

Hoe kunnen we de evolutie van gedrag onderzoeken?

Darwin vond inspiratie voor de theorie van evolutie door natuurlijke selectie door de snavels van verschillende vinkensoorten te vergelijken. Deze snavels bleken allemaal, zo goed als kon, aangepast om het favoriete voedsel van de vinkensoort te kunnen vangen. De kenmerken van de snavels konden zo ook worden gebruikt om het gedrag van de vinkensoort af te leiden. Maar soorten verschillen evenzeer in gedrag dat niet zo eenduidig wordt weerspiegeld in fysiologische kenmerken. Denk maar aan het gezang van vogels. Het gezang van nauw verwante soorten vertoont weliswaar gelijkenissen, maar is toch steeds een beetje anders. Het gezang van verre verwanten echter is dikwijls onvergelykbaar anders. Bij het zien van zulke patronen van verschillen en gelijkenissen stellen evolutiebiologen zich de vraag of de gedragingen in kwestie ook geëvolueerde kenmerken zijn. Zo ja, hoe kunnen we de evolutie ervan dan onderzoeken?

Als we het over gedrag hebben, denken we aan dieren en aan allerlei bewegende eencelligen, zoals bacteriën en pantoffeldiertjes. Nochtans kunnen ook planten en schimmels zich 'gedragen'. Denk maar aan het openen en sluiten van bloemen op verschillende uren van de dag, of de creatieve manieren waarop planten hun zaden (of zichzelf) verspreiden. Dieren echter, net als sommige eencellige voorlopers, vertonen constant gedrag. Het is daardoor niet zo gemakkelijk om de evolutie van gedragskenmerken te onderzoeken. Waar een poot ophoudt is wel ongeveer duidelijk. Maar waar houdt een gedragskenmerk op en begint een nieuw? Horen rechtopstaande haren bij het blazen van de kat, of kunnen beide elk apart voorkomen? Dierlijk gedrag is bovendien erg afhankelijk van de omgeving, en van de toestand waarin het dier zich bevindt. Een kat heeft altijd klauwen. Maar jagen doet ze niet eens dagelijks, laat staan op regelmatige tijdstippen. Het hangt niet alleen af van hoe goed de buik gevuld is, maar ook van de omgeving. Zijn er bijvoorbeeld sappige vogels, konijnen of muizen in de buurt of woont de poes in een afgesloten appartement? Dat lijkt een tweede probleem in de studie van de evolutie van gedrag: gedrag wordt in sterke mate door de omgeving beïnvloed. Hoe kunnen we dan de erfelijke aspecten van gedrag onderzoeken?

We moeten tot het begin van de twintigste eeuw wachten eer aangetoond wordt dat we ook op zulke vragen een antwoord kunnen vinden. Maar de evolutionaire studie van gedrag werd al veel vroeger ingezet. Darwin zelf was reeds uiterst geïnteresseerd in hoe dierlijk en menselijk gedrag was geëvolueerd. Hij maakte zijn ideeën hieromtrent publiek in 1871 in *The Descent of Man* en in 1872 in *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Maar pas in het begin van de 20^e eeuw ontstond een uitgebouwde onderzoekstraditie om dierlijk gedrag op een Darwinistische manier te benaderen. Deze studie van dierlijk gedrag heet de ethologie. Haar grondleggers, Niko Tinbergen en Konrad Lorenz, wonnen in 1973 samen met Karl von Frisch de Nobelprijs voor fysiologie. De ethologie heeft dan ook heel wat bijgedragen tot het begrip van gedrag als kenmerk. Later ontwikkelde deze tak van de biologie zich tot gedragsecologie. Waar de ethologie de nadruk legde op stereotiep gedrag, besteedde de gedragsecologie steeds meer aandacht aan omgevingsfactoren en de variatie in gedrag binnen een soort. In 1970 ontstond ook de sociobiologie als de studie van *sociaal* gedrag bij mensen en dieren.

De ethologie verschilt van andere diergedragstudies, in dat haar focus ligt op de evolutie van gedrag. In een ondertussen klassiek artikel legt Tinbergen (1963) uit wat de vier vragen zijn die we kunnen stellen over gedrag:

1. Causaliteit: Welke stimuli en welke psychologische mechanismen geven aanleiding tot het geobserveerde gedrag? Bijvoorbeeld, welke hormonale veranderingen zorgen ervoor dat een mannetjesvink zingt als het lente wordt?

