# Theorie Ethologie

# http://dier-en-natuur.infonu.nl/artikel-foto-upload/biologie/27326-de-organisatie-van-gedrag.jpg

# Naam:

# Klas:

# Docent:

# http://www.vob-ond.be/Biologielexicon/alfabetmap/O/afbeeldingen%20O/onderwerping.jpg

# *Ethologie Inleiding*

**1. Wat is gedrag?**

**1.1. Fitness**

# 1.2. Gedragsonderzoek

# 1.3. Gedragssystemen

# 2. Aangeboren of aangeleerd?

**2.1. Graafwespen van Tinbergen**

**2.2. Sleutelprikkels**

# 2.3. Conditionering en gewenning

# 2.4. Trial and error en operant conditioneren

# 2.5. Inprenting

# 2.6. Aangeleerd of aangeboren?

# 3. Intelligent gedrag

**4. Sociaal gedrag**

# 4.1. Altruïsme

**5. De sociale insecten**

# 5.1. Wespen

**5.2. Hommels en bijen**

**5.3. Communicatie bij bijen**

**5.4. Mieren en termieten**

# 6. Zorgen voor nagekomelingen

**6.1. Baltsen: de beste partner**

**6.2. Welke man is het best?**

# 6.3. Broedzorg

# 7. En de mens...

# 7.1. Taal en lichaamstaal

# 7.2. Sleutelprikkels, oversprong- en omgericht gedrag

# 7.3. Rangorde en rolpatronen

# 7.4. Territorium

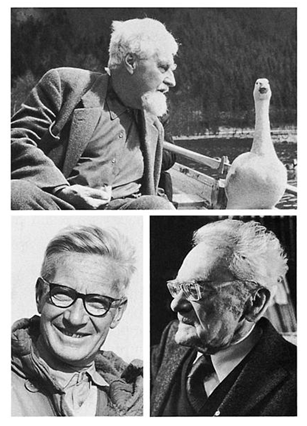
# 7.5. Mensen en fitness 7.6. Normen en waarden

# *Ethologie Inleiding*

De studie van het gedrag van dieren - **ethologie** ofwel **gedragsbiologie** genoemd - is ongetwijfeld de oudste vorm van biologische kennisvergaring. De prehistorische mens voedde zich met vlees als aanvulling op een voornamelijk plantaardig dieet van knollen vruchten en zaden. Voor een deel nam hij genoegen met dode dieren, die hij in de savanne vond. Maar hij ging ook op jacht naar levende dieren. Hij moest goed op de hoogte zijn van de gewoonten van de dieren in zijn omgeving. Uit het gedrag van gieren kon hij bijvoorbeeld opmaken waar een kadaver te vinden was; aan het gedrag van een panter zag hij waar deze een rest van een prooi had verstopt. Uit de trekgewoonten van hoefdieren concludeerde hij waar en wanneer hij een goede kans had een minder snel dier te pakken te krijgen. Zoals de kennis en het gedrag van onze verre voorouders bijdroeg aan hun overleving, zo draagt ook het gedrag van elk dier bij aan zijn overleving, of die van zijn nakomelingen. Het vak ethologie (de natuurwetenschappelijke studie van het diergedrag) is pas sinds de jaren vijftig als zelfstandig studievak ontwikkeld, hoewel daarvoor al baanbrekend onderzoek werd gedaan, vooral binnen de psychologie. Psychologen deden veel onderzoek aan dieren, vooral leeronderzoek dat vaak gebaseerd was op het idee dat alle gedrag aangeleerd kan worden.

**Skinner** onderzocht in de jaren twintig en dertig het leergedrag bij ratten en kwam tot de conclusie dat een dier in principe alles kan leren. Beroemd werd zijn 'skinnerbox' waarin ratten leerden als een soort automaat een hefboompje over te halen om een stukje voedsel te bemachtigen. De heersende opvatting in die tijd was het **behaviorisme** dat er van uit ging dat een dier (en mens) geboren wordt als een 'onbeschreven blad' en alles moest leren.

De drie 'vaders' van de ethologie: Konrad Lorenz (boven), Nico Tinbergen (links onder) en Karl von Frisch (rechts onder)



Iets later kwam er een andere denkrichting, die juist uit ging van het overheersen van de instincten, die soms uiterst ingewikkeld bleken te zijn. De Oostenrijker **Karl von Frisch** bestudeerde 20 jaar lang de communicatie van bijen tot hij nauwkeurig kon beschrijven hoe die 'bijentaal' werkt.  
Ongeveer in dezelfde jaren observeerde **Konrad Lorenz** onder andere ganzen en beschreef vormen van aangeboren gedrag en leerprocessen bij jonge dieren.  
Een van de belangrijkste grondleggers van de moderne ethologie is de Nederlandse bioloog **Nico Tinbergen**. Hij bestudeerde dieren in hun natuurlijke omgeving, in Nederland en later ook in Engeland, waar hij hoogleraar werd. Hij werkte o.a. met wespen, stekelbaarsjes en meeuwen.

Rond 1950 werd het gedragsonderzoek sterk beïnvloed door felle discussies tussen ethologen en psychologen over de vraag of gedrag aangeboren (**nature**) of aangeleerd (**nurture**) is. Ethologen hamerden op de erfelijke aspecten en psychologen verdedigden de rol van leerprocessen. Uiteindelijk leidde deze discussie tot de opvatting dat gedrag, zoals ieder levenskenmerk, een fenotypisch verschijnsel is, dat zich ontwikkelt door de wisselwerking tussen erfelijke aanleg en milieu. Genen én omgeving bepalen samen het gedrag.   
De enorme groei van ethologie na 1950 en de rol die ethologisch onderzoek zou kunnen spelen bij menselijke gedragsproblemen, leidde er toe dat de Nobelprijs voor geneeskunde in 1977 werd toegekend aan de ethologen Karl von Frisch, Konrad Lorenz en Nico Tinbergen, een internationale erkenning van etnologisch gedragsonderzoek, dat daarna dan ook een grote vlucht nam.

De belangrijkste gedragsonderzoekers nu houden zich bezig met sociobiologie of met gedragsecologie. Beide richtingen leggen de nadruk op de evolutie van gedrag. Als gedrag zich, net als de bouw van het dier, ontwikkeld heeft in de evolutie, moet het berusten op de erfelijke aanleg, die het dier van zijn ouders krijgt. Hiermee is dus de oude discussie over het al dan niet aangeboren zijn van gedrag in een andere vorm weer actueel geworden.

**1. Wat is gedrag?**

Onder gedrag versta je 'alles wat een dier doet', dus lopen, jagen, broeden, grazen, zingen, vechten, maar ook rusten, slapen. Er is dus altijd gedrag, ook als het dier niet actief is.  
Nadat je vastgesteld hebt, wat een levend wezen doet, kun je je afvragen, waaróm het zo handelt.

De vraag naar het waarom kan weer uitgesplitst worden in de drie hoofdvragen:  
**Vraag 1. Waardoor wordt het gedrag veroorzaakt?**

* Is het overgeërfd? Gedrag kan erfelijk bepaald zijn of aangeleerd; heel vaak is beide het geval. Veel dieren kunnen hun aangeboren gedrag tot op zekere hoogte aanpassen aan de omstandigheden, met andere woorden: leren van hun ervaringen.
* Door welke prikkels wordt het gedrag opgewekt? Door inwendige prikkels als honger, of uitwendige prikkels zoals het waarnemen van een prooi, of een mogelijke partner?
* Door welke processen in het zenuwstelsel komt het gedrag tot stand?
* Wordt het door hormonen bepaald?

Dit zijn de **proximate vragen** (Lat: proximus = dichtbij).  
 **Vraag 2. Wat is het doel van dit gedrag?**   
Op welke manier helpt het gedrag het dier te overleven of voor nakomelingen te zorgen?  
  
**Vraag 3. Hoe en waarom is gedrag ontstaan?**

* Hoe en waarom is dit gedrag ontstaan in de evolutie?
* Hoe is het verder ontwikkeld?

Dit noemt men de **ultimate vragen** (Lat: ultimus = ver weg).   
  
De proximate vragen zijn gemakkelijker te onderzoeken, maar om echt iets te begrijpen van gedrag moeten we proberen antwoorden te vinden op de ultimate vragen.

**1.1. Fitness**

Gedrag komt tot stand doordat organen (spieren, klieren) door middel van signalen (impulsen) ertoe aangezet worden om in actie te komen. Het centrale zenuwstelsel komt in actie na het ontvangen van prikkels uit de uitwendige omgeving (via zintuigen) of uit het eigen lichaam (inwendig, via bepaalde centra in de hersenen). Meestal moeten beide type prikkels aanwezig zijn.   
Bijvoorbeeld:

* alleen een hongerig dier reageert op een mogelijke prooi;
* een dier is alleen geïnteresseerd in een mogelijke seksuele partner als het gehalte aan geslachtshormonen in zijn bloed hoog is.

De inwendige toestand bepaalt de **motivatie** voor een bepaald gedrag.

De functies van gedrag zijn:

* de eigen overlevingskansen te vergroten;
* voor nakomelingschap zorgen en de kans op nakomelingen te vergroten;
* de nakomelingen verzorgen of beschermen.

Deze functies liggen aan de basis van elk gedrag, ook als het niet direct duidelijk is. Een vogel besteedt bijvoorbeeld veel tijd aan het poetsen van zijn verenkleed. Alleen met perfect onderhouden veren kan hij goed vliegen. Het veelvuldige poetsen vergroot dus zijn levenskansen. Een vogel, die langdurig zit te zingen in het voorjaar, vermindert hiermee misschien zijn levenskansen, omdat hij erg opvalt, maar hij vergroot de kans om een territorium te behouden en een vrouwtje te lokken en dát vergroot weer zijn kans op nakomelingen. Dat is op dit moment blijkbaar belangrijker.

Het moderne gedragsonderzoek legt sterk de nadruk op de functie van het gedrag ten behoeve van de fitness van het dier. Onder **fitness** versta je de mate, waarin het dier zijn genen kan doorgeven aan het nageslacht. Niemand veronderstelt natuurlijk, dat een dier wéét dat gedrag de kansen van zijn nakomelingen beïnvloedt, maar heel veel gedrag, dat anders onbegrijpelijk zou zijn, blijkt zo wel verklaarbaar.  
Zo zijn er vogels die, wanneer ze volwassen zijn, niet zélf proberen een territorium te veroveren en een nest te bouwen. De eerstvolgende een of twee jaren helpen ze hun ouders bij het verzorgen van hun nieuwe kroost. Pas als ze veel ervaring hebben, gaan ze zich zelf voortplanten. Dit lijkt weinig efficiënt, want zo kunnen ze in hun leven minder eieren produceren dan wanneer ze zelf meteen gaan broeden. In werkelijkheid vergroten ze hun fitness tweemaal: eerst helpen ze hun broertjes en zusjes verzorgen, en die hebben voor 50% dezelfde genen als zijzelf. Daarna zijn ze rijp en ervaren. Daardoor hebben hun eigen kinderen, die ook 50% van hun genen mee kregen ook betere overlevingskansen. Onderzoek heeft uitgewezen dat deze ‘nesthelpers’ inderdaad duidelijk een grotere fitness hebben, dat wil zeggen meer directe (eigen kroost) en indirecte (broertjes en zusjes) nakomelingen voortbrengen.

# 1.2. Gedragsonderzoek

Het maken van een ethogram  
Om gedrag te analyseren is het nodig de verschillende gedragselementen afzonderlijk te noteren. Door voor ieder **gedragselement** (iedere beweging) een code vast te stellen, kun je snel en effectief het gedrag beschrijven. Een **ethogram** is een gecodeerde beschrijving van het gedrag van een dier in een bepaalde situatie. Ethogrammen kunnen veel informatie opleveren, bijvoorbeeld over het gedrag van verschillende onderling verwante soorten. Daardoor is het ook mogelijk om de evolutie van gedrag te onderzoeken.

Dieren observeren  
Een wezenlijk deel van het ethologisch onderzoek bestaat uit kijken. Doordat eerder vooral onderzoek werd gedaan aan dieren in gevangenschap, ontstond een erg eenzijdig beeld van hun gedrag. Pas toen onderzoekers als Jane Goodall chimpansees onderzochten door jaren lang in het oerwoud te verblijven en naar hun **natuurlijke gedrag** te kijken, werd duidelijk dat ze een gecompliceerd sociaal systeem hebben, dat ze niet alleen rustige vruchteneters zijn, maar soms ook jagen en dat ze zelfs oorlogen voeren. Ook bleken ze werktuigen te gebruiken, terwijl iedereen dacht dat alleen mensen dat kunnen.

Experimenten  
Ethologische experimenten hoeven niet te bestaan uit proeven met een dier in een hokje, ook al is dat nuttig om bijvoorbeeld na te gaan wat ze kunnen leren. Het kan ook bestaan uit het draaien van een bandje met de kreten van een soortgenoot en kijken hoe het dier reageert. Zo is men er achter gekomen dat mussen elkaars stem goed kennen. Als het getjilp van een mus uit het territorium van een ander klinkt ontstaat er grote verwarring. Als de kreet van een bavianenjong klinkt van een andere plek dan waar de moeder zit, kijken de andere vrouwtjes naar de moeder: “Is zij haar kind kwijt?”, en de moeder zelf gaat op het geluid af. Ze kennen de stem, en de andere leden van de troep weten precies, welk kind bij welke moeder hoort.

# 1.3. Gedragssystemen

Men spreekt van **gedragssystemen** als het gaat over reeksen van handelingen die met elkaar samenhangen, en die hetzelfde doel dienen.  
Of een vogel langdurig zingt op een zomeravond, of na enkele minuten wegvliegt, of in de buurt voedsel gaat zoeken, hangt af van zijn motivatie op dat moment. Het zingen behoort tot het **voortplantingsgedrag**, een mannelijke vogel lokt hiermee een wijfje. Maar het behoort ook tot het **territoriumgedrag**: andere mannetjes weten daardoor dat ze beter uit de buurt kunnen blijven. Een ander mannetje zal als reactie wegvliegen, of ook gaan zitten zingen. Het wegvliegen kan dus aangeven dat de vogel tot de conclusie kwam dat het territorium bezet is en dat hij het beter ergens anders kan proberen, maar het kan ook behoren tot **vluchtgedrag**, omdat hij een roofdier zag. Dezelfde handelingen kunnen dus tot verschillende gedragssystemen behoren.

Conflictsituaties  
Gedragssystemen kunnen soms tegelijk worden opgewekt, het dier komt dan in een **conflictsituatie**. Soms zal het ene gedragssysteem sterker zijn dan het andere: dieren die bezig zijn elkaar het hof te maken, 'vergeten' soms op te letten en zijn dan een gemakkelijke prooi. Het gedragssysteem 'voortplanten' is dan sterker dat het 'opletten'. Zo’n conflictsituatie kan een dier op drie manieren 'oplossen': door ambivalent gedrag, door omgericht gedrag of door oversprong gedrag te vertonen.

Ambivalent gedrag  
Het kan gebeuren dat beide systemen even sterk zijn en er een afwisseling ontstaat van twee gedragssystemen: dit noem je **ambivalent gedrag**. Een voorbeeld is een dier dat op de grens van zijn territorium afwisselend aanvalt en vlucht. Het zigzaggen van de stekelbaars is een geritualiseerde vorm hiervan.

Omgericht gedrag  
Soms ontstaat ook **omgericht gedrag**: vogels die in grond pikken in plaats van elkaar, iemand die met de vuist op tafel slaat in plaats van op degene waar hij kwaad op is, of een leerling die boos met de deur slaat als hij de klas uit wordt gestuurd.

Overspronggedrag  
Een derde mogelijkheid is **overspronggedrag**: dat is gedrag waarbij het dier iets schijnbaar volstrekt zinloos doet om zich uit de conflictsituatie te redden; zoals vechtende vogels die plotseling hun veren gaan poetsen, of mensen die uit verlegenheid achter hun oor krabben.  
zijn en er een afwisseling ontstaat van twee gedragssystemen: dit noem je **ambivalent gedrag**. Een voorbeeld is een dier dat op de grens van zijn territorium afwisselend aanvalt en vlucht. Soms ontstaat ook **omgericht gedrag**: vogels die in grond pikken in plaats van elkaar, iemand die met de vuist op tafel slaat in plaats van op degene waar hij kwaad op is.

# 2. Aangeboren of aangeleerd?

Gedrag is het resultaat van de vele invloeden, die op een organisme inwerken. Er is altijd sprake van een erfelijke basis, maar leerprocessen spelen meestal ook een rol.

Bekijk het volgende filmpje op youtube:

**Aangeboren of erfelijk?**

[http://www.youtube.com/watch?v=E\_aG1elN38A&feature=player\_embedded#at=70](http://www.youtube.com/watch?v=E_aG1elN38A&feature=player_embedded%23at=70)

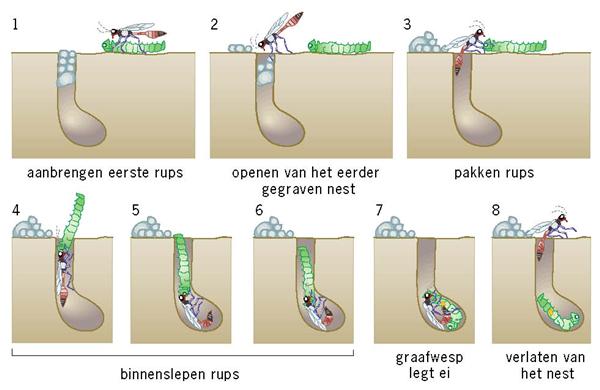
Veel gedrag berust op de erfelijke aanleg van het dier. Vooral bij 'lagere' dieren speelt erfelijk bepaald gedrag een grote rol. Maar ook bij 'hogere' dieren inclusief de mens komt erfelijk bepaald gedrag voor. Dit soort gedrag noem je **aangeboren gedrag**.

Reflexen  
Het allereenvoudigste aangeboren gedrag is de **reflex**, waarbij de impuls direct of bijna direct overspringt van een sensorische naar een motorische zenuw.   
Bij dieren met een heel eenvoudig zenuwstelsel bestaat een groot deel van hun reacties uit reflexen. Bij hogere dieren zorgen reflexen voor het handhaven van de lichaamshouding en voor de bescherming van het lichaam, zoals bijvoorbeeld het intrekken van ledematen bij pijnlijke aanraking. Reflexen zijn aangeboren en automatisch.

Instincten  
Aangeboren gedrag, dat iets ingewikkelder is dan een reflex, wordt ook wel **instinct** genoemd. Je hebt het dan over gedrag, dat vrij automatisch wordt uitgevoerd, en waar geen leerproces aan te pas komt. In natuurlijke omstandigheden zijn instinctieve handelingen meestal zeer doelmatig. Vaak zijn het stereotype reacties op bepaalde prikkels. Zo beschikt een dier over een aantal gedragingen, die, ook als ze voor het eerst worden uitgevoerd, al goed worden gedaan. Dit is vooral van belang voor dieren met een korte levensduur en zonder broedzorg. Die kunnen niets van hun ouders leren. Zo vertonen insecten vaak opvallend goed ontwikkelde instincten.

Voorbeelden:  
De graafwesp   
Een goed voorbeeld van instinctief gedrag is de graafwesp. De vrouwelijke graafwesp komt in de lente uit haar pop, die de winter onder de grond heeft doorgebracht. Zij moet in haar korte leven de juiste prooi vangen, deze verdoven en in een zelf gegraven holletje brengen, daarin ook haar ei afzetten en vervolgens nog enkele malen precies op tijd een verse prooi brengen voor de larve. Een zeer ingewikkeld gedragspatroon, dat ze van niemand kan leren (deze dieren leven maar een zomer lang) en waarin ze zich ook geen tijdverslindende experimenten kan veroorloven.   
De wolf  
Vergelijk de situatie van de graafwesp nu eens met een wolvenjong. Dit wordt volledig hulpeloos geboren. Het duurt wel twee jaar voordat een wolf geleerd heeft hoe hij zijn instinctieve neigingen (zoals het jachtinstinct) effectief kan gebruiken. Dit leren gebeurt door middel van nadoen en spelen. Niemand zal eraan twijfelen dat de ontwikkeling van allerlei gedragspatronen erfelijk bepaald moet zijn én het resultaat is van de overgeërfde mogelijkheden van het zenuwstelsel. Dat gedrag erfelijk is, blijkt ook uit het typische gedrag van bepaalde hondenrassen; men heeft die door de eeuwen heen vanuit dezelfde soort (de wolf) gefokt en steeds geselecteerd voor bepaald werk: zoals de jachthond, dashond, herdershond. Deze honden vertonen nog steeds de gedragskenmerken, die bij het werk van hun voorouders horen, ook al worden ze niet meer getraind voor de jacht of voor het hoeden.

**2.1. Graafwespen van Tinbergen**

Nico Tinbergen deed als eerste ethologisch onderzoek in de natuur. Hij observeerde dat graafwespen, nadat ze hun holletje gegraven hadden, wegvlogen en een tijdje later met een verlamde prooi terugkwamen en zonder aarzelen regelrecht op het holletje afvlogen.

|  |  |
| --- | --- |
|  | *Een graafwesp geeft haar jong een  voedselvoorraad mee in de vorm van een  verlamde prooi, hier een rups. Ze graaft  eerst haar hol, zoekt dan een prooi, verlamt  de prooi door een steek achter de kop en  brengt deze in het hol en legt er een ei bij.  Sommige soorten komen nog een paar  keer terug met een extra prooi* |

  Bekijk het volgende filmpje:

<http://www.youtube.com/watch?v=iFK1NaEaT9g&feature=player_embedded#at=28>

|  |  |
| --- | --- |
| 10voorBiologie | *Nadat de graafwesp uit het holletje is gekomen, vliegt ze een paar  keer rond, misschien om haar omgeving goed in zich op te nemen.  De graafwesp lijkt haar omgeving aan enkele opvallende  kenmerken te herkennen.  Om te onderzoeken of dat werkelijk het geval was, legde  Tinbergen een kring van dennenappels rond de ingang van het holletje. Nadat ze vertrokken was om op jacht te gaan, verplaatste  hij de kring dennenappels. Inderdaad vloog het dier toen  rechtstreeks op het middelpunt van de nieuwe kring af.* |

**2.2. Sleutelprikkels**

|  |
| --- |
| Aangeboren gedrag begint niet 'vanzelf', het dier moet in de juiste toestand zijn. Dat geldt bijvoorbeeld voor voortplantingsgedrag: alleen een dier met een hoog gehalte aan geslachtshormonen in zijn bloed, kan dit gedrag gaan vertonen. Bovendien moet er vaak een bepaald signaal uit de omgeving zijn: zo’n signaal noem je de **sleutelprikkel**. Slechts een deel van de prikkels, die een dier uit zijn omgeving opvangt, bepaalt zijn reactie. Een roodborstmannetje bijvoorbeeld wordt agressief door het zien van de rode borstveren van een rivaal in zijn territorium. Hoe de rest van de vogel eruit ziet is minder belangrijk. Dit kan worden aangetoond door een proef met een plukje rode borstveertjes, dat met een stukje ijzerdraad in het territorium van een mannelijke roodborst wordt aangebracht. De vogel valt het plukje veren even fel aan als wanneer het een ander roodborstmannetje geweest zou zijn. Zo'n prikkel (de rode kleur) lijkt een automatische reactie op gang te brengen. Het is de  sleutelprikkel. Beroemd is het klassieke onderzoek van Tinbergen (1951) betreffende de sleutelprikkels, waarop een stekelbaarsmannetje reageert:  Bekijk dit filmpje: <http://www.youtube.com/watch?v=4pQVNHN86Oo&NR=1>  http://www.10voorbiologie.nl/afbfczw/H9%20Gedragsbiologie/090204stekelbaarsjes.jpg |
| *Voortplantingsgedrag bij de driedoornige stekelbaars* |

Het stekelbaarsmannetje reageert niet zo zeer op het ander mannetje zelf, maar op zijn rode buik. Als je hiermee experimenteert, blijkt dat een 'vijandig' stekelbaarsje niet eens de vorm van een visje hoeft te hebben, als er maar een deel rood is. Hoe meer rood er aan een model te zien is, hoe agressiever het stekelbaarsmannetje zal aanvallen. De rode buik van een stekelbaarsmannetje kan dus met recht een sleutelprikkel worden genoemd. Sleutelprikkels spelen gewoonlijk een grote rol in situaties waarbij het van belang is, dat er altijd op de prikkel wordt gereageerd, en waarin een paar foutieve reacties niet zoveel uitmaken. Voor het mannetje van de stekelbaars is het zó belangrijk om alle andere mannetjes uit zijn territorium te houden, dat het een extreem hoge reactiebereidheid vertoont ten opzichte van de kleur rood. Bijna alle rode voorwerpen worden dan ook aangevallen. Een enkele keer zal het mannetje dus tijd en energie verspillen met het aanvallen van een rood bloemblaadje, dat toevallig in zijn territorium terecht is gekomen. Zo'n enkele foutieve reactie is van geringe betekenis in verhouding tot de voordelen, die een consequente agressie tegen de kleur rood oplevert. Extreme reactiebereidheid voor sleutelprikkels heeft duidelijk grote adaptieve waarde in het leven van vele dieren, vooral voor soorten die voornamelijk van overgeërfd gedrag afhankelijk zijn. Met ‘adaptieve waarde’ bedoelen we dat het de overlevingskans of het voortplantingssucces vergroot (adaptatie = aanpassing).   
  
Supersignalen   
Wanneer een sleutelprikkel wordt aangeboden, die sterker is dan normaal, heet dat een **supersignaal** of **superprikkel**. Het dier reageert daar nog sterker of feller op.

Bekijk het volgende filmpje: <http://www.youtube.com/watch?v=Th1SVdrubsY&feature=player_embedded>

Zo maakt de koekoek gebruik van een superprikkel. Voor vogels in het voorjaar is een ei in het nest de sleutelprikkel om te gaan broeden; een extra groot ei werkt als een supersignaal. De vrouwtjeskoekoek kiest het nest van een kleiner vogeltjes uit, gooit een deel van de eieren overboord en legt er zelf een groot ei voor in de plaats. De 'pleegouders' móeten nu wel fanatiek gaan broeden, het ei werkt als supersignaal. Het koekoeksjong werkt instinctief de rest van de eitjes uit het nest en spert telkens een grote hongerige bek open. Deze bek werkt ook weer als supersignaal: de pleegouders blijven voeren, ook als het jong al veel groter is dan zij zelf zijn!

|  |  |
| --- | --- |
| 10voorBiologie | *Het koekoeksjong werkt de eieren van zijn pleegouders uit het nest.* |
| 10voorBiologie | |  | | --- | | *Het koekoeksjong is al veel groter dan zijn pleegouder!* | |

# 2.3. Conditionering en gewenning

## leerprocessen 1

Ook al hebben alle dieren (ook de mens!) een repertoire van aangeboren gedrag, alle dieren, zelfs de meest eenvoudige, kunnen ook wat leren.  
**Leren** kun je definiëren als een gedragsverandering veroorzaakt door specifieke ervaringen. Het aangeboren gedrag bepaalt in grote trekken wat een dier kan leren, maar ook aangeboren gedrag kan soms door leerprocessen veranderen. Een dier is geen automaat. Leren kan op verschillende manieren gebeuren: door conditionering en door gewenning.

Conditioneren  
Reflexen blijken te kunnen veranderen door leerprocessen. In het klassieke onderzoek van Pavlov (rond 1900) bleek de speekselproductie van honden, die normaal gestimuleerd wordt door het ruiken of zien van voedsel, ook door heel andere prikkels te kunnen toenemen. Als er, vlak voordat het dier zijn voer kreeg, steeds een belletje werd geluid, bleek al gauw ook het horen van het belletje de speekselproductie op gang te brengen. Er was blijkbaar een nieuwe reflexboog ontstaan. De onder nieuwe omstandigheden (condities) verkregen reflex wordt een **geconditioneerde reflex** genoemd ofwel **klassiek conditioneren**.

|  |  |
| --- | --- |
| 10voorBiologie | Pavlov aan het werk |

Hij deed eigenlijk onderzoek over de spijsvertering. Hij had bij de hond buisjes aangebracht, waardoor het speeksel naar buiten liep en hij de hoeveelheid kon bepalen. Toevallig ontdekte hij dat de speekselproductie bij een hond al op gang kwam bij het horen van de geluiden van het klaarmaken van het voedsel. Daarna ging hij opzettelijk een bepaald geluid maken kort voor het voedsel kwam. Zo'n geconditioneerde reflex kan lang blijven bestaan, vooral als het beloond wordt, dus als er minstens af en toe ook voedsel komt na het belletje.   
In natuurlijke omstandigheden is dit soort leren erg nuttig om bijvoorbeeld de plaatsen en omstandigheden te leren kennen waar en wanneer voedsel te krijgen is. Dan is het vaak niet eenvoudig na te gaan of het om een conditionering gaat of om gewenning.

Bekijk het volgende filmpje: <http://www.youtube.com/watch?v=nnYN5v5VTAA&feature=player_embedded>

Gewenning  
Bij **gewenning** leert het dier uit **ervaring**, zonder dat er een nieuwe reflex bij ontstaat. Gewenning betekent ook vaak het **afleren** van gedrag: als een dier merkt dat een gevaarlijk signaal geen echt gevaar betekent, zal er niet meer op reageren; een kat reageert niet meer op een grote hond, als die achter tralies zit.

|  |  |
| --- | --- |
| 10voorBiologie | Een vogelverschrikker werkt na een tijdje niet meer  . |

# 2.4. Trial and error en operant conditioneren

## leerprocessen 2

Een dier kan van zijn ervaringen leren. De klassieke proef waarmee dit werd aangetoond, gebeurde met een kat in een kooi. Het dier wilde eruit, liep onrustig heen en weer in de kleine ruimte en wilde ontsnappen. Toen hij toevallig een hendeltje aanraakte, ging het deurtje open. De volgende dag wist hij het deurtje veel sneller open te krijgen, en na nog een paar keer deed het direct, vooral als er buiten een beloning op hem lag te wachten.

|  |
| --- |
| 10voorBiologie |
| De rat heeft geleerd om op het hefboompje te drukken (rechts boven) en wacht vervolgens op het verschijnen van het lekkere hapje (links onder), om dat daarna op te peuzelen (rechts onder) |

Het dier probeert van alles en leert, ook door zijn fouten. Dit soort leren wordt trial and error of operant conditioneren genoemd. Meestal wordt de term **operant conditioneren** gebruikt voor kunstmatige situaties, zoals in het onderzoek van Skinner.   
Het dier leert dan dat een bepaald gedrag leidt tot een beloning (voedsel) of een straf (een klein elektrisch schokje). Skinner (circa 1920) wist ratten, duiven en andere dieren allerlei trucjes bij te brengen. Zijn onderzoeksmethoden worden nog steeds gebruikt om bijvoorbeeld te onderzoeken of een duif het verschil kan zien tussen verschillende figuren of kleuren. Als hij bijvoorbeeld geleerd heeft dat een driehoek aanpikken een graankorrel oplevert en hij vervolgens de keuze krijgt tussen een vierkant, een rondje en een driehoek, en dan de driehoek kiest, kan hij kennelijk dat onderscheid maken.

In natuurlijke omstandigheden spreken we eerder van **‘trial and error’**. Zo leert een dier op deze manier wat eetbaar is en wat niet, waar het gevaarlijk is en waar niet. Kuikens leren het verschil tussen kleine steentjes en graankorrels: ze pikken eerst naar alles wat klein en rond is, en ontdekken al snel het verschil tussen eetbaar en niet eetbaar.  
Als een jonge vogel een wesp heeft opgepikt en een steek in zijn tong heeft opgelopen, blijft hij voortaan van alle geel-zwarte dieren af, ook al zijn het geen wespen.

Wat een dier kan leren, hangt weer af van zijn erfelijke aanleg: een rat kan heel goed de weg in een doolhof leren, maar een duif niet. De normale leefomgeving van een rat is een soort doolhof, een vogel leeft in de open ruimte.

Bekijk het volgende filmpje: <http://www.youtube.com/watch?v=VSSgNT7FIT8&feature=player_embedded>

# 2.5. Inprenting

## leerprocessen 3

Een heel aparte en sterk erfelijk bepaalde manier van leren is **inprenting,** vaak met de Engelse term 'imprinting' aangeduid, omdat dat beter weergeeft, wat er gebeurt. In het Nederlands kan inprenten ook 'het bewust uit je hoofd leren' betekenen. Imprinting gebeurt juist niet bewust en is gebonden aan een (meestal zeer vroege) levensfase. Wat er dan ingeprent is, wordt nooit meer vergeten. Dit proces werd ontdekt door Konrad Lorenz. Hij liet ganzeneieren in een broedmachine uitkomen en bracht de jonge gansjes vervolgens naar hun moeder om ze door haar op te laten voeden. De gansjes hadden geen enkele belangstelling voor moeder de gans, maar bleven voortdurend achter Lorenz aanlopen en aanzwemmen (zoals op de foto). Hij was gedwongen ze zelf op te voeden! Het bleek bij nader onderzoek dat gansjes het eerste dat ze zien bewegen nadat ze uit het ei gekomen zijn, als hun moeder beschouwen. Wat een dier leert door inprenting zal het nooit meer vergeten. Dat gebeurt uitsluitend tijdens de zogenoemde kritische periode, dat is de periode waarin ze voor die specifieke prikkels gevoelig zijn. Toen Lorenz aan uitgekomen gansjes de eerste twee dagen geen mogelijke moederfiguur liet zien, waren ze niet meer instaat een moederfiguur in te prenten.

|  |
| --- |
| 10voorBiologie |

Bekijk het volgende filmpje:<http://www.youtube.com/watch?v=Hkw55VoLwh4&feature=player_embedded>

|  |  |
| --- | --- |
| 10voorBiologie | Deze jonge spitsmuisjes hebben de geur van hun moeder ingeprent gekregen en volgen haar, waar ze ook gaat. |

Inprenting gebeurt vooral in de vroege jeugd, maar ook als dieren volwassen zijn. Zo leren dieren onder andere wie hun jongen zijn. Wanneer je bijvoorbeeld bij een zilvermeeuw een vreemd jong in het nest plaatst, binnen twee dagen nadat het uitgekomen is, wordt het geaccepteerd. Als het jong ouder is dan twee dagen, wordt het weggejaagd of gedood.

# 2.6. Aangeleerd of aangeboren?

## leerprocessen 4

Imitaties  
Bij dieren, die lang bij de ouders blijven en/of die in sociale groepen leven, leren de jongen veel door naar de anderen te kijken en ze te imiteren.  
Daardoor kunnen in een bepaalde groep tradities ontstaan. Dit is bijvoorbeeld gebeurd bij een apensoort in Japan, waar al jarenlang ethologisch onderzoek aan wordt gedaan. De apen leven op een eiland, waardoor de populatie geïsoleerd leeft en jaar in jaar uit op dezelfde plek blijft. Om ze goed te kunnen observeren legden onderzoekers zoete aardappels neer in de buurt van de schuilhut, vlak bij de zee. Een bepaald vrouwtje (Imo genoemd) kwam op het slimme idee om de aardappels eerst af te spoelen in het water, om zo geen zand binnen te krijgen. Dat beviel blijkbaar goed, want daarna deed ze het steeds. Al gauw namen haar eigen kinderen dit gedrag over, daarna deden andere jonge dieren het ook. Toen volgden de oudere vrouwtjes. De oudere mannetjes namen de gewoonte niet over, maar toen die generatie uitgestorven was, werd het afspoelen van de aardappelen een gedragskenmerk van de hele groep.

Terreinkennis  
Veel dieren kennen hun omgeving uitstekend. Als ze in een nieuwe omgeving worden geplaatst zullen ze de eerste tijd druk bezig zijn, om deze goed te leren kennen.  
Bijen die op weg naar een voedselbron gevangen worden en losgelaten op een plek waar ze noch hun woonplaats noch de voedselbron kunnen zien, vliegen direct in de juiste richting naar het voedsel.

Aangeleerd of aangeboren?  
Het is niet gemakkelijk aan te geven, welk deel van natuurlijk gedrag aangeleerd is en welk deel aangeboren. Men heeft het wel vergeleken met de vraag wel aandeel van de cake door het kookboek en welk deel door de inhoud van de keukenkast wordt geleverd. Zowel het recept als de bestanddelen zijn onmisbaar voor een smakelijke cake.  
Zo zijn ook zowel de erfelijke aanleg (en daarmee structuur en mogelijkheden van de hersenen) als de ervaringen die het dier opdoet, dus de leerprocessen, noodzakelijk om een functioneel gedrag te ontwikkelen.  
Een van de voordelen van leren boven instinct is het feit dat leren meer mogelijkheden biedt om het gedrag te wijzigen als veranderende omstandigheden dit nodig maken.

|  |  |
| --- | --- |
| 10voorBiologen | Bijen |

# 3. Intelligent gedrag

Niet elk gedrag is terug te voeren op aangeboren of geleerd gedrag, soms lijkt een dier bepaald gedrag ter plaatse te bedenken, doordat hij de situatie doorziet. Toch is het vaak niet duidelijk voor de onderzoekers of er sprake is van echt intelligentie (inzicht) of van een toevallige ontdekking.

Bekijk de volgende film:<http://www.youtube.com/watch?v=w8izEMs7eyo&feature=player_embedded>

Waarom ging het aapje Imo (uit paragraaf 6.2) bijvoorbeeld de aardappels afspoelen? Dat er mogelijk echt sprake was van inzicht bleek uit een volgend onderzoek. Toen de onderzoekers geen aardappels gaven, maar graan strooiden, pakte dezelfde Imo een handvol graan met zand en gooide dit in zee. Het zand zonk en ze kon de graankorrels schoon uit het water scheppen. Ook deze gewoonte is inmiddels door de hele groep overgenomen, en de volgorde van overnemen was dezelfde als bij de aardappels: eerst de eigen jongen, daarna de volwassen wijfjes en de oude mannen vonden het niet zo nodig...  
  
Er is veel onderzoek gedaan naar mogelijke intelligentie of bewustzijn bij dieren. Vooral kraaiachtige vogels zoals raven blijken intelligent, volgens onderzoekers vergelijkbaar met mensapen. Zo dacht men dat mensen de enige wezens zijn, die zich kunnen indenken wat een ander denkt of voelt (dit noemt men **‘Theory of Mind’** (ToM); een kind ontwikkelt dit in zijn kleutertijd). Raven verstoppen vaak een deel van hun voedsel voor later. Als ze bij dat verstoppen gezien zijn door een ander (of door een onderzoeker) zullen ze dat hapje – als die ander niet kijkt – snel ergens anders verstoppen. Een vogel die zelf graag ‘steelt als de raven’, weet goed dat een ander loert op zijn voorraadje.  
  
Raven  
Een raaf die een stukje vlees aan een touwtje onder zijn stok had hangen, hoefde maar even na te denken, en begon aan het touwtje te trekken en telkens een lus met zijn poot vast te zetten, tot hij het hapje beet had. Toen de onderzoeker hem vervolgens wegjoeg, liet hij het direct los, want hij wist dat het hapje daar toch bleef hangen – behalve toen het touwtje alvast losgemaakt was, toen hield hij het wel in zijn poot. Uit dit soort voorbeelden blijkt dat zo’n vogel de situatie echt doorziet.  
  
Bavianen  
Er zijn veel voorbeelden van dieren die intelligent gedrag vertonen. Zo zijn bavianen in Afrika al tientallen jaren onderwerp van ethologisch onderzoek. Zo’n troep bestaat uit 80 tot 100 dieren, verdeeld over 6 tot 8 families van vrouwtjes en jongen. Tussen de families en binnen de families heerst een strenge rangorde. Jong volwassen mannetjes verlaten de troep en proberen later in een andere troep binnen te dringen. Onder de mannetjes heerst een afzonderlijke rangorde, die regelmatig wisselt door gevechten. Uit onderzoek blijkt dat elk dier op elk moment precies weet welke plaats elk dier in de verschillende rangordes inneemt. Ze weten welk gedrag ze van wie kunnen verwachten (vlooien of niet vlooien bijvoorbeeld). Tegelijkertijd lijken ze op andere momenten helemaal geen ToM te bezitten. Een vrouwtje kan met een jong aan haar buik door het water waden, zonder zich te realiseren dat haar kind zo geen lucht krijgt – soms verdrinkt een jong op die manier.

**4. Sociaal gedrag**

Verreweg de meeste dieren leven alleen (**solitair**) en hebben alleen contact met soortgenoten in verband met de voortplanting: de paring en eventueel de zorg voor de jongen.  
Toch kennen wij vooral de soorten, die in groepen (**sociaal**) leven, zij vallen immers meer op. Denk maar aan de grote kuddes hoefdieren in de Oostafrikaanse savannen, die zo vaak in natuurfilms optreden.   
Solitair levende dieren zie je meestal niet, die kijken wel uit, en dat moeten ze ook...  
Het leven in groepen lijkt grote voordelen te bieden; wij mensen doen het tenslotte ook en wij zijn bepaald niet de domste onder de dieren.  
Toch zitten er ook nadelen aan:

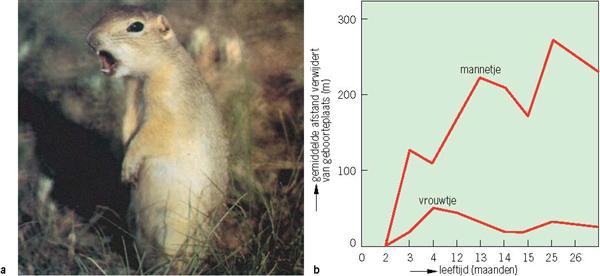
* je moet het aanwezige voedsel delen met je groepsgenoten;
* er is een grotere kans op het oplopen van een besmettelijke ziekte of parasieten;
* je moet er maar op vertrouwen, dat je groepsgenoten je niet bedriegen (bijvoorbeeld hun eieren in jouw nest leggen of de eieren uit jouw nest opeten of paren met jouw partner).

Er zijn ook grote voordelen aan de sociale levenswijze:

* je kunt samen beter je jongen beschermen;
* een predator (roofdier) wordt eerder opgemerkt en kan door een groep beter verjaagd worden, dan door een individu;
* voor sommige soorten voedsel moet je ook kunnen samenwerken (een grote prooi bijvoorbeeld).

Sociaal levende dieren kennen diverse soorten groepen:  
1. **Anonieme groepen**: zoals pissebedden onder een steen, scholen vissen, zwermen muggen of trekvogels. Ze zoeken alleen elkaars gezelschap, doordat ze dezelfde plekken opzoeken en omdat het veiliger is. Er zit verder geen structuur in zo'n groep. Ze kennen elkaar ook niet;  
2. **Hiërarchische groepen** en **familiegroepen**: kuddes paarden, roedels wolven en troepen ganzen bestaan uit dieren die elkaar wel kennen en waarvan vaak een de leid(st)er is. Vaak is de leider de sterkste, dan wordt er op gezette tijden gevochten om het leiderschap (bij wilde paarden), soms is de leider het oudste en meest ervaren wijfje (bij olifanten) van de groep. Binnen zo'n sociale groep kennen de dieren vaak precies hun plaats in de rangorde (of ‘pikorde', zo genoemd omdat het voor het eerst beschreven is bij kippen, waar de hoogste in rang iedereen mag pikken en de laagste dus door iedereen gepikt wordt). Doordat de dieren hun plaats kennen, hoeven ze niet iedere keer te vechten om voedsel, ze weten dat ze op hun tijd aan de beurt komen. De hogere in rang weet ook, dat hij wat over moet laten voor wie na hem komt. Sommige familiegroepen (zoals wolven), bestaan uit een dominant paartje en hun onvolwassen jongen, soms uit meerdere families.  
3. En de meest sociale dieren zijn de **sociale insecten**

# 4.1. Altruïsme

Sociale insecten vertonen **altruïstisch gedrag**: ze offeren zich op voor soortgenoten.  
W.D Hamilton was in de jaren '60 van de vorige eeuw de eerste die inzag dat dit gedrag wel opofferend lijkt, maar in werkelijkheid de fitness van het dier vergroot. Na veel onderzoek naar sociaal gedrag bij dieren heeft men ontdekt dat veel diersoorten (dus niet alleen sociale insecten) altruïstisch gedrag vertonen.  
  
  
a: de grondeekhoorn waarschuwtb: vrouwtjes blijven wonen vlakbij de plek waar ze geboren zijn; mannetjes trekken weg  
De op wacht staande grondeekhoorn (die op de Amerikaanse prairies in holen leeft) geeft bij het naderen van een roofdier een luide kreet. Hierdoor waarschuwt zij de anderen, maar valt zij zelf des te meer op. Haar eigen overlevingskansen zouden groter zijn als ze direct stilletjes in haar hol zou kruipen. Maar de leden van de groep zijn familie van elkaar, en door de anderen te waarschuwen, worden meer van de genen van het waarschuwende dier gespaard dan als zijn alleen zichzelf zou redden.   
Dat dit gedrag zo werkt blijkt uit het feit, dat het vooral de vrouwtjes zijn die waarschuwen. Verwante vrouwtjes wonen in elkaars buurt, jonge mannetjes vertrekken, en vestigen zich daarna verder weg. De mannetjes hebben dus weinig of geen eigen genen in de buurt. Naarmate het mannetje langer op een plek woont, gaat hij ook vaker waarschuwen: nu heeft hij ook belang bij het beschermen van zijn buurtgenoten, want een deel daarvan draagt zijn genen.   
Uit veel onderzoek is gebleken dat veel schijnbaar altruïstisch gedrag bijdraagt aan de fitness van het dier: wie zich opoffert voor meer dan twee broertjes of zusjes, of acht neefjes of nichtjes heeft zijn genen even succesvol doorgegeven als via de eigen kinderen.

**5. De sociale insecten**

De meest extreme vorm van samen-leven vind je bij wespen, bijen, hommels, mieren en termieten. Deze dieren kennen zulke hechte samenlevingsvormen, dat de individuele dieren niet zelfstandig kunnen leven. Men noemt zo'n volk daarom wel eens een **superorganisme**. De individuen zijn even afhankelijk van het grote geheel als de cellen in een organisme. De taakverdeling binnen het volk is in zekere zin ook te vergelijken met de taakverdeling binnen een organisme.  
Bij deze dieren heeft een groot deel van de individuen het vermogen zich voort te planten verloren. De werksters in een bijenvolk bijvoorbeeld zijn onvruchtbare vrouwtjes. Soms offeren ze zich letterlijk op bij gevaar: een bij die gestoken heeft, verliest haar angel met gifklier en ze overleeft dat niet. Binnen de volken heerst een strakke **taakverdeling** en een intensieve **communicatie**.  
Er bestaan vele duizenden soorten mieren, wespen, termieten en bijen, die allerlei verschillende sociale systemen hebben.  
Algemene kenmerken van de volken van sociale insecten:

* meerdere dieren zorgen samen voor het nageslacht;
* er is een taakverdeling, waarbij slechts een of enkele dieren in een groep nakomelingen voortbrengen en de andere, onvruchtbare, dieren de verzorging op zich nemen;
* er zijn minstens twee generaties in het nest aanwezig, zodat nakomelingen hun ouders kunnen helpen bij het werk.

Fitness  
Dit systeem is alleen maar te begrijpen aan de hand van het begrip **fitness**. De dieren die zelf geen nakomelingen kunnen hebben werken toch mee aan hun fitness, doordat ze al hun energie steken in de verzorging van hun broertjes en zusjes. Eigen kinderen krijgen 50% van je genen. Een dier dat er veel energie in steekt om te zorgen dat er twee volwassen nakomelingen komen, die zich ook weer voortplanten, heeft dus gemiddeld 100% van zijn genen doorgegeven. Broers en zussen hebben gemiddeld 50% van de genen gemeenschappelijk. Het zorgen voor een broer of zus levert dus evenveel fitness op als het zorgen voor een eigen kind.  
Bij bijen ontstaan de darren (mannelijke bijen) uit onbevruchte eieren en de vrouwtjes (koningin en werksters) uit bevruchte eieren. De werksters hebben dus 75% van hun genen gemeenschappelijk. Als ze meewerken aan het verzorgen van andere vrouwelijke dieren, is hun fitness dus zelfs groter dan wanneer ze eigen jongen zouden verzorgen.

# 5.1. Wespen

De graafwesp, waar Tinbergen [onderzoek](http://www.10voorbiologie.nl/index.php?cat=9&id=411&par=421&sub=422) naar deed, is een solitaire wespensoort.  
De wesp, die het ons in de nazomer wel eens lastig maakt, begint in het voorjaar ook solitair, met het leggen van een paar eieren in een holletje - in een oud muizenhol, of in de spouw van een huis bijvoorbeeld - en het halen van voedsel voor de larven. Dit eerste vrouwtje, dat al in het vorige najaar geboren is en gepaard heeft, blijft in het nest, zodra er een paar dochters zijn. De wespen, die uit de eieren komen, zijn onvruchtbare vrouwtjes.  
De nieuwe vrouwtjes blijven in het nest wonen, bouwen dit verder uit, halen voedsel - vooral rupsen en ander dierlijk voedsel - en verzorgen het nieuwe kroost, tot het nest bij sommige soorten enorme afmetingen heeft.   
Het eerste vrouwtje blijft al die tijd eieren leggen. Als de laatste larven verpopt zijn, is er voor de werksters geen werk meer, ze stoppen met het halen van dierlijk voedsel. Ze beginnen te snoepen van zoetigheid zoals overrijp fruit. Nu komen ze ook graag op ons glas limonade af.  
Deze hinderlijke ‘limonadewespen’ hebben wel de hele zomer hard gewerkt om je tuin vrij van rupsen en bladluizen te houden. In de nazomer komen er uit de laatste eieren enkele vruchtbare wijfjes en mannetjes. Deze hoeven niet te werken. Na verloop van tijd verlaten de vruchtbare dieren het nest en paren, waarna de mannetjes doodgaan. Met de eerste nachtvorst gaan de werksters ook dood. Alleen de bevruchte wijfjes overwinteren en kunnen het volgend voorjaar een nieuw volk stichten. Zo'n wespenvolk bestaat dus maar één zomer.

**5.2. Hommels en bijen**

Bij **hommels**, die vooral in de gematigde klimaatzones voorkomen, gaat het ongeveer hetzelfde toe als bij wespenvolken. Verschillen zijn dat hommelnesten nooit zo groot worden en dat hommels echte voedselvoorraden aanleggen voor slechte tijden. Maar ook hommelvolken leven maar één zomer. Je kunt al vroeg in het voorjaar grote dikke hommels zien rondvliegen. Dat zijn altijd bevruchte vrouwtjes, die weldra een nieuw volkje zullen stichten.

Er zijn soorten **wilde bijen**, die solitair leven en andere die in kleine groepjes leven. Hun systeem lijkt ook vaak veel op dat van de wespen en hommels: een volk bestaat slechts een zomer en alleen de bevruchte vrouwtjes overwinteren.

De **honingbij** is een goed voorbeeld van de echte sociale bijen, die volken vormen die jarenlang kunnen blijven bestaan. Bij de honingbij bevat elk volk een vruchtbaar vrouwtje, de 'koningin', die enkele jaren kan leven. De werksters zijn onvruchtbare vrouwtjes, die hooguit enkele maanden leven. De mannetjes, de darren, leven nog korter. Tijdens de zomer worden, als het volk te groot dreigt te worden een paar 'moerdoppen' gevormd; dit zijn extra grote cellen, en de larven daarin krijgen een veel rijker voedsel dan de andere 'gewone' larven. In de moerdoppen ontstaan jonge koninginnen, die kort na hun ontpopping uitvliegen. Ook de darren vliegen dan uit. Hoog in de lucht paren ze. Tijdens een paring ontvangt elke toekomstige koningin een grote hoeveelheid sperma, waarmee ze de komende drie ë¡ vier jaar honderdduizenden eicellen kan bevruchten.

Wanneer er een jonge, bevruchte koningin terugkeert naar het nest, vertrekt de oude koningin meestal met een groot aantal werksters (het 'zwermen'), zodat de jonge koningin het bestaande volk overneemt. Deze zwerm zoekt een nieuw onderkomen. Als dat niet gebeurt volgt een gevecht tussen de koninginnen en wordt de verliezer (meestal de oude koningin) gedood.  
Twee factoren maken de ingewikkelde sociale organisatie mogelijk:

* arbeidsverdeling en
* communicatie (zie ook [paragraaf 5.3](http://www.10voorbiologie.nl/index.php?cat=9&id=411&par=435&sub=439))

**Arbeidsverdeling bij een bijenvolk**  
Koninginnen en werkbijen zijn beide van het vrouwelijk geslacht, maar doordat de ovaria (eierstokken) van de werkbij zich gewoonlijk niet ontwikkelen, is ze onvruchtbaar.  
Werkbijen hebben een angel. De angel is in feite een vervormde legboor. Werkbijen bezitten kaken om wascellen te bouwen en ze hebben stijve haren aan de achterpoten die stuifmeelkorfjes vormen, waarin ze stuifmeel naar huis kunnen meenemen.   
Koninginnen missen deze aanpassingen, maar zij hebben een achterlijf dat volledig gespecialiseerd is voor het maken en leggen van eieren.  
De taak van een werkbij wordt grotendeels door haar leeftijd bepaald. De volgorde van haar activiteiten wordt bepaald door ingrijpende lichamelijke veranderingen:  
- eerst helpt ze bij het schoonhouden van de kast;  
- als een werkbij 5 of 6 dagen oud is, ontwikkelen zich in haar kop een aantal voedingsklieren;  
- dan begint ze met haar tweede taak: larven voeden;  
- als haar taak als voedster eindigt, beginnen zich in haar achterlijf wasklieren te ontwikkelen;  
- als de werkbij 12 dagen oud is begint zij raten te bouwen en te herstellen;  
- weer een week later zijn deze wasklieren versleten en wordt ze tot haar dood vliegbij of fourageerster.  
De mannetjes (darren) worden geboren uit een onbevrucht eitje en hebben maar één taak, namelijk een jonge koningin zoeken en bevruchten. Ze zijn uitgerust met een geslachtsorgaan, en enorme ogen waarmee ze een koningin kunnen zoeken.

**5.3. Communicatie bij bijen**

Het onderzoek van Von Frisch  
De communicatie tussen bijen gebeurt vooral door geurstoffen. Maar wanneer een bij een goede voedselbron heeft gevonden, vertelt ze dat aan de anderen door een ‘dans' waarmee ze heel precies kan aangeven waar het voedsel te vinden is. Von Frisch heeft twintig jaar lang elke zomer bijen geobserveerd en onderzocht, tot hij de ‘bijentaal' perfect kende en aan de hand van de dans van een bij de voedselbron even gemakkelijk kon vinden als de bijen zelf.

Bekijk het volgende filmpje:

<http://www.youtube.com/watch?v=qKC8dtdxa-8&feature=player_embedded>

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| 10voorBiologie |  | *1: De* ***rondedans****: die wordt uitgevoerd als de voedingsbron  minder dan 50 meter van de kast verwijderd is door de bij,  die hem gevonden heeft (het bovenste dier): een  cirkelvormige dans, de andere bijen volgen de beweging  en nemen de geur waar, waarna ze op weg gaan.*      *2 en 3: De* ***kwispeldans****: als de voedingsbron verder weg  is wordt de ‘kwispeldans ‘ uitgevoerd: een 8-vormigen  beweging waarbij het dier op de dwarsarm kwispelt met  haar achterlijf. De hoek van die dwarsarm met de verticaal  is gelijk aan de hoek tussen de richting van de zon en die  van de voedselbron. Het aantal kwispels geeft de afstand aan.* |

**5.4. Mieren en termieten**

**Mieren** zijn in aantal de meest dominante groep van de sociale insecten. Ze komen overal ter wereld in grote aantallen voor. Men schat dat er minstens een miljoen maal een miljard mieren op aarde rondlopen. Het zijn rovers en opruimers, die vooral leven in en op bodems, waar veel organisch materiaal voorhanden is.  
Er is een grote variatie in organisatie van de mierenvolken; bij sommige soorten zijn er meerdere koninginnen, soms zijn er meerdere typen werksters, bijvoorbeeld een zwaarbewapend type dat dienst doet als soldaat. Bij andere leggen de onvruchtbare werksters 'voedeieren' waaruit geen jong kan komen, maar die dienen als voedsel voor de koningin en de larven.

|  |  |
| --- | --- |
| 10voorBiologie | *Een termietennest in Australië.  De constructie werkt als een  schoorsteen; koele lucht wordt  aangezogen van uit het onder- grondse deel.* |

**Termieten** zijn tropische insecten die leven van plantaardig materiaal. Ze bouwen enorme nesten, soms meters hoog, waarin ze de temperatuur en vochtigheid constant kunnen houden, en waarin sommige soorten hun eigen voedsel kweken (schimmels). Termieten zijn geen familie van de mieren of de bijen, ze zijn verwant met kakkerlakken. Hoewel hun sociale systeem veel overeenkomst vertoont met dat van de mieren en bijen, moet het dus afzonderlijk geëvolueerd zijn. Dit is een voorbeeld van convergente evolutie. De onvruchtbare vormen zijn bij termieten niet alleen werksters maar ook soldaten, dieren met enorme kaken, die alleen voor de verdediging van het volk dienen.

# 6. Zorgen voor nagekomelingen

Ook de meest solitaire dieren moeten op zoek naar soortgenoten voor de voortplanting. Het is belangrijk om een partner te hebben die sterk en gezond is; de kans dat je kinderen gezond opgroeien is dan zo groot mogelijk. Dieren besteden dus heel veel van hun energie aan gedrag dat met de voortplanting te maken heeft. Bij sociaal levende soorten bepaalt de rangorde binnen de groep vaak wie er met wie paart, bij solitaire soorten is de partnerkeuze lastiger.

**6.1. Baltsen: de beste partner**

Dieren paren niet zomaar met elke soortgenoot van het andere geslacht die ze tegenkomen. Vaak gaat er aan de paring een ingewikkeld gedrag vooraf; dat is de **balts**.  
Het baltsen heeft twee functies.

* Het moet de bereidheid van de dieren om te paren vergroten. Dieren houden er niet van aangeraakt te worden, en ze moeten er bovendien zeker van zijn dat de ander tot dezelfde soort behoort. Bij veel dieren gaat er dan ook in ingewikkeld ritueel vooraf aan de paring. Dit zijn vaak geritualiseerde vormen van **overspronggedrag** of **ambivalent gedrag**. Alleen als de juiste reeks bewegingen wordt uitgevoerd, kan de paring plaats vinden. Bij nauw verwante soorten wordt op deze manier vermenging voorkomen.
* Baltsen geeft de dieren de kans om de beste partner te kiezen. Hierbij is het meestal zo dat de man zich van zijn beste kant moet laten zien, in de hoop door de vrouw verkozen te worden. Mannetjes hebben vaak indrukwekkende versierselen zoals geweien of fraaie veren, waaraan het vrouwtje kan zien dat ze goed gezond zijn.

Vrouwelijke dieren investeren veel in hun nageslacht: voedingsstoffen in de eieren, zwangerschap en soms langdurige broedzorg. Bovendien kunnen ze tijdens hun leven een beperkt aantal nakomelingen voortbrengen. Om haar 'fitness' zo groot mogelijk te maken moet ze dus goed kijken wie de vader van hun kroost mag zijn. Hoe gezonder de vader des te groter zijn de overlevingskansen, dus de fitness.  
Een mannelijk dier kan miljoenen zaadcellen produceren, maar investeert minder in het nageslacht en heeft meestal niet zoveel invloed op de overlevingskansen van zijn kroost. Hij heeft er dus belang bij om zoveel mogelijk vrouwtjes te bevruchten om zijn 'fitness' te bevorderen.  
Dus: mannen moeten zich uitsloven, omdat vrouwen kieskeurig zijn...  
  
Solitaire dieren moeten op zoek naar soortgenoten voor de voortplanting. Het is belangrijk om een partner te hebben die sterk en gezond is; de kans dat je kinderen dan gezond opgroeien is dan zo groot mogelijk.

**6.2. Welke man is het best?**

Het probleem van de vrouwelijke dieren is, dat ze haar beperkte aantal jongen tot zo gezond mogelijk nageslacht moeten laten uitgroeien. Ze heeft dus belang bij een superieure partner. Hoe kan ze de kwaliteit van de man beoordelen?  
Daar zijn verschillende mogelijkheden voor.

* Geschenken; sommige soorten kennen bruidsgiften: het mannetje biedt een prooi aan en paart terwijl mevrouw de prooi verorbert. Als de prooi te klein is, is ze vertrokken voordat hij klaar is. Dit komt bij diverse insecten voor. Maar ook andere dieren geven geschenkjes. Spreeuwen bieden het vrouwtje vaak een bloem aan of een takje met bladeren; visarenden een vis.
* Territorium afbakenen; vaak beheert het mannetje een territorium en kiest het vrouwtje bij voorkeur de bezitter van een groot territorium. Omdat het territorium vaak het gebied rond het nest is waar het voedsel vandaan moet komen, is een groot territorium een garantie voor voldoende voedsel.
* Grootte van de man; bij veel soorten zoals vlinders, vogels, amfibieën en vissen, geven vrouwtjes de voorkeur aan de grootste mannen of voor degene, die het hardste zingt of kwaakt; dat geeft natuurlijk een zekere indicatie van gezondheid.
* Bizarre uitwassen; pauwen en zwaarddragers (vissen) met hun overdreven staarten worden door hun vrouwtjes bij voorkeur gekozen als de staart zo groot mogelijk is. Men heeft bij vogels en vissen met lange staarten de lengte verdubbeld door er een stuk aan te plakken. De vrouwtjes kozen de mannen met de extra lange staart. De geweien bij herten en de enorme staart van de pauwhaan moeten de vrouwtjes laten zien hoe sterk de drager is.

De prieelvogel  
Een soort waar het showgedrag van de man en de kieskeurigheid van de vrouw tot in een extreme vorm is uitgegroeid, is de Indonesische [prieelvogel](http://www.natuurinformatie.nl/nnm.dossiers/natuurdatabase.nl/i002735.html). De fraaie mannetjes bouwen een prieel en versieren dat met allerlei voorwerpjes, meestal in een bepaalde kleur. Als er een vrouwtje komt kijken, barst het mannetje uit in uitbundig gezang, waarin ook allerlei omgevingsgeluiden worden nagebootst. Het vrouwtje bestudeert de show en gaat vervolgens meestal verderop ook eens kijken. Pas na een reeks bezoeken aan meerdere mannetjes maakt ze haar keuze, kruipt in het prieel van de uitverkorene en staat hem toe te paren. Vervolgens gaat ze een nest bouwen, broeden en de jongen verzorgen. De vader bemoeit zich daar niet mee. Hij gaat gewoon door met zijn show om te proberen nog meer vrouwtjes te strikken. De meest succesvolle man, die men heeft waargenomen, paarde met 33 vrouwtjes. Er zijn echter ook heel wat mannetjes die er nooit in slagen een vrouwtje te versieren.

# 6.3. Broedzorg

Bij warmbloedige dieren wordt het kroost altijd beschermd en verzorgd, omdat een klein jong zich nog niet warm kan houden. Bij andere diergroepen komt **broedzorg** ook wel voor, maar minder algemeen.  
Bij dieren als vissen of insecten beperkt de zorg zich vaak tot het uitzoeken van een veilige plek waar de eieren worden afgezet. De driedoornige stekelbaarzen en wespen, die heel goed voor hun jongen zorgen, zijn dus uitzonderingen.  
Vogels en zoogdieren zorgen altijd voor hun jongen, soms beide ouders, soms alleen de moeder, zelden alleen de vader.  
  
Hoe weet je dat je nageslacht écht van jou is?  
Solitaire dieren gaan er van uit dat hun jongen in het eigen nest de eigen jongen zijn. Bij veel vogelsoorten kan men dan ook een vreemd jong in het nest zetten, waarna dat jong even goed verzorgd wordt als de eigen jongen, zelfs als het niet op de eigen jongen lijkt. (De koekoek maakt hier graag gebruik van!).  
Bij soorten, die in groepen leven, is het niet zo zeker dat een jong binnen het territorium het eigen jong is. Daar herkennen ouders en kinderen elkaar heel snel. Bij pinguïns en andere vogels, die in kolonies broeden, leren ze elkaars stem al, als het jong nog in het ei zit. Bij meeuwen herkennen ouders hun kuiken aan het vlekkenpatroon door inprenting gedurende de eerste twee dagen.  
  
Rolverdeling  
Bij vogels, waarvan de beide geslachten er hetzelfde uitzien, zorgen beide ouders ook samen voor het kroost. Daar komt ook vaak levenslange trouw bij voor, zoals bij kraaien, eksters en zwanen. Als het mannetje fel gekleurd is en het vrouwtje een schutkleur heeft, zoals bij eenden, kun je ervan op aan dat de vader zich niet met zijn nageslacht bemoeit. Er bestaan ook soorten, waar het vrouwtje opvallend gekleurd is en het mannetje bruin. Daar broedt inderdaad de man de eieren uit en bemoeit de vrouw zich na het leggen van de eieren nergens mee (franjestaart).

# 7. En de mens...

Mensen vormen een unieke soort in de dierenwereld (maar geldt dat eigenlijk niet voor elke soort?). Net als ons lichaam heeft ook ons brein en dus ons gedrag zich in de loop van de evolutie ontwikkeld. Ook al hebben wij een erfelijke basis voor ons gedrag, bij ons speelt het aangeleerde deel ook een erg grote rol.   
Toen Wilson in 1975 zijn boek "Sociobiologie, de nieuwe synthese" publiceerde, waarin hij ook een hoofdstuk wijdde aan het feit dat ook menselijk gedrag zich in de evolutie heeft ontwikkeld, stak er een storm van verontwaardiging op, die nog steeds niet helemaal geluwd is.   
Toch valt niet te ontkennen dat heel veel menselijk gedrag ook alleen maar te verklaren is, door te kijken naar de manier van leven van onze verre voorouders.

# 7.1. Taal en lichaamstaal

De **menselijke taal** is uniek, geen enkele andere diersoort heeft zo'n hoog ontwikkeld communicatiesysteem, hoewel veel dieren wel eenvoudigere 'taalvormen' kennen. De enorme variatiemogelijkheden die wij in onze taal bezitten is misschien wel de basis van de menselijke beschaving.  
De eerder genoemde ‘Theory of Mind’ ligt waarschijnlijk aan de basis van ons taal vermogen. Zoals we gezien hebben (zie [paragraaf 3](http://www.10voorbiologie.nl/index.php?cat=9&id=411&par=433)) komt ToM in een simpele vorm wel voor bij dieren, maar bij mensen is het de basis van ons samenleven. Kinderen die geboren worden zonder – of met een zwakke ToM zijn autistisch en kunnen zich niet goed inpassen in de maatschappij. Het goed kunnen leren van een taal is bij de mens aangeboren. Zelfs kinderen, die minder begaafd zijn, leren in het algemeen hun moedertaal goed gebruiken, terwijl ze de grootste moeite hebben met eenvoudige sommetjes, die toch veel simpeler zijn. Ook dove kinderen, die nooit taal horen, blijken onderling een gebarentaal te kunnen ontwikkelen, waarin dezelfde basisregels gelden als in een gesproken taal. Ze leren deze ook in dezelfde volgorde. Je leert dus een taal, maar het feit, dat je die kunt leren, is erfelijk bepaald.

**Lichaamstaal** en **mimiek** zijn over de hele wereld hetzelfde en worden door iedereen begrepen. De indruk die je van iemand krijgt wordt vaak veel meer bepaald door diens houding en 'lichaamstaal', dan door wat hij/zij precies zegt met woorden. Deze **non-verbale communicatie** (praten zonder woorden) is goed te vergelijken met de manier waarop dieren met elkaar communiceren. Blindgeboren mensen maken dezelfde gebaren als zienden, wat ook wijst op aangeboren gedrag.

# 7.2. Sleutelprikkels, oversprong- en omgericht gedrag

**Sleutelprikkels** spelen ook bij de mens een grote rol. Bekend is het 'kindjes-schema' van Konrad Lorenz: vormen die lijken op een babyhoofdje - bijvoorbeeld in stripfiguren en bij huisdieren - werken vertederend.  
En wanneer deze overdreven worden, werken ze ook voor ons als **supersignalen** ofwel **supernormale prikkels**.  
Modetekeningen overdrijven de vrouwelijke vormen en verlengen de benen van de modellen; militaire uniformen hebben epauletten om de brede schouders te benadrukken; allemaal sleutelprikkels en vaak supersignalen voor mensen!

**Overspronggedrag** kennen we ook goed bij mensen: iemand die in verlegenheid is gebracht, gaat achter zijn oor krabben, of krabbels op papier maken of iets dergelijks.   
Wie kwaad is maar zijn tegenstander niet kan aanvallen, ‘reageert’ zich ‘af’, door op de tafel te slaan, of uit te vallen tegen de hond: **omgericht gedrag**.

# 7.3. Rangorde en rolpatronen

Rangorde  
In de mensenmaatschappij speelt **rangorde** vaak een grote rol. Dat dit een instinctief gedrag is, blijkt uit de spontaneïteit waarmee een rangorde ontstaat en gehandhaafd blijft.  
In menselijke groepen ontstaat altijd vanzelf een ordening. In een nieuw gevormde schoolklas is al heel snel (onbewust) iemand de leider (het kind met wie iedereen wel vriendjes wil zijn) en vaak is er ook al gauw een 'underdog' (het kind dat het laatst gekozen wordt bij sport, en soms zelfs gepest wordt).  
Heel veel menselijk gedrag heeft hier mee te maken: door onze kleding geven we aan in welke 'rang' van de maatschappij we horen, of zouden willen horen. We beoordelen anderen dan ook vaak op grond van hun uiterlijk: iemand is een 'echte heer - of dame', en wordt dan met meer respect bejegend dan wanneer hij eruit ziet als een 'gewoon' mens.   
Net als bij de mensapen krijgen vrouwen de sociale rang van hun man, en zoeken daarom graag iemand die 'hoger' is, zodat hun kinderen betere kansen krijgen (in sprookjes is 'trouwen met de prins' de hoogste beloning voor een meisje!). Nu vrouwen vaak een eigen carrië¨re hebben, speelt dat misschien minder, maar voelen mensen het nog steeds zo aan.

Rolpatronen  
Bij sociaal levende dieren zijn er meestal duidelijke rollen voor mannetjes en vrouwtjes en ook vaak voor jonge en oude dieren. In hoeverre dat bij de mens ook het geval is, is moeilijk vast te stellen omdat wij ook sterk cultureel bepaald zijn: wat in de ene cultuur als echt vrouwelijk gedrag wordt gezien, hoeft dat ergens anders niet te zijn.  
Door de moderne ontwikkelingen veranderen die patronen bovendien sterk: werk dat vroeger alleen voor mannen was weggelegd, omdat het veel spierkracht vereiste, kan nu door iedereen gedaan worden omdat machines de kracht leveren. Vrouwen zijn niet meer het grootste deel van hun volwassen leven zwanger of zogend en kunnen zich ook op andere gebieden ontplooien.   
Toch zijn er nog steeds duidelijke **rolpatronen** te herkennen: jongens en jonge mannen, die door bravoure proberen indruk te maken, vrouwen die zich graag met verzorgende beroepen bezig houden en meer dan mannen oog hebben voor de gevoelens van anderen.

# 7.4. Territorium

Veel dieren kennen een eigen **territorium**, een gebied waar soortgenoten worden verjaagd, en waar genoeg voedsel voor het dier en eventuele jongen te halen is. Zelfs vogels, die dicht op elkaar nestelen hebben een klein territorium rond het nest, waar de buren niet mogen komen.   
Wij mensen hebben ook graag een stukje voor ons zelf, we vinden het niet prettig als vreemden ongevraagd in ons huis komen. We houden er zelfs hele legers op na om het territorium van de groep, het volk, te verdedigen.   
De mens heeft verschillende **territoriumsystemen** naast elkaar:   
- persoonlijk: je eigen kamer, waar je je eigen baas wilt zijn;  
- een familieterritorium (let eens op de hekken en muurtjes om de tuinen van veel mensen);  
- en een nationaal territorium.

# 7.5. Mensen en fitness

In menselijk gedrag spelen zó veel factoren een rol, dat het niet eenvoudig is om na te gaan of wij ook streven naar een grotere ‘fitness’.  (Zie ook [paragraaf 1.1](http://www.10voorbiologie.nl/index.php?cat=9&id=411&par=412&sub=417) en [6.1](http://www.10voorbiologie.nl/index.php?cat=9&id=411&par=1070&sub=442))  
Er zijn wel aanwijzingen dat het ook bij ons een rol speelt (zonder dat we bewust aan nakomelingen denken):  
- mannen kiezen bijvoorbeeld vaak een (veel) jongere partner, die waarschijnlijk vruchtbaarder is dan een leeftijdsgenote;  
- vrouwen geven nogal eens de voorkeur aan een wat oudere man, die meer veiligheid (beter inkomen bijvoorbeeld) kan geven voor haar kinderen.   
In sommige culturen is het gebruikelijk om bij kinderloosheid kinderen van broers of zusters te adopteren, die hebben 25% van je genen, dus dragen bij aan de eigen fitness.  
  
In vrijwel alle culturen bestaan regels tegen **incest**: kinderen geboren uit relaties tussen broer en zus of vader en dochter hebben weliswaar meer eigen genen van de ouders, maar de kans op homozygotie voor afwijkingen is zoveel groter dat het toch nadelig werkt.   
Vrijwel iedereen heeft ook een afkeer van incest, het is een universeel taboe.

# 7.6. Normen en waarden

De mens is een bij uitstek een sociale soort. Om samen te kunnen leven, moeten de leden van een groep zich aan bepaalde regels houden. Dat zijn de **normen en waarden**.  
Kinderen leren vanzelf de regels, die gelden in de maatschappij, waarin ze opgroeien. Een aantal van die regels horen waarschijnlijk tot ons aangeboren gedrag, iedereen is verontwaardigd als iemand bijvoorbeeld een klein kind verwaarloost of mishandelt. Het beschermen van hulpeloze soortgenoten zou wel eens instinctief kunnen zijn.   
Maar er zijn ook veel regels die in elke cultuur wat anders zijn, zoals de rolpatronen van mannen en vrouwen, de manier waarop oude mensen worden bejegend en dergelijke. Door de snelle ontwikkelingen in onze maatschappij veranderen sommige normen ook, waardoor vaak conflicten ontstaan tussen oudere mensen en jongeren.