiehierarchieën onder vrouwen. Het loont dan ook in

termen van 'inclusive fitness' om nakomelingen en verwanten te helpen en te steunen bij het verwerven van hoge dominantieposities; er ontwikkelen zich sterke nepotistische steunrelaties, die uitmonden in matriarchale clans binnen de groepen. De leden van zulke clans hebben allemaal vergelijkbare rangposities ten opzichte van de leden van andere clans. Niet-vrouwgebonden groepen vinden we vooral bij soorten, waar scharrelconcurrentie overheerst, bij voorbeeld bij veel soorten blad etende primaten. Jong, nog redelijk goed verteerbaar blad groeithier en derverspreid aan de uiteinden van takken. Hun bestaansbron heeft dus een zeer gespreid voorkomen. Hier zijn de betrekkingen tussen de vrouwen als regel meer egalitair; vrouwelijke groepsleden opereren meer individueel en ze zijn minder afhankelijk van een familierang- en coalitiesysteem (van Schaik, 1989; van Hooff en van Schaik, 1992).

Wedijver tussen mannen: monopolisatie of spermacompetitie

Monopolisatie: eenmansgroepen en consortrelaties

Hetzelfde onderscheid in concurrentietypen, dat ons inzicht zo bevordert bij de verklaring van de effecten van concurrentie om bestaansmiddelen op - voornamelijk - de betrekkingen tussen vrouwen, datzelfde onderscheid helpt ons ook de verscheidenheid in mannelijke reproductieve strategieën te begrijpen (van Hooff en van Schaik, 1992). Als vrouwen, om oecologische redenen die voor hen van belang zijn, in groepen opereren die wel compact, maar niet te groot zijn, dan opent dit voor krachtige mannen de mogelijkheid om andere mannen van toegang tot zo'n groepje uit te sluiten; dit leidt tot de vorming van zogenaamde 'eenmansgroepen' of 'haremgroepen' (b.v. Cords, 1987).

In een dergelijke situatie van uitsluitingscompetitie over vrouwen zal intraseksuele selectie de competitieve vermogens van mannen stimuleren. Zoals Darwin (ed. 1928) al opmerkte zal dit kunnen leiden tot een sterke dimorphie tussen de sexen, die verband houdt met de verschillende noodzaak tot vechtervermogen. En inderdaad, terwijl in monogame primatensoorten de sexen niet of nauwelijks verschillen in lichaams grootte, in de lengte van de hoektanden en dergelijke, zijn deze trekken overdreven in de mannen van vele polygyne soorten (Clutton-Brock e.a., 1977). Deze seksuele dimorfie wordt dan vooral aangetroffen in soorten met éénmansgroepen, dus in soorten met extreme uitsluitingspolygynie waar één reproductieve man een harem 'beheert' (Alexander e.a., 1979).

In meermansgroepen liggen de zaken ingewikkelder. De mogelijkheden voor mannen om de toegang tot een groep vrouwen te monopoliseren kunnen dan beperkt worden, bij voorbeeld wanneer vrouwen in grote en losse groepen leven, of wanneer de vrouwen hun oestrus synchroniseren, dus tegelijkertijd bevruchtbaar worden. Dan kan een man hooguit proberen de toegang tot een enkele vrouw te monopoliseren, als die in de vruchtbare

periode is (door het vormen van een zogenaamde 'consortrelatie'). Als er dan meerdere vrouwen tegelijk bevruchtbaar zijn, zal een dominante man moeten toestaan, dat mannen met een lagere rang de overblijvende vrouwen monopoliseren. Ook kunnen vrouwen de pogingen van dominante mannen om hen voor zich op te eisen frustreren, door hen te ontlopen en actief contact te zoeken met laagrangige mannen.

Spermacompetitie in meermansgroepen

Naarmate monopolisatie minder kans heeft kan de graad van promiscuïteit toenemen, en kunnen ook mannen proberen met zoveel mogelijk vrouwen te paren. Dit leidt dan tot een toestand van scharrelpolygynie, zoals die bij veel lagere dieren wordt aangetroffen (Wells, 1977; Alcock, 1980), maar ook bij primaten (Dunbar, 1988; van Hooff en van Schaik, 1992). Naarmate bij een soort het competitierégime minder op uitsluiting berust en meer naar scharrelpolygynie overgaat zal zo'n soort als regel ook seksueel-monomorf zijn. In plaats van vechtvormen te bevorderen zal de natuurlijke selectie hier kenmerken begunstigen, die de kans vergroten dat een man vrouwen bevrucht die ook door andere mannen geïnsemineerd kunnen worden. Dergelijke soorten gaan "spermacompetitie" aan: de mannen produceren copieuze hoeveelheden sperma, die ze in staat stellen de bijdrage van andere mannen bij frequente paringen te overvloeden (Bercovitch, 1989, Moller, 1988). Hun semen kan stollen tot pluggen in de vagina en hun penis kan een haakvormige eikel bezitten, die erop aangepast is de plug van een voorgaande inseminator uit te schrapen (Dixson, 1987).