2. Ontogenie: Hoe ontwikkelen deze mechanismen zich in de levensloop van het individu? Bijvoorbeeld, wanneer leert een vogel zijn lied, en hoe?

→ Dit zijn vragen naar de proximate oorzaken van het gedrag.

3. Functie of overlevingswaarde: Draagt het gedrag bij tot de overleving van het dier, zo ja, hoe? Welk fitnessvoordeel hebben betere zangers?

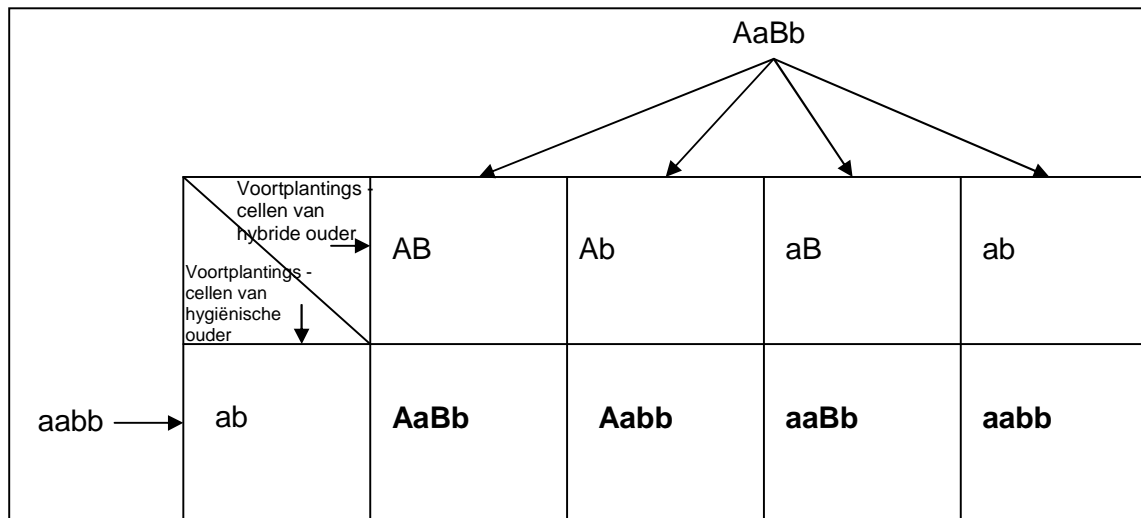
4. Evolutie: Wanneer en hoe is het gedrag in de evolutie ontstaan?

→ Dit zijn vragen naar de ultimate oorzaken van het gedrag. Het zijn deze vragen die met behulp van de evolutietheorie worden benaderd. Omdat de ethologie veel heeft bijgedragen tot een goed begrip van de basisprincipes van geëvolueerd gedrag, zullen we hier voornamelijk ethologische studies bekijken.

Opdat gedrag kan evolueren, moet er natuurlijke variatie bestaan in gedragskenmerken en moet gedrag erfelijk zijn. Dat die variatie bestaat hoeft weinig betoog. Voor eenduidige gedragingen zien we binnen elke soort en binnen populaties, net als bij fysiologische kenmerken, normaal verdeelde variatie rond een gemiddelde. Maar is die variatie ook erfelijk? Om dit te testen hebben wetenschappers individuen van nauw verwante soorten, die licht verschillen in gedrag, met elkaar laten paren. Een voorbeeld van zulk een aanpak is onderzoek met dwergpapegaaien (*Agapornis*). Eén soort, de perzikkop dwergpapegaai, maakt een nest door takjes onder zijn pluimen te vervoeren. Een nauw verwante soort, de Fisher dwergpapegaai, maakt een nest door takjes in zijn snavel te vervoeren. Een hybride nakomeling van beide soorten gedraagt zich een beetje tussen beide soorten in: eerst probeert deze nakomeling takjes tussen zijn pluimen te stoppen, maar dat lukt niet goed. Dan probeert die takjes in zijn snavel te vervoeren, maar dat lukt ook niet goed. Pas na veel oefenen lukt het om de takjes in de snavel te vervoeren. Bij de zuivere Fisher dwergpapegaai lukt dit zonder leerproces. Omdat de hybride nakomeling gedrag heeft dat tussen dat van de ouders in ligt, veronderstelt men dat dit gedrag erfelijk is (Dilger, 1962).

