

University of Groningen

De evolutionaire redenen van de strijd der geslachten

Dennen, J.M.G. van der

Published in:
Default journal

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2005

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):
Dennen, J. M. G. V. D. (2005). De evolutionaire redenen van de strijd der geslachten: Deel 2. Geslachtsverschillen en vrouwelijke reproductieve strategieën. Default journal.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

De evolutionaire redenen van de strijd der geslachten: Deel 2. Geslachtsverschillen en vrouwelijke reproductieve strategieën

Johan M.G. van der Dennen

Inleiding

Seks en macht zijn de bouten en moeren van de evolutie (Watson, 1995).

“Nature urges us to reproduce, not particularly caring if we kill ourselves in the process, as long as we make more of our kind” (Margulis & Sagan, 1997). Hoe presteren de genen het om hun overlevingscapsules tot voortplanting aan te zetten? Niet door een soort categorische imperatief in te bakken in de trant van “Gij zult U onder alle omstandigheden voortplanten”, maar door het proximate mechanisme van de voortplanting, de paring inclusief alle erotische parafernalia, voor de betreffende organismen aangenaam te maken, plezierig, lekker, wellustig, orgastisch, verslavend, nóg heerlijker dan het consumeren van vette of zoete gerechten. Voor vooral mannelijke organismen is seks (van daadwerkelijke paring, via coïtussubstituten, tot aan bitmaps van blote vrouwen op het internet) zo onweerstaanbaar dat zij voortdurend (of althans in het paarseizoen) op zoek zijn naar seksuele prikkels – bij veel soorten paren mannetjes met alles wat ook maar enigszins op een vrouwtje lijkt. Maar de prijs voor deze enorme, schier onbevredigbare, mannelijke libido is hoog: porno, prostitutie, promiscuïteit, verkrachting en lustmoord zijn enkele consequenties van de intensieve strevingen naar directe seksuele bevrediging.

Biochemische processen maken mede het orgasme verslavend. Oxytocine (de ‘hug drug’ zoals Margulis & Sagan [1997] die noemen, en verwant aan morfine) stijgt vijfvoudig in de bloedcirculatie van mannen tijdens een orgasme en wordt in nog hogere concentraties post-orgastisch bij vrouwen gevonden. Daarnaast speelt de neurotransmitter fenylethylamine (FEA), die op amfetamine (*speed*) lijkt, een rol bij hartstochtelijke verliefdheid en de daarbij behorende intense geluksgevoelens, hevige bezitsdrang, en vermogens tot onvermoeibare energie en seksuele potentie. FEA heeft dan ook de bijnaam ‘verliefdheidsdrug’ (*infatuation drug, a natural ‘speed’ for lovers*) gekregen. Waarschijnlijk zijn nog andere endorfines betrokken bij de ecstatische *kick* van het klaarkomen en het daaropvolgende seksuele welbevinden (*la petite mort*).

Elk levend individu kan er zeker van zijn dat zij of hij afstamt van mannen die succesvol waren in de concurrentiestrijd om seks en van vrouwen die die dominante mannen seksueel aantrekkelijk vonden en zich door hen lieten bevruchten (bijv. Margulis & Sagan, 1997; Roele, 1998).

Overall ter wereld en te allen tijde, in alle ons bekende samenlevingen en culturen, hebben mannen geprobeerd de seksuele en reproductieve capaciteiten van vrouwen te monopoliseren, met behulp van hulpbronnen, arglist, of desnoods geweld.

Universeel in menselijke samenlevingen is geweld het privilege van jongens en jonge mannen, of het nu gaat om interindividueel geweld of geweld tussen groepen – van voetbal*hooligans* tot natie-staten – en of het nu gaat om geweldsdelikten of het prestigieuze geweld van de ‘dappere krijger’ (bijv. Wilson & Daly, 1985; Daly & Wilson, 1988; Archer, 1994; Wrangham & Peterson, 1996; Wilson & Daly noemden dit het *young male syndrome*). En de onderliggende rationale van al dit mannelijk geweld in alle facetten en op alle niveau’s blijkt eenduidig: vrouwen. Darwin (1871) had reeks opgemerkt: “With savages... the women

are the constant source of war between members of the same tribe and between distant tribes”; terwijl de Nederlandse expert op het gebied van de ‘primitieve’ oorlogvoering, Van der Bij (1929) de oorzaak van veel van deze oorlogen laconiek – maar trefzeker – samenvatte als ‘vrouwenzaken’ (zie bijv. ook Van der Dennen [1995], Wrangham & Peterson [1997], Pinker [1997], en Buss [1998]).

Organismen¹, inclusief mensen, zijn door de natuurlijke selectie niet ontworpen om conflictloos in een relationeel Arcadië en seksueel paradijs gelukkig te zijn, maar om lang genoeg in leven te blijven om zich voort te planten. De onderliggende psychologische mechanismen en strategieën zijn voor de twee geslachten dikwijls verschillend, zelfzuchtig en conflicterend. Wat voor het ene geslacht het beste is (of is geweest in de tijd dat het evolueerde) is dat niet vanzelfsprekend voor het andere geslacht (bijv. Buss, 1998). Zoals Symons (1979) het op onnavolgbare wijze uitdrukte: “With respect to human sexuality, there is a female human nature and a male human nature, and these natures are extraordinary different... Men and women differ in their sexual natures because throughout the immensely long hunting and gathering phase of human evolutionary history the sexual desires and dispositions that were adaptive for either sex were for the other tickets to reproductive oblivion”.

Ouderlijke investering en reproductieve strategieën

Elk individu wil zoveel overlevende kinderen hebben als maar mogelijk is. Des te minder hij of zij in elk van die kinderen moet investeren, des te meer kinderen kan hij of zij krijgen. De aangewezen manier om deze begerenswaardige stand van zaken te bereiken is: je seksuele partner zo ver krijgen dat hij in elk kind meer dan zijn billijk deel investeert en jou vrij laat om bij een andere partner nieuwe kinderen te krijgen. Dit zou voor elk van de twee seksen een begeerlijke strategie zijn, maar voor een wijfje is dit moeilijker te bereiken. Aangezien ze van het begin af aan meer investeert dan de man in de vorm van haar grote voedzame ei, is een moeder op het moment van de conceptie al inniger bij elk jong ‘betrokken’ dan de vader. Wanneer het jong sterft verliest zij meer dan de vader...

Bij de zoogdieren is het het wijfje dat de foetus in haar eigen lichaam laat groeien, het wijfje dat de melk maakt om het te zogen wanneer het is geboren, het wijfje dat de zwaarste last draagt van het grootbrengen en beschermen van het jong. De vrouwelijke sekse wordt uitgebuit; aan de basis hiervan ligt de evolutionaire ontwikkeling dat bepaalde cellen, de latere eicellen, groter waren dan andere cellen, de latere zaadcellen (Dawkins, 1976).

Volgens de theorie van ouderlijke investering en reproductieve strategieën (voornamelijk ontwikkeld door Trivers [1972, 1985], en voorbereid door Bateman [1948]) bestaat er derhalve een fundamentele asymmetrie tussen de geslachten en zal investeren in nakomelingen hun overlevings- en reproductiekansen zeer verschillend beïnvloeden. “De theorie hanteert twee uitgangspunten, die ook in economisch handelen een rol spelen. Ten eerste dat bij een gezamenlijke onderneming de meest investerende partner/sekse met het oog op risico’s het voorzichtigst moet zijn. Ten tweede dat leden van de minst investerende sekse onderling concurreren om (toegang tot) leden van de meest investerende sekse” (Kalma & van Hezewijk, n.d.)..

Bij de voortplanting van zoogdieren dragen de vrouwen een disproportionele last (in termen van hun 'tijd/energie budget'): zij dragen de lasten van een soms maandenlange en energetisch kostbare zwangerschap, soms jarenlange lactatie (borstvoeding), en een dikwijls nog langere broedzorg (d.w.z. de verantwoordelijkheid voor hun afhankelijke nakomelingen die bij vele primatensoorten – inclusief de mens – pas ophoudt na de puberteit en adolescentie).

Vergelijk dat met de rol van de meeste zoogdiermannen: na de bevruchting (meestal een haastklus: “*Wham bam, Thank you, Ma'am*”) gaan ze vrolijk op zoek naar de volgende versiergelegenheid. Geen wonder dat de (jonge) mannen van vele soorten ‘hun pik achternalopen’, zoals dat in goed nederlands heet, of *sex-crazed* zijn, zoals het in goed engels luidt: zij kunnen met elke geslaagde copulatie en ejaculatie hun reproductief succes (RS) vergroten. Zelfs bij tamelijk monogame soorten – zoals bijv. de mens – is de optimale mannelijke reproductiestrategie een combinatie van echtelijke trouw en “er wat bij schnabbelen” als de gelegenheid zich voordoet.

Het menselijk brein dat, zoals Ghiselin (1974) al beweerde, kan worden opgevat als een verzameling adaptaties, is ondergeschikt aan de gonaden en de eisen van de reproductieve competitie. Watson (1995) schreef over deze (mannelijke) preoccupatie met seks:

The subject which most occupies the big brain of the naked ape, filling more of its mind and time, flowing over into almost all of its other endeavours, is sex. Freud was right about that. Sex has been a central concern in human evolution. Our sense of beauty, our capacity for love, our widespread tendency to be jealous and aggressive, even our vaunted intelligence – all the things which seem to make our species so special are natural consequences of our preoccupation with sex.

Sex, like life itself, is asymmetric. There is a basic inequality involved. It pays males (at least it has paid them in our evolutionary past) to be aggressive, hasty, fickle and indiscriminating. The maximum advantage goes to those males with the fewest inhibitions. ?Love ‘em and leave ‘em” is not so much a nasty piece of male chauvinist piggery as an accurate reflection of biological reality (Watson, 1995).

Zoals we in de vorige aflevering van deze serie hebben gezien is de variantie in het reproductief succes bij mannen veel groter dan die van vrouwen. Het aantal kinderen dat een vrouw kan krijgen is beperkt, terwijl het aantal kinderen dat een man kan verwekken in principe ongelimiteerd is. “De uitbuiting van de vrouw begint hier” (Dawkins, 1976). Het principe dat sperma ‘goedkoop’ is geldt natuurlijk alleen in vergelijking met de vrouwelijke gameten en het totale pakket van vrouwelijke reproductieve investeringen (bijv. Liesen, 1995), maar zelfs als sperma relatief duur zou zijn zou dat niets afdoen aan de fundamentele asymmetrie in het reproductief plafond van mannen en vrouwen.

Er is dus een fundamentele asymmetrie tussen de investering in het nageslacht (ouderlijke investering) van mannen en vrouwen. Dat wordt door velen al onrechtvaardig ondervonden, en dat is het ook. Maar, zoals gezegd, de natuurlijke selectie is amoreel, en zelden gepreoccupeerd met rechtvaardigheid of *fair play*.

De strijd tussen de geslachten (*Battle of the sexes*) is een permanent strijdtoneel van wederzijdse uitbuiting, onderdrukking, manipulatie, chantage, bedrog en oplichterij. Zoals uit de theorie van de ouderlijke investering is op te maken: mannen parasiteren op de aanzienlijke investeringen van de vrouwen in hun nageslacht. Maar dat is nog niet alles; de

strijd speelt zich op nog veel meer podia af: mannen tegen mannen, vrouwen tegen vrouwen, ouders tegen kinderen en kinderen tegen ouders.

We kunnen elke partner dus beschouwen als een individu dat tracht de ander uit te buiten, hem tracht te dwingen meer te investeren. Eigenlijk zou het voor een individu het prettigst zijn (en ik bedoel dit niet in lichamelijk opzicht, hoewel dat er bij kan komen) met zoveel mogelijk leden van de andere sekse te paren, en in elk geval de partner op te schepen met de taak de kinderen groot te brengen. Zoals we zullen merken is deze stand van zaken door de mannetjes van een aantal soorten bereikt, maar bij weer andere soorten zijn de mannetjes gedwongen een gelijk deel te dragen van de last van de kinderverzorging. Deze visie op de seksuele vennootschap als relatie van wederzijds wantrouwen en uitbuiting is vooral benadrukt door Trivers (Dawkins, 1976).

Trivers (1972) beweerde dat “Even in socially imposed monogamy, there will always be a sexual conflict over reproductive decisions as both members of the pair are selected to exploit each other for their own selfish benefits”.

Een aantal auteurs maakt een onderscheid – en dit geldt dan vooral voor zoogdieren in het algemeen en primaten, inclusief de mens, in het bijzonder – tussen *somatische investering* (de tijd en energie nodig om tot geslachtsrijpheid te komen) en *reproductieve investering*. Deze laatste categorie kan dan weer worden onderscheiden in *parings-* (de tijd en energie benodigd om partners te vinden, aan te trekken, te veroveren en/of te onderhouden) en *ouderlijke investering* (de tijd en energie benodigd om nakomelingen tot volwassenheid te brengen) (bijv. Chisholm, 1993; Liesen, 1995).

Seksuele selectie en ‘wapenwedlopen’

De evolutionaire fundamenteën van de strijd der geslachten zijn (1) seksuele selectie, en (2) de verschillende ouderlijke investeringsstrategieën van de twee geslachten. Beide begrippen zijn door Morren (1998) als volgt kort en krachtig ingeleid:

Ook de basis van de theorie van seksuele selectie is gelegd door Darwin (1871), in zijn tweede grote werk: *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Bij seksuele selectie worden twee subtypen onderscheiden, te weten *intraseksuele* en *interseksuele* selectie. Het eerste type verwijst naar de strijd tussen leden van dezelfde sekse om (de gunst van) leden van de tegenovergestelde sekse. Omdat dit type van selectie meestal bij de mannelijke sekse gesignaleerd wordt, noemt men het ook wel mannelijke competitie. Bij interseksuele selectie, ook wel aangeduid als epigamische selectie of vrouwelijke keuze (*female choice*), verkiezen leden van de ene sekse, meestal de vrouwelijke, bepaalde leden van de andere sekse boven andere (Buss & Barnes, 1986). Denk bijvoorbeeld aan de wijze waarop mannetjespauwen met hun veren pronken voor de vrouwtjes, die op hun beurt het ‘mooiste’ mannetje als paringspartner prefereren.

Een eerste stap op weg naar een verklaring van deze sekseverschillen werd gezet door de Britse geneticus Bateman (1948) bij zijn studie van fruitvliegjes (*Drosophila melanogaster*). Hij bemerkte dat de mannetjes onderling flink meer variëren in de

grootte van hun kroost dan vrouwtjes; bij mannetjes was met andere woorden sprake van meer variatie in reproductief succes...

Op basis van deze bevindingen werd geconcludeerd dat het reproductief succes van de mannelijke kunne beperkt wordt door de mate waarin toegang tot de tegenovergestelde sekse wordt verworven, terwijl het succes van vrouwtjes begrenst wordt door de beschikbaarheid van materiële bronnen die nodig zijn voor de voortplanting. Als gevolg hiervan zijn het doorgaans de mannetjes die onderling wedijveren (Daly & Wilson, 1988; Trivers, 1972). [Op grond van zijn waarnemingen voorspelde Bateman in seksueel gedrag van organismen in het algemeen “an indiscriminatory eagerness in the males and a discriminatory passivity in the females”. Bateman verklaarde daarmee tevens Darwin’s (1871) observatie dat in het dierenrijk “the males are almost always the wooers”].

Trivers (1972) heeft Batemans redenering in meer algemene termen geformuleerd en duidelijk gemaakt dat de mens met de fruitvlieg zijn ouderlijke investering in zijn nazaten gemeen heeft. Ouderlijke investering wordt gedefinieerd als elke investering van een ouder in een bepaalde nakomeling die de kans op het overleven (en daarmee op reproductief succes) van die nakomeling bevordert, ten koste van het vermogen van die ouder om in andere (al dan niet toekomstige) nakomelingen te investeren. In termen van dit vocabulaire wordt het reproductief succes van de meer investerende sekse beperkt door dat van de minder investerende sekse. Een vrouw investeert veel meer in een kind dan een man, omdat zij een eikel levert, negen maanden zwanger is (gestatie) en het kind zoogt (lactatie) en verzorgt (Morren, 1998).

Een alternatieve definitie van ouderlijke investering is voorgesteld door Winkler & Wilkinson (1988) als “the expenditure of adult time, energy, resources, and risk behaviour to increase offspring survival”. Man-tegen-man competitie (in het vervolg M-M-competitie) wordt meestal geclassificeerd als paringsinvestering, terwijl het soms ook om vrouwelijke manipulatie van mannelijk gedrag kan gaan. Als het reproductief succes van de vrouw hierdoor toeneemt, dan zou die vorm van M-M-competitie als een indirecte vorm van vaderschapsinvestering kunnen worden geclassificeerd (Rees & Harvey, 1991). Als we ook bijvoorbeeld bescherming van vrouw(en) en kroost door mannen als indirecte vaderschapsinvestering kunnen beschouwen dan komt indirecte vaderschapsinvestering waarschijnlijk frequenter voor dan voorheen aangenomen.

Darwin’s principe van de vrouwelijke keuze werd aanvankelijk met skepsis ontvangen. Het idee dat ‘lagere’ dieren – en dan nog wel vrouwelijke dieren -esthetische preferenties zouden kunnen hebben stuitte op grote weerstand.

Seksuele selectie, tengevolge van sterke partnervoorkeuren en differentieel paringssucces, wordt verondersteld verantwoordelijk te zijn voor vele (voor zover niet-biomechanische) secundaire geslachtskenmerken en geslachtsspecifiek gedrag (Darwin, 1871; Wilson, 1975; Van der Dennen, 1992; Andersson, 1994; Geary, 1998; Daly & Wilson, 1999), inclusief ‘cognitieve’ geslachtsverschillen (Kimura, 1992, 1999).

Seksuele selectie kan de logica van de natuurlijke selectie volledig ondermijnen. Seksuele selectie kan een kenmerk of gedrag zodanig overdrijven dat het bijna absurde proporties aanneemt, en slechts door de eisen van de natuurlijke selectie – als de wal die het schip keert – worden afgeremd.

Geoffrey Miller (2000) heeft uitgelegd waarom seksueel-geselecteerde eigenschappen (als

fitness indicators) noodzakelijkerwijze verschillen van ‘normale’ adaptaties:

Our capacities for music, art, creativity, humor, and poetry do not look like ordinary adaptations are supposed to look. Evolutionary psychologists like John Tooby, Leda Cosmides, David Buss, and Steven Pinker have developed some rules for recognizing mental adaptations. If a human mental trait evolved through natural selection for some specific function, it is supposed to show small differences between people, because selection should have eliminated maladaptive variation long ago. It is supposed to show low heritability, because selection should have eliminated all genes other than the optimal ones long ago. It is supposed to be efficient and low in cost, because natural selection favors efficient problem-solving. And it is supposed to be modular and specialized for solving a particular problem, because modular specialization is the efficient way to engineer things.

Fitness indicators violate all these criteria. If a mental trait evolved through sexual selection as a fitness indicator, it should show large differences between people. It evolved specifically to help sexual choice to discriminate in favor of its possessor at the expense of sexual rivals. Fitness indicators can show high heritability because they tap into genetic variation in fitness, and fitness usually remains heritable. For fitness indicators to be reliable, they have to be wasteful, not efficient. They have to have high costs that make them look very inefficient compared with survival adaptations. Finally, fitness indicators cannot be totally modular and separate from other adaptations, because their whole point is to capture general features of an organism's health, fertility, intelligence, and fitness (Miller, 2000: 132).

Soms hebben vrouwtjes voorkeur voor kenmerken die geen betekenis hebben voor overleving of daar zelfs nadelig voor zijn (bijvoorbeeld de lange pauwenstaart). Maar als zo'n voorkeur eenmaal is geëvolueerd zijn mannetjes zonder zo'n kenmerk reproductief in het nadeel. Tegenwoordig wordt het ook wel *runaway selection* (zoals aanvankelijk geformuleerd door Fisher [1930]) of wapenwedloop genoemd, omdat het kenmerk een eigen leven lijkt te gaan leiden. Ook bijvoorbeeld de ontwikkeling van de ronde en hemisferische vrouwelijke borst, die voor de melkproductie niet zo groot hoeft te zijn, of de mannelijke baard, worden wel gezien als een resultaat van seksuele selectie (Barber, 1995; Kalma & van Hezewijk, n.d.).

Er zijn op het moment vier hoofdhypothesen om de seksuele selectie, en speciaal het principe van de ‘vrouwelijke keuze’, te verklaren: (a) als een op hol geslagen proces vergelijkbaar met een wapenwedloop (*runaway selection*: Fisher, 1930) waarbij het voordeel voor de vrouw bestaat uit dochters die dezelfde voorkeur voor buitensporige mannetjes zullen hebben als zijzelf, en zoons met dezelfde eigenschappen, waarop de meeste vrouwtjes zullen vallen (*sexy son*), als hun vader; (b) de ‘goede genen’ of *healthy male* hypothese (waarbij mannetjes door uiterlijk vertoon hun gezondheid en superieure genetische constitutie demonstreren aan de kieskeurige vrouwtjes) in verscheidene varianten (zie bijv. Cronin, 1991); (c) de ‘handicap’ hypothese van Zahavi (een paradijsvogelmannetje met een lastig lange staart demonstreert aan de vrouwtjes dat hij zó'n sterke superman is dat hij kan overleven *ondanks* zijn staart); en (d) de ‘sensorische exploitatie’ hypothese recentelijk door Ryan (1998) opgesteld. Deze hypothesen, waarop ik verder niet gedetailleerd zal ingaan, sluiten elkaar overigens niet uit.

Seksuele selectie is ook verantwoordelijk voor de gevaarlijke offensieve en defensieve

structuren en gedragingen bij de mannelijke individuen van veel soorten, en voor de ‘mannelijke psyche’ – waarin macht, seks en geweld prominent figureren – bij de mens. Maar seksuele selectie kan ook resulteren in spermacompetitie (zoals bij de gewone chimpansees) of in tamelijk vreedzame *scramble* competitie (vergelijkbaar met een wedstrijd in het verzamelen van paaseieren), zoals bij muriquis en bonobos.

De evolutiebiologische ironie van de seksuele selectie (en de dubbele moraal) is dat mannen zich nooit tot macho’s en buitenhuwelijkse bezigheden hebbende, ‘demonische’ (Wrangham & Peterson, 1996), en promiscuë wezens hadden kunnen ontwikkelen als vrouwen dit soort man niet had geaccepteerd als seksuele partner; als, met andere woorden vrouwen nooit de gelegenheid hadden geboden aan mannen om dergelijk gedrag te vertonen (Smith, 1984; Wrangham & Peterson, 1996). De laatste auteurs speculeren zelfs dat vrouwen (althans bij de mens, chimpansee en gorilla) zijn geselecteerd om ‘demonische’ mannen te prefereren boven de wat zachtmoediger types, ten eerste omdat de macho-man haar beter kan beschermen tegen andere machomannen, en ten tweede omdat de zonen die uit de verbintenis voortkomen met grote waarschijnlijkheid ook macho’s zullen zijn met een grote kans zich, derhalve, voort te planten. Zo kan het gebeuren dat een gorillavrouw, wier kind zojuist is gedood door een gewelddadige gorillaman, zich binnen de kortste keren ‘afgeeft’ met de ‘moordenaar’ van haar kroost. Dat is de – ‘perverse’ zullen vele zeggen – logica van de seksuele selectie. Zo kan het ook gebeuren dat beroemde sportlieden en populaire popidolen nooit om *groupies* verlegen zitten, vrouwen die zich seksueel op een presenteerblaadje aanbieden.

In de wat oudere literatuur is het gebruikelijk om over ‘mannetjes’ en ‘wijfjes’ te spreken als mannelijke of vrouwelijke individuen werden bedoeld. Maar om bijvoorbeeld bij chimpansees over ‘wijfjes’, of zelf maar over ‘vrouw(tjes)’ te spreken lijkt wat denigrerend. Ik zal het in het vervolg zoveel mogelijk spreken over man(netje) of vrouw(tje) afhankelijk van de soort.

Het principe van de vrouwelijke keuze

Bij de meeste zoogdiersoorten investeren mannen nauwelijks meer in hun nageslacht dan hun sperma (Clutton-Brock, 1989). Daarom bestaat hun reproductieve investering voornamelijk uit paringspogingen en M-M-competitie. De dynamiek van de seksuele selectie is veel gecompliceerder in soorten – inclusief en *a fortiori* mensmannen – waarbij mannen wél enige directe ouderlijke investering leveren. In dit geval, wanneer zowel vrouwen als mannen investeren in hun nageslacht, worden ook vrouw-vrouw competitie (hierna te noemen V-V-competitie) en mannelijke ‘keuze’, naast de M-M-competitie en vrouwelijke ‘keuze’, belangrijke factoren in het seksuele selectieproces (Parker & Simmons, 1996; Geary, 1998). “When males become devoted fathers, the rules of the mating games change” (Pinker, 1997).

Vrouwelijke keuze impliceert niet, zoals nog niet zo lang geleden werd gedacht, dat vrouwen *altijd* kieskeurig en ‘kuis’ zouden moeten zijn. Als vrouwen ervoor ‘kiezen’ om voor hun nakomelingen de beste genen te verzamelen, of als ze er voor ‘kiezen’ om hun toekomstige nageslacht tegen infanticide-plegende mannen te beschermen, kunnen vrouwen bijzonder ‘overspelig’ en ‘promiscue’ zijn (om in antropomorfe termen te spreken).

Niet alleen mannen kunnen reproductief belang hebben bij meerdere copulaties. Rees & Harvey (1991) observeerden dat in een aantal insectensoorten (in het bijzonder de krekels en

sprinkhanen Gryllidae en Haglidae) partnerkannibalisme voorkomt (de vrouwelijke bidsprinkhaan, die *in copulo* haar partner begint op te peuzelen, is het bekendst voorbeeld), hetgeen voor de vrouwtjes een voedzame maaltijd oplevert. Dit kan bij de vrouwtjes van deze soorten resulteren in een selectiedruk om het aantal copulaties te maximaliseren ten koste van de mannetjes.

Recent onderzoek van Mikach & Bailey (1999) vond dat promiscuë vrouwen in de U.S.A. (a) van vrijblijvende seks genoten; (b) gemiddeld aantrekkelijker waren dan andere vrouwen en zelf ook aantrekkelijker en ‘mannelijker’ mannen uitzochten als partner-voor-een-nacht; (c) een hoge mate van zelfwaardering hadden; en tenslotte (d) zichzelf ‘masculiene’ trekken vonden hebben, zoals assertiviteit. Deze laatste bevinding is het meest significante verschil tussen dit nieuwe type vrouwen (carrière vrouwen die zich dit gedrag ook economisch kunnen permitteren door eigen – en hoge – inkomsten, en bovendien profiteren van betrouwbare anticonceptiemiddelen en een algemeen tolerant klimaat) en de gemiddelde vrouw. De auteurs speculeren dat een meer dan gemiddelde, prenatale blootstelling aan androgene hormonen hier een rol bij kan spelen. Een commentator (persbericht van *Sunday Times*, July 25, 1999 op het internet) geeft de volgende verklaring:

Women who engaged in a lot of casual sex might previously have been trying to find the best marriage partner; now they were at least as interested in the sheer pleasure they could gain from it. What I have found, when talking to promiscuous women in my clinics, is that the underlying theme is often one of control. Emotional investment in a relationship can all too easily be equated with a loss of autonomy. The research suggests that a new type of woman may have emerged. Having gained more control than previous generations over their fertility, careers and finances, it is possible that women may now be seeking similar dominion in personal relationships. If power and control between the sexes rest, in part, on the ability to take pleasure without feeling obliged to care much for the other person, then we could be about to engage in a new battle of the sexes (Persaud, 1999).

De centrale thema's van de promiscuë man en de 'kuis' of 'kieskeurige' vrouw – zoals voorspeld door de seksuele selectie theorie en de ouderlijke investeringstheorie – domineerden de vroegere sociobiologische literatuur (zie bijv. Van der Dennen, 1992), maar recentere veldstudies hebben aangetoond dat vooral primatenvrouwen een actief seksleven leiden en hun partners actief en assertief selecteren, 'versieren' en 'verleiden' (bijv. Hrdy, 1986 et seq.). Bonobovrouwen behoren bijvoorbeeld (samen met mensvrouwen) tot de meest seksueel-actieve primaten, en zij verlustigen zich in alle mogelijke vormen van niet-reproductieve, inclusief homoseksuele, seks.

De these dat vrouwen op het gebied van seks kieskeuriger zijn dan mannen blijft overeind, maar er wordt nu ingezien dat kieskeurigheid niet automatisch tot 'kuisheid' hoeft te leiden, en dat de vermeende mannelijke promiscuïteit niet impliceert dat er geen keuzen en sterke preferenties zouden bestaan in het mannelijke seksleven. Bovendien verschillen zowel de vrouwelijke als de mannelijke voorkeuren als het gaat om het vinden van kortetermijns- (*one-night stand*) danwel langetermijns-partners (bijv. voor samenwonen of huwelijk); bij het zoeken van langetermijns-partners zijn mannen waarschijnlijk even kieskeurig als vrouwen. Maar beide geslachten zijn veel minder selectief en prefereren geheel andere erotische kwaliteiten bij het versieren van een kortetermijns-partner (bijv. Buss, 1994).

Meerdere copulaties met verschillende mannen kunnen, in een regime van spermacompetitie, dienen om de beste genen te selecteren (hetgeen het principe van de vrouwelijke keuze onverlet laat), maar ook om evenzovele potentiële kostwinners of supplementaire ‘verzekeringspolissen’ of reserve ‘spermabanken’ achter de hand te hebben, maar vooral – door alle mannen een kans op vaderschap te bieden – om infanticide binnen de groep te voorkomen. Liesen (1995) heeft de verschillende hypothesen hieromtrent geïnventariseerd: ‘Fertility backup hypothesis’, ‘Inferior cuckold hypothesis’; ‘Diverse paternity hypothesis’; ‘Prostitution hypothesis’; ‘Therapeutic hypothesis’; ‘Keep ‘em around hypothesis’; ‘Manipulation hypothesis’. Maar ongeacht deze soms ingenieuze hypothesen lijkt het me niet onwaarschijnlijk dat mensvrouwen en bonobovrouwen, en waarschijnlijk nog meer primatenvrouwen, seks (inclusief masturbatie) gewoon lekker en plezierig vinden en er (meestal) voor beloond worden met een orgasme – als meisjes tenminste niet in hun jonge jaren zijn misbruikt, verkracht, genitaal gemutileerd, of anderszins getraumatiseerd (met jaarlijks miljoenen slachtoffers). Meer hierover in de volgende aflevering die de mannelijke reproductieve strategieën zal behandelen.

Bij de mot *Utetheisa ornatrix* paren veel vrouwtjes meermaals met verschillende mannetjes, maar gebruiken het sperma van mannetjes die hen van grotere en voedzamere spermatofooren voorzien selectief voor de bevruchting. Deze diertjes vertonen ‘cryptische vrouwelijke keuze’ (Alcock, 1998), *nadat* zij met verschillende mannetjes hebben gepaard. Dit verschijnsel van cryptische vrouwelijke keuze zou, volgens Alcock, wel eens veel frequenter kunnen voorkomen dan wordt aangenomen.

Voortplantingssucces

Universeel concurreren mannen om ‘cultureel succes’ (alles wat in die bepaalde cultuur als teken van maatschappelijke geslaagdheid geldt) (Irons, 1979), omdat die tevens *grosso modo* gekoppeld is aan reproductief succes. Succesvolle mannen hebben gemiddeld meer vrouwen en kinderen, of in elk geval meer paringsmogelijkheden en seksuele ‘armslag’ dan hun minder fortuinlijke geslachtsgenoten (bijv. Betzig, 1986; Chagnon, 1988; Irons, 1993; Pérusse, 1993). De mannelijke psyche – en het neurohormonale substraat daarvan – zijn door de natuurlijke en seksuele selectie gevormd om die bepaalde hulpbronnen te trachten te bemachtigen die in die bepaalde culturele context gecorreleerd zijn met voortplantingssucces.

De evolutionaire krachten die onze seksualiteit hebben gevormd bestonden miljoenen jaren voor er zoiets als anticonceptie en kunstmatige inseminatie bestond. Seks betekende in die tijd, behalve een spannende, inspannende en ontspannende bezigheid, (meestal) ook reproductie. “Our sexual thoughts and feelings are adapted to a world in which sex led to babies, whether or not we want to make babies now” (Pinker, 1997).

Roele (1996) zegt in zijn aanbevelenswaardige boek *De eeuwige lokroep* het volgende over de relatie seks en voortplanting:

De voorkeuren van de oermens maximaliseerden in de voorouderlijke omgeving zijn voortplantingssucces. Maar we hebben zijn voorkeuren geërfd, niet de neiging om ons voortplantingssucces to maximaliseren. Was dat wel het geval dan zou elke man er ten koste van alles naar streven om donor van een spermabank te mogen worden en

iedere vruchtbare vrouw zou jaarlijks een kind baren.

Wie zijn lichamelijke en psychische eigenschappen goed weet te presenteren krijgt de meeste en de aantrekkelijkste partners. Dat gold in de oertijd en dat geldt nu nog steeds. We hebben een behoefte aan succes en seks geërfd van onze voorouders, maar niet een behoefte aan zoveel mogelijk kinderen. Daar is nooit op geselecteerd omdat in de oertijd veel succes en veel seks automatisch veel kinderen opleverden (Roele, 1996).

Verwantenselectie (kin selection)

Voortplantingssucces hoeft niet alleen de eigen nakomelingen te betreffen maar kan ook, via het mechanisme van de verwantenselectie, de nakomelingen van verwanten incalculeren. Deze laatste index wordt ook wel *inclusive fitness* genoemd. Kalma & van Hezewijk (n.d.) leggen het als volgt uit:

In Hamilton's (cf. Trivers, 1985) model van de verwantenselectie (of familieselectie) wordt reproductief succes niet alleen gezien in termen van eigen nakomelingen (individuele of *Darwinian fitness*), maar ook in termen van de nakomelingen van verwanten (parallele routes), die immers replica's van de eigen genen zullen dragen. De zogenaamde inclusieve fitness van een individu is de optelsom van individuele fitness-indices van verwanten naar rato van de verwantschapsrelatie. Op grond hiervan mag verwacht worden dat altruïsme (altruïstisch nepotisme) tussen twee individuen gemiddeld groter zal zijn naarmate de gemiddelde verwantschapscoëfficiënt groter is. Zo is de gemiddelde verwantschapscoëfficiënt tussen ouders en kinderen, en tussen kinderen van dezelfde ouders onderling 0,5 (Kalma & van Hezewijk, n.d.).

In alle bekende samenlevingen zijn mensen gepreoccupeerd niet alleen met seksuele relaties (wie het met wie doet), maar misschien nog wel meer met familierelaties (wie met wie verwant is).

Penisgevechten

Zoals we in het vorige artikel hebben kunnen constateren is een zich asexueel voortplantend vrouwelijk organisme een prooi voor parasieten. Daarentegen is een zich seksueel voortplantend vrouwelijk organisme een potentiële prooi voor uitbuiting door mannen van haar eigen soort. Door velen zal dit worden gezien als een verandering van kwaad tot erger, maar het brengt wel leven in de brouwerij. Computersimulaties van evolutie met zichzelf-replicerende programmaatjes leverden twee verrassende resultaten op: de elektronische creatuurtjes ontdekten vrijwel meteen de voordelen van parasitisme, én de selectieve voordelen van seksuele reproductie door het uitwisselen van programmacode (Sigmund, 1993). Hier fenokopieert de elektronische evolutie dus feilloos de organische evolutie door middel van natuurlijke selectie.

In het vorige artikel hebben we eveneens kunnen constateren dat een aantal factoren, zoals seksuele reproductie, intragenomische en evolutionaire conflicten in de hand werkt. Niet geheel verwonderlijk is dat dezelfde factoren ook conflicten op interindividueel niveau beïnvloeden: de strijd der geslachten op het niveau van individuen. Dit komt onder andere omdat elke investering in nakomelingen van het ene geslacht onmiddellijk uitnodigt tot

uitbuiting en parasitisme door het andere geslacht (nogmaals, en wellicht ten overvloede, dit is de logica van de natuurlijke selectie; dit is hoe evolutie werkt; er komt geen bewustzijn, vooruitzicht, of intentionaliteit aan te pas, of zelfs maar moraal – de natuur is volstrekt amoreel (niet te verwarren met immoreel), blind en opportunistisch. Bij de evolutie van anisogamie kan de mannelijke gameet beschouwd worden als parasiet op de voedzame vrouwelijke gameet. In een hermafrodiet zijn zowel vrouwelijke als mannelijke gameten aanwezig. Hoe lost zij/hij dit potentiële conflict op? Niet echt gemoedelijk, zo blijkt.

Simultane hermafrodieten (tweeslachtige organismen), zoals de platworm *Stenostomum oesophagium*, ontwikkelen soms oplichter-strategieën, waarbij ze proberen hun partner te bevruchten maar zelf niet bevrucht te worden. Omdat zaad heel wat goedkoper is dan ova komt de hermafrodiet in de verleiding meer in sperma-overdracht te investeren dan in ovum-productie. De oplichter zal daarom proberen alle eieren van zijn/haar partners te bevruchten maar geen bevruchtbare eieren in ruil aan te bieden.

Naaktslakken van het genus *Ariolimax*, eveneens simultane hermafrodieten, paren normaliter als reciproke partners. Maar ze proberen soms ook appophalatie uit te voeren, d.w.z. dat ze elkaars penis proberen af te knagen. Het slachtoffer kan geen nieuwe penis regenereren en is nu ‘gedoemd’ om als vrouw verder door het leven te gaan (Forsyth, 1993).

De hermafrodiete platwormen *Pseudoceros bifurcus* blijken eveneens liever mannelijk dan vrouwelijk te zijn, en ze proberen er daarom zo veel mogelijk voor te zorgen dat de ander opdraait voor het dragen en opvoeden van het kroost. Hun seksleven heeft daarom gewelddadige trekken aangenomen. De paring van *P. bifurcus* lijkt meer op een gevecht op leven en dood dan op een romantisch onderonsje. Beide partners duelleren om zo min mogelijk in de vrouwelijke, ontvangende, rol te worden gedwongen door te trachten de penis van de ander te ontwijken maar de eigen penis in het lijf van de ander te stoten. Het ‘mannelijke’ schiet meermalen met zijn penis zijn sperma onder ‘haar’ huid en dat zoekt zich daar een weg naar de eitjes. De ‘ontvangster’ blijft met gaten in haar lijf achter, en heeft veel tijd en energie nodig om de wonden te helen. Deze dieren houden dus ware penisgevechten die wel een uur kunnen duren en waarbij ze elkaar met hun geslachtsdeel ernstig verwonden (*Intermediair*, 25 Sept., 1997; Michiels & Newman, 1998).

In dit voorbeeld zagen we dat zelfs een hermafroditisch organisme een voorkeur kan hebben voor een bepaald geslacht: ze willen allemaal ‘mannelijk’ zijn (d.w.z. ze willen liever sperma geven dan ontvangen). Om dit en dergelijke mechanismen te kunnen begrijpen moeten we even afdwalen naar een paar grondbegrippen van de evolutionaire gedragsanalyse: ‘kosten/baten calculus’, en ‘evolutionaire strategie’. In het volgende voorbeeld komen ze allebei ter sprake.

Ter illustratie van het begrip ‘evolutionaire strategie’: agressie en angst

Elk organisme heeft een beperkt tijd/energie budget waarbinnen het zowel aan de benodigde hulpbronnen moet zien te komen om te overleven en te groeien (*somatic effort*), als een seksuele partner moet zien te vinden – of veroveren – en paren (*reproductive effort*). Deze eisen leggen harde beperkingen op die allerlei gedragsalternatieven uitsluiten, dan wel dwingend ‘voorschrijven’.

Bij veel diersoorten is het niet ongebruikelijk om zowel zeer agressieve als bijzonder timide (over-angstige) individuen tegen te komen. Er is toenemende evidentie dat deze verschillen

in temperament grotendeels (over)erfelijk (hereditair of genetisch) zijn, en beschouwd kunnen worden als twee verschillende gedragsstrategieën die in de loop van de evolutionaire tijd zijn uitgeselecteerd. Een kosten/baten analyse van deze twee verschillende gedragsstrategieën levert het volgende resultaat op.

In de natuurlijke staat heeft agressie een duidelijk voordeel (of *payoff*): agressieve individuen vechten hun weg naar de top van de hiërarchie en kunnen daar alle privileges opeisen die bij hun moeizaam verworven status behoren, zoals toegang tot voedselbronnen en, vooral, seksuele partners. Maar een strategie van vrees en terughoudendheid heeft ook evolutionaire voordelen: een timide individu blijft weliswaar laag in de pikorde, maar loopt veel minder risico op lichamelijk letsel door de confrontatie met soortgenoten uit de weg te gaan door middel van onderdanig gedrag of vlucht (Goode, 1998).

Elk kenmerk of gedragsstrategie in een populatie kan worden beschouwd als het resultaat van tegengestelde selectiedrukken, waarbij, in een stabiele omgeving, de voor- en nadelen op den duur in evenwicht geraken (Kalma & van Hezewijk, n.d.). Zo'n evenwichtssituatie van verschillende gedragsstrategieën wordt een Evolutionair Stabiele Strategie (ESS) genoemd. Wellicht ten overvloede dient opgemerkt dat de term 'strategie' in de evolutiebiologie en de evolutionaire psychologie geen doelgerichtheid, rationele afweging, of zelfs maar bewustzijn, impliceert (Daly & Wilson, 1987; Chisholm, 1993; Buss, 1994; Wright, 1994; Liesen, 1995). "Reproductive strategies are physical and behavioral traits designed by natural selection for the optimal allocation of both mating and parental effort" (Chisholm, 1993; Liesen, 1995). Technisch gesproken is een ESS een strategie die – als de meeste leden van een populatie hem aanvaarden – niet door een alternatieve strategie kan worden verdrongen (Dawkins, 1976) omdat de individuen die een alternatieve strategie vertonen reproductief in het nadeel zijn; het is dus niet een optimale strategie, of "the best of both worlds" of iets dergelijks. Integendeel zelfs; de tragiek van het bestaan heeft veel te maken met de discrepantie die bestaat tussen optimale strategie en evolutionair stabiele strategie.

De strategie om een gelijk aantal zoons en dochters voort te brengen is bijvoorbeeld een evolutionair stabiele strategie in de zin dat elke poging om daarvan af te wijken bij voorbaat gedoemd is te mislukken (Dawkins, 1976).

De beste manier om strategieën (en adaptaties in het algemeen) te beschouwen is als geëvolueerde tentatieve oplossingen van problemen die organismen telkens opnieuw weer tegenkomen (zoals hoe en waar vind ik een partner (of meerdere), hoe kan ik die partner behouden, hoeveel moet ik investeren in nageslacht, welke soortgenoten kan ik als coalitiepartner beschouwen, etc. etc.). Organismen behoeven niet regelmatig hun zakcalculator te trekken om de kosten en baten van deze gedragingen te berekenen; dat heeft de natuurlijk selectie al *im Ganzen und Großen* voor hen gedaan. Zo zijn ook onze seksuele voorkeuren ontstaan.

Schoonheid, fysieke aantrekkelijkheid, en seksuele voorkeuren

Schoonheid en seksuele aantrekkingskracht bevinden zich niet zozeer in het oog maar in de adaptaties van de beschouwer. Dit is een van de favoriete wijsheden van Donald Symons, expert op het gebied van de evolutie van de menselijke seksualiteit.

Een sociobiologische benadering beweert niet dat eigenschappen onveranderlijk zijn, maar dat wij overgeërfde predisposities hebben die ons gedrag medebepalen en sterke voorkeuren (of preferenties) om op een bepaalde manier op onze omgeving te reageren. Deze overgeërfde voorkeuren zijn het produkt van natuurlijke selectie (Roele, 1996). Eén zo'n

categorie voorkeuren vormen de seksuele partner preferenties.

Mensen hebben sterke en uitgesproken voorkeuren voor seksuele partners, zowel voor kortstondige en vrijblijvende seksuele avontuurtjes en scharreltjes als voor langdurige en serieuze relaties (huwelijk, samenwonen, enz.). Vanuit het ouderlijke-investeringsmodel ligt het voor de hand dat vrouwen een voorkeur hebben voor mannen in het bezit van hulpbronnen (*resources; commodities*) of begiftigd met de capaciteiten om die hulpbronnen in de naaste toekomst te verwerven en/of te behouden (*resource acquisition capability*; Buss, 1989). In onze huidige westerse wereld zijn de voornaamste hulpbronnen simpelweg rijkdom, status en macht. In tribale samenlevingen prefereren vrouwen veelal mannen die succes hebben als jager en krijger.

Dit systeem leidt, min of meer logisch, tot vrouwelijke hypergamie, trouwen in opwaartse richting qua sociaal-economische status. Seksueel aantrekkelijke vrouwen hebben een veel grotere kans 'omhoog' te trouwen dan hun minder fortuinlijke zusters.

Op de markt van liefde en geluk ruilt de vrouw haar jeugd en schoonheid (of seksuele begeerlijkheid) voor geld, status en macht.

Conflicten rond macht, status en hulpbronnen vormen een universeel thema in de menselijke geschiedenis. Het reproductieve succes van machtige mannen is een begeleidend en vrijwel onbetwist thema (bijv. Betzig, 1986). Dit reproductieve voordeel is vanuit evolutionair perspectief een belangrijke factor in het ontstaan van een universele drang tot macht. Dat de twee niet altijd duidelijk verbonden zijn, dat het streven naar macht een functionele autonomie heeft gekregen is irrelevant, net zoals de drang tot seks niet of nauwelijks gekoppeld is aan de wens tot kinderen. Hoewel de machtigen vaak dwang gebruiken om de vrouwen naar hun hand te zetten, dragen ook vrouwen hun steentje bij: ze hebben voorkeur voor mannen met status en ambitie (Buss, 1989, cross-cultureel). Behalve het onmiddellijke voordeel in hulpbronnen, levert hen dit vooral indirect reproductief voordeel op. Immers hun zonen zullen vaak een belangrijk deel van de maatschappelijke positie van hun vader overnemen, inclusief zijn aantrekkelijkheid voor vrouwen, en de positie om iets af te dwingen.

Een variant op dit thema is de *sexy son* strategie: vrouwen hebben voorkeur voor een seksueel aantrekkelijke man. Omdat hun zonen dezelfde seksuele aantrekkelijkheid hebben, levert dit een meer dan gemiddeld aantal kleinkinderen op. Fysieke aantrekkelijkheid is kennelijk een biologische hulpbron, en daar moeten we dus gevoelig voor zijn...

Vrouwen hebben eveneens voorkeur voor dominante mannen, terwijl dat omgekeerd niet het geval is. Ook hier is de verbinding met reproductie in vroegere situaties een logische... En ook hier werkt de psychologie nog steeds. Dominante tienerjongens... rapporteren eerder en vaker seksueel contact... Een intrigerend en contra-intuïtief gegeven is dat vrouwen agressief dominerende mannen (macho-types) niet aardiger vinden dan minder agressieve, maar wel seksueel aantrekkelijker... Het is niet te verklaren door een model van sekse stereotypering (dat veronderstelt dat aardig vinden en seksuele aantrekkelijkheid met elkaar sporen). De veronderstelde reproductieve pay-off maakt duidelijk dat zo'n voorkeur als seksuele strategie heeft kunnen ontstaan (bewust of onbewust, dat doet niet terzake). Het voordeel van deze voorkeur werkt ook nog eens via de kleinkinderen, omdat dominantie als persoonlijkheidstrek voor ongeveer de helft erfelijk is... Ook de vrouwelijke voorkeur

voor iets oudere mannen en de mannelijke voorkeur voor jongere vrouwen (Buss, 1989, 1994; Buss & Schmitt, 1993) krijgt vanuit Trivers' investeringstheorie een duidelijk logica (Kalma & van Hezewijk, n.d.).

Gemiddeld hechten mannen meer belang aan het uiterlijk van vrouwen dan vrouwen aan het uiterlijk van mannen. De ideale vrouw als sekspartner in mannenogen heeft een slanke taille ten opzichte van de bredere heupen resulterend in een taille/heup ratio (THR) van om en nabij 0,7; een egale en gladde huid, weelderig en glanzend haar, volle, hemisferische en symmetrische borsten; een jeugdig, symmetrisch ovaal tot rond gezicht met relatief grote ogen, volle (pruil)lippen en een kleine oog-kin afstand (babyface): kenmerken van jeugdigheid en gezondheid sterk gekoppeld aan de periode van maximale vruchtbaarheid. Kortom een lichaam waar veel oestrogeen in circuleert. Wie wil zien hoe de ideale vrouw eruit ziet in mannenogen (of liever in de geëvolueerde adaptaties van de mannelijke psyche) hoeft maar een aflevering van *Baywatch* te bekijken of een van de vele softporno sites op het internet (*babes with boobs*).

What should men look for in a wife? Aside from faithfulness, which guarantees his paternity, she should be able to bear as many children as possible... She should be fertile, which means she should be healthy and past the age of puberty but before the age of menopause... Since a woman can bear and nurse one child every few years, and her childbearing years are finite, the younger the bride, the bigger the future family... Ironically for the men-are-slime theory, an eye for nubile women may have evolved in the service of marriage and fatherhood, not one-night stands. Among chimpanzees, where a father's role ends with copulation, some of the wrinkled and saggy females are the sexiest (Pinker, 1997).

Vrouwen vallen voor 'mannelijke' mannen, met brede, krachtige schouders; een stevige 'vierkante' onderkaak; atletische bouw; en gemiddeld groter, langer en ouder dan de vrouw zelf. Kortom een lijf waarin de mannelijke geslachtshormonen duidelijk en langdurig hebben rondgeraasd. Lengte en harmonische lichaamsbouw worden universeel geassocieerd met sociale dominantie. Vele, zo niet alle van de hier genoemde kenmerken zijn het resultaat van seksuele selectie (Barber, 1995; Roele, 1996, 1998; Kalma van Hezewijk, n.d.).

Deze voorkeuren van vrouwen voor macho-type mannen gelden echter alleen voor de kortetermijn strategieën (*one night stands*), bij huwelijkspartners worden meestal geheel andere eigenschappen (zoals sympathie, intelligentie, gevoel voor humor, zachtaardigheid, investeringsbereidheid) gewaardeerd.

Misleiding en bedrog

Belangentegenstellingen tussen de beide seksen leiden niet alleen tot verschillende strategieën en compromissen (Walsh, 1993), maar ook tot misleiding en bedrog. Als vrouwen hulpbronnen belangrijk vinden en mannen het uiterlijk van een vrouw, zal het andere geslacht daar op inspelen. In onze maatschappij weerspiegelt zich dat onder andere in contactadvertenties. Mannen bieden hulpbronnen aan (d.w.z. adverteren hun status en inkomen) en vragen jeugdigheid en aantrekkelijk uiterlijk, terwijl vrouwen hulpbronnen vragen en jeugdigheid en aantrekkelijk uiterlijk aanbieden. Mannen blijken ook meer geïnteresseerd in kortstondige en vrijblijvende seks, terwijl vrouwen meer geporteerd blijken voor langdurige relaties.

(Maar zelfs in langduriger verhoudingen komt bij mannen seks op de eerste plaats. Zij

denken “als het met de seks maar goed is dan gaat het met de rest van de relatie ook wel goed”, terwijl vrouwen veeleer denken “als het met de relatie maar goed zit dan komt het met de seks ook wel goed”).

Pinker (1997) haalt een eigenaar van een relatiebemiddelingsbureau aan: “Vrouwen lezen de C.V. van mannen aandachtig, mannen kijken alleen maar naar de foto”.

Mannen zijn ook meer geïnteresseerd in seksuele variatie, in seks met meerdere partners, en in seksuele parafilieën. De beruchte 3 P's lijken vrijwel geheel en exclusief voor mannen aantrekkelijk te zijn: pornografie, prostitutie, en parafilie ('perversies')

Op de huwelijksmarkt blijkt een ruil plaats te vinden tussen de status, macht, en rijkdom van de man en het fysieke aantrekkelijkheid van de vrouw. In het seksscenario gedragen mannen en vrouwen zich zoals de evolutionaire theorie voorspelt: mannen kiezen op basis van het lichaam van de vrouw en vrouwen zoeken een dominante of rijke man. Er zijn veel meer mannen dan vrouwen geïnteresseerd in een *one night stand*. Om een *one night stand* te veroveren doet menig man het daarom voorkomen alsof hij bereid is tot een langdurige relatie of een substantiële investering. Dit is waarschijnlijk de meest voorkomende vorm van bedrog in de relaties tussen de geslachten. Alle vrouwelijke keuzecriteria zijn, in de woorden van Pinker (1997) “useless unless the man hangs around once the woman becomes pregnant, and men have an interest in saying they will hang around whether or not they intend to. As Shakespeare wrote, ‘Men’s vows are women’s traitors’.”

Hoewel, voor het eerst in de menselijke geschiedenis, betrouwbare voorbehoedmiddelen er tegenwoordig voor zorgen dat een vrouw die voor de lusten van seks kiest niet langer de lasten van de zwangerschap hoeft te dragen, lijkt het erop dat zij een psyche heeft geërfd die zeer terughoudend staat tegenover vrijblijvende seks (Symons, 1979; Buss, 1994; Roele, 1996; Pinker, 1997; Kalma & van Hezewijk, n.d.).

Cosmetica en andere lichaamsverfraaiende ‘protheses’: wie gebruikt ze niet? Maar, nuchter beschouwd, zijn ze de neerslag van arglist en bedrog in de arena van de strijd der geslachten: we willen ons beter voordoen dan we zijn, en we accentueren daarbij juist die aspecten waarvan we verwachten dat ze bij het andere geslacht in de smaak zullen vallen. Vandaar de lipstick, mascara, queue's, corsetten, push-up BH's en liposuctie bij vrouwen, en schoudevullingen, toupetjes, en macho-gedrag bij mannen (maar meer nog snelle bolides, patserige portefeuilles en alle andere paraferalia die macht, status en rijkdom suggereren). Op de markt van liefde en geluk is – cru geformuleerd – een man zo oud als hij zich voelt en een vrouw zo oud als ze er uit ziet.

Zelfs verliefdheid kan als een vorm van (zelf)bedrog worden geduid: “Verliefdheid is een vorm van zelfbedrog om des te beter de ander te kunnen bedriegen... Wie liegt dat hij de ander eeuwig trouw blijft overtuigt alleen als hij zelf in die leugen gelooft” (Roele, 1996).

Assymmetrie in ouderschaponzekerheid

Het menselijke paarsysteem is uniek, maar dat betekent nog niet dat het niet meer aan de wetmatigheden van paarsystemen hoeft te voldoen. Ook bij mensen geldt dat genen die hun mannelijke dragers to ‘horendragers’ zouden predisponeren, en hun vrouwelijke dragers tot onvermogen om vaderlijke bijstand te verwerven, al gauw zouden worden wegeselecteerd.

Er is een tweede fundamentele asymmetrie tussen mannen en vrouwen die tot duidelijke gedragsverschillen leidt. Terwijl een vrouw zeker weet dat het kind dat ze ter wereld bracht van haar is, kan haar man daar nooit helemaal zeker van zijn.

Nieuwe DNA-*fingerprinting* technieken en bloedgroeponderzoek in kraamklinieken hebben aangetoond dat van een niet onaanzienlijk percentage kinderen de wettige echtgenoot onmogelijk de biologisch vader kon zijn (in Engeland ligt dat, afhankelijk van de regio, tussen de 6 en 12% volgens Baker & Bellis [1995] – sommige schattingen zijn nog hoger: tot 20% in de U.S.A.).

Ditzelfde geldt trouwens ook voor vele ‘monogame’ vogelparen. Zelfs bij de modelvoorbeelden van echtelijke trouw in de vogelwereld, de roodkeelsialia (*Sialia sialis*), in Amerika buitengewoon populair en *bluebirds* geheten, blijkt het vrouwtje slippertjes te maken en er korte *liaisons* met naburige mannetjes op na te houden. “It used to be thought that was all due to forced copulations, that these were male-driven events... But increasingly we’re finding that the females have a lot to do with it... I think that’s what she’s looking for – a fitness benefit for the kids” (Gowaty zoals geciteerd in Morell, 1998).

Desondanks werken de beide ouders eendrachtig samen om de jongen uit te broeden en te verzorgen. Om deze redenen is wel voorgesteld ‘sociale monogamie’ te onderscheiden van ‘genetische monogamie’ (Emlen in Morell, 1998).

Veel meer soorten vogels waarvan vroeger werd gedacht dat ze strikt monogaam waren blijken ‘vreemd te gaan’ oftewel stiekem te paren buiten de paarband (Extra Pair Copulations of EPCs). Voor vrouwtjes wordt verondersteld dat ‘vreemdgaan’ haar *inclusive fitness* verhoogt. Van mannetjes wordt verondersteld dat ze anti-EPC strategieën (zoals separeren) zullen evolueren.

Een interessant aspect in dit onderzoek, waarop Kalma & van Hezewijk (n.d.) hebben gewezen, is dat de vrouwtjes kennelijk ‘kiezen’ voor een gemengde reproductieve strategie. Hun hoofdstrategie is: kiezen voor een vaste partner, door Richard Dawkins (1976) gedoopt als *domestic bliss* strategie (huiselijk geluk of de strategie van de huiselijke haard). Maar in de marge plukken ze de vruchten van de tweede vrouwelijke reproductieve strategie, de *he-man* (macho of superman) strategie. De specifieke gemiddelde verhouding tussen de strategieën vertegenwoordigt voor de vrouwtjes in die omgeving zeer waarschijnlijk een optimum qua reproductie. Ook bij mensen lijkt, zoals we zojuist hebben gezien, een combinatie van die strategieën aanwezig.

De *domestic bliss* strategie wordt tegenwoordig de langetermijnstrategie genoemd en de *he-man* strategie de kortetermijnstrategie (versiertour), omdat die begrippen ook van toepassing zijn op verschillen tussen mannen wat betreft investeringsgeneigdheid en snelle seks (Kalma & van Hezewijk, n.d.). We komen op deze strategieën nog uitgebreider terug.

Vogel (1989), Fisher (1992), Buss (1994) en anderen hebben beredeneerd dat de meest basale paringsstrategie bij de mens, zelfs in polygyne samenlevingen, de zogeheten ‘seriële monogamie’ is, met sterke emotionele binding (verliefdheid) en huwelijk, met daarnaast ‘vreemdgaan’ (EPCs, de diversificatie van de genetische portefeuille, buitenhuwelijkse bezigheden, slippertje, oftewel overspel), en daarna scheiding (meestal na een jaar of vier – de tijd nodig om een kind te verwekken en mondig te maken). Dit lijkt een universeel patroon te zijn en kan de optimale reproductieve strategie zijn voor de beide geslachten (hoewel EPCs van vrouwen bedreigender zijn voor mannelijke ouderschapsonzekerheid dan omgekeerd).

De mogelijkheid tot vreemdgaan van vrouwen, en de daaruit voortvloeiende

vaderschapsonzekerheid hebben bij de mens geleid tot de vrouwonvriendelijke seksuele dubbele moraal als een suite van contra-strategieën die de vaderschapsonzekerheid moeten verkleinen.

De vrouwonvriendelijke, seksuele dubbele moraal

Zorgen voor andermans nageslacht ('koekoeksjongen') is voor een man, evolutionair gezien, geen verstandige strategie, evenmin als tolerantie tegenover rivalen in het kader van reproductieve competitie. Vandaar dat allerlei mechanismen zijn geëvolueerd om de kans te verkleinen dat een vrouwelijke partner, ook al is dat een tijdelijke, door een andere man wordt bevrucht. Wilson (1975) en Alcock (1979) geven een aantal evolutionaire 'oplossingen' aan, waaronder intraseksuele competitie, separeren (de vrouw weghouden bij andere mannen), en spermacompetitie. Bij mensen zijn psychologische mechanismen als seksuele jaloezie en bezits- en separatiedrang ontstaan. Door de geschiedenis heen is seksuele jaloezie en bezitsdrang een vooral mannelijke preoccupatie geweest. Veel doodslag, moord, en *stalking* komen voort uit seksuele jaloezie (Daly & Wilson, 1983) (Deze mannelijke strategieën zullen uitvoeriger in het volgende artikel aan de orde komen).

Ook de sociale isolatie en segregatie, en chapperoning van vrouwen, strenge kledingvoorschriften (zoals de chador en gezichtssluier in islamitische culturen), kuisheidsgordels, en seksuele mutilaties (zoals clitoridectomie en infibulatie), en andere verminkingen (zoals voetbinding in het dynastieke China) kunnen worden gezien als pogingen van mannen om vrouwen (althans de reproductieve en seksuele capaciteiten van vrouwen) te monopoliseren en af te schermen van andere mannen. Zoals de beroemde filmdiva Mae West eens opmerkte: "Mannen zeggen altijd dat ze je willen beschermen, maar ze zeggen er nooit bij waartegen". In traditionele samenlevingen is 'bescherming' van een vrouw een eufemisme voor bewaking van haar 'maagdelijkheid', en preventie van haar seksuele escapades (Pinker, 1997).

In de meeste samenlevingen worden vrouwen beschouwd als bezit van de familieclan of van de echtgenoot, en als 'ruilobject', zoals antropologen als Lévi-Straus reeds opmerkten. Mogelijkerwijze kan zelfs patrilocaliteit worden beschouwd als poging om vrouwen te beheersen.

Door de vaderschapsonzekerheid staan mannen er in veel samenlevingen op dat vrouwen kuis en maagdelijk het huwelijk in gaan en dat zij binnen het huwelijk trouw blijven. In vele traditionele samenlevingen is de maagdelijkheid van een dochter zowel voorwaarde voor de eer van de familie of clan als de enige kans om 'omhoog' te trouwen (hypergamie) of om *überhaupt* aan de man te komen (bijv. Batten, 1992; Liesen, 1995). In dergelijke culturen floreert dan ook de maagdenvlies-reparatie industrie.

In vrijwel alle tot nu toe bestudeerde culturen wordt overspel van de echtgenote beschouwd als een misdaad tegen (de eigendomsrechten van) haar echtgenoot, en kan de echtgenoot legaal zijn overspelige vrouw en/of haar minnaar doden (Daly, Wilson & Weghorst, 1982; Daly & Wilson, 1988).

Vele culturen kennen of kenden wetten die mannen vrijpleiten of juridisch 'ontoerekeningsvatbaar' verklaren als ze hun overspelige vrouw doden. *La crime passionelle* verontschuldigt blijkbaar het extreme geweld. In sommige culturen is niets zo ontrend voor een man als overspel van zijn vrouw (Wilson & Daly, 1992), en hoort het zelfs tot de moraal

of de vigerende erecode dat hij haar doodt.

Universeel trachten mannen de vrouwelijke seksualiteit te monopoliseren of te beheersen, en de sancties en straffen op overtredingen van de seksuele moraal zijn altijd zwaarder en stringenter voor vrouwen dan voor mannen (Daly & Wilson, 1978; Hrdy, 1981; Eibl-Eibesfeldt, 1989). Mannen kunnen op seksueel gebied ongehinderd hun gang gaan, terwijl vrouwen zich 'koest en gedeisd' moeten houden. Mogelijkerwijze kunnen veel van deze restrictieve verschijnselen begrepen worden als we veronderstellen dat vrouwen, net zoals mannen, een sterke behoefte hebben aan seks, en dat mannen deze behoefte proberen in te dammen om hun vaderschapsonzekerheid te minimaliseren (Daly & Wilson, 1978; Hrdy, 1981; Betzig, 1986; Vogel, 1989; Batten, 1992; Gowaty, 1992; Smuts, 1992; Roele, 1996; Kalma & van Hezewijk, n.d.).

Tot de dubbele moraal behoort ook het verschijnsel – dat vooral in het Victoriaanse tijdperk floreerde – van de madonna-hoer dichotomie, waarbij vrouwen in een van beide categorieën worden ingedeeld: (1) de maagdelijke madonna: goed, niet neukbaar, wel huwbaar; en (2) de door haar seksualiteit bezoedelde 'slet' ('de afgelikte boterham' waar de Rolling Stones over zongen): slecht, wel neukbaar, maar zeker niet huwbaar.

Men do have some preferences in a short-term partner. They rate looks as important; as we shall see, beauty is a signal of fertility and genetic quality. Promiscuity and sexual experience are also rated as assets. As Mae West explained: "Men like women with a past because they hope history will repeat itself". But these assets turn into liabilities when the men are asked about long-term partners. They subscribe to the infamous madonna-whore dichotomy, which divides the female sex into loose women, who may be dismissed as easy conquests, and coy women, who are valued as potential wives. This mentality is often called a symptom of misogyny, but it is the optimal genetic strategy for males of any species that invest in their offspring: mate with any female that will let you, but make sure your consort does not mate with any other male (Pinker, 1997).

Nauw hiermee verwant is het uiterst merkwaardige verschijnsel dat veel mensen seks binnen het huwelijk zo goed als 'heilig' verklaren, terwijl zij seks buiten de paarband – waarbij toch dezelfde handelingen zijn betrokken – intens smerig vinden. Vroeger beschouwde ik dit als tamelijk stompzinnige seksuele hypocrisie, maar ik begin er langzamerhand wat meer van te begrijpen. Overigens moet ik in deze context altijd aan Woody Allen's onsterfelijke uitspraak denken: "Is sex dirty? Yes, but only if done properly".

De vrouwonvriendelijke dubbele moraal is dus uiteindelijk terug te voeren tot de fundamentele vaderschapsonzekerheid, en de strategieën en tactieken die mannen inzetten om de kans te minimaliseren om 'horendrager' te worden. Ironisch genoeg zijn vrouwen zelf de beste supporters van de dubbele moraal wat betreft seksueel gedrag (Oliver & Hyde, 1993).

In de volgende paragrafen zal ik proberen uit te leggen hoe de fylogenetische redenen voor de strijd der geslachten worden vertaald in ontogenetische mechanismen die de geslachtsverschillen bij mensen, en andere organismen, bewerkstelligen.

Seksueel dimorfisme en andere geslachtsverschillen

Embryologisch is – bij zoogdieren – de vrouwelijke *Anlage* de oorspronkelijke vorm (*default*), die door het inschakelen van een enkel gen (*sex determining region Y*) op het Y-chromosoom, en de aanmaak van testes die op hun beurt weer testosteron aanmaken, naar de mannelijke vorm wordt ‘gedwongen’. Zonder genetische en/of endocrinologische tegenkoppeling is een embryo dus vrouwelijk (zie bijv. Lahn & Jegalian, 1999). Het menselijk brein lijkt vanaf het prille begin geseksualiseerd te zijn, en in vrouwen en mannen verschillend ‘bedraad’ (Kimura, 1999), d.w.z. dat de neurale architectuur gemiddeld verschilt, waardoor het begrijpelijk wordt dat mannen en vrouwen van begin af aan met hun verschillende hersenen een verschillende wereld waarnemen en, letterlijk, in verschillende werelden leven, zoals Money & Ehrhardt (1972) reeds betoogden. Het is daarom ook niet te verwachten dat vrouwen op dezelfde stimuli hetzelfde zullen reageren als mannen. Er zijn dan ook hele bibliotheken over geslachtsverschillen vol geschreven, op alle gebieden: van verschillen in sensorische, motorische, emotieve en cognitieve capaciteiten, via persoonlijkheidskenmerken, tot en met complexe sociale gedragingen (bijv. Blum, 1997; Geary, 1998; Kimura, 1999, om slechts de meest recente overzichten te noemen). Er is nauwelijks een gedragsaspect of psychologisch kenmerk te verzinnen waarbij géén geslachtsverschillen zijn gevonden. Van der Dennen (1992) inventariseerde al honderden boeken over geslachtsverschillen, nog afgezien van de vele duizenden artikelen. Gegeven de verschillende paringsstrategieën en ouderlijke investeringspatronen van mannen en vrouwen kunnen we verwachten dat de geslachtsverschillen het meest prominent aanwezig zullen zijn in de domeinen van (a) seksueel gedrag; (b) agressief en gewelddadig gedrag; en (c) ‘politiek’ gedrag. We zullen die in het kort bespreken. Houd U in gedachte dat de gevonden verschillen statistische gemiddelden betreffen, en derhalve niet verward moeten worden met individuele verschillen. Het is zeer wel mogelijk een vrouw aan te treffen die groter of gewelddadiger is dan de gemiddelde man, of een man die minder seksueel geobsedeerd of competitief is dan de gemiddelde vrouw.

- Meisjes zijn ook eerder rijp dan jongens (bimaturisme), en hebben gemiddeld een fijnere lichaamsbouw dan jongens (dimorfisme). De meest prominente lichamelijke geslachtsverschillen die zich tijdens de puberteit openbaren zijn het breder worden van de schouderpartij bij jongens en van het bekken en de heupen bij meisjes; het ‘breken’ van de stem bij jongens; en de prille borstjesvorming na de menarche bij meisjes. Vrouwen hebben de neiging vetreserves op te slaan in heupen en billen (vandaar steatopygie), terwijl mannen de neiging hebben vetreserves op te slaan in de buikstreek (vandaar ‘bierbuiken’).
- De vertraagde rijping van jongens en de funeste invloed van testosteron op het immuunsysteem, plus het hogere basaal metabolisme van jongens en mannen, betekenen dat jongens en mannen veel meer dan meisjes en vrouwen bevattelijk zijn voor een breed spectrum van ziektebeelden en een premature dood.
- Mannen en jongens zijn over het algemeen beter in ruimtelijke en navigatie vaardigheden (bijv ‘mentale’ drie-dimensionele rotaties), in snelheid, afstand en accuratesse in het gooien (en onderschepen) van projectielen, en in mathematisch redeneren;
- terwijl vrouwen en meisjes uitblinken in een hele serie vaardigheden van *flux de bouche* (*word fluency*) en verbaal geheugen, via fijne (oculo)motorische coördinatie, tot cognitieve, sociale, relationele en academische capaciteiten. Vrouwen en meisjes vertonen grotere taalvaardigheden en grotere capaciteiten op vrijwel alle taal-gerelateerde gebieden dan jongens en mannen (Maccoby & Jacklin, 1974; Kimura, 1992, 1999; Geary, 1998).

- Met uitzondering van fotopisch gezichtsvermogen vertonen meisjes en vrouwen lagere onderdrempelwaarden voor het opmerken van prikkels bij alle sensorische modaliteiten; zij zijn m.a.w. gemiddeld gevoeliger voor alle soorten sensorische stimuli (Velle, 1992).
- Vrouwen en meisjes hebben over het algemeen een beter locatiegeheugen dan mannen en jongens, terwijl omgekeerd mannen en jongens een beter ‘euclidische ruimte’-geheugen lijken te hebben.
- Mannen en jongens zijn oververtegenwoordigd in zowel hoogbegaafdheid als zwakbegaafdheid in intelligentie, of, met andere woorden, zowel genieën als idioten zijn meestal mannen.
- Mannen en jongens hebben een grotere neiging tot ingroup-outgroup differentiatie en ontwikkelen gemakkelijker agressie tegen leden van een outgroup.
- Vrouwen en meisjes zijn betere ‘intuïtieve psychologen’: zij zijn gevoeliger voor subtiele nonverbale signalen (zoals gezichtsuitdrukkingen, lichaamstaal en stemmodulaties). Empathie en invoelingsvermogen, medeleven, zorgzaamheid, socialiteit, sympathie, altruïsme en reciprociteit zijn ‘typisch’ vrouwelijke eigenschappen. Dit wordt wel persoonsgeïntereerdheid genoemd. Mannen en jongens zijn daarentegen vanaf hun prille jeugd meer object- of dinggericht – ook in hun spelgedrag – hetgeen ook tot uiting komt in beroepskeuze en -interesses. Zorgtaken, bijvoorbeeld, zijn disproportioneel vrouwelijk.
- Mannen en jongens zijn ook meer geïnteresseerd in macht, dominantie, competitie en strijd, d.w.z. ‘de politieke arena’ (bijv. Falger, 1992, 1994; Low, 1992; Geary, 1998).
- In tegenstelling tot *rough-and-tumble play*, dat voornamelijk tot het domein van jongens behoort (*vide infra*), is ‘vadertje-en-moedertje’ spelen voornamelijk het domein van meisjes. Het sociodramatisch spelgedrag van jongens richt zich voornamelijk op de thema’s dominantie en agressie (zoals ‘cowboys-en-indianen’), terwijl meisjes meer huishoudelijke en kinderverzorgingsthema’s prefereren. In andere spelcategorieën valt op dat jongens meer objectgericht (en mechanisch-georiënteerd) zijn (speelgoedauto’s, treinen, bouwdozen), terwijl meisjes (veel) meer persoonsgericht zijn (spelen met poppen die baby’s voorstellen, bijvoorbeeld). Jongens manipuleren en analyseren hun speelgoed ook meer door het uit elkaar te halen en te trachten het weer in elkaar te zetten – hetgeen niet altijd even subtiel geschiedt, en op ouders en op andere waarnemers kan overkomen als pure vernielzucht.
- Een prominent gevolg van de verschillende stijlen van spelen en algemeen sociaal gedrag tussen jongens en meisjes is sociale segregatie: de neiging om groepen van hetzelfde geslacht te vormen (jongetjes bij jongetjes en meisjes bij meisjes), die al op zeer jonge leeftijd begint en tot diep in de puberteit voortduurt. Binnen deze gelijkgeslachtelijke groepen ontwikkelen zich weer interactiepatronen die bij meisjes vooral communiaal, zorgzaam en empathisch zijn (zoals verbale suggesties), terwijl de interacties van jongens binnen de groep veel meer instrumenteel en agentief zijn (zoals de preoccupatie met de dominantiehiërarchie en ruwe en agressieve spelletjes, het willen beheersen van de groepsactiviteiten, en het nemen van – soms extreme – risico’s). Dit betekent niet dat meisjes geen dominantiehiërarchie vormen, maar die is veel subtieler, en impliceert meer indirecte en verbale agressie (zoals roddelen en kwaadspreken). De dominantiehiërarchie van jongens is universeel meer openlijk agressief en tevens stabiel dan die van meisjes.
- Niet verwonderlijk is de opvoeding van, en zorg voor de kinderen universeel de verantwoordelijkheid en taak van vrouwen, evenals de meer algemeen huishoudelijke taken. Deze geslachtsverschillen reflecteren de arbeidsverdeling (fourageren en verzamelen door vrouwen; jagen en oorlogvoeren door mannen) gedurende de (recente) evolutie van de mensachtigen. Maar seksuele selectie is en blijft de ultieme oorzaak van de meeste geslachtsverschillen. Sommige morfologische verschillen, zoals het bredere bekken van

vrouwen, kunnen waarschijnlijk beter begrepen worden als een gevolg van natuurlijke, in plaats van seksuele, selectie.

- Alle deze, soms subtiele, geslachtsverschillen kunnen niet worden verklaard door ouderlijke beïnvloeding. Agressiegedrag bij jongens manifesteert zich bijvoorbeeld veelal *ondanks* de pogingen van ouders om het te ontmoedigen, te verbieden en te straffen. Meisjes hoeven ook niet gecommandeerd, geconditioneerd, of gedwongen te worden om met poppen te spelen. Het lijkt er eerder op dat ouders, vanaf het moment van de geboorte, meisjes- en jongensbaby's anders behandelen, in overeenstemming met hun verschillende temperamenten en latere geslachtsverschillen, en dat de moeder-kind interacties anders verlopen. Dit betekent dat ouders in zekere mate geslachtsverschillen kunnen aanmoedigen dan wel trachten te onderdrukken, maar dat ze die geslachtsverschillen in elk geval niet kunnen opleggen of uit het niets creëren.
- Mannelijke en vrouwelijke psyches hebben ook de neiging om op hun eigen manier 'dol te draaien'. Eetstoornissen (anorexia en bulimia), pleinvrees en andere fobieën, depressies, psychosomatische stoornissen, 'hysterie' en erotomanie komen relatief meer bij vrouwen voor dan bij mannen, terwijl socio- of psychopathie, autisme, ADHD, alcoholisme en drugsverslaving, pathologische jaloezie, en seksuele parafilieën (zoals pedofilie, en sadomasochisme) vrijwel geheel mannelijke privileges lijken te zijn (bijv. Van der Dennen, 1992; Nilsonne, 1992; Geary, 1998).

Het seksueel dimorfisme in lichamelijke grootte en lengte correleert bij primaten en hominiden met de zogeheten 'effectieve polygamie index' en de uit die polygamie voortvloeiende intensievere mannelijke competitie. Mensen zitten wat dat betreft in tussen de monogame gibbons en de polygyne orangs en gorillas; hetgeen wijst op een gematigde polygyne levensstijl bij de vroegere mensachtigen (bijv. Daly & Wilson, 1999; Geary, 1998), of mogelijk zelfs al bij de Australopithecinen en, nog eerder, de *Proconsulidae* voorouders van de hominiden (die zo'n dertig miljoen jaar geleden leefden). Behalve het, soms gigantische, verschil in lichaamsbouw en -grootte correleert een hele suite andere kenmerken met de effectieve polygamie index (en om dezelfde redenen): mannen hebben de morfologische en (neuro)psychologische eigenschappen die vereist zijn bij een meer gewelddadige levensstijl; mannen zijn meer geneigd tot risico's en roekeloos gedrag; mannen rijpen veel later dan vrouwen; en mannen hebben een kortere gemiddelde levensduur dan vrouwen (bij mensen is dit verschil tegenwoordig zelfs nog 6 à 7 jaar). Zoals Richard Alexander (1979) het uitdrukte, "as a general consequence [of differential reproductive strategies], the entire life history strategy of males is a higher-risk, higher-stakes adventure than that of females" (p. 241).

De gevonden geslachtsverschillen in lichamelijke ontwikkeling (bimaturisme en puberteitsspurten bij jongens) passen in het patroon van soorten met tamelijk intense M-M-competitie (Tanner, 1990), en ondersteunen daarmee de opvatting dat M-M-competitie in de menselijke evolutie een belangrijke dynamische factor is geweest, zoals Geary (1998) betoogde.

Menselijke geslachtsverschillen (en bij implicatie die van andere zoogdieren) kunnen nauwelijks worden begrepen zonder een goed begrip van hoe seksuele selectie werkt. Alle gedragingen en processen die betrokken zijn bij het concurreren om, en localiseren en selecteren van, seksuele partners, bij paring, en voortplanting kunnen door seksuele selectie worden beïnvloed (Darwin, 1871; Geary, 1998)

Vrijwel alle menselijke geslachtsverschillen komen ook bij andere primaten voor. Een van de meest consistente bevindingen is dat hoe intensiever de man-man-competitie (M-M-competitie) binnen een soort des te groter het geslachtsverschil in grootte en lichaamsbouw.

Geslachtsspecifieke verschillen in seksualiteit en erotiek

Symons (1979: 27) heeft zeven primaire geslachtsverschillen met betrekking tot seksualiteit en erotiek voorgesteld:

1. Competitie is universeel intensiever tussen mannen dan tussen vrouwen, en in 'primitieve' samenlevingen is competitie tussen mannen om vrouwen de voornaamste gewelds oorzaak.
2. Mannen hebben een neiging tot polygynie.
3. Mannen ondervinden een sterke seksuele jaloezie en bezitsdrang.
4. Mannen raken eerder opgewonden van het aanschouwen van vrouwen en van vrouwelijke genitaliën dan omgekeerd (Voor mannen is het zien van vrouwelijke geslachtsorganen een seksuele invitatie; voor vrouwen is het zien van mannelijke geslachtsorganen eerder een bedreiging).
5. Aantrekkelijkheid bij vrouwen is voornamelijk afhankelijk van lichamelijke kenmerken, vooral die die met jeugdigheid samenhangen, terwijl mannelijke aantrekkelijkheid wordt bepaald door politieke en economische bekwaamheid.
6. Mannen hebben de neiging om te verlangen naar een afwisselend liefdesleven terwille van de variatie.
7. En tenslotte is de coïtus universeel een dienst die vrouwen aan mannen bewijzen, en niet andersom.

Alle zeven proposities, die bijna clichématig aandoen maar daardoor niet minder waar zijn, zijn door daaropvolgende psychologische en etnologische/antropologische (*cross-cultural*) onderzoeken alleen maar bevestigd.

Voor de laatste observatie, de coïtus als dienst van vrouwen aan mannen, en het daarmee samenhangende economische marktmechanisme van de vraag die het aanbod ruim overtreft, is van groot belang voor het begrijpen van de beruchte drie P's: prostitutie, porno, en parafilieën (ook hierop zal ik in het volgende artikel nader ingaan).

Sex Differences in Reactions to Sexually Explicit Media (i.e., pornography) (Malamuth, 1999: 88)

(1) Sex Differences in Content that is Appealing

In comparison to women, men consume more regularly, are more sexually aroused by, have more favorable attitudes, and react with less negative affect to portrayals featuring nudity of the opposite sex and/or sexual acts devoid of relationship context.

Evolutionary Model's Explanation: In general, the underlying algorithms for male and female sexual strategies differ. Male algorithms are designed to be less selective and cautious in short-term mating opportunities and to prime more frequent short-term acts (i.e., the threshold is lower for eliciting behavior). Consequently, the availability of an attractive nude female displaying sexual availability may constitute a sufficient condition to activate an 'associate network' of responses (e.g., arousal, attitudes, positive affect) designed to elicit 'approach'

responses likely to lead to sexual acts.

(2) Sex Differences in Reactions to Novelty

Men become more aroused sexually than women by films showing novelty consisting of different actors but less aroused by the same actors performing different acts.

Evolutionary Model's Explanation: Novelty of sexual partners is a more powerful stimulant to male sexual strategy, since the opportunity to mate with a larger number of partners was more likely in ancestral environments to have contributed to male reproductive success than to female reproductive success.

(3) Sex Differences in Reactions to Form

Men are generally more aroused than women by visual portrayals, even when content has been 'controlled' for. Women are much more likely to be the consumers of stories (e.g., novels) that incorporate sexuality within a much broader context than magazines or movies featuring visual sexual display.

Evolutionary Model's Explanation: Men's evolved strategies prime them to be more visually attracted and aroused sexually, since such a 'medium of communication' is likely to occur with many persons, including strangers (e.g., seeing from a distance) and to elicit sexual arousal frequently, resulting in greater likelihood of short-term mating. Women's arousal mechanisms, in contrast, are designed to be less likely to be easily aroused simply by the sight of an attractive stranger since that might prime women to 'careless' decisions regarding sex.

(4) Sex Differences in Functions and Approach/Avoidance Behavior

Men are more likely to seek out opportunities to be exposed to sexually explicit media, even when alone or with a same sex friend. They are more likely to use such stimuli as an end for themselves, reporting purposes such as 'seeing great bodies', 'releasing sexual frustrations', and as a stimulant for masturbation.

Evolutionary Model's Explanation: Female sexual strategy results in greater caution in placing oneself in sexual situations. Mediated by the 'associative network' of responses and their underlying algorithms, females are more likely to avoid situations involving the display of sex per se. Men's sexual strategy makes them more responsive to sexual display that is not contextualized. Therefore, becoming sexually aroused can be gratifying even in a context that does not stimulate other feelings connecting the experience to a desire for another person. Such experiences are more likely to elicit negative affect in females when presented in a potentially 'unsuitable' context.

Gedragsgenetica van agressie

Als menselijke agressie mede evolutionair is gefundeerd moet die tenminste gedeeltelijk erfelijk (overerfbaar, heritabel) zijn. Erfelijkheidsstudies (overzicht in Euler, 1996; Bruun, Markkanen & Partanen, 1966; Scarr, 1966; Vandenberg, 1967; Vandenberg, Stafford & Brown, 1968; Owens & Sines, 1970; Canter, 1973; Loehlin & Nichols, 1976; O'Connor, Foch, Sherry & Plomin, 1980; Plomin, Foch & Rowe, 1981; Rushton et al., 1986; Ghodsian-Carpey & Baker, 1987; Tellegen, Lykken, Bouchard, Wilcox, Seagal & Rich, 1988; Edelbrock, Rende, Plomin & Thompson, 1992; Cates, Houston, Vavak, Crawford & Uttley, 1993; Coccaro, Bergeman & McClearn, 1993; van den Oord, Boomsma & Verhulst, 1994; Edelbrock, Rende, Plomin & Thompson, 1995; zie ook Mason & Frick, 1994) tonen het

volgende beeld:

- Verschillende agressiesoorten of -modi vertonen verschillende erfelijkheidsmaten (heritabiliteit uitgedrukt in de maat h^2 die van 0 tot 1 kan lopen). H^2 schattingen van menselijke agressievarianten lopen uiteen van .00 tot .84. Daarbij dient opgemerkt dat de meer gewelddadige agressievarianten een hogere heritabiliteit bezitten dan de lichtere vormen zoals verbale agressie. Over het algemeen lijkt de interindividuele variantie van agressiebereidheid van volwassenen, zoals bij veel andere sociale en persoonlijkheidskenmerken, tot ongeveer 50% op genetische variantie terug te voeren.
- Of iemand zich in een konkrete situatie agressief gedraagt wordt voornamelijk door situationele factoren bepaald, maar of iemand zich herhaaldelijk of voortdurend (habituueel) agressief gedraagt wordt mede genetisch bepaald.
- Behalve evidentie voor een directe heritabiliteit van agressie zijn er tevens aanwijzingen voor substantiële genetische effecten op persoonlijkheidskenmerken, zoals impulsiviteit en sensatiezoeken, die van invloed zijn op agressie, delinquentie en antisociaal gedrag bij jongens en mannen.

Individueen die zich schuldig maken aan regelovertredend gedrag (overwegend mannen) kenmerken zich door hun impulsiviteit, kortzichtigheid, non-verbaliteit en hun over het algemeen risicovolle levensstijl. Deze kenmerken zijn relatief stabiel gedurende de gehele levensloop en vormen samen het construct 'lage zelfcontrole' (Gottfredson & Hirsch, 1990; Blokland, 2002). Lage zelfcontrole zou niet alleen geassocieerd zijn met crimineel en regelovertredend gedrag, maar ook het hebben van veel wisselende seksuele partners, instabiele romantische relaties en met ander riskant gedrag als gokken, roken, drinken en roekeloos rijden.

- H^2 schattingen zijn bij volwassenen hoger dan bij kinderen. Dit beperkt zich niet tot agressie maar geldt voor de meeste cognitieve en emotieve kenmerken. Genen houden niet op werkzaam te zijn bij de geboorte, maar zijn levenslang actief.
- H^2 schattingen vallen voor meisjes lager uit dan voor jongens (zoals evolutie-theoretisch te verwachten).
- Bij de agressiebereidheid van jongens bestaat er een niet geringe genoom-milieu co-variantie, zowel actief, passief, als reactief (voor de technische details zie Euler, 1996; en Mealey, 2000). Een voorbeeld hiervan is dat gewelddadige computerspellen of TV-programma's jongens (er zijn slechts zeer weinig meisjes geïnteresseerd in deze materie) kunnen gewinnen aan geweld, maar omgekeerd kiezen agressieve jongens eerder gewelddadige computerspellen of TV-programma's. De causale pijl wijst hierbij dus niet eenduidig in één richting.

That aggressive behavior is heritable in humans is suggested by studies of monozygotic and dizygotic twins, reared together or apart. Each of these aggression-related behaviors had a significant heritable component: direct (physical assault), with a heritability of 47 percent; verbal assault, 28 percent; indirect assault (temper tantrums, malicious gossip), 40 percent; and irritability, shown to be highly correlated with aggressive behavior, 37 percent. All four of these aggressive subtypes are considered impulsive. A significant effect of nonshared (but not of shared) environmental influence on variability of aggressive behavior was detected, ranging from 53 percent for direct assault to 72 percent for verbal assault (Clark & Grunstein, 2000: 164-65; Vernon et al., 1999; on impulsive aggression see also: Moir & Jessel, 1995; Kavoussi et al., 1997;

Seroczynski et al., 1999).

Geslachtsspecifieke verschillen in agressiegedrag

Gebaseerd op honderden experimentele en cross-culturele waarnemingen, tientallen literatuuroverzichten, en een aantal zeer betrouwbare meta-analyses (voor overzichten zie Daly & Wilson, 1988, 1990; van der Dennen, 1992; Archer, 1994; Euler, 1996; Geary, 1998; Mealey, 2000; Ellis & Walsh, 2000; Campbell, 2002), kan het volgende worden geponeerd wat betreft geslachtsverschillen in agressiegedrag bij mensen:

- Mannelijke individuen zijn gemiddeld agressiever en gewelddadiger (en criminel) dan vrouwelijke individuen.
- Dit onderscheid is duidelijker en robuuster naarmate de geweldscomponent in het agressiegedrag toeneemt. Extreem gewelddadige gedragingen, zoals moord, doodslag, (groeps)verkrachting, roofoverval en *mugging*, zijn vrijwel uitsluitend mannelijke activiteiten. Bij verbale en indirecte agressie is het verschil tussen de geslachten geringer. Deze bevindingen gelden universeel.
- In natuurlijke omgevingen is dit geslachtsverschil (veel tot zeer veel) groter dan in laboratoriumexperimenten.
- Mannelijke agressie wordt bevorderd door de aanwezigheid van mannelijke leeftijdsgenoten. Dit heeft waarschijnlijk te maken met de neiging van jongens en mannen om in coalities en bendes te opereren (Van der Dennen, 1995; Wrangham & Peterson, 1996).
- De geslachtsverschillen in agressiebereidheid en -gedrag manifesteren zich op een leeftijd van 2 tot 3 jaar (Maccoby & Jacklin, 1980). Met de puberteit treedt een nieuw type mannelijk agressie op de voorgrond: rivaliteitsagressie. Met toenemende leeftijd vlakkt dit geslachtsverschil af en is bij bejaarden niet meer vast te stellen.
- De geslachtsverschillen beginnen zich te manifesteren voordat de eigen geslachtsidentiteit en cognitieve geslachtsdifferentiatie zich ontwikkelen. De geslachtsverschillen in agressie treden tamelijk spontaan en plotseling op, zonder bemoeienis van de ouders – en zelfs *tegen* de bemoeienis van de ouders – en zijn het duidelijkst in die gedragingen die door de organiserende werking van prenatale geslachtshormonen mede worden gestuurd.
- Niet alleen op het niveau van gedrag is het geslachtsverschil groot, maar eveneens op het niveau van dagdromen en fantasieën (ideatie).
- In hun sociale gedrag en ideatie zien vrouwen en meisjes agressie voornamelijk als expressief middel, terwijl bij mannen en jongens agressie veeleer een instrumenteel karakter heeft. Meisjes en vrouwen zijn niet alleen minder agressief dan jongens en mannen, maar ze zijn ook *anders* agressief (bijv. Campbell, 1993, 1995, 1999, 2002; Euler, 1996).
“A considerable body of evidence from psychopharmacology, individual differences, criminology, and clinical, developmental, and social psychology (Campbell, 2002) is now converging on the proposal that males have weaker behavioural inhibition than females resulting in a lower threshold for aggression and other risky behaviours” (Asin, Redston & Campbell, 2003: 132).

Het evolutiepsychologische argument is dat vrouwen, in tegenstelling tot mannen, zelden of nooit in de menselijke proto- en prehistorie hun reproductief succes hebben kunnen verbeteren door middel van gewelddadig gedrag. Maar het geslachtsverschil in agressiegedrag dient niet uitgelegd te worden als incompetentie. Het is niet zo dat vrouwen niet in staat zijn tot geweld. Integendeel, het roemruchte en soms extreme geweld dat moederdieren tegen belagers van hun kroost aanwenden (de zogenaamde ‘maternale

agressie') is allesbehalve onbeholpen (soms vechten moeders zich letterlijk dood). Veel (zoog)dieren hebben, naast de mannelijke sociale dominantiehiërarchie, een vrouwelijke sociale dominantiehiërarchie. Archer (1999) vond onlangs dat bij ruzies tussen partners in een relatie vrouwen ongeveer net zo vaak als mannen gaan slaan, schoppen, krabben, bijten en dergelijke, maar dat de vrouwen meestal het slachtoffer worden van veel zwaardere verwondingen (zoals steek- en snijwonden, bloeduitstortingen, botbreuken, brandwonden en verminkingen) dan mannen.

De indirecte en verbale agressietactieken die vrouwen en meisjes onder elkaar toepassen (roddelen en kwaadspreken, lastercampagnes, elkaar belachelijk maken, elkaar zwart maken, elkaar's seksuele reputatie beschadigen door scheldwoorden als 'slet', elkaar subtiel uitstoten uit de sociale groep, enzovoort) zijn misschien minder spectaculair dan het fysieke geweld van mannen maar daarom niet minder effectief wat betreft de gevolgen voor het slachtoffer (bijv. Campbell, 1995; 1999; 2002).

Campbell (1995) vond dat adolescente meiden soms "engage in low-key intrasexual [aggressive] strategies in addition to epigamic strategies". Zij vechten – hoewel veel minder gewelddadig dan jongens – voornamelijk om drie (reproductief zeer relevante) redenen: (1) om aanvallen op hun seksuele reputatie (voor 'slet' uitgemaakt worden) te wreken; (2) om toegang tot jonge mannen met potentiële *big spender* capaciteiten; en (3) om een relatie met een jongen of man te beschermen tegen 'vijandige overname' door concurrerende meiden (jaloezie). (In het licht van de reeds eerder besproken seksuele dubbele moraal is een reputatie van lichtzinnigheid of promiscuïteit voor een meisje fataal voor haar kansen op de huwelijksmarkt).

Ook wat betreft haat, wraakzucht en wreedheid zijn vrouwen geen gemankeerde wezens. Frans de Waal (bijv. 1996) vond herhaaldelijk dat de chimpanseevrouwen in zijn kolonie in Arnhem 'haatdragender' waren dan de mannen. De SS-vrouwen en *Aufseherinnen* (kampbewaaksters) in Auschwitz, Bergen Belsen, Buchenwald en de andere Nazi *Vernichtungslager* waren experts in wreedheid en deden in hun kwaadaardigheid niet onder voor hun mannelijke collega's.

- Een ander prominent geslachtverschil is waar te nemen bij vechtspelletjes en ruwe competitieve spelen (*rough-and-tumble play*; R&T), die universeel meer voorkomen onder jongens en die door jongens ook met meer enthousiasme, intensiteit en energie worden beoefend dan door meisjes. R&T komt ook bij veel zoogdiersoorten voor en laat daar hetzelfde patroon zien. In verschillende menselijke culturen lijkt R&T te variëren met het algemene niveau van mannelijke gewelddadigheid en oorlogszuchtigheid, hetgeen erop zou kunnen wijzen dat R&T fungeert als oefening, 'leerschool' en voorbereiding voor de latere rol als 'dappere' krijger. Dit geslachtverschil in deelname aan R&T is, althans gedeeltelijk, afhankelijk van prenatale blootstelling aan androgenen. Verhoogde aanwezigheid van androgenen in genetisch-vrouwelijke embryos leidt tot gemasculiniseerd spelgedrag (Money & Erhardt, 1972; Collaer & Hines, 1995; Geary, 1998). De grotere geneigdheid tot het nemen van risico's bij jongens en de grotere geneigdheid tot angst/vluchtgedrag bij meisjes spelen hierbij ongetwijfeld ook een rol.

- De gedocumenteerde geslachtsverschillen zijn niet alleen duidelijk en dramatisch, ze zijn ook robuust en universeel. Voor zover er evidentie is zijn de geslachtsverschillen in agressiegedrag aantoonbaar in alle volken, samenlevingen, (sub)culturen en cultuurhistorische perioden. Ook de paleoantropologie en de vergelijkende dierpsychologie (bijv. Ellis, 1996) geven een eenduidig beeld. Vrijwel alle psychologische, sociologische en culturologische theorieën om deze geslachtsverschillen te verklaren (conditionering, opvoeding, socialisatie, mediageweld, rolpatronen en rolmodellen [*gender roles*], frustratie of

deprivatie, [sub]cultuur, leren van scenario's en scripts, etcetera) schieten hopeloos tekort. Er is nog nooit een cultuur gevonden waarin bijv. de vrouwen op middelbare leeftijd – of enige andere sociale categorie – de probleemgroep vormden in plaats van de adolescenten en jonge mannen. De enige toereikende en integrale verklaring is, mijns inziens, een evolutionaire, die de geslachtsverschillen functioneel verklaart als resultante van differentiële reproductiestrategieën en seksuele selectie (bijv. Daly & Wilson, 1983 et seq.; Van der Dennen, 1992; Geary, 1998; Mealey, 2000). Natuurlijk is het mogelijk om voor al deze geslachtsverschillen apart *ad hoc* verklaringen te verzinnen (patriarchale onderdrukking en mannelijke samenzweringen waren nog niet zo lang geleden favoriete 'verklaringen'), maar voor de verklaring van het totale beeld (de constellatie van geslachtsverschillen *in toto*), waarbij alle stukjes van de puzzel als vanzelf op hun plaats vallen, voldoet een evolutionaire benadering duidelijk beter aan het spaarzaamheids criterium (*parsimony*; *Occam's razor*).

Intrasexual competition is far more violent among men than among women in every human society for which information exists. Men become embroiled in dangerous competitive interactions far more often than women. This is a sex difference that we share with other effectively polygynous mammals, and there is no mystery about why this should be so: the sex difference in fitness variance means that mammalian males typically compete for bigger prizes than do females. Bigger prizes warrant bigger gambles.

Throughout human history, the winners have got the women, and the biggest winners – Moulay Ismael the Bloodthirsty is an extreme case – have got the most women (Daly & Wilson, 1988).

SAMENVATTING SEKS, GEWELD & MANNELIJK GESLACHT

Seksmoordenaars: uitsluitend mannen¹

(Serie)verkrachters: uitsluitend mannen¹

Zware geweldscriminelen: uitsluitend mannen¹

Geweldsspecialisten (krijgers, soldaten): vrijwel uitsluitend mannen (universeel)²

Charismatische leiders ('schizotypale' persoonlijkheid): vrijwel uitsluitend mannen³

Autisten/Asperger's syndroom: grotendeels tot vrijwel uitsluitend mannen/jongens⁴

Psycho/Sociopaten: grotendeels tot vrijwel uitsluitend mannen⁵

De 3 P's: Seksuele Parafilieën (voorheen Perversies): vrijwel uitsluitend mannen⁶

Porno (consumenten vrijwel uitsluitend mannen); en

Prostitutie (clientèle vrijwel uitsluitend mannen)

- Evidentie voor de koppeling (*monsterverbond*) van de seksuele en agonistische gedragssystemen bij mannelijke individuen (zoals gepostuleerd door MacLean en Margulis & Sagan)⁷

- Evidentie voor een dimensie affiliatieve socialiteit (vrouwelijk) versus ‘mechanistische’ asocialiteit en ‘mindblindness’ (mannelijk) samenhangend met de masculinisering van de hersenen
-
-

1. Bijv. Nash, J.R. (1992) *World Encyclopedia of 20th-Century Murder*. New York: Paragon House.
 2. Wright, Q. (1942) *A Study of War*. Chicago: Chicago Univ. Press; van der Dennen, J.M.G. (1995) *The Origin of War: The Evolution of a Male-Coalitional Reproductive Strategy*. Groningen: Origin Press; Goldstein, J.S. (2001) *War and Gender: How Gender Shapes the War System and Vice Versa*. Cambridge Univ. Press.
 3. Stevens, A. & J. Price (1996) *Evolutionary Psychiatry*. London: Routledge.
 4. Baron-Cohen, S. (1995) *Mindblindness: An Essay on Autism and Theory of Mind*. Cambridge MA: MIT Press.
 5. Hare, R.D.; L.M. McPherson & A.E. Forth (1988) Male psychopaths and their criminal careers. *J. Consult. & Clin. Psychol.*, 56, 710-14; Hare, R.D. (1993) *Without Conscience: The Disturbing World of the Psychopaths Among Us*. New York: Simon & Schuster.
 6. Zillmann, D. (1984) *Connections Between Sex and Aggression*. Hillsdale: Erlbaum; van der Dennen, J.M.G. (1992) *The Nature of the Sexes: The Sociobiology of Sex Differences and the ‘Battle of the Sexes’*. Groningen: Origin Press.
 7. MacLean, P.D. (1990) *The Triune Brain in Evolution: Role in Paleocerebral Functions*. New York: Plenum Press; Margulis, L. & D. Sagan (1991) *Mystery Dance: On the Evolution of Human Sexuality*. New York: Summit Books; zie ook: Bailey, K.G. (1987) *Human Paleopsychology: Applications to Aggression and Pathological Processes*. London: Erlbaum.
-

De Conditionele Adaptatie Theorie (CAT)

De Conditionele Adaptatie Theorie (Ellis & Walsh, 2000) stoelt op het in de gedragsecologie ontwikkelde idee, dat de algemene anatomische kenmerken, het gedragsrepertoire en de ontwikkeling van een bepaalde diersoort het gevolg zijn van een onder natuurlijke selectie totstandgekomen optimale verdeling van bronnen tussen ‘somatic’ en ‘reproductive effort’ (Roff, 1992; Stearns, 1992). Met somatic effort wordt tijd en energie bedoeld die wordt besteed aan de groei en instandhouding van het individu. Reproductive effort kan worden onderverdeeld in ‘mating effort’: de bronnen besteed aan het vinden en houden van een seksuele partner, en ‘parenting effort’: bronnen die gespendeerd worden aan het dragen, baren en zogen van de nakomelingen. Het complex anatomische, fysiologische en psychologische kenmerken dat geassocieerd is met investering in een van de componenten van reproductive effort, wordt aangeduid met de term reproductieve strategie (Chisholm, 1993). De term ‘strategie’ is bedoeld ter onderstreping van het probleemoplossende karakter van de set kenmerken en veronderstelt geen enkele intentionaliteit van het kant van het individu. Evolutionair ecologen verdelen soorten over een continuüm al naar gelang meer een mating strategie of een parenting strategie wordt gevolgd (Wilson, 1975). Draper & Harpending (1982) redeneren dat niet alleen verschillen tussen soorten, maar ook verschillen tussen individuen binnen een soort op deze manier verklaard kunnen worden.

In een later artikel waarin Belsky, Steinberg en Draper de conditionele adaptatie theorie verder uitwerken, hanteren zij een meer antropologische invulling van het begrip reproductieve strategie en refereren hiermee niet alleen aan de hoeveelheid bronnen die wordt besteed aan 'mating effort' of 'parenting effort', maar aan een heel cluster aan gedragsaspecten, waaronder agressief en regelovertrekend gedrag, dat met deze strategie samengaat (Belsky et al., 1991). Het scala aan gedragingen dat Gottfredson & Hirschi (1990) beschouwen als uitingen van een lage zelfcontrole, komt sterk overeen met wat deze evolutionair antropologen beschrijven als manifestaties van een 'mating effort' strategie. Als reden waarom mannen zich vaker schuldig maken aan crimineel gedrag wordt door evolutionair psychologen aangevoerd, dat de potentiële baten van het volgen van een mating strategie voor mannen onder alle omstandigheden groter zijn dan voor vrouwen (Low, 1998, 2000). Dit komt omdat minimale investering die mannen moeten doen om nageslacht te produceren in vergelijking met vrouwen, die het kind moeten dragen, baren en zogen, nihil is. Als gevolg hiervan kunnen mannen gedurende hun levensloop een groter aantal nakomelingen produceren dan vrouwen. Hierdoor levert het volgen van een meer kwantitatieve strategie mannen mee reproductief voordeel op dan vrouwen, die op hun beurt meer geneigd zullen zijn te investeren in de kwaliteit van hun nageslacht. Daar komt bij dat mannen, anders dan vrouwen, nooit voor honderd procent zeker zijn dat een bepaald kind daadwerkelijk hun eigen nageslacht is. Deze ouderschapsonzekerheid draagt ertoe bij dat mannen minder dan vrouwen geneigd zijn veel tijd en energie te investeren in een bepaalde nakomeling en zij meer dan vrouwen een mating strategie volgen (Blokland, 2002).

Proximate mechanismen: het neurohormonale substraat van geslachtsverschillen

Behalve enkele biochemische stoffen zoals cholesterol, insuline, serotonine, noradrenaline, ACTH, glucocorticoiden, alcohol en andere drugs die mannelijke gewelddadigheid kunnen beïnvloeden, zijn het vooral de geslachtshormonen die, op proximaat niveau, de geslachtsverschillen bepalen, en wel op twee manieren. Ten eerste door de embryonale hersens van jongens prenataal te masculiniseren door middel van androgene hormonen, voornamelijk testosteron. Dit is het organiserende aspect van de geslachtshormonen die de anatomie/morfologie, de geslachtsorganen en de daarbij behorende mannelijke of vrouwelijke psyche – de latere geslachtsidentiteit en seksuele oriëntatie – 'aanmaken'. Dit is een delicaat en zeer complex proces en niet verwonderlijk gaat er wel eens het een en ander mis; zie bijv. Money & Ehrhardt, 1972; Collaer & Hines, 1995; "Nature makes more errors in the male" constateren Money & Ehrhardt m.b.t. deze constructiefouten zoals pseudohermafroditisme, het vrouwelijk adrenogenitaal syndroom of het mannelijk androgeen-insensitiviteit syndroom. Overigens wil ik er hier op wijzen dat 'geslacht' geen eendimensioneel gegeven is maar een subtiel samenspel tussen tenminste acht te onderscheiden componenten, volgens Money & Ehrhardt: chromosomale seks; de embryonale gonade; de hormonale balans van de foetus; de ontwikkeling van de genitaliën; de seksuele differentiatie van de hersenen; het toegeschreven geslacht ('assigned gender'); geslachtsidentiteit; en tenslotte de hormonale status tijdens de puberteit (waarin de secundaire geslachtskenmerken zich ontwikkelen). Een traject vol potentiële complicaties dus. De meeste geslachtsverschillen zijn niet sekse-gebonden, zoals wel wordt gedacht, maar sekse-gelimiteerd, d.w.z. dat de genen die in beide geslachten aanwezig zijn in elk geslacht verschillend tot expressie komen.

Maar het is geen toeval dat het genetisch bouwplan voor de hersenen, dat in mannen en vrouwen identiek is, in een man onder invloed van hormonen wordt vertaald naar een brein dat in de meeste gevallen jonge vrouwen sexy vindt. De genetische instructies voor de ontwikkeling van de seksuele voorkeur moeten soepel genoeg zijn om onze seksuele voorkeur aan te passen aan onze sekse, maar ook weer niet zo soepel dat de kans dat een opgroeiende jongen op vrouwen zal vallen even groot is als de kans dat hij op mannen valt (Roele, 1996).

Ten tweede beïnvloeden de geslachtshormonen agressiegedrag (en andere gedragssystemen) door tijdens het paarseizoen bij de meeste (zoog)dieren (als er door de mannen flink gevochten moet worden om het privilege de vrouwen te mogen bevruchten), of in de menselijke puberteit (als jongens de beest gaan uithangen), hun productie in de bloedcirculatie dramatisch te verhogen. Ook het omgekeerde geldt: agressie of geweld kan leiden tot een verhoogde testosteronsecretie. Ook op dit proximate, neurohormonale, niveau ontmoeten we de koppeling tussen seks en agressie bij mannen.

Over het algemeen lijkt er een, zij het zwakke, positieve correlatie te bestaan tussen testosteron en verschillende agressievarianten bij mannen; geen enkele studie heeft tot nu toe een omgekeerde relatie gevonden (voor *reviews* zie bijv. Archer, 1991; Van der Dennen, 1992; Turner, 1994; Mealey, 2000). De evidentie betreffende een relatie tussen een verhoogde testosteronspiegel en een gewelddadige voorgeschiedenis is meer positief en consistent bij studies van gewelddadige mannelijke gevangenen versus niet-gewelddadige gevangenen en niet-criminelen.

Er is toenemende evidentie voor een complexe androgenen-morfologie-dominantie-agressie interactie. De rol van het geslachtshormoon testosteron in het gewelddadig gedrag van adolescenten en jonge mannen is niet geheel duidelijk, hoewel suggestief en conform onderzoek bij dieren, vooral (andere) primaten. Een recent onderzoek van Tremblay et al. (1998) toont de complexe interacties tussen hormoon, lichaamsbouw en gedrag aan. Zij vonden dat de testosteronspiegel en sociale dominantie gecorreleerd zijn en dat de relatie tussen testosteronspiegel en lichamelijke agressie waarschijnlijk alleen waargenomen wordt waar en wanneer lichamelijke agressie tot sociale dominantie leidt. In die contexten waarin dat het geval is (bijv. gangs, voetbalvandalen), zullen figuren met een bepaalde atletische lichaamsbouw (onder langdurige invloed van o.a. testosteron tot stand gekomen) waarschijnlijk in het voordeel zijn.

Hoge doses anabole steroïden kunnen agressief gedrag bevorderen, maar testosteronverstrekking aan patiënten met prepuberaal hypogonadisme lijkt daarentegen nauwelijks effect te hebben op agressiegedrag.

Andere androgene hormonen lijken slechts marginaal met agressiegedrag in verband te kunnen worden gebracht.

Testosterone

Testosterone... synthesized from cholesterol... Testosterone is closely related structurally to estrogen. In fact, testosterone is metabolized in males to produce a testosterone derivative called dihydroxytestosterone (DHT), and a form of estrogen called estradiol. Both of these forms may play a role in male aggressive behavior (Clark & Grunstein, 2000: 165-66)... The brain contains numerous cells with testosterone receptors, particularly in the hypothalamus... It is highly unlikely that the correlations of testosterone with aggressiveness observed in other mammals do not apply to humans (Clark & Grunstein (2000: 167).

Serotonin

The role of serotonin (5-HT) in aggressive behavior in animals became particularly evident with the development of a group of drugs called 'serenics' which greatly reduce aggressive behavior in male mice.... The great value of the 'knockout' mouse is that it makes clear that decreased serotonin function can be a *cause* of aggression, and not merely a side effect... The type of aggressive behavior [in human males] associated with low serotonin is impulsive, rather than premeditated, aggression (Clark & Grunstein, 2000: 169)... increasing either dopamine or norepinephrine in animals has been shown to increase aggression. Elevated norepinephrine in humans has also been found to correlate with increased aggression (p. 171).

Serotonin is made in the body from the amino acid tryptophan, and a key enzyme controlling its synthesis is tryptophan hydroxylase. It was recently shown that there are two allelic variants of the gene for this enzyme in humans. One allele, U, is present in 40 percent of the population; the other allele, L, is present in 60 percent. It was found that males who were homozygous for the L genotype (L/L) were significantly more impulsively aggressive than heterozygous individuals (U/L), or individuals homozygous for the U allele (U/U). However, this was not true of females... suggesting the effect may be testosterone-dependent (Clark & Grunstein, 2000: 172; New et al., 1998).

Nitric Oxide

Aggressive behavior has recently been correlated with another [recently discovered] neurotransmitter, nitric oxide [a gas]... Nitric oxide is produced in neurons by an enzyme called nitric oxide synthase (NOS). The gene encoding this enzyme in brain cells is different from the enzyme carrying out the same function in other tissues. In a recent study [Kriegsfeld et al., 1997], scientists took advantage of this to make knockout mice specifically lacking the neuronal form of NOS (nNOS)... male nNOS knockout mice were incredibly aggressive, attacking strange males more quickly and more vigorously than controls... They also failed to respond to normal signals of submission by victims of their attacks.... In addition to excessive aggression against male intruders, nNOS knockout males also showed heightened sexual activity toward females... The knockout males continued trying to mount females many hours after normal males would have ceased, in spite of vigorous vocal and physical protests from the females... nursing nNOS females... became less aggressive, not even defending their young when threatened (Clark & Grunstein, 2000: 173-74).

In de volgende sectie zal ik de vrouwelijke reproductieve strategieën nader bekijken.

Vrouwelijke partnerselectie- en parings-strategieën: Aphrodite's (of Pandora's?) trukendoos

In onderstaande tabel geeft Alcock (1979) een aantal selectieve criteria die vrouwelijke organismen universeel aanleggen om een mannelijk organisme als verwekker van hun nakomelingen te kiezen. De voornaamste reproductieve beslissingen die vrouwen in het dierenrijk moeten maken (en kunnen maken als zij niet worden gehinderd door pogingen van

mannen om het principe van de vrouwelijke keuze te saboteren) zijn: (1) hoeveel in een ovum te investeren; (2) van welke man(nen) sperma te ontvangen, of wiens sperma te gebruiken voor bevruchting in geval van spermacompetitie; en (3) welke embryo's te voldragen of te aborteren; welke jongen na de geboorte te behouden of op te geven, en hoeveel zorg er in elk ervan te investeren (Alcock, 1979; 1998; Wilson, 1975).

Table 1. Criteria That May Be Used By Females In Selecting Mates

Is the male a member of the correct species?

- A. The male's species-specific courtship signals that inform the female that he is a mature conspecific and is sexually motivated

What is the fitness of the male's genes?

- A. Male behaviour that is correlated with high survival ability
 1. Signals of relative old age
 2. Possession of a survival 'handicap' that the male has overcome
- B. Male behaviour that is correlated with the ability to dominate other males
 1. High social dominance ranking
 2. Response to female's incitation of male-male aggression

What is the value of the male's potential parental investment?

- A. Behaviour that indicates male will be a good parent
 1. The male's ability to control useful resources
 2. The male's willingness to share resources, as indicated by courtship feeding and formation of stable pair bond
 3. The male's ability to provide protection for mate and offspring
-

Tabel volgens Alcock (1979)

Wat voor soort man moet een vrouw kiezen? Het antwoord is eenvoudig: de allerbeste. De allerbeste man is in de meeste gevallen een man die tot de eigen soort behoort (hybride nakomelingen zijn dikwijls onvruchtbaar en dus een investeringsverlies), een die bereid is in haar toekomstig kroost te investeren, of een die desnoods alleen maar zijn 'superieure' genen investeert. Soms bezit de man bepaalde eigenschappen die hem voor de vrouwen bijzonder aantrekkelijk maken. Zo vallen de vrouwtjes van het Engelse waterhoentje (*Gallinula chloropus*) op kleine maar dikke en vette mannetjes, en ze bevechten elkaar in alle hevigheid om het bezit van zo'n vette echtgenoot. De dikke mannetjes kunnen door hun vetreserve de eieren van de vrouwtjes langer uitbroeden – vandaar (Kevles, 1986).

De mannetjes van de rode cichlide (*Hemichromis bimaculatus*) zijn vechtersbaasjes en agressieve vrijers en de vrouwtjes maken van deze eigenschap gebruik als er eieren of jongen te beschermen zijn. Dus sommige vrouwen kiezen mannen om hun (soms onbedoelde) capaciteiten als vaders of aanstaande vaders.

Andere vrouwen kiezen een man die de vrouw en haar jongen de beste beschutting biedt, door bijv. een superieur nest te bouwen en/of dat nest met alle geweld te verdedigen. De bekendste soorten waarbij dat het geval is zijn de Siamese kempvis (*Betta splendens*) en de paradijsvis (*Macropodus opercularis*). Het kiezen van een echtgenoot aan de hand van de kwaliteiten van zijn nest is in de vrouwelijke vogelwereld gebruikelijk (Kevles, 1986).

Omdat vrouwen hun moederschap duurder betalen dan mannen hun vaderschap zal het eerste advies van de zelfzuchtige genen aan het 'zwakke geslacht' waarschijnlijk luiden: "Gebruik de even harde als verbitterd gevoerde competitie tussen mannen ten eigen bate, en verkoop jezelf zo duur mogelijk – tenslotte lig je goed in de markt, een markt bovendien waar de vraag altijd het aanbod overtreft" (Dahl, 1994; Dawkins, 1976).

De hierna te behandelen vrouwelijke reproductieve strategieën zijn waarschijnlijk het beste te begrijpen als varianten van twee 'super' strategieën die door Dawkins (1976) beeldend zijn gedoopt: (1) de strategie van de huiselijke haard; en (2) de strategie van de superman.

De strategie van de huiselijke haard

De eenvoudigste versie van de strategie van de huiselijke haard is als volgt. Het wijfje bekijkt de mannetjes eens goed en probeert bij voorbaat tekenen van trouw en huiselijkheid te ontdekken. De neiging om een trouwe echtgenoot te zijn zal in de populatie beslist van mannetje tot mannetje variëren. Als een wijfje dat soort eigenschappen van te voren zou kunnen herkennen, zou ze zichzelf bevoordelen door een mannetje te kiezen dat in het bezit was van die eigenschappen. Een bepaalde manier waarop een wijfje dit kan doen is geruime tijd te doen alsof ze moeilijk te veroveren is, zich zedig voor te doen. Een mannetje dat niet genoeg geduld heeft om te wachten tot het wijfje er tenslotte in toestemt te paren, zal waarschijnlijk geen goede gok zijn als trouwe echtgenoot. Door een lange verlovingstijd te eisen vallen de ongeïnteresseerde vrijers vanzelf af en paart het wijfje uiteindelijk met een mannetje dat al heeft bewezen trouw en volhardende eigenschappen te bezitten. Vrouwelijke zedigheid komt bij dieren feitelijk heel veel voor, en dit geldt ook voor een langdurige verlovingsperiode. We hebben al gezien dat een lange verloving ook voordelig kan zijn voor een mannetje wanneer het gevaar bestaat dat hij wordt verleid om voor het jong van een ander mannetje op te draaien...

Het ritueel van het hofmaken omvat vaak een aanzienlijke investering voor het mannetje, nog voor de copulatie heeft plaatsgevonden. Het wijfje kan bijvoorbeeld weigeren te paren als het mannetje niet eerst een nest voor haar heeft gebouwd. Of ze eist dat het mannetje haar een grote hoeveelheid voedsel voert...

Evenals in de analyse van Maynard Smith heeft het woord strategie betrekking op een blindelings onbewust gedragsprogramma. We zullen de twee vrouwelijke strategieën de *zedige* en de *losbandige* noemen, en de twee mannelijke strategieën *trouw* en *flirterig*. De gedragsregels van de vier typen zijn als volgt. Zedige vrouwtjes zullen pas met een mannetje paren wanneer hij een lange en kostbare periode van hofmaken heeft doorstaan van verscheidene weken. Losbandige wijfjes zullen meteen met iedereen paren. Trouwe mannetjes zijn bereid een wijfje geruime tijd het hof te maken, en na de paring blijven ze bij haar en helpen haar de jongen groot te brengen. Flirterige mannetjes verliezen al gauw hun geduld als een wijfje niet meteen met ze wil paren. Ze gaan ervandoor en kijken uit naar een ander wijfje; na de paring blijven ze niet bij haar en gedragen zich niet als brave huisvaders, maar gaan op zoek naar een nieuw wijfje (Dawkins, 1976).

Dawkins (1976) en Maynard Smith (1982) hebben gewezen op het cyclische karakter van de resulterende pay-off matrix:

- Als vrouwtjes zedig zijn dan loont het mannetjes om trouw te zijn;

- Als mannetjes trouw zijn dan loont het vrouwtjes om losbandig te zijn;
- Als vrouwtjes losbandig zijn dan loont het mannetjes flirterig te zijn;
- Als mannetjes flirterig zijn loont het vrouwtjes zedig te zijn;

en zo, da capo, van voren af aan. Oscillaties in de dynamiek van dit systeem zijn vrijwel zeker, maar volgens Dawkins zou het convergeren naar een ESS van 5/6 zedige vrouwtjes en 5/8 trouwe mannetjes in de populatie (De ESS zou evengoed kunnen worden bereikt als elk mannetje 5/8 van zijn tijd trouw zou zijn en de rest van zijn tijd flirterig, en elk vrouwtje 5/6 van haar tijd doorbracht met zedig te zijn en 1/6 van haar tijd losbandig zou zijn. Dit is al een redelijk realistische benadering van het echte gedrag van veel vogelsoorten).

“We mogen hieruit opmaken dat het zeker mogelijk is dat er zich een populatie ontwikkelt die grotendeels bestaat uit zedige wijfjes en flirterige mannetjes. Onder die omstandigheden schijnt de strategie van de huiselijke haard werkelijk vruchten af te werpen voor een wijfje. We hoeven daarbij niet uit te gaan van het bestaan van een verbond van zedige wijfjes. Zedigheid kan werkelijk in het voordeel zijn van de zelfzuchtige genen van een vrouw” (Dawkins, 1976).

Een vrouwtje dat de strategie toepast van de huiselijke haard en de mannetjes eens goed aankijkt en van te voren probeert trouwe eigenschappen te *herkennen*, stelt zichzelf bloot aan bedrog. Omgekeerd zal de natuurlijke selectie vrouwtjes bevorderen die een zekere vaardigheid ontwikkelen om door het bedrog heen te kijken. “In werkelijkheid is het waarschijnlijker dat alle mannetjes, feitelijk alle individuen, een beetje onbetrouwbaar zijn, omdat ze erop zijn geprogrammeerd gebruik te maken van de gelegenheid om hun partner uit te buiten” (Dawkins, 1976).

De strategie van de superman

Bij de soorten waar deze politiek wordt toegepast, hebben de wijfjes zich er in feite bij neergelegd dat ze geen hulp krijgen van de vader van hun kinderen, en spannen ze zich in plaats daarvan in om de beste genen te vinden. Ook hier gebruiken ze het wapen van de onthouding. Ze weigeren met de eerste de beste te paren en gaan met de grootste zorg en discriminatie te werk voor ze een mannetje toestaan met ze te paren... Waar moet een wijfje dat probeert goede genen te vinden om zich met de hare te verbinden op letten? Een van de belangrijkste dingen waar ze naar streeft is het bewijs van een zeker overlevingstalent... Het zou voor een wijfje misschien een heel goede politiek zijn om te vallen op oude mannetjes...

In een samenleving waarin de mannetjes met elkaar wedijveren om door de wijfjes tot superman te worden gekozen, is een van de beste dingen die een moeder kan doen voor haar genen, een zoon te maken die op zijn beurt een aantrekkelijke superman wordt. Als ze ervoor kan zorgen dat haar zoon tot die kleine groep gelukkige mannetjes gaat behoren die de meeste paringen in de gemeenschap winnen, zal ze een enorm aantal kleinkinderen krijgen. Het gevolg hiervan is dat een van de meest begerenswaardige eigenschappen die een mannetje in de ogen van een wijfje kan hebben, doodgewone seksuele aantrekkingskracht is (Dawkins, 1976).

Er zijn een aantal situaties waarin het voor een vrouwtje nauwelijks loont om de ‘kuise Susanna’ te spelen. In dat geval kunnen ze beter ongeremd en agressief nemen wat ze begeren. Bij enkele krekelloorten (Gryllidae) bijvoorbeeld storten de ‘mansdolle’ vrouwtjes zich op de mannetjes om hen de begeerde, en voedzame, spermatofoor als het ware uit het lijf te persen. Dahl (1994) noemt dit beeldend de strategie van de ‘Satansbraut’.

Naast deze ‘Satansbraut’-strategie bestaat er een andere *draufgängerische*, assertieve en directe strategie die Dahl omschreef als ‘lüsternes Luder’, en die neerkomt op het uitlokken van spermacompetitie. Bij de Braziliaanse spinapen (*Brachyteles arachnoides*) bijvoorbeeld onderneemt de bronstige bruid uitgebreide zwerftochten om een grote schare van vrijers te lokken en om zich heen te verzamelen. Als ze zo’n tien smachtende mannetjes heeft verzameld gedraagt ze zich plotseling even onverzadigbaar als Messalina en ‘verschalkt’ het ene mannetje na het andere in een ware orgie. Als mannetjes niet bereid zijn in hun nageslacht te investeren is de beste strategie voor de vrouwtjes een spermacompetitie uit te lokken waarbij de winnaar waarschijnlijk de drager van de beste genen zal zijn. Chimpanseevrouwen hebben een soortgelijk gedrag ontwikkeld.

Het uitlokken van competitie tussen mannen – de liefdesouverture-truuk – is eveneens een favoriete taktiek bij soorten waarbij de (sperma)competitie tussen mannen op het scherpst van de snede wordt uitgevochten. Als bijvoorbeeld een vrouw van de zeeolifant (*Mirounga angustirostris*) wordt benaderd door een jonge bul op vrijersvoeten begint zij vrijwel onmiddellijk ijzingwekkende kreten uit te stoten, waardoor alle bullen uit de wijde omgeving naar de ‘plaats van het misdrijf’ worden gelokt, waarbij zij de jonge bul verdrijven en nu zelf, door wellust overmand, onderling beginnen te vechten om het privilege de beminde seksueel ter wille te mogen zijn. Dit gedrag wordt ‘uitlokken van M-M-competitie’ (*instigation of male-male competition*) genoemd, en het selectieve voordeel voor de vrouw is dat zij uiteindelijk met de winnaar van de competitie paart: een variant van de ‘goede genen’ strategie.

Als er voor een vrouwtje meer uit de mannetjes te halen valt dan alleen maar een portie zaad, kunnen de vrouwtjes de voorkeur geven aan een strategie die Wolf (1975) nogal antropomorfistisch omschreef als ‘prostitutiegedrag’, en Dahl (1994) als de strategie van de mondaine courtisane: het ‘verkopen’ van de liefdesgunsten aan de hoogste bidder. Deze strategie bezigen mens-, chimpansee-, en bonobovrouwen ook. Seksuele gunsten in ruil voor voedsel, vooral een deel van de jachtbuit (proteïnerijk vlees), is een veel voorkomend verschijnsel (*sex for meat*). In menselijke jager-verzamelaar culturen heeft een goede jager aanzienlijk meer parings succes dan een middelmatige; de vrouwen vinden goede jagers en gulle vleesverschaffers (die tevens goede krijgers en goede – want ervaren – minnaars zullen zijn) aantrekkelijke partners. Ook hier is de evolutionaire basis van deze ruilhandel niet moeilijk te bevatten.

Bij verschillende soorten [primaten] proberen de vrouwtjes sociaal hogerop te komen door ook buiten hun loopse periode te copuleren en daarom is het waarschijnlijk dat de vrouwtjes ter wille van een nieuwe leider, een nieuwe groepsgenoot of een bijzonder lekker hapje, zoals een stukje vlees, ertoe overgaan om ook als ze niet loops zijn te copuleren. Het is heel goed mogelijk dat de vrouwtjes seks gebruiken om lekkere hapjes te verschalken of vrienden te maken.

Waarschijnlijk doen zwangere vrouwtjes of vrouwtjes met een jong aan de borst toch af en toe een beetje aan seks. Resusaapjes, gewone chimpansees en gorilla’s hebben soms in de eerste paar maanden van de zwangerschap of terwijl ze nog zogen toch seksueel contact. Het ligt daarom voor de hand te denken dat het bij onze voorouders net zo ging. Wellicht masturbeerden ze af en toe net als de gorilla’s. Omdat we weten dat onder gorilla-, chimpansee- en apenvrouwtjes van verschillende andere soorten

homoseksualiteit voorkomt, beklommen de vrouwtjes van onze voorouders elkaar waarschijnlijk ook en wreven ze tegen elkaar aan om elkaar seksueel op te winden. En omdat mannetjesapen vrouwtjes af en toe dwingen buiten de loopse periode te copuleren werden ook de vrouwtjes van de hominiden vast af en toe verkracht (Fisher, 1997: 112-3).

Nogmaals vrouwelijke 'kieskeurigheid'

In de meeste andere situaties loont het voor vrouwtjes een keuze te kunnen maken uit het rijke aanbod van begerige mannetjes. Kieskeurigheid in de partnerkeuze, en het eisen van bewijzen van 'eeuwige trouw' van de aanbieder, zijn de bekendste verschijningsvormen. Bij de paradijsvogels en aanverwante soorten bijvoorbeeld zijn de vrouwtjes uiterst kieskeurig en selecteren ze als bevruchter uitsluitend de 'mooiste', gezondste en krachtigste mannetjes. De mannetjes, op hun beurt, hebben alle pretentie op ouderschapsinvestering opgegeven en investeren al hun energie in hun exotische en oogstrelende schoonheid (denk aan de prachtige pauwestaart), in fantastische, en soms kolderieke, baltdansen, of in voor de dames aantrekkelijke priëlen.

Uiterste kieskeurigheid bij de partnerkeuze voor 'goede genen' of voor 'trouwe echtgenoot' loont meestal voor vrouwelijke individuen, maar kieskeurigheid betekent niet automatisch 'kuisheid', seksuele onthouding, of 'eeuwige trouw' in een monogame relatie.

Ook bij soorten waarbij mannetjes wel in hun nageslacht investeren – en *Homo sapiens* is daar een vrijwel uniek voorbeeld van – kan een vrouw haar privilege van kieskeurigheid eenvoudigweg uitoefenen door de 'verlovings-truuk': zij eist van haar aanbieder een langdurige periode waarin hij zijn oprechte bedoelingen, investeringsbereidheid en trouw moet bewijzen, zonder dat daar seksuele gunsten tegenover staan. Integendeel, dit is een belangrijk keuzecriterium om het kaf van het koren te scheiden: een charmeur die niet het noodzakelijke geduld kan opbrengen om te wachten tot zij bereid is tot meer intieme ouvertures is waarschijnlijk ook geen trouwe echtgenoot (Dawkins, 1976; Dahl, 1994).

Deze terughoudendheid kost het mannetje tijd en inspanning, die telt als investering. Daarmee wordt de investeringskloof tussen de seksen smaller, en naarmate het mannetje meer geïnvesteerd heeft, wordt het minder lonend om een lopende investering in de steek te laten door een volgende partner op te zoeken. Het resultaat is dat zijn bereidheid om de inspanningen op het nageslacht te richten, stijgt. De geëvolueerde psychologische mechanismen die hierbij betrokken zijn leiden bij veel soorten tot een meer of minder duurzame paarband waardoor verzorging veilig gesteld is (Kalma & van Hezewijk, n.d.).

Een tweede wapen in de eeuwige strijd tussen de geslachten die voor vrouwen van uiteenlopende pluimage evolutionair voordelig is gebleken is de 'drakendoder-truuk': zij verlangt van haar gallant bewijzen van 'eeuwige trouw'. In het sprookje stuurt de prinses haar ridderlijke aanbieder uit om een draak te doden als onomstotelijk bewijs van zijn liefde. In de banalere realiteit van het dagelijks leven eist de vrouw minder heroïsche daden maar meer financiële investeringen (dure cadeaux) ten bewijze van 'eeuwige trouw'. De 'truuk', kortom, bestaat eruit de man tot zo'n hoge investeringen in tijd, energie of geld te paaien dat het op een gegeven moment voor hem niet meer loont om haar in de steek te laten en het bij een andere partner opnieuw te proberen (Dahl, 1994). Dit is een variant van een inmiddels

welbekend principe: mannen moeten ‘betalen’ voor de seksuele gunsten van vrouwen, hoe dan ook, en in welke valuta dan ook.

Eveneens als tactische vrouwelijke wapens in de ‘strijd der geslachten’ kunnen, volgens Dahl (1994), depressie en hysterie worden beschouwd. Zolang hij haar ‘bijstaat’, heeft hij geen tijd en gelegenheid tot ‘bijslaap’ van een andere vrouw.

Tenslotte beschikt de vrouw over het machtige wapen van de seksuele ‘zijsprong’. Als zij zowel ‘goede genen’ als hoge investeringen van een man verlangt ter verhoging van haar *fitness*, betekent dat niet automatisch dat ze die van één en dezelfde man behoeft te verkrijgen. Vrouwelijke ontrouw hebben we in een vorige paragraaf uitvoeriger behandeld.

Polygynie en monogamie

Familiesystemen (*breeding systems*), om in antropomorfe termen te blijven, bij dieren kunnen in principe de volgende vormen aannemen:

- Monogamie
- Polygynie gebaseerd op de mogelijkheid vrouwen te monopoliseren (*female defense polygyny*), of op de mogelijkheid hulpbronnen die voor vrouwen onontbeerlijk zijn te monopoliseren (*resource defense polygyny*).
- Bij de weinige soorten die een geslachtsrolwisseling hebben geëvolueerd geldt hetzelfde (*male defense polyandry* en *resource defense polyandry*). (De evolutionaire redenen voor deze geslachtsrolwisseling komen in de volgende aflevering ter sprake).

“Resumerend kunnen we zeggen dat de diverse soorten broedsystemen die we bij de dieren vinden – monogamie, promiscuïteit, haremvorming, enzovoort – kunnen worden gezien als [het resultaat van] belangenconflicten tussen mannetjes en wijfjes” (Dawkins, 1976).

Dieren die als paar voor meer dan één seizoen bij elkaar blijven noemen we monogaam, en dikwijls vertonen ze een neiging tot seksueel monomorfisme, d.w.z. dat de geslachten qua grootte, gewicht en uiterlijk moeilijk van elkaar te onderscheiden zijn. Wat de mannetjes en vrouwtjes van deze monogame soorten gemeenschappelijk hebben, behalve hun morfologie, is hun gezamenlijk belang in het verdedigen van hun territorium tegen andere soortgenoten, en soms zelfs tegen hun eigen nakomelingen.

Monogamie evolueert als beide ouders nodig zijn om hun gezamenlijk kroost ‘groot te schoppen’ zoals bij vogels gebruikelijk is (mannelijke-investeringsmonogamie). Monogamie kan ook ontstaan door het antagonisme van vrouwen ten opzichte van vrouwelijke rivalen (zelfs de eigen dochters), zoals we dat bij de monogame gibbons kunnen constateren (‘afgedwongen’ of vrouwelijke-rivaliteitsmonogamie). Een derde mogelijkheid is wellicht te verklaren als mutuele monopolisering. Bij charedonten, zeevissen die jarenlang monogaam blijven, bestaat er geen gezamenlijke broedverzorging en geen exclusieve vrouwelijke rivaliteit. Het is mogelijk dat de beide geslachten elkaar proberen te separeren en van soortgenoten af te schermen (*parallel mate guarding*: de mannetjes ‘beschermen’ de vrouwtjes tegen andere mannetjes; de vrouwtjes verhinderen de mannetjes hun sperma elders te deponeren) (Kevles, 1986).

Een monogame relatie is bijzonder kwetsbaar voor verlating door de partner en wat in het jargon heet ‘nest desertie’. Vooral bij monogame vogelsoorten zijn *beide* partners bijzonder kwetsbaar voor nest desertie, hetgeen specifieke selectiedrukken heeft opgeleverd:

Paradoxaal genoeg zou het voor een wijfje dat het risico loopt dat ze wordt verlaten een verstandige politiek zijn om van het mannetje weg te lopen *voor* hij wegloopt van haar. Dit zou gunstig voor haar kunnen zijn, zelfs al heeft ze al meer in het jong geïnvesteerd dan het mannetje. De onplezierige waarheid is dat er inderdaad gevallen zijn waarin degene die er *het eerst* vandoor gaat de vruchten plukt, of het nu de vader is of de moeder. Volgens Trivers wordt de partner die achterblijft in een afschuwelijke positie geplaatst (Dawkins, 1976).

Bij de ook bij ons inheemse, en facultatief-polygyne Europese spreeuw (*Sturnus vulgaris*) proberen de mannetjes zo veel mogelijk vrouwtjes aan te trekken. De gepaarde vrouwtjes daarentegen hebben andere belangen; ze proberen met alle geweld de vrije vrouwtjes die zich aandienen 'buiten de deur' te houden. Hier zijn we dus een gaaf voorbeeld van een paarsysteem dat het resultaat is van de verschillende en conflicterende reproductieve belangen van vrouwtjes en mannetjes (Smith & Sandell, 1998).

Net zoals bij de spreeuw zijn de gepaarde vrouwen van de monogame gibbon *Hylobates muelleri* bijzonder intolerant ten opzichte van hun loslopende seksegenoten. Dit leidt er toe dat gibbonmannen niet meer dan één vrouw kunnen monopoliseren, en we hebben hier derhalve te maken met door de intolerantie en agressie van de vrouw afgedwongen monogamie.

We hebben hier tevens te maken met een voorbeeld van V-V-competitie; een onderwerp dat tot voor kort tamelijk onderbelicht is gebleven (in elk geval tot 1986 toen Kevles haar monografie publiceerde). Forsyth (1993) opperde dat dit wellicht te maken heeft met de onderschatting van vrouwen als competitieve en agressieve tactici omdat de technieken die zij gebruiken 'stiekemer' zijn en minder in het oog springen dan de mannelijke technieken. Eeuwenlang werd bijv. aangenomen dat het boksen van 'maartse' hazen een vorm van M-M-competitie was om toegang tot vrouwtjes, totdat zorgvuldige analyse van videobeelden aantoonde dat het ging om de vrouwtjes van *Lepus capensis* die opdringerige mannetjes van zich af sloegen (Holley & Greenwood, 1984).

Vrouw-tegen-vrouw competitie (V-V-competitie) 1: intolerantie en geweld

In sociale verbanden levende vogelsoorten vertonen opmerkelijk veel V-V-competitie. Het nastreven van hun genetische eigenbelang gaat zelfs zover dat ze elkaars legsel vernielen of elkaars kroost afmaken. Dit werd pas onlangs voor het eerst beschreven door Sandy Vehrencamp (1977) bij de groefsnavelani (*Crotophaga sulcirostris*), een tropische, op een vadsige koekoek lijkende, vogelsoort. Het dominante vrouwtje in de groep kieperde regelmatig de eieren van concurrerende vrouwtjes uit het gemeenschappelijke nest. Een soortgelijk gedrag evolueerde onafhankelijk in de slechts in de verte verwante eikelspecht (*Melanerpes formicivorus*) (Forsyth, 1993).

In andere sociaal-levende vogelsoorten zoals de Floridagaai (*Aphelocoma coerulescens*) zijn het vooral de vrouwtjes die territoriale agressie ten toon spreiden. Dit geldt trouwens ook voor een aantal primatensoorten waar vrouwen zich bij een 'veldslag' tussen twee groepen in de voorste linies ophouden: zie Van der Dennen (1995). Bij vogels die in paren om nestplaatsen moeten concurreren zoals toekans en papagaaien zijn de vrouwtjes vaak even groot, even bontgekleurd, en even vechtlustig als de mannetjes. Bij gevechten om nestkastjes kunnen vrouwtjes van zwaluwen en *bluebirds* elkaar gruwelijk toetakelen (Forsyth, 1993).

Ook een groot aantal vrouwelijke zoogdieren die in kostbare burchten of gangenstelsels (konijnen, grondeekhoorns, muizen, veldmuizen, woelmuizen, hamsters, enzovoort) of dammen (bevers) leven vertonen territoriale agressie, vooral tegen binnendringende geslachtsgenoten, en zoals bij de bovengenoemde gibbon leidt een dergelijke intense V-V-competitie dikwijls tot een afgedwongen monogamie.

De mate van vrouwelijke agressie en tentoongespreid geweld lijkt in hoge mate samen te hangen met de kosten en baten van emigratie (*dispersal*). Afrikaanse wilde honden leven in groepen van aan elkaar verwante mannen, waarbij de jonge vrouwen emigreren naar andere groepen. De vrouwen concurreren uiterst gewelddadig om de investeringen van de lokale mannen. Wanneer twee vrouwen tegelijkertijd werpen gebeurt het niet zelden dat de dominante vrouw de pups van de ander vrouw vernietigt. Dit 'moorddadige' gedrag komt ook voor bij verwante canidae (hondachtigen), zoals wolven en coyotes (Forsyth, 1993). De sociale carnivoren, zoals hyena's, zijn over het algemeen zeer intolerant ten opzichte van territoriale indringers en zij vertonen net als veel primatensoorten gewelddadig gedrag tussen groepen.

Leeuwinnen maken elkaar's welpen niet af, integendeel zelfs, ze helpen elkaar waar maar mogelijk, maar zij zijn dan ook verwant aan elkaar (zij zijn meestal zusters van elkaar). Verwantschap en genetisch eigenbelang is hier de cruciale factor die leidt tot dodelijke concurrentie of tot innige samenwerking. Dit principe kon fraai worden aangetoond in een intensieve ecologische studie van de Californische grondeekhoorn (*Spermophilus beldingi*) door Sherman (1981): hoe meer verwant de vrouwtjes hoe meer samenwerking, hoe minder verwant de vrouwtjes hoe meer nestdestructief gedrag. We zien hier verwantenselectie aan het werk.

Vrouw-vrouw (V-V) competitie 2: *Meet the gang*

Niets in de natuur is 'sneuer' dan coalities of bendes van vrouwen die andere vrouwen en hun jongen doden, verwonden, molesteren, intimideren, treiteren, koeioneren of anderszins maltrahteren, maar het kan, onsentimenteel beschouwd, dikwijls voordelen hebben om de competitie uit te schakelen, tenslotte zijn andere vrouwen en hun kinderen binnen een sociale groep concurrenten van elkaar en elkaars nageslacht. Dat uitschakelen kan op grove manier, maar ook subtiel en stiekem.

Het leven in een groep kan de kans op reproductief succes van vrouwen aanzienlijk vergroten. Maar tot voor kort werden de subtiele spanningen en 'onderhuidse' conflicten die socialiteit met zich meebrengt over het hoofd gezien. Bij veel sociaal-levende dieren hebben vrouwen geen gelijke kansen van overleving en nakomelingschap. Voor vrouwen aan de onderkant van de dominantiehiërarchie bijvoorbeeld kan de toekomst er somber uitzien als de voedselvoorziening een beetje tegenzit. Zij zullen als eerste 'afvallen'.

Bij primatenvrouwen bestaat er een grote variantie in reproductief succes die samenhangt met de positie in de dominantiehiërarchie. Bovendien proberen bij aan aantal soorten de dominante vrouwen het reproductief succes van de ranglagere vrouwen te verhinderen of te frustreren. De tactieken variëren van onderdrukking van ovulatie, door de stress van voortdurende terreur opgewekte abortus, tot infanticide toe (Hrdy, 1981 et seq.; Kevles, 1986; Van der Dennen, 1992; Forsyth, 1993; Dahl, 1994; Liesen, 1995).

Er bestaan weinig-subtiele vormen van vrouw-tegen-vrouw competitie. Bij vele primatensoorten beoefenen de (meestal dominante) vrouwen een soort psychologisch oorlogvoering tegen andere vrouwen en hun kinderen door hen constant te treiteren, te intimideren, te molesteren en te koeioneren (*harassment*). Vrouwelijke hondskopbavianen (*Papio cynocephalus*) beoefenen deze terreurtactieken met een hoge mate van sofistiekatie. De dominante vrouwen vormen coalities en werken nauw samen in het treiteren van hun geslachtsgenoten. Zulke ‘terreurgroepen’ slagen er in om bij hun slachtoffers de ovulatie te onderdrukken (Wasser, 1983; Kevles, 1986; Forsyth, 1993). Ook hier zien we dus coöperatie (en wel allianties van vrouwen) in dienst van de reproductieve competitie.

Bij primaten met matriline ‘erven’ de dochters de rang van de moeder. De ranghoge moeders vormen een kongsi die intervenueert in de agonistische interacties van hun kroost, om zo hun privileges veilig te stellen.

Ranglage vrouwelijke makaken worden al vroeg en veelvuldig door de andere vrouwen getreiterd en gemaltraiteerd. Het is duidelijk dat het hier om reproductieve competitie gaat omdat ze de even ranglage mannetjes met rust laten (Kevles, 1986).

Vrouwen van de rode brulaap (*Alouatta seniculus*) beconcurreren elkaar met alle middelen. Ze kunnen zelfs jonge vrouwen uit de groep verjagen. De verjaagde en eenzame vrouw moet soms jarenlang een andere groep op afstand volgen voordat ze wordt toegelaten, en dan nog moet zij zich dikwijls ‘invechten’ (Forsyth, 1993). Het hoeft geen betoog dat eenzame primatenvrouwen disproportioneel ten prooi vallen aan roofdieren.

Bij langlevende sociale dieren zoals de olifant vormen de generaties een rangorde. Niet alleen kunnen de oudere volwassen vrouwen blijkbaar de ovulatie van de adolescente vrouwen onderdrukken, om hen zo lang mogelijk in de rol van ‘dienstmeisje’ te houden, maar zij kunnen ook hun eigen ovulatie regelen. De dominante vrouw wordt eerder loops dan de andere vrouwen en zij baart haar jongen dan ook vroeger in het seizoen als het voedselaanbod meer dan voldoende is. Zij geeft zichzelf en haar jongen dus een voorsprong die niet meer in te halen is. Zelfs tijdens haar zwangerschap blijft zij de seksuele attenties van de bullen uitlokken, met als voornaamste bedoeling, zoals wordt verondersteld, om de bullen te verhinderen de jongere vrouwen te bevruchten, wier jongen onvermijdelijk met de hare zouden concurreren (Kevles, 1986). Ook Dahl (1994) heeft erop gewezen dat ‘nymfomaan’ gedrag een efficiënte vrouw-tegen-vrouw strategie zou kunnen zijn: wat ‘zij’ ‘hem’ aan zaad kan ontfutselen kan ‘hij’ niet aan een andere vrouw doneren.

Primaten en olifanten zijn niet de enige sociale dieren waarvan de vrouwen elkaar manipuleren, pesten en, soms dodelijk, verwonden. Kleine sociale knaagdieren kunnen er ook wat van. Bij de rat *Rattus norvegicus* is er een duidelijk zichtbare reproductieve rangorde. Dominante vrouwtjes verzorgen hun jongen moeiteloos met succes, terwijl de ondergeschikte vrouwtjes – die aan hun vele lidtekens als herinnering aan vroegere verwondingen herkend kunnen worden – hun eigen jongen voor meer dan de helft moeten kannibalizeren bij gebrek aan voedsel (de jongen zouden waarschijnlijk toch de hongerdood sterven).

Ondergeschikte vrouwen hebben een duidelijk reproductief nadeel. Zij moeten zich soms teweerstellen tegen veel tegenstand en geweld van hun geslachtsgenoten om loops te worden, te copuleren, en jongen te baren.

Als de hoogzwanger vrouwen van de zeeolifant aankomen op de eilanden waar zij spoedig zullen bevallen zijn zij vreemden voor elkaar. Maar binnen de kortste keren vormen ze een rangorde, blijkbaar gebaseerd op leeftijd (herkenbaar aan het aantal lidtekens in de nek). De

oudste moeders eisen de hoogste rang op en zij demonstreren hun macht door de pasgeboren jongen van hun ondergeschikte concurrenten zonder pardon dood te bijten. Het kan derhalve wel enkele jaren duren voordat ondergeschikte vrouwen zelf overlevende jongen baren. Ondertussen doet zij de nodige ervaring op om zelf een dominante rol te gaan spelen en, op haar beurt, de jongen van de concurrentie op te ruimen. Omdat de rangorde leeftijdsgebonden is kan het voorkomen dat een moeder en haar eigen dochter de grootste concurrenten van elkaar zijn (Kevles, 1986).

'Subtiel' geweld

De voordehandliggende manier waarop dominante vrouwen hun vrouwelijke concurrenten en/of hun nakomelingen kunnen vernietigen is door bruto geweld, vooral als een coalitie of groep daders numeriek superieur is aan de groep slachtoffers. Bijten, slaan en klauwen zijn geen zeldzame gedragingen in vrouw-vrouw agonistische interacties. Maar de meeste vrouwen prefereren subtielere vormen van competitie. De dominante vrouw kan, zoals we hebben gezien, door ondergeschikte of jonge vrouwen te 'stressen' maken dat ze steriel worden of, bijvoorbeeld met behulp van feromonen, hun seksuele ontwikkeling vertragen. Soms zijn er zeer subtiële en geniepige manipulaties in het spel. Sommige vrouwtjes van de Floridagaai (*Aphelocoma coerulescens*) bijvoorbeeld blijven hun hele leven lang helpers in het nest van de ouders en komen daardoor zelf niet aan paring en broeden toe. Bij soorten als vossen en Afrikaanse wilde honden lijkt het erop dat de aanwezigheid van de moeder de seksuele rijping van de dochters kan remmen. In de groep is er altijd maar één vrouw die zich voortplant, ongeacht de leeftijd van de dochters. Ook vrouwelijke pinchéaapjes (*Oedipomidas oedipus*) onderdrukken elkaar's reproductie (Forsyth, 1993). Bij de eusociale naakte molrat (*Heterocephalus glaber*) is aangetoond dat de dominante (en grote) vrouw, de matriarch of alpha-vrouw, een feromoon afscheidt dat de rijping van de overige vrouwen in de kolonie voorkomt (Kevles, 1986).

Verhinderen van copulatiepogingen van ondergeschikte vrouwen

Door eenvoudigweg een ondergeschikte vrouw af en toe te treiteren kan een dominante vrouw of een coalitie ervoor zorgen dat zij nooit loops wordt, of indien zwanger haar vrucht afdrijft, of, zoals in het geval van de bavianen, dat zij maandenlang steriel blijft. Hoe minder nageslacht de ondergeschikte vrouwen baren, hoe meer er overblijft voor het kroost van de dominante dames.

Maar, alsof ze hun reproductieve dominantie willen dubbelchecken, grijpen dominante vrouwen dikwijls actief in bij de pogingen tot copulatie van ondergeschikte vrouwen. Bij de bovengenoemde bavianen bijvoorbeeld probeert een coalitie van dominante vrouwen de man die met een ondergeschikte vrouw wil copuleren op alle mogelijke manieren tegen te houden of 'de daad' te verhinderen.

De vrouwen van de Indiasche langoer-ape (*Presbytis entellus*) passen dezelfde tactieken toe om te verhinderen dat hun reproductieve rivalen 'overbodige hongerige muilen' produceren. Zoals de primatologen Sommer en Borries konden observeren, proberen de dominante vrouwen de ondergeschikte vrouwen weg te houden van de 'pasja' (de man in de groep). Lukt het per ongeluk een ondergeschikte vrouw toch in de buurt van de pasja te komen dan stort de hele meute zich op haar om de ongewenste paring te verhinderen. Ze krabben en slaan haar, trekken haar aan de oren of bijten in haar vel, en als dat niet helpt dan kunnen ze zelfs zover gaan dat ze zich op de pasja storten en net zolang tegen zijn ballen trappen tot de

lust hem is vergaan (Dahl, 1994).

Dit soort actieve interventie in het seksleven (*copulation harassment* of *sexual interference*) van geslachtgenoten is ondertussen bij een groot aantal primatensoorten waargenomen (zie voor een uitgebreid overzicht Van der Dennen, 1992).

Uitschakelen van concurrerende jongen

Bij die soorten die eieren leggen in plaats van levend te baren, kunnen vrouwen die niet in staat waren de bevruchting van hun rivalen te verhinderen eenvoudigweg wachten tot het legsel is geproduceerd, om het daarna op hun dooie gemak te vernielen. Bij vrouwelijke driedoornige stekelbaarsjes heet dit vernielen van elkaars eieren – wat neerkomt op het vernietigen van de ouderlijke investering van de rivalen – *female quivering*. Bij vogelsoorten waarbij de vrouwen actief om mannelijke aandacht concurreren, zoals sommige kwartels, heet dit vernielen van elkaar's broedsel *egg rolling* (Kevles, 1986).

Moeders van de Californische grondeekhoorn doden onmiddellijk de babies van andere, niet-verwante, moeders die zij in een onbewaakt hol tegenkomen, en leeuwinnen en jakhalsvrouwen doden de welpen die om welke reden dan ook niet effectief door hun eigen moeders worden verdedigd.

Een ondergeschikte vrouw bij de Afrikaanse wilde honden kan soms zwanger raken en jongen werpen, maar deze zullen vrijwel zeker door de dominante vrouw worden gedood. Bavianenvrouwen kidnappen soms het jong van een ondergeschikte vrouw en behandelen het ongelukkige wezen als een soort handbal. Ze 'spelen' met, en mishandelen, het jong en houden het weg van de moeder zo lang tot het sterft van uitputting en honger; "a devious form of infanticide" (Kevles, 1986).

Soms lijkt een vrouwelijk dier zich destructief te gedragen zonder enige duidelijke aanleiding, 'zomaar voor de joeks', zoals bij geladabavianen. Waarnemers van primatengedrag hebben dit wel geïnterpreteerd als *spiteful* (wrokkig of kwaadaardig) gedrag waarbij de dader zowel zichzelf als het slachtoffer schade toebrengt, maar het is ook mogelijk om dit gedrag te interpreteren als het vantevoren elimineren van de concurrentie nog voordat die zich openbaart, in welk geval het voor de dader geen *spiteful* maar gewoon reproductief-voordelig gedrag is (Kevles, 1986).

Slurink (1989) heeft hier het volgende over te melden: "Sociobiologen spreken van 'kwaadaardigheid' (*spite*) als een individu energie – en daarmee uiteindelijk fitness – investeert in het benadelen van een ander individu. Een goed voorbeeld is kindermoord door vrouwtjes. die tot de grote ontsteltenis van Jane Goodall ook bij chimpanzees bleek voor te komen. Een mogelijke verklaring is dat door het vermoorden van de kinderen van een ander vrouwtje de overlevingskansen van het eigen nageslacht toeneemt – door een verminderde competitie.

Een ander voorbeeld is het gedrag van sommige mannetjes van het bergschaap, *Ovis canadensis*. Deze blijven 's winters dikwijls juist gewonde en verzwakte seksegenoten, die zich noodgedwongen lager op de hellingen bevinden, alsmaar opjagen en uitputten. Daarmee lopen ze zelf een verhoogd risico om door predatoren gegrepen te worden. De functie van dit gedrag kan echter het volgend voorjaar blijken als de mannetjes wedijveren om een hoge plaats in de rangorde en daarmee om privileges bij de dames (Geist, 1971)".

De vraag is: kan dit soort 'kwaadaardigheid' evolueren?

The question is, could we expect an animal to harm itself merely in order to harm another more? And the answer seems to be, certainly. When choosing a behavioral strategy, an animal [including the human being] can increase its inclusive fitness by

being nice to close relatives, indifferent to distant relatives, and antagonistic to strangers. If such antagonism takes little time or effort, if it costs the animal nothing, we can expect it to do a lot of it. But if the behaviour is difficult or expensive, we can also expect him to be less quick to act, more deliberately and indiscriminately spiteful.

Elephant seals on their crowded breeding beaches frequently fall prey to apparently gratuitous aggression, with adult females even ganging up to murder someone else's pup (LeBoeuf & Reither, 1977)...

The similarity in tactics is not coincidental. It is the result of a complex calculation in which competing programmes are run against each other in the course of evolution, and natural selection settles on the one which, on balance, produces the greatest genetic dividend (Badcock, 1991).

Abortus en infanticide als reproductieve strategieën

Bij mensen zowel als dieren komt foeticide, infanticide, en seksediscriminatie van het nageslacht relatief veel voor. Op het eerste gezicht mag het absurd lijken om abortus en infanticide als reproductieve strategieën te bestempelen, maar toch zijn ze dat wel degelijk en bovendien zijn het bijzonder effectieve strategieën, vooral als de materiële hulpbronnen om het kroost te voeden mogelijk tekortschieten (ecologische onzekerheid). Allereerst beschikken zowel vrouwen als mannen over meer gameten dan zij ooit tot nageslacht kunnen converteren; ze kunnen zich dus enige selectiviteit met betrekking tot de kwaliteit van hun nageslacht permitteren. Veel soorten practiseren een strategie van 'overproductie-met-selectieve-abortus-of-infanticide-achteraf'. Het aanbod aan hulpbronnen op het kritieke moment (voornamelijk voedsel, maar ook moederzorg) bepaalt dan hoeveel en welke nakomelingen overblijven. Ecologen noemen dit *bet hedging*, hetgeen zoveel betekent als 'risicodekking'. Roofvogels zoals havikken en adelaars, en andere vogelsoorten zoals reigers, hebben een soort 'Kain-en-Abel' methode geëvolueerd: het vrouwtje legt twee eieren, en, tenzij het voedselaanbod florissant is, doodt het ene (oudere) kuiken het andere (jongere) kuiken door het dood te pikken of uit het nest te kieperen (dit wordt 'siblicide', 'kainisme' of 'kronisme' genoemd). Helemaal bont maken een aantal haaiensoorten (zandhaaien) en salamanders het; de jongen komen synchroon uit in het lichaam van de moeder en beginnen terstond elkaar te kannibaliseren totdat er één jong is overgebleven (foetaal kannibalisme) (Kevles, 1986; Forsyth, 1993).

Vrouwen kunnen ook actief abortus bij zichzelf opwekken (niet noodzakelijk bewust), als de omstandigheden dat voordeliger maken. Nadat bijvoorbeeld een nieuwe, jonge, hengst met geweld een harem wilde merries heeft overgenomen aborteren de zwangere merries na korte tijd, waarschijnlijk door de geforceerde copulaties van de hengst of door stress (Berger, 1983; Kevles, 1986). Ook de resorptie van embryo's bij zwangere knaagdiervrouwtjes (Bruce effect) door de aanwezigheid van vreemde mannetjes is adaptief. Over het algemeen induceren vrouwen een abortus bij zichzelf als ze zich realiseren, of anderszins (bijv. door geuren, feromonen, enz.) merken dat óf de levensvatbaarheid van de foetus of embryo gering is, óf dat de nakomeling niet zou overleven indien geboren, door het toedoen van andere soortgenoten, zowel mannelijke als vrouwelijke. In deze gevallen is het verstandig om de kostbare moederlijke investering op te geven en het later opnieuw te proberen, wanneer de omstandigheden mogelijk gunstiger zijn.

De fysiologe Hilde Bruce beschreef als eerste wat nu bekend is als het ‘Bruce effect’: zwangere muizen die werden blootgesteld aan de geur van de urine van vreemde mannetjes faalden om de embryo’s te implanteren, of aborteerden spontaan hun reeds geïmplanteerde embryo’s. Dit is een – prenatale – variant van de mannelijke infanticidestrategie, waarbij mannen het jonge kroost van vrouwen vernietigen om hen zo snel mogelijk weer vruchtbaar te maken (zoogdiervrouwen met jongen zijn onvruchtbaar zolang ze zogen: lactatie-amenorroe), en hen opnieuw te bevruchten. Op het eerste gezicht lijkt het Bruce effect het reproductief succes van de vrouw niet bepaald ten bate te komen, maar als de nieuwe vreemde man haar kroost toch zal doden na de geboorte kan zij tenminste haar investeringsverlies beperken door onmiddellijk te aborteren (Forsyth, 1993).

Geslachtsselectieve abortus en infanticide bij mensen, het disproportioneel doden van vrouwelijke embryo’s en meisjesbaby’s zoals dat in China op grote schaal voorkomt, is waarschijnlijk beter te begrijpen in een historische, culturele en economische context. Foeticide, abortus en infanticide kunnen worden opgevat als extremen van ‘ouderlijke manipulatie’, of zoals Dickemann (1984) het noemde “management of parental effort”. Daly & Wilson (1988) analyseerden de omstandigheden waarin menselijke vaders en moeders hun eigen kinderen doden, en identificeerden (verdediging tegen) seksuele rivaliteit en mannelijke bezitsdrang als universele motieven in vrijwel alle soorten dodelijk geweld.

Ook kannibalisme komt in de natuur veel voor, meestal betreft het dode soortgenoten. Maar sommige soorten zoals gouden hamsters, muizen, guppies en meeuwen generen zich niet om de net uitgekomen of pasgeboren nakomelingen van hun burens op te slokken – en soms in hun consumptief enthousiasme en vraatzucht hun eigen kroost erbij.

Vaderschapsillusie als een anti-infanticide strategie

Bij leeuwen en een aantal primaten proberen mannen die een harem veroverd hebben zoveel mogelijk van de jongen in de groep te doden. Er is evidentie dat makaak- (*Macaca nemestrina*) en langoermoeders (*Presbytis entellus*) op alle mogelijke manieren hun kinderen proberen te verdedigen tegen deze infanticidale mannen (bijv. Hrdy, 1977, 1979; Vogel, 1989), maar als dat niet lukt knopen ze vrijwel onmiddellijk intieme betrekkingen met de agressor aan.

Andere vrouwelijke anti-infanticide strategieën, behalve directe defensieve agressie al dan niet in samenwerking met andere vrouwen, zijn de vorming van langdurige coalities van vrouwen ter bescherming van de groep, en seksuele promiscuïteit.

Bij primatensoorten waar mannen de gewoonte hebben geëvolueerd om de jongen van een zogende vrouw te doden om haar weer spoedig te kunnen bevruchten hebben vrouwen promiscuïteit als anti-infanticide strategie ontwikkeld: ze paren met alle, of met de meeste, mannen in een groep om hen stuk voor stuk de illusie te geven de vader van het aanstaande kroost te kunnen zijn (Hrdy, 1977 et seq.; Jones, 1997; Agrell, Wolff & Ylonen, 1998; Ebensperger, 1998).

Het promiscuë seksuele gedrag van chimpanseevrouwen heeft mogelijkwijze geen andere evolutionaire reden dan sociale bindingen aan te gaan met de jongere mannen in de groep in de verwachting dat zij haar kroost met rust zullen laten (anti-infanticide strategie), maar het is zeer wel mogelijk dat de eerdere copulaties noodzakelijk zijn om de productie van hormonen te stimuleren zodat haar ovum, wanneer het door een dominante man wordt bevrucht, gemakkelijker in haar baarmoeder implanteert, zoals geopperd door Kevles (1986).

Broedparasitisme

Broedparasitisme, dat altijd kosten voor de gastheer of gastvrouw met zich meebrengt, wordt niet alleen bij vogels (zoals de roemruchte koekoek) gevonden, hoewel het verschijnsel daar het meest voorkomt. Bepaalde vissen, zoals de karperachtigen in de Noord-Amerikaanse meren en rivieren, zetten regelmatig hun eieren af in de nesten van andere vissen en laten die opdraaien voor de verzorging van hun ‘koekoeksjongen’. Verscheidene soorten parasitaire wespen doen hetzelfde. De koekoekwespen (Chrysididae) leggen – de naam zegt het al – hun eieren in de nesten van andere wespen. Na het uitkomen doden en verorberen de larven van de koekoekwesp de larven van de gastvrouw. De pas bevruchte koningin van de mierensoort *Formica microgyna* zoekt een gastkolonie van een andere mierensoort. Op een of andere manier krijgt zij het voor elkaar de werksters van de andere soort te onderwerpen en weet ze hen zover te krijgen dat zij hun eigen koningin doden en uitsluitend de larven van hun parasiet verzorgen (Kevles, 1986).

Noot 1

Degeen die tegen een evolutionaire benadering van menselijk en dierlijk sociaal gedrag onoverkomelijke bezwaren heeft, of wie vindt dat menselijk gedrag *überhaupt* niet met het gedrag van andere diersoorten kan of mag worden vergeleken, kan mijn relaas beschouwen als een aardige verzameling *just-so-stories* zonder verdere pretenties.