Het verschil tussen de twee strategieën wordt het duidelijkst geïllustreerd door het feit dat de relatieve omvang van de testis van soorten die leven in meermansgroepen (veelal met scharrelpolygynie) groter is dan van monogame soorten en van soorten met éénmansgroepen (uitsluitingspolygynie). Onder de soorten die fylogenetisch het meest met ons verwant zijn, de mensapen, vinden we hiervan het meest treffende voorbeeld. In de seksueel uiterst dimorfe gorilla hoeden grote adulte 'grijsrug-mannen' een kleine compacte groep vrouwen. Deze enorme kerels hebben relatief kleine testikels: gemiddeld zo'n 30 g bij een modaal lichaamsgewicht van zo'n 150 à 200kg, tegen 35 à 40 g voor de mens bij een modaal lichaamsgewicht van zo'n 70 à 100kg. De seksueel monomorfe chimpansee leeft in los georganiseerde fissie-fusiegroepen. De mannen doorkruisen in kleine groepjes een omvangrijk territorium, waarin meerdere residente vrouwen leven. Een vruchtbare vrouw wordt meestal door meerdere mannen kort achter elkaar geïnsemineerd. Deze mannen hebben enorme testikels (Short, 1979; Harcourt e.a., 1981; Kenagy en Trombulak, 1986).

Ook binnen een soort lijken de mannelijke libido, de productie van semen en het gehalte aan spermatozoa te zijn afgestemd op de waarschijnlijkheid dat zich spermacompetitie voordoet. Zo is voor lapondermakaken vastgesteld dat zij hun ejaculatie

frequentie opvoeren en hun post-ejaculatoire refractaire periode bekorten, wanneer ze seksuele concurrentie van andere mannen bespeuren (Busse & Estep, 1984). Bij de mens neemt het spermagehalte van het semen toe naarmate een man in het interval sinds zijn voorlaatste copulatie met een partner langere tijd van die partner gescheiden is geweest; zo'n samenhang is er *niet* indien alleen naar de intervallengte tot de voorlaatste copulatie gekeken wordt (Baker en Bellis, 1989).

Seksueel gedrag; spaarzaam of kwistig?

Variatie in mannelijk seksueel presteren

Mannelijke dieren moeten tijd en energie steken in het verwezenlijken van bevruchtingen. De aandacht en inspanning hieraan besteed gaan uiteraard ten koste van andere functies in het tijdsbudget. En zoals met levensprocessen in het algemeen, mag je verwachten dat ook hier het efficiëntiebeginsel van de natuurlijke selectie de functie afstemt op wat nodig is. Er zijn aanwijzingen dat dit ook voor het seksuele gedrag geldt. Bij het overgrote merendeel van diersoorten is het paargedrag beperkt tot een vaak korte periode.

Dit vinden we ook bij een aantal primaten. Bij soorten waar de mannen een afdoende controle hebben over de toegang tot 'hun' vrouwen, zoals harembezitters, daar paren de mannen over het algemeen weinig. Gorilla's zijn bijvoorbeeld verrassend lage presteerders. Ze concentreren een gering aantal paringen rond het moment van ovulatie van hun vrouwtjes. Dat laatste is geen alledaagse gebeurtenis. In de eerste plaats is een vrouw maar gedurende een paar dagen per maand in oestrus. In de tweede plaats zijn de vrouwen in een harem als regel ofwel drachtig ofwel lacterend. Er kan dan ook wel eens een paar jaar voorbij gaan, voordat een van de vrouwen in de harem in oestrus komt (Harcourt, 1979). De verwachting dat mannen, die toegang tot een partner hebben (zonder risico's en complicaties) elke gelegenheid zullen aangrijpen, is ongetwijfeld een anthropomorfe masculiene fantasie, die mogelijk iets te maken heeft met de emancipatie van het seksuele gedrag buiten de strikte voorplantingsfunctie, zoals die bij onze soort blijkbaar is opgetreden (zie hieronder).

Zoals gezegd: bij de meeste zoogdieren en bij vele soorten primaten beperken mannen en vrouwen hun seksuele gedrag "efficiënt" tot de tijd rond de ovulatie. Een dergelijke motivationele inperking is ook wat je in een eerste benadering zou verwachten, aangezien alleen rond de ovulatie hun paringsgedrag vrucht kan dragen en investering in dit gedrag dus biologisch zinvol is (b.v. Hrdy en Whitten, 1987; Smuts, 1987).

Vrouwelijke promiscuïteit: een sociale strategie?