Een ander tekstboekvoorbeeld is het kuisgedrag van honingbijen. Honingbijen kunnen zien in welke cellen van hun nest zich dode larven bevinden. Sommige stammen kuisen deze dode larven op, door het deksel van de cel te nemen en daarna de dode larve eruit te nemen. Dit noemen we 'hygiënische' stammen. Rothenbuhler (1964) kruiste hygiënische stammen met niet-hygiënische stammen en vond dat de nakomelingen geen kuisgedrag vertoonden. Dit waren de eerste hybriden. Maar als hij deze niet-hygiënische nakomelingen opnieuw kruiste met bijen uit de hygiënische stam, was het resultaat op het eerste zicht eigenaardig. Onder deze laatste nakomelingen (de tweede hybriden) vond hij vier verschillende soorten bijen. Ongeveer één vierde toonde geen kuisgedrag. Een ander vierde van deze bijen vertoonde volledig kuisgedrag. Een ander kwart van de bijen nam echter enkel de deksels van de cellen weg. En een laatste kwart nam de dode larven uit de cellen weg, maar natuurlijk enkel wanneer andere bijen eerst het deksel van die cellen hadden weg genomen. Hoe kunnen we dit gekke resultaat verklaren? Wat met dit experiment getoond werd, was dat het kuisgedrag zeer waarschijnlijk gestuurd werd door (minstens) twee genen. Elk gen komt voor onder twee mogelijke vormen of allelen. Omdat elk individu alle genen dubbel heeft (behalve de geslachtsgenen), heeft het twee allelen van elk gen. Gen 1 komt voor als twee allelen die we aanduiden als A en a. Het codeert voor dekselverwijderend gedrag, maar enkel op voorwaarde dat het individu twee keer allel a heeft. Als het individu allelen A en a of allelen A en A heeft, zal het beestje geen deksels verwijderen. Gen 2 komt ook voor als twee allelen, B en b. Het codeert voor het opruimen van larven, alleen maar als het individu twee keer allel b heeft. Dus de hygiënische stam had genotype aabb. De niet-hygiënische stam had genotype AABB – dit kunnen we afleiden uit het gedrag van de eerste hybriden. Als we individuen kruisen, krijgen de nakomelingen voor elk gen, van elke ouder, één

van beide mogelijke allelen mee. Elk individu van de eerste hybride stam kreeg van de hygiënische ouder dus allel a en allel b mee, en van de niet-hygiënische ouder allel A en allel B. Zij hadden dus AaBb als genotype. Als deze hybride individuen weer worden gekruist met de hygiënische stam, zijn er vier mogelijke nakomelingen (zie figuur 1): AaBb, Aabb, aaBb en aabb. Dit betekent inderdaad dat één vierde volwaardig kuisgedrag vertoont en één vierde geen enkel kuisgedrag. Van de andere nakomelingen is er ongeveer één vierde dat dekseltjes verwijdert; de overblijvende 25% neemt de dode larven weg, althans waar de deksels verwijderd zijn.



Figuur 1: De nakomelingen van hybride bijen en hygiënische bijen hebben een kans van 1 op 4 om een van volgende genotypes te vertonen: AaBb, Aabb, aaBb of aabb.

We hoeven natuurlijk niet noodzakelijk dieren met elkaar te kruisen om te weten welk (deel van) gedrag erfelijk is. Als bepaald gedrag zich onafhankelijk van de omgeving of ervaring ontwikkelt, kunnen we er meestal van uitgaan dat het als zodanig ook overerfbaar is. Een mooi voorbeeld is het maken van spinnewebben door wielwebspinnen (Araneidae). Deze diertjes hebben als ze volwassen zijn nooit een andere spin een web zien maken. Maar toch, als de tijd rijp is, beginnen zij succesvol aan hun eigen bouwwerk. Dit gedrag is aangeboren en heeft geen leerproces nodig.

Uit dit alles kunnen we besluiten dat ook gedrag variatie kent en uit aflijnbare eenheden bestaat, die elk overerfbaar zijn en een genetische basis hebben. Een bepaald gedrag kan daarom als discreet kenmerk evolueren. Het is de verdienste van de ethologie om dit aanschouwelijk te maken.

We hebben enkele voorbeelden gezien van aangeboren gedrag. We kunnen onderzoeken of gedrag een genetische basis heeft en dat het geëvolueerd kan zijn. Maar hoe weten we *wanneer* een gedragskenmerk geëvolueerd is? Op het eerste zicht lijkt dit veel moeilijker dan voor anatomische kenmerken. In het fossielenbestand van paarden kunnen we zien wanneer deze groep welke grootte had. Gedrag is daarentegen niet rechtstreeks uit de fossielen af te lezen. We moeten soms te werk gaan via ingewikkelde berekeningen, in combinatie met vergelijkingen met huidige dieren en met wat geweten is over de voorouders van een fossiel. Zo kunnen we met enige zekerheid achterhalen welk gedrag bij welk fossiel hoort.

