

# Zelfzuchtige coöperatie en (gewelddadige) intergroepscompetitie in de hominoïde evolutie

## Inleiding

In zijn bijdrage aan dit boek vraagt Goudsblom: 'In hoeverre is de vroege biologische evolutie bepalend geweest voor de latere sociale en culturele ontwikkeling van de mensheid en voor het feitelijk verloop van de menselijke geschiedenis?' Hoewel ik niet de pretentie heb deze vraag hier ook maar enigszins uitputtend te beantwoorden, kan ik een overzicht bieden van de literatuur over de menselijke socialiteit in een (bio)evolutionair perspectief (op de evolutie van cultuurvermogen en moraliteit/ethiek kan ik helaas niet nader ingaan). De evolutie van reptielen, zoogdieren, primaten, hominoïdea en hominiden heeft bij de huidige mensensoort (*Homo sapiens sapiens*) diepe sporen nagelaten (in morfologie, hersenstructuren en gedrag), en deze geëvolueerde menselijke natuur heeft waarschijnlijk mogelijke trajecten van socioculturele ontwikkeling afgesloten (Van der Dennen 1995, 10).

Om misverstanden te voorkomen: een evolutionist beschouwt de mens als een organisme zoals alle andere organismen, als soort niet meer of minder uniek dan elke andere soort (cf. Foley 1987; Alexander 1990); en derhalve dient ook de menselijke evolutie met dezelfde conceptuele apparatuur verklaard te worden als de evolutie van andere soorten, namelijk natuurlijke selectie met Reproductief Succes (RS of *inclusive fitness*) als enige parameter en criterium. Er wordt geen beroep gedaan op metafysische krachten die de mechanismen en de logica van de natuurlijke selectie overstijgen, en evenmin op een *Deus ex machina*.

In de evolutionaire benadering worden psychologische processen en gedragingen beschouwd als functionele processen, die uiteindelijk te maken hebben (of hadden - in het tijdsbestek en de omgeving waarin ze ontstonden) met Reproductief Succes.

Verklaringen die terugrijpen op evolutionaire processen en functies (zoals verklaringen waarom en hoe bijvoorbeeld menselijk cultuurvermogen is geëvolueerd) worden *ultimate* verklaringen genoemd. Deze verkla-

ringen zeggen iets over het (fylogenetische) ontstaan en de bestaansgrond van bepaalde gedragingen. De zogenoemde *proximate* verklaringen, daarentegen, verwijzen naar mechanismen die een rol spelen in het leven van een organisme vanaf de conceptie tot de dood (ontogenese).

Het enige criterium van de natuurlijke selectie is RS: mechanistisch, kortzichtig, ‘zelfzuchtig’, blind, opportunistisch en amoreel. In laatste instantie zijn het de biochemische eigenschappen van de replicatoren, de ‘zelfzuchtige’ genen, die tot de logica van de evolutietheorie leiden. Het centrale axioma van het selectie-denken is dan ook dat alle organismen worden verwacht zich te gedragen *alsof* zij hun RS willen maximaliseren (of optimaliseren).

De hominoïde en hominide evolutie is niet zozeer een succesverhaal culminerend in de mens als Kroon der Schepping, maar kan beter worden begrepen als een contingent proces, een gevolg van een serie toevallige ecologische en klimatologische ‘catastrofen’.

## Socialiteit

Dat mensen drie-dimensionaal en kleuren kunnen waarnemen, en dat mensen handen hebben in plaats van hoeven of klauwen, met duim en wijsvinger een precisiegreep kunnen uitvoeren, en met hun lenige vingers op toetsenborden teksten kunnen intikken, is te danken aan hun primatenverleden als in-bomen-levende insecti-, frugi- en folivoren. Het cultuurdier *par excellence* is een sociaal, breinig en ‘handig’ zoogdier dat ooit de bomen als habitat of biotoop verkoos, en er om onduidelijke redenen ook weer uit neerdaalde. Ook onze veelgeprezen socialiteit is een primatenadaptatie.

Net zoals evolutionaire processen dikwijls compromissen blijken te zijn tussen conflicterende selectiedrukken, is het sociale gedrag van individuen in een sociaal verband te interpreteren als een compromis tussen verschillende conflicterende belangenoverwegingen, emoties, lange- en kortetermijnstrategieën, en loyaliteiten. Er zijn altijd kosten/baten calculaties bij betrokken (niet noodzakelijk bewust of op rationeel niveau).

Voor alle sociale organismen geldt: soortgenoten zijn mogelijke parings- of coalitiepartners, maar meer nog zijn het potentiële concurrenten die jou zouden kunnen bedriegen, onderdrukken, uitbuiten, verwonden, verminken of zelfs doden en als gastronomische delicatessé kannibaliseren. Enige voorzichtigheid ten opzichte van soortgenoten is derhalve geboden, omdat mededogen en medelijden in de natuur dun gezaaid zijn. Darwin schreef ooit aan een vriend - in een vlaag van wanhoop? -: ‘What book a devil’s

chaplain might write on the clumsy, wasteful, blundering, low and horribly cruel works of nature’.

De ander is en blijft een potentieel gevaar - maar ook een potentiële prooi. De weerloosheid van de ander kan mij verleiden de ander op te lichten. Ik kan mij echter schromelijk vergissen in die weerloosheid. Mijn misrekening kan me dan duur komen te staan. Enige schroom en huiver ten aanzien van de ander is ongetwijfeld zeer functioneel. Als de ander een rivaal is zou ik hem of haar kunnen willen doden, maar het ligt niet voor de hand dat de ander hier zomaar mee instemt. Een strijd op leven en dood zou me de kop kunnen kosten. Haat - als verlangen naar de volledige vernietiging van de ander - is daarom een emotie, die mijn gedrag slechts in noodsituaties bepaalt.

Mensen zijn onderling ongetwijfeld primair gericht op vriendschap en samenwerking. Meestal zijn beide partijen gebaat bij het voorkomen van een escalatie van ontrouw en straf. Daarom bestaat er berouw en vergevingsgezindheid en een steeds verdergaande belangstelling voor de *intenties* achter het handelen van de ander. Zelfbedrog over mijn eigen intenties is dan functioneel, omdat het mij op mijn beurt beter in staat stelt mijn eigen ware bedoelingen te verbergen (Slurink 1989, 42-43).

Menselijke compulsieve socialiteit komt niet uit de lucht vallen maar is een primatenadaptatie die minstens zo'n 35 miljoen jaar geleden geëvolueerd is:

Anthropoid primates with the notable exception of the orang-utan (*Pongo pygmaeus*) can thus be considered as compulsively social, and to have exploited sociality as their core adaptation rather than morphological specialization.(...) If sociality occurs on all branches of the anthropoid clade, it is an ancestral or plesiomorphic trait for the group as a whole, or at least one which appeared early in anthropoid evolution. (...) Far from being a uniquely human phenomenon, sociality based on interactions, relationships and individual knowledge has a much deeper evolutionary heritage (Foley 1996, 97).

Barash (1977), Alexander (1979, 1987), Van Schaik (1983), Shaw & Wong (1989), Dunbar (1994), Alcock (1998) en anderen hebben de voor- en nadelen van socialiteit geanalyseerd. De, overigens niet geringe, kosten van het leven in een sociale groep bestaan voornamelijk uit een vergrote kans op epidemieën en infectieziekten (door pathogenen en parasieten); de strijd om een plaats in de dominantiehierarchie; de *cut-throat* concurrentie met groepsgenoten om voedsel en, vooral, paringspartners; en het gevaar van vernietiging van eigen nageslacht door infanticidale mannetjes of concurrerende vrouwencoalities.

Gegeven de hoge kosten van socialiteit (omdat soortgenoten de grootste concurrenten zijn in de competitie om voedsel en seksuele partners) zijn

er slechts vier condities waarin het leven in groepen selectief voordeel oplevert:

- (1) broedzorg en bescherming van de jongen;
- (2) coöperatieve jacht;
- (3) collectieve verdediging van hulpbronnen;
- (4) bescherming tegen predatoren (roofdieren).

Bij de evolutie van socialiteit van (zoog)dieren in het algemeen en primaten in het bijzonder spelen waarschijnlijk de laatste twee condities een rol, met nadruk op de laatste.

Gedurende de menselijke evolutie wordt de groeps grootte wel verondersteld gedreven te zijn door de toenemende behoefte aan bescherming tegen conspecifieke predatoren: dat wil zeggen andere, vijandige en/of oorlogszuchtige, mensengroepen (Bigelow 1969; Alexander 1979, 1987; Slurink 1994; Van der Dennen 1995). Slurink vermijdt groepsselectie-argumenten door te stellen dat in de hominide evolutie individuen werden geselecteerd op hun vermogen tot samenwerking binnen een groep. Competitie tussen groepen en coöperatie binnen groepen versterkten elkaar continu en onomkeerbaar.

De voordelen van groepsleven blijken dus te bestaan uit twee globale categorieën: enerzijds de strategieën van collectieve voedselvoorziening; en anderzijds de bescherming tegen predatoren (roofdieren en andere groepen van soortgenoten die zich als predatoren gedragen; *safety in numbers*). In de woorden van Alexander (1979, 61):

I suggest that group-living in any organism, including humans, only appears because one or some combination of these general intrinsic causative factors renders individuals accepting the automatic detriments of group living more fit than solitary individuals.

Bescherming tegen predatoren en concurrerende conspecifieke groepen weegt derhalve blijkbaar meer dan op tegen de in het oog springende nadelen van socialiteit. 'In effect, a group is a co-operative solution to one or more problems of mutual concern' (Dunbar 1994, 763).

De voornaamste hypothese voor de verklaring van *intergroepsgedrag* in het algemeen is de *Balance-of-Power*-hypothese (Alexander 1979 et seq.; Shaw & Wong 1989; Slurink 1994; Van der Dennen 1995). Deze hypothese verklaart waarom de ontwikkeling van grote groepen zich consequent heeft doorgezet in de menselijke evolutie. De functie van groepen op een bepaald punt in de menselijke evolutie was bescherming tegen (mogelijke) predatie van andere menselijke groepen, hetgeen resulteerde in een sterke selectiedruk in de richting van grotere, cohesievere en coöperatievere

groepen (zoals Bagehot, Spencer, Darwin en Sumner zich dat al hadden voorgesteld).

Klimaatfluctuaties en ecologische veranderingen gedurende de periode van tien tot vijf miljoen jaar geleden (bijv. Calvin 1991; Vrba et al. 1995) vormden waarschijnlijk de basis voor de evolutie van patrilineaire verwant- schapsgroepen en hoge ouderlijke investeringen in nakomelingen (noodzake- lijk gemaakt door de evolutie van hersenvolume en altricialiteit - de langdurige afhankelijkheid en hulpeloosheid van de kinderen) als adaptieve strategieën (Thienpont 1999). Het leven in - oorspronkelijk - relatief kleine groepen met een relatief hoge graad van onderlinge (genetische) verwant- schap maakte investeringen in een coherente groepsband steeds noodzake- lijker maar ook steeds lucratiever.

De laatste stadia van menselijke evolutie zijn, door de toenemende be- volkingsgroei en groepsomvang, van bijzonder belang. Vooral vanaf de agrarische revolutie, maken de complexiteit, inventiviteit, en intensiteit van de culturele en technologische ontwikkeling van de menselijke samenleving een ongeken- de sprong voorwaarts. Met de bevolkingsgroei ontstond geleidelijk een sedentaire, stedelijke, en gestratificeerde levenswijze die aan sociaal leven een totaal andere context en betekenis gaf.

Al deze wijzigingen in de selectieve omgeving van de mens brachten binnen een kort tijdsbestek ingrijpende veranderingen met zich mee. De verdediging van het eigen gebied door het ontwikkelen van territoriaal gedrag introduceerde geografische grenzen. In combinatie met het *Balance-of-Power* motief leidde dit tot een verhoogde identificatie van het individu niet alleen met de onmiddellijke *peer group*, maar ook met alle leden van hetzelfde territorium in het algemeen, terwijl intergroepscompetitie in de- zelfde mate toenam. Vermoedelijk liggen hier de wortels van het ethnocen- trisme (Thienpont 1999; zie ook Alexander 1979; Van den Berghe 1981; Van der Dennen 1987, 1995).

Volgens de evolutie-socioloog Sanderson (1998) dienen (menselijke) samenlevingen te worden opgevat als aggregaties die voortkomen uit de myriaden interacties van individuen die hun (genetisch) eigenbelang nastreven. Macro-niveau verschijnselen moeten uiteindelijk verklaard worden uit micro-niveau factoren. Daarnaast heeft het individuele nastreven van eigenbelang bij de mens tot zowel hogelijk coöperatieve als hogelijk con- flictieve sociale (con)figuraties geleid.

Deze laatste conclusie is niet bepaald vreemd aan Elias (1969) en zijn school van figuratiesociologie. Van Benthem van den Bergh (1975) spreekt nadrukkelijk, analoog aan de *survival units* van Elias, van 'aanvals- en verdedigingseenheden' waarin mensen geleefd hebben en nu nog leven (in de vorm van staten).

Elias beschouwt menselijke groepen als 'overlevingseenheden', geheel in overeenstemming met de evolutionaire benadering van de menselijke *Werdegang*. Als dit begrip serieus wordt genomen, is het niet moeilijk voorstelbaar dat mensen hun ziel en zaligheid aan de eigen groep vermakten en ontlenen, en dat zij andere groepen als potentiële dreigingen beschouwen: kortom, etnocentrisme-cum-xenofobie, de mentaliteit die de achtergrond (het geëvolueerde substraat) vormt van tribalisme en nationalisme. Zoals Falger (1991, 1994) redeneerde:

The view of nationalism as a recent historical phenomenon is valid only for those who are insensitive to its underlying ultimate dimension. The association of nationalism with the nation-state is indeed relatively recent, but it is only one phenotypic expression of the deep in-group/out-group structure inherited from human prehistory.

De menselijke (hyper)socialiteit (niet te verwarren met naastenliefde) binnen de eigen etnische of socioculturele groep is derhalve geëvolueerd in de context van intergroepscompetitie en -conflict. Van Benthem van den Bergh schrijft, geheel in deze geest:

het is beter om niet te spreken over sociale verbanden maar over aanvals- en verdedigingseenheden (dorpen, stammen, burchten, steden, staten). Voor zover onze kennis reikt, kunnen we ervan uitgaan dat mensen altijd in aanvals- en verdedigingseenheden hebben geleefd. (...) Dat houdt in dat er altijd zowel een *verschil* als een *samenhang* heeft bestaan tussen de geweldbeheersing *binnen* en *tussen* samenlevingen. Heersende groepen binnen een samenleving hebben altijd een aanzienlijk deel van hun machtsbronnen ontleend aan de bescherming die zij overheerste groepen wisten te bieden tegen aanvallen van buiten of aan de buit die zij door aanvallen op andere samenlevingen wisten te veroveren. (...) Door niet in termen van 'agressie' te denken, maar in termen van de dwangmatigheid inherent aan de ontwikkeling van aanvals- en verdedigingseenheden, kan een wat 'realistischer' opvatting van het geweldsprobleem worden ontwikkeld (Van Benthem van den Bergh 1975, 197-198).

In zijn boek *The Parable of the Tribes* stelt Schmookler (1984) 'selectie voor (de concentratie van) macht' voor als een centraal sociaal-evolutionair concept. Sociale selectie is volgens hem geen contingent proces, maar heeft een richting: concentratie van macht. Het zal 'discard those who revere nature in favor of those willing to exploit it. The warlike may eliminate the pacifist; the ambitious the content (...)'. Op de lange termijn zullen coöperatieve ambities en strevingen het altijd afleggen tegen competitieve motieven (Schmookler 1984; cf. McNeill 1982; Mann 1986, 1993; Earle 1994; Goudsblom 1990).

## Zelfzuchtige samenwerking

De nadruk op 'zelfzucht', op concurrentie en conflict, betekent niet dat de sociobiologie, de evolutionaire psychologie, of de humane ethologie blind is voor de vele vormen van symbiose, mutualisme, synergisme, coöperatie en coalitie/alliantie die voorkomen tussen soorten en individuen, maar deze disciplines stellen dat, net zoals bij een voetbalteam, de interne samenwerking en cohesie (*team spirit*) vooral fungeren om beter (of efficiënter) met andere teams te concurreren. 'Coöpereer om beter te kunnen concurreren' lijkt het adagium van de evolutie. Bovendien dient men te bedenken dat er in de natuur niets inherent 'goed' of 'positief' is aan coöperatie. Coöperatie kan zelfzuchtig zijn of altruïstisch, parasitair of commensalistisch, exploitatief of collaboratief, constructief of destructief (cf. Corning 1983, 1999).

Coöperatie komt in de natuur slechts om twee redenen voor: (1) omdat het moet (bijv. de genen in een genoom); of (2) omdat het loont (bijv. de coöperatieve jacht bij sociale carnivoren, harembewakende coalities bij leeuwenmannen, 'politieke' coalities bij chimpansees). Zoals de sociobioloog en primatoloog Christian Vogel (1993) het uitdrukte: 'Der wahre Egoist kooperiert'.

Over het algemeen geldt de volgende regel: hoe groter de functionele synergie of interdependentie van het geheel (als overlevingseenheid), des te groter het 'zelfzuchtige' belang van de delen in het voortbestaan van het geheel. Dit geldt voor genen in een genoom evenzeer als voor naakte molratten in een kolonie, chimpansees in een gemeenschap, en mensen in een maatschappij.

## Verwantenselectie en reciproof altruïsme (reciprociteit)

Coöperatie en altruïsme bleven een darwinistische aporie totdat de theorie van *kin selection* (verwantenselectie, ook wel familieselectie genoemd) - die ten grondslag lag aan Wilson's (1975) sociobiologie - een overtuigende verklaring bood voor het probleem hoe fundamenteel egoïstische organismen konden samenwerken.

Verwantenselectie is een geesteskind van de neo-darwinistische geneticus Hamilton (1964) (en geanticipeerd door Haldane, 1955). De redenering luidt in de niet-mathematische terminologie van Dawkins (1976) als volgt: organismen zijn overlevingsmachines van hun genen, die deze machines opbouwen om zich *via* hen te vermeerderen. Maar dat kunnen ze op twee manieren doen: zij kunnen hun genen rechtstreeks uitzaaien - maar ze kun-

nen ook een in hoge mate verwant individu helpen bij dit werk. Zij zijn dan nog steeds een overlevingsmachine van hetzelfde of vrijwel hetzelfde set genen, maar hoeven zelf niet te beschikken over voortplantingsapparatuur. De activiteiten waarmee organismen het voortplantingssucces van hun soortgenoten vergroten ten koste van hun eigen voortplantingssucces worden door sociobiologen *altruïstisch* genoemd (dit gebruik van het woord wijkt af van wat in normaal spraakgebruik 'altruïsme' wordt genoemd). Vanuit het standpunt van de zelfzuchtige genen is verwantenaltruïsme of nepotisme puur egoïstisch.

Verwantschap blijkt nu in de natuur één van de belangrijkste voorwaarden voor altruïsme te zijn - en wel omdat verwanten overlevingsmachines van dezelfde genen zijn. In de terminologie van Hamilton: individuele organismen streven niet hun individuele 'fitness' na, maar hun *inclusive fitness* - de fitness van hun genen, die zij eventueel met soortgenoten delen.

Er kunnen dus anderen zijn waarmee we niet alleen concurreren, maar waarvoor we ook neigen *zorg te dragen* (voeden, beschermen, coachen). Complementair aan zorg werd geselecteerd op emoties en gedrag van degene die zorg nodig heeft. Deze emoties zijn erop gericht de kans te vergroten dat hij of zij die zorg ontvangt. Dit staat bekend als *hechting*. Specifiek voor mensen is dat zorg en hechting zich hebben uitgebreid tot de emotionele basis voor de paarrelatie (Wielers & de Vos 1999, 27; cursief in origineel).

Het is dikwijls mogelijk het altruïsme tussen twee dieren te 'voorspellen' op basis van hun verwantschap - of andersom (Slurink 1989, 32). Moederdieren die hun jongen met hun leven beschermen tegen predatoren of infanticidale mannelijke soortgenoten zijn het 'oervoorbeeld' van verwantenselectie. Volgens Eibl-Eibesfeldt (bijv. 1989) is de moeder-jong interactie, met affectieve hechting van moeder en jong, het evolutionaire prototype van alle sociale, affectieve bindingen.

Samenwerking vindt echter niet alleen tussen verwanten plaats. Ook 'wildvreemden' kunnen tot samenwerking komen. Sociobiologen spreken hier van *reciprook altruïsme* of *wederkerigheidsaltruïsme* (Trivers 1971, 1985). Het modelvoorbeeld hiervan is het *quid pro quo* principe, 'Als jij mijn rug krabt, dan krab ik de jouwe'. Ik prefereer overigens de term 'reciprociteit' omdat het - alweer - met altruïsme weinig te maken heeft.

We kunnen alleen de vruchten plukken van een langetermijn coöperatieve interactie (of uitgestelde ruil) als we de verleiding om de kortetermijn winst van een oplichtersstrategie op te strijken kunnen weerstaan (Calvin 1986; Frank 1988; Watson 1995; Ridley 1996). De evolutie heeft ook dit probleem met succes 'opgelost'. Reciprook altruïsme tussen twee



wildvreemde partijen kan optreden als beide partijen er meer baat bij hebben dan dat het hun nadelen oplevert (beide uiteindelijk ten aanzien van hun voortplantingssucces). Omdat reciproom altruïsme een systeem is dat bijzonder gevoelig is voor misbruikers of uitvreeters (*cheaters*) - zij die niets terugdoen of nèt iets minder dan men 'mocht' verwachten - eist het de opbouw van een 'band' en valt het te verwachten dat het vooral optreedt waar beide partijen elkaar persoonlijk kennen, elkaar herhaaldelijk tegenkomen en sterk afhankelijk zijn van elkaar (langdurige interdependentie).

De kans op de evolutie van reciproom altruïstische relaties neemt dus toe naarmate de betrokken organismen langer leven en niet al te verspreid voorkomen, ze zullen elkaar dan minder gauw verwisselen of uit het oog verliezen. Reciproom altruïsme kan zich natuurlijk optimaal ontwikkelen wanneer beide partijen elkaar de voortzetting van hun samenwerking kunnen 'garanderen' - wat alleen overtuigend kan door loyaal samen te werken en naar behoren terug te helpen. Voor de deelnemers aan reciproom altruïstische of 'spiegel-altruïstische' relaties, die over de luxe van een brein beschikken, is het dus van het grootste belang om elkaars gedrag nauwkeurig te registreren en goed te onthouden of de ander in het verleden aan zijn plichten voldaan heeft (mentale boekhouding) (Slurink 1989).

Dat wederkerighedsaltruïsme een vorm van groepsleven veronderstelt, moet worden opgemaakt uit speltheoretische simulaties. Het is echter waarschijnlijker dat de specifiek menselijke vorm van groepsleven een resultante was van de ontwikkeling van de vaardigheden voor wederkerighedsaltruïsme. Een kenmerk van deze vorm van groepsleven is in ieder geval dat groepen niet uitsluitend op basis van verwantschap waren samengesteld, maar bestonden uit subgroepen van verwanten. Op basis van de relatie tussen groepsomvang en het relatieve hersenvolume van de neocortex bij niet-menselijke primaten, komt Dunbar extrapolierend tot een schatting van de menselijke groeps grootte van 150, wat enigszins overeenkomt met andere gegevens. (...) Het is aannemelijk dat wij zijn geselecteerd op emoties die ons ertoe bewegen om te behoren tot een min of meer stabiele groep gebaseerd op wederkerighedsaltruïsme, op onderling uitgestelde hulpverlening dus. Dat wij die emoties inderdaad hebben, blijkt uit een veelheid van onderzoek dat erop wijst dat wij *ergens bij willen horen*. (...) We structureren het sociale leven in termen van groeps lidmaatschap, we neigen ertoe om onszelf een sociale identiteit te geven en door de mogelijkheid om ons met een groep te identificeren worden we ertoe aangezet om samen te werken. (...) (Wielers & de Vos 1999, 25-29).

Chimpansees beschikken eveneens over een brein dat in staat is tot mentale boekhouding, en over een uitgebreid scala van mogelijkheden om strategische coalities te vormen, in stand te houden en zo nodig te herstellen via

intensieve verzoeningsrituelen. Het zijn vooral de mannelijke chimpansees, die dyadische of polyadische coalities en vriendschappen gebruiken om machtsblokken te vormen en die hierin heel opportunistisch (en zelfs machiavellistisch) zijn (De Waal 1982, 1992, 1996; Goodall 1986; Harcourt & De Waal 1992; Low 1993; Adang 1999). Ze zijn echter steeds afhankelijk van - en gericht op - de steun van de vrouwen in de groep. De reciprook altruïstische relatie tussen een dominante man en de vrouwen eist van de dominante man dat hij de dames beschermt. Zo niet, dan kan hij worden afgestraft. Trivers duidde dit als een vorm van *moralistische agressie*, functionerend als een poging de ander te herinneren aan zijn 'verplichtingen'.

Tussen de situatie waarin samenwerken niet en wel loont zijn er natuurlijk allerlei overgangstoestanden. Het valt te verwachten dat de evolutie van breinige samenwerkers individuen kweekt, die heel goed zijn in het berekenen van hun voordelen en het *timen* van hun ontrouw. (...) Bedrog komt in de natuur ongeveer overal voor, waar überhaupt sprake is van informatie. (...) Over het algemeen kan men van breinige en sociale soorten verwachten, dat de individuen voortdurend spelen met elkaars verwachtingspatronen en er op uit zijn zichzelf steeds te presenteren als engelen om de ander aan te zetten tot engelachtig gedrag. (...) En het is het gemakkelijkst iemand voor de gek te houden als je er zelf in gelooft (Slurink 1989, 31-41; cf. Trivers 1971, 1985).

Zoals uit dit citaat blijkt kan communicatie bij dieren beter worden begrepen als manipuleren dan als belangenloze