Spaarzame en selectieve bereidheid tot seksualiteit verwacht je in eerste instantie bij

vrouwelijke dieren. Toch zijn er ook hier, bij de niet-humane primaten, opmerkelijke uitzonderingen. Bij een aantal soorten nodigen de wijfjes gedurende de hele ovariumcyclus mannen uit om met hen te copuleren (Dunbar, 1988; Hrdy en Whitten, 1987). Vanuit het zoëven geschilderde 'efficiëntieperspectief' echter zijn het juist de soorten, waar de oestrusinperking ontbreekt, die om een verklaring vragen. Je zou het optreden van paringen ook in momenten dat er geen mogelijkheid tot bevruchting is, kunnen zien als 'afwijkingen', als een onvolkomenheid van de motivationele regulatie. Je kunt echter ook veronderstellen dat het hier om adaptaties gaat. In dat geval moet je kunnen aantonen, dat bij deze soorten het paargedrag wordt aangewend om andere adaptieve effecten te bewerkstelligen dan alleen maar bevruchtingen. Kortom, dat het seksuele gedrag ook andere, bijvoorbeeld sociale functies dient. En dan kun je je afvragen of het hier gaat om aanpassingen in het gedrag van de man, dan wel of mannen hier gemanipuleerd worden omdat het adaptieve profijt vooral aan de vrouwen toevalt.

Dat laatste is zeker aannemelijker in een aantal gevallen, waar vrouwen vaak meerdere verschillende mannen actief tot paring uitdagen. In een populatie Sumatraanse langstaartmakaken probeerden de vrouwen regelmatig aan de controle van een dominante consortman te ontsnappen en aan de periferie van de groep snel even te paren met aankomende mannen van lagere rang (van Noordwijk, 1985).

Infanticide en de seksuele tegenstrategie

Er zijn enkele verschijnselen, die de vrouwelijke promiscuïteit welke we bij sommige soorten aantreffen, functioneel begrijpelijk maken. In dit verband is het gruwelijke verschijnsel van mannelijke infanticide van belang. Een aantal jaren geleden deed Hrdy (1977) de onthutsende waarneming dat bij Hanumanlangoeren mannen, die de heerschappij in een haremgroep van een voorganger overnemen, de borstkinderen doden, die in de haremgroep aanwezig zijn. Twee mogelijke verklaringen zijn er geopperd voor dit afstotende verschijnsel. Daarover heeft een verhit debat gewoed (zie: Hausfater en Hrdy, 1984; Struhsaker en Leland, 1987). De ene verklaring veronderstelt dat zulke infanticide een pathologische abnormaliteit moet zijn, die optreedt doordat agressie wordt afgereageerd op zwakke groepsleden, speciaal onder stressvolle omstandigheden, zoals in condities van overbevolking. Het probleem is waarom dit gericht zou zijn op de borstjongen, die fel door hun moeder worden verdedigd, en niet op de veel kwetsbaarder juvenielen. De andere verklaring gaat ervan uit dat het gedrag wel degelijk adaptief zou kunnen zijn voor de mannen die het uitvoeren. Die zouden er hun voorplantingsvooruitzichten mee kunnen vergroten. Ze maken er immers in hun nieuwe groep de weg mee vrij voor nieuwe nakomelingschap van henzelf. De lacterende vrouwen zouden immers sneller terugkeren naar een toestand van oestrus als jongen van de voorafgaande man, voor zover die nog gezoogd worden, zijn opgeruimd. Dit geeft infanticidale mannen een selectief voordeel

boven mannen, die dit gedrag niet uitvoeren. Ze kunnen immers meer nakomelingen nalaten, die de kwetsbare leeftijd al voorbij zijn, op het onafwendbare moment dat zij zelf het veld moeten ruimen en hun eigen borstjongen dus de potentiële slachtoffers zijn voor de opvolger.

Inmiddels is het verschijnsel gedocumenteerd voor een verscheidenheid aan soorten, zoals gorilla's (Watts, 1989), langoeren, colobusapen, verschillende soorten meerkatten, brulapen, chimpansees en makaken (zie Struhsaker en Leland, 1987, voor een overzicht). Het verschijnsel komt bovendien speciaal voor bij soorten met uitsluitingspolygynie, en, binnen die soorten onder condities waar een hoge graad van seksuele monopolisatie wordt aangetroffen (b.v. Newton, 1986). Dit verleent in toenemende mate steun aan de opvatting dat het hier om een adaptief verschijnsel gaat (Struhsaker en Leland, 1987; Dunbar, 1988), temeer daar jarenlang systematisch onderzoek aan Indische langoeren heeft aangetoond dat infanticidale mannen een belangrijk reproductievoordeel verwerven (Sommer, 1993; Volland, 1993). Mogelijk heeft er selectie plaats gevonden op mannen, die gevoelig zijn voor stimuli, welke een samenhang vertonen met de waarschijnlijkheid van hun vaderschap, of ze dat nu zelf beseffen of niet! Dit laatste blijft vooralsnog hypothetisch. De adaptieve duiding van infanticide wordt overigens ondersteund door waarnemingen bij carnivoren (Packer en Pusey, 1984), knaagdieren (Labov e.a., 1985) en zelfs vogels (Veiga, 1990).

Overigens zal de betreffende genetische aanleg zich ook via de selectie op de vrouwtjes in de populatie uitbreiden. Immers, als de genetische aanleg voor een infanticidale neiging zich eenmaal in een populatie gevestigd heeft, dan is het voortaan ook in het belang van de vrouwen om zonen voort te brengen die infanticidaal optreden tegen vreemde jongen. Die vrouwen zullen immers selectief genetisch voordeel oogsten, omdat zij via dergelijke zonen meer kleinkinderen nalaten.

Manipuleren van de vaderschaps(on)zekerheid

Voor het voortplantingssucces van een vrouw is het verliezen van een kind natuurlijk onder alle omstandigheden een ramp, wie ook de vader is. Je zou dus tegenstrategieën mogen verwachten. Als het nu zo is dat voorafgaande seksuele ervaring met een vrouw de attitude van een man ten opzichte van de nakomelingen van die vrouw bepaalt (Hrdy & Whitten, 1987), dan hebben de vrouwen daarmee ook een middel in handen om die attitude te manipuleren. Ze kunnen die mannen seksueel "binden". Om dit bij zoveel mogelijk mannen te bereiken is het handig om de oestrus uit te strekken tot ver ter weerszijde van de periode van ovulatie. Het seksuele gedrag kan hiermee behalve de rechtstreekse voortplantingsfunctie nog een tweede adaptief effect verkrijgen. Bij een aantal primatensoorten adverteren de vrouwen hun vruchtbare periode met zeer opvallende genitale zwellingen. Bij chimpansees bij voorbeeld, bereikt de zwelling haar hoogtepunt

op de dag van ovulatie. Alleen tijdens deze fase van gezwollenheid vinden paringen plaats. In sommige van de soorten waarvoor aanwijzingen bestaan dat het seksuele gedrag ook sociale manipulatiefuncties gekregen heeft is de duidelijke samenhang tussen de opvallende, attractieve oestruszwelling van de vrouwelijke genitalia en de tijd van ovulatie vervaagd; zo worden de mannen dus biologisch beduvelde (b.v. langstaartmakaken; van Noordwijk, 1985). Bij weer andere soorten is er helemaal geen zwelling meer, en komen paringen gedurende de gehele cyclus en de vroege zwangerschap voor, b.v. bij de beermakaak en de mens (Nieuwenhuijsen, 1985).

Bij de langstaartmakaak gaat dit gepaard met vrouwelijke promiscuïteit. Ze lijken daarmee zelfs hun selectiviteit op te geven. Toch zouden deze vrouwen hier toch nog iets van selectiviteit kunnen behouden indien ze op het moment van de ovulatie gemotiveerd zouden zijn om alleen te paren met de man van hun voorkeur. Of dit inderdaad het geval is, kan alleen worden nagegaan door het vaderschap objectief te meten. Dit kan onderzocht worden met behulp van moderne 'DNA-fingerprinting' technieken. Zo vinden De Ruiter c.s. (1991, 1992) in een uitgebreid onderzoek aan groepen wilde Java-ape, dat mannen van verschillende rang weliswaar met de vrouwtjes konden paren, maar dat toch de ranghoogste mannen de vaders waren van een aanzienlijk groter deel van de nakomelingen dan op grond van hun aandeel in de paringen verwacht mocht worden. Dat wil zeggen, dat zij op het beslissende moment degenen waren die de paring konden plegen.

Ook de fascinerende vraag wat de reden kan zijn dat de vrouwen van een aantal soorten juist gedurende de eerste maanden van de dracht nog anovulatoire oestrussen hebben (b.v. Nieuwenhuijsen, 1985; voor een overzicht zie: Hrdy en Whitten, 1987) krijgt hiermee een plausibele verklaring. In die periode kunnen ze namelijk weer seksueel actief worden. Het zou hier om een endocrinologisch artefact kunnen gaan. Waarschijnlijker is echter dat het om een adaptatie gaat, die erop gericht is de houding van de mannen te beïnvloeden (Hrdy, 1979).

Veel wijst er dus op dat mannen en vrouwen een verschillende interesse in vaderschaps(on)zekerheid hebben. Waar het mannen lukt de toegang tot vrouwen te monopoliseren, zullen zij ook de 'zekere vaders' zijn. Dan kan er bij mannen ook gedrag voorkomen, dat discrimineert tussen vreemde en eigen kinderen; ze kunnen dus ook vreemde kinderen schaden en eigen kinderen helpen. Nogmaals, de dieren zelf zijn zich uiteraard niet bewust van de biologische zin van hun eigen emotionele instellingen, waardoor deze discriminatie tot stand komt. Op analoge wijze kunnen we begrijpen dat vrouwen van sommige soorten er onder bepaalde omstandigheden belang bij kunnen deze vaderschaps(on)zekerheid te manipuleren: door onzekerheid te zaaien en een vaderschapsillusie te scheppen kunnen ze bij meerdere mannen een tegemoetkomende houding tegenover hun jongen bevorderen. Mannen kunnen daardoor evolutionair gedwongen worden te investeren in een hoge libido, omdat ze het zich bij een onvoorspel-

bare of 'verborgen' oestrus niet kunnen permitteren kansen te missen. In andere gevallen, waar één man een degelijke en langdurige garantie van bescherming en investering biedt (zoals bij de gorilla) is deze bandversterkende invloed van het seksuele gedrag minder nodig.

'Vrouwelijke keuze': voorwaarden en gevolgen

De keuze voor hulpvaardigheid

In het verleden heeft de nadruk vaak gelegen op de rol van de man bij de vorming van paarrelaties. Waar mannelijke monopolisatietechnieken met succes tot de uitsluiting van rivalen leiden, daar zullen ook de opties voor vrouwen om zelf te kunnen kiezen vanzelfsprekend beperkt worden. Een vrouw doet er dan zelfs goed aan zich bij de uitslag van de mannelijke competitie neer te leggen. Indien het de winnaar is, die haar nakomelingen schenkt, is ook de kans het grootst, dat die nakomelingen later zelf eveneens winnaars zullen zijn.

Maar, ofschoon duidelijk is aangetoond dat mannelijke dominantie inderdaad van overwegend belang kan zijn, komen er toch ook steeds meer studies die tonen dat vrouwelijke voorkeur, zoals die blijkt uit actieve sollicitaties, de doorslag kan geven (Rasmussen, 1983; Smuts, 1987). Te verwachten is dat de mogelijkheid voor vrouwelijke keuze vooral groot is, waar de scharrelcomponent in de mannelijke concurrentie overweegt. Steppebavianen zijn een voorbeeld: dominante mannen proberen exclusieve consorts te vormen met vrouwen als deze op de piek van hun oestrus verkeren.

Als groepen echter groot zijn en wanneer er bovendien vele andere mannen in de groep vertoeven, dan kan het zelfs voor een dominante man erg moeilijk worden om een consort langdurig in stand te houden. Dit vergt dan teveel aan stressvolle belasting, vooral ook als andere mannen samenspannen in coalities (b.v.: Bercovitch, 1988; Noë, 1988, 1992). In zo'n situatie kan de bereidheid van een vrouw om mee te werken bij het handhaven van een consort met een bepaalde man, door deze te blijven volgen, van doorslaggevende betekenis worden. Als dat zo is, dan loont het voor mannen, vooral voor ondergeschikte mannen, om de sympathie van een vrouw te winnen. Het loont dan wellicht om te investeren in slechts één enkele speciale relatie, en om zo een paarprivilege te "kopen". Bij steppebavianen kiezen vooral ondergeschikte mannen deze optie, terwijl jonge krachtige mannen kiezen voor monopolisatie en uitsluiting (Packer, 1979). Vrouwen blijken een paarvoorkeur te ontwikkelen als een "beloning" voor ondervonden diensten, zoals bescherming tegen lastposten, steun bij de toegang tot voedselbronnen (Janson, 1984), voedseldelen (Tutin, 1979) of huidverzorging (Smuts, 1985). In enkele soorten bleken nieuwe mannen zich zelfs vriendelijk en beschermend op te stellen tegenover kinderen van een vrouw, in weerwil van het feit, dat ze nog onmogelijk de vader van die

kinderen konden zijn (b.v.: steppebaviaan, Smuts, 1985; geladabaviaan, Dunbar, 1984). Eén van de meest extreme voorbeelden van de sociale emancipatie van het seksuele gedrag levert de bonobo, die wel eens als de hyperseksuele mensaap wordt aangeduid. Bij deze soort overweegt de scharrelconcurrentie met spermacompetitie om vrouwen. Deze voeren vrijwel de hele cyclus door de attractieve genitale zwelling. Heteroseksuele paringen, homoseksuele paringen en masturbaties tussen mannen zowel als vrouwen (b.v. ventroventrale clitorisrubbing-paringen) komen in hoge frequentie voor en vervullen verscheidene affiliatieve functies. Zo ruilen vrouwen paringen bijvoorbeeld voor voedselaanbiedingen (de Waal, 1989; Kano, 1989). Dit is het tegengestelde van de opstelling, die we hebben aangetroffen bij soorten waar dominantie in de mannelijke uitsluitingscompetitie om paarvorming overheerst en waar dus het verre houden van rivalen ook de mogelijkheid van vrouwelijke keuze te niet doet.

Wedijver tussen vrouwen

In de eerste deductieve run van ons model verwachtten we intraseksuele competitie om partners vooral tussen mannen. Competitie tussen vrouwen om mannen zou voor die vrouwen alleen maar zinvol zijn, als de mannelijke bijdrage meer omvat dan alleen maar een bevruchting, b.v. wanneer mannen een stukje extra investering in het welzijn van een vrouw en haar nakomelingen kunnen steken. Nu is het potentieel van vaderlijke investering bij primaten over het algemeen vrij gering, dit in tegenstelling tot b.v. de meeste vogelsoorten en, onder de zoogdieren, bijvoorbeeld de hondachtigen. Daar kunnen mannen een belangrijke rol spelen onder andere in het bemachtigen en aandragen van voer voor hun maat en haar jongen. Daar vinden we dan ook monogame paarbanden.

Toch zijn er ook primatensoorten waar de dienstvaardige verbondenheid van een man van groot belang is, omdat hij een wezenlijke bijdrage levert aan het grootbrengen van de jongen. Daar is ook de competitie tussen vrouwen aanmerkelijk. Dit is het geval bij de Zuid Amerikaanse klauwaapjes. Dit zijn kleine aapjes, die zich met insecten en met de gom en sappen van bomen voeden. Men neemt aan dat het secundaire dwergvormen zijn, die van grotere voorouders afstammen en in de loop van de evolutie in samenhang met hun speciale levenswijze kleiner geworden zijn. Ze hebben echter nog steeds vergelijkenderwijs enorme babies. Deze soorten nu zijn monogaam geworden (en soms zelfs polyandrisch!). Het vrouwtje is voor haar voortplantingssucces vrijwel geheel afhankelijk van de hulp van één of meer mannen, die haar ontheffen van de zware taak om de infanten te dragen (Leutenegger, 1980; Goldizen, 1989). Bij deze kleine diertjes is de last van dracht en lactatie voor het vrouwtje blijkbaar zo zwaar, dat het dragen van de jongen haast ondragelijk wordt. Mannelijke hulp zet hier wezenlijke zoden aan de dijk. Vrouwelijke klauwaapjes hebben een verborgen ovulatie en zijn seksueel ontvankelijk gedurende de hele menstruele cyclus (Goldizen, 1987). Een mannetje dat draaghulp levert kan

inderdaad beloond worden met een paring (Price, 1990). Een mannetje is dus een waardevol bezit dat tegen andere vrouwtjes verdedigd wordt.

Een analoge situatie treffen we aan bij de kleine mensapen, namelijk bij de meeste gibbonsoorten en de siamang. Voor deze uitsluitend in de hoge kruinen van het oerwoud levende soorten is aannemelijk gemaakt, dat ze om voedselconcurrentieredenen niet in groepen kunnen leven. Van Schaiken Dunbar (1990) hebben overtuigend beargumenteerd dat het mannetje wel bij een bevrucht vrouwtje móet blijven om haar jong te beschermen tegen infanticidale rivalen. Het vrouwtje heeft er in de gegeven omstandigheden alle belang bij om het mannetje niet te delen met een ander vrouwtje. Ook in enkele andere soorten zijn wel vormen van vrouwelijke jaloezie aangetroffen, die de exclusieve omgang met een man beschermt, zij het nooit zo heftig als bij de klauwaapjes en de kleine mensapen (Smuts, 1987). In al die gevallen gaat de competitie om de lange-termijnrelatie en niet zozeer om de paringen op zich, zoals het geval lijkt te zijn voor steppebavianen (Seyfarth, 1978). De analogie met de menselijke situatie is opvallend.

Summary

Competition for offspring: the socio-ecology of mating systems in primates

In females of a number of species sexual behavior is emancipated into a social instrument for the manipulation of relations as a service-favor exchange system. In such cases it is obvious that copulation is liberated from an exclusive hormonal control and becomes dependent on social variables. In such species female sexual behavior is not primarily directed at copulation per se, but to establish and maintain relationships.

The different emphasis on sexual strategies of men and women is also reflected in human psychology. Studies of Symons and Ellis (1989) show that among young adults (an emancipated student population) the promiscuity phantasies of males were mainly of an erotic nature (sexual, orgasmic, etc.) while those of the females were more romantic (e.e. loving, relationship, etc.)

Literatuur

- Alcock (1980). Natural selection and the mating systems of solitary bees. *Am. Scientist*, 68:146-153.
- Alexander, R.D., J.L. Hoogland, R.D. Howard, K.M. Noonan and P.W. Sherman (1979). Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. In: *Evolutionary Biology and Human Social Behaviour: An Anthropological Perspective* (red. N.A. Chagnon and W.A. Irons). Belmont Wadsworth.
- Baker, R.R. and M.A. Bellis (1989). Number of sperm in human ejaculates varies in accordance with sperm competition theory. *Anim. Behav.*, 37: 867-869.
- Bearder, S.K. (1987). Lorises, bushbabies and tarsiers: Diverse societies in solitary foragers. In *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Bercovitch, F.B. (1988). Coalitions, cooperation and reproductive tactics among adult male baboons. *Anim. Behav.*, 36: 1198-1209.
- Bercovitch, F.B. (1989). Body size, sperm competition, and determinants of reproductive success in male savanna baboons. *Evolution*, 43: 1507-1521.

- Busse, C.D. and D.Q. Estep (1984). *J. Comp. Psychol.*, 98: 227-231.
- Chapais, B. (1983). Reproductive activity in relation to male dominance and the likelihood of ovulation in rhesus monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 215-228.
- Clutton-Brock, T.H., P.H. Harvey and B. Rudder (1977). Sexual dimorphism, socioeconomic sex ratio, and body weight in primates. *Nature*, 269: 797-800.
- Cords, M. (1987). Forest guenons and patas monkeys: Male-male competition in one-male groups. In: *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Darwin, Ch. (1928). *The descent of man and selection in relation to sex*. Random House, New York.
- Dixson, A.F. (1987). Observations on the evolution of genitalia and copulatory behaviour in male primates. *J. Zoology, London*, 213: 423-443.
- Dunbar, R.I.M. (1984). *Reproductive decisions: an economic analysis of gelada baboon social strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- Dunbar, R.I.M. (1988). *Primate Social Systems*. Croom Helm, London.
- Dunbar, R.I.M. (1989). Social systems as optimal strategy sets: the costs and benefits of sociality. In: *Comparative Socioecology, the behavioural ecology of humans and other mammals* (red. V. Standen and R.A. Foley). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Fossey, D. (1983). *Gorillas in the mist*. Houghton Mifflin, Boston.
- Goldizen, A.W. (1987). Tamarins and marmosets: Communal care of offspring. In: *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Goldizen, A.W. (1989). Social relationships in a cooperatively polyandrous group of tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 79-89.
- Harcourt, A.H. (1979). Contrasts between male relationships in wild gorilla groups. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5: 39-49.
- Harcourt, A.H., P.H. Harvey, S.G. Larson and R.V. Short (1981). Testis weight, body weight, and breeding system in primates. *Nature*, 293: 55-57.
- Hausfater, G. and S.B. Hrdy (eds) (1984). *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. Hawthorne NY, Aldine.
- Van Hooff, J.A.R.A.M. (1988). Sociality in primates: a compromise of ecological and social adaptation strategies. In: *Perspectives in the study of primates* (red. A. Tartabini and M.L. Genta). DeRose, Cosenza.
- Van Hooff, J.A.R.A.M. and C.P. van Schaik (1992). Cooperation in competition: the ecology of primate bonds. In: *Coalitions and alliances in humans and other animals*. (red.: A.H. Harcourt and F.B.M. de Waal). Oxford University Press, Oxford.
- Hrdy, S.B. (1977). *The langurs of Abu*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hrdy, S.B. (1979). Infanticide among mammals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.*, 1: 13-40.
- Hrdy, S.B. and G.C. Williams (1983). Behavioral biology and the double standard. In: *The Social Behavior of Female Vertebrates* (red. S.K. Wasser), pp. 3-17, Academic Press, New York.
- Hrdy, S.B. and P.L. Whitten (1987). Patterning of sexual activity. In *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Janson, C.H. (1984). Female choice and mating system of the brown capuchin monkey. *Cebus apellis* (*Primates: Cebidae*). *Z. Tierpsychol.*, 65: 177-200.
- Kano, T. (1989). The sexual behavior of pygmy chimpanzees. In: *Understanding Chimpanzees* (red. P.G. Heltne and L.A. Marquardt). Harvard University Press, Cambridge MA.
- Kenagy, G.J. and Trombulak, G.C. (1986). Size and function of mammalian testes in relation to body size. *J. Mammol.*, 67: 1-22.
- Kummer, H. (1968). *Social organization of hamadryas baboons*. University of Chicago Press, Chicago.
- Labov, J.B., U.W. Huck, R.W. Elwood and R.J. Brooks (1985). Current problems in the study of infanticidal behavior of rodents. *Quart. Rev. Biol.*, 60: 1-20.
- Lazarus, J. (1982). Competition and conflict in animals. In: *Cooperation and competition in humans and animals* (red. A.M. Colman). Nostrand Reinhold, London.

- Leutenegger, W. (1980). Monogamy in callitrichids: a consequence of phyletic dwarfism? *Internat. J. Primatol.*, 1: 95-98.
- Lomnicki (1988). *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton.
- Moller, A.P. (1988). Ejaculate quality, testes size and sperm competition in primates. *J. Human Evol.*, 17: 479-488.
- Newton, P.N. (1986). Infanticide in an undisturbed forest population of hanuman lagurs, *Presbytis entellus*. *Anim. Behav.*, 34: 785-789.
- Nieuwenhuijsen, K. (1985). Geslachtshormonen en gedrag bij de beermakaak (*Macaca arctoides*). Dissertatie, Erasmus Universiteit, Rotterdam.
- Nishida, T. and M. Hiraiwa-Hasegawa (1987). Chimpanzees and Bonobo's: cooperative relationships among males. In: *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). Univ. Chicago Press, Chicago.
- Noë, R. (1988). *Coalition formation among male baboons*. PhD. Diss. University of Utrecht, Utrecht.
- Noë, R. (1992). Alliance formation among male baboons: shopping for profitable partners. In: A.H. Harcourt and F.B.M. de Waal (eds.) *Cooperation in Conflict: coalitions and alliances in animals and humans*, Oxford Univ. Press, Oxford.
- Noë, R., C.P. van Schaik and J.A.R.A.M. van Hooff (1991). The market effect: An explanation for payoff asymmetries among collaborating animals. *Ethology*, 87: 97-118.
- Noordwijk, M.A. van (1985). Sexual behaviour of Sumatran long-tailed macaques. *Z. Tierpsychol.*, 70: 277-296.
- Packer, C. (1979). Male dominance and reproductive activity in *Paio anubis*. *Anim. Behav.*, 27: 37-45.
- Packer, C. and A.E. Pusey (1984). Infanticide in carnivores. in *Infanticide: Comparative and Evolutionary perspectives*. Aldine, New York.
- Price, E.C. (1990). Infant carrying as a courship strategy of breeding male cotton-top tamarins. *Anim. Behav.*, 40: 784-786.
- Rasmussen, K.L.R. (1983). Influences of affiliative preferences upon the behaviour of male and female baboons during consortships. In *Primate Social Relationships, an Integrated Approach* (red.: R.A. Hinde). Blackwell, Oxford.
- Rijksen, H.D. (1978). A field study of Sumatran orang-utans (*Pongo pygmaeus abelii*, Lesson 1827): Ecology, behaviour and conservation. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, 78: 1-420.
- Rodman, P.S. and J.C. Mitani (1987). Orang-utans: sexual dimorphism in a solitary species. In *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Ruiter, J.R. de, W. Scheffrahn, G.J.J.M. Trommelen, A.G. Uitterlinden, R.D. Martin and J.A.R.A.M. van Hooff (1991). Male social rank and reproductive success in wild long-tailed macaques, in: *Paternity in Primates: Genetic Tests and Theories*. R.D. Martin, A.F. Dixson, E.J. Wickings (eds.).
- Ruiter, J.R. de, W. Scheffrahn, A.G. Uitterlinden and J.A.R.A.M. van Hooff (1992). Social rank, mating patterns and paternity in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*), in: *Abstr. XIVth Congr. Internat. Primatol. Soc.* Centre de Primatologie, Strassbourg.
- Schaik, C.P. van (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behav.*, 87: 120-144.
- Schaik, C.P. van (1989). The ecology of social relationship amongs gemale primates. In: *Comparative socioecology, the behavioural ecology of humans and other mammals* (red. V. Standen and G.R.A. Foley). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Schaik, C.P. van and R.I.M. Dunbar (1990). The evolution of monogamy in large primates: a new hypothesis and some crucial tests. *Behaviour*, 115: 30-62.
- Schaik, C.P. van and J.A.R.A.M. van Hooff (1983). On the ultimate causes of primate social systems. *Behav.*, 85: 91-117.
- Schaik, C.P. van and M.A. van Noordwijk (1988). Scramble and contest among female long-tailed macaques in a Sumatran rain forest. *Behav.*, 105: 77-98.
- Seyfarth, R.M. *1978). Social relationships among adult male and female baboons. *Behav.*, 64: 204-247.
- Short, R.V. (1979). Sexual selection and its component parts, somatic and genital selection as illustrated by man and the great apes. *Adv. Study Behav.*, 9: 131-158.
- Smuts, B.B. (1985). *Sex and friendship in baboons*. Aldine, New York.

- Smuts, B.B. (1987). Sexual competition and mate choice. In *Primate societies* (red. B.B. Smuts, D.L.Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Sommer, V. (1993). Infanticide among the langurs of Jodhpur: Testing the sexual selection hypothesis with a long-term record. In: *Protection and abuse of young in animal and man*. (red. S. Parmigiani, B. Svare and F. vom Saal). Harwood, London.
- Stambach, E. (1987). Desert, forest and montane baboons: Multilevel-Societies. In *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Struhsaker, T.T. and L. Leland (1987). Colobines: Infanticide by adult males. In *Primate Societies* (red. B.B. Smuts, D.L.Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham and T.T. Struhsaker). University of Chicago Press, Chicago.
- Symons, D. and B. Ellis (1989). Human male-female differences in sexual desire. In: *The Sociobiology of Sexual and Reproductive Strategies*. (red. A.E. Rasa, C. Vogel and E. Voland). Chapman and Hall, London.
- Takahata, Y. (1982). Social relations between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama B troop. *Primates*, 23: 1-23.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man* (red. B. Campbell). Heinemann, London.
- Tutin, C.E.G. (1979). Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6: 29-38.
- Veiga, J.P. (1990). Infanticide by male and female house sparrows. *Anim. Behav.*, 39: 496-502.
- Voland, E. (1993). *Grundriss der Soziobiologie*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Waal, F.B.M. de (1989). Behavioral contrast between bonobo and chimpanzee. In: *Understanding Chimpanzees* (red. P.G. Heltne and L.A. Marquardt). Harvard University Press, Cambridge MA.
- Watts, D.P. (1989). Infanticide in mountain gorillas: new cases and a reconsideration of the evidence. *Ethol.*, 81: 1-18.
- Wells, K. (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.*, 25: 666-693.
- White, F.J. (1989). Social organization of pygmy chimpanzees. In: *Understanding Chimpanzees* (red. P.G. Heltne and L.A. Marquardt). Harvard University Press, Cambridge MA.