Een vermaard voorbeeld is de discussie of Archeopteryx, een voorloper van de vogels, al vloog. Uit kenmerken van ondermeer de klauwen en de vorm van het borstbeen tracht men af te leiden of Archeopteryx al dan niet was aangepast aan vliegen. Zo lijkt de klauw erg op die van vogels die in bomen leven. Hieruit zouden we kunnen afleiden dat Archeopteryx graag en veel in bomen vertoefde, en minder op de grond. Maar de voorouders van Archeopteryx hadden ook al zulke klauwen. En dat waren landlopende dinosauriërs, die hun klauwen gebruikten om prooi te vangen. De klauw van Archeopteryx is daarom waarschijnlijk geëvolueerd om voedsel te vangen; maar over zijn vlieggewoonten kunnen we, op basis van de klauwen, niet veel afleiden. De discussie is nog lang niet afgelopen, maar het principe is duidelijk: uit fossiel materiaal, in combinatie met informatie over voorouders, en in vergelijking met het gedrag van gelijkaardige nog levende soorten, kunnen we afleiden wanneer welk gedrag waarschijnlijk was en welk niet.

Een andere manier om de oorsprong van gedrag te achterhalen is naar het gedrag van nauw verwante soorten te kijken. Als twee nauw verwante soorten een kenmerk delen, gaan biologen er van uit dat dit kenmerk ook in hun gemeenschappelijke voorouder aanwezig was. Dit volgt uit het principe van parsimonie: de meest eenvoudige verklaring heeft de voorkeur. Een voorbeeld kan dit verduidelijken. We observeren dat onder mensen, chimpanzees en bonobo's moederzorg algemeen voorkomt. Indien we dan veronderstellen dat onze gemeenschappelijke voorouder dit kenmerk niet heeft, is dit kenmerk in minstens twee afstammingslijnen, onafhankelijk van elkaar, ontstaan, namelijk in de lijn die naar de huidige mensen leidt, en in de lijn die naar de gemeenschappelijke voorouder van chimpanzees en bonobo's leidt. Maar als we aannemen dat onze gemeenschappelijke voorouder ook al aan moederzorg deed, nemen we aan dat dit kenmerk mogelijk slechts één keer is ontstaan en blijven bestaan. Dit is waarschijnlijker en minder complex dan de veronderstelling dat zoiets complex twee keer is ontstaan, onafhankelijk van elkaar. In het geval van moederzorg is het natuurlijk wel zo dat alle zoogdieren moederzorg kennen, en reptielen, amfibieën, vissen, vogels enzovoort niet. We leiden hieruit af dat moederzorg is ontstaan bij de vroegste zoogdieren, de voorouders van alle huidige zoogdieren.

Besluit

Om de evolutie van bepaald gedrag te onderzoeken moeten we eerst weten over welk kenmerk we het hebben. Dit kan moeilijk zijn: het is niet duidelijk waar het ene gedragskenmerk begint en het andere eindigt. Bovendien speelt de omgeving een veel grotere rol voor gedrag dan voor anatomische kenmerken. De ethologie heeft getoond dat er gedragingen bestaan die even goed als welomlijnde kenmerken kunnen worden onderzocht. Bovendien wijzen verschillende experimenten erop dat gedrag een genetische basis heeft; dat gedrag zich soms onafhankelijk van ervaring of een leerproces ontwikkelt; en dat gedrag overerfbaar is. Samen met de aanwezige variatie in gedrag, kunnen we daaruit besluiten dat gedrag ook kan evolueren. Aan de hand van vergelijkingen van fossielen en hun voorouders met nog levende wezens en hun gedrag, of vergelijkingen tussen levende diersoorten, kunnen we voor sommige gedragingen ook inschatten wanneer ze evolueerden.

Referenties

Dilger, W. C. (1962). The behavior of lovebirds. *Scientific American*, 206: 88-98.

Rothenbuhler, W. (1964) Behaviour genetics of nest cleaning. *Animal Behaviour*, 12: 584-588.

Tinbergen, N. (1963) On Aims and Methods in Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20: 410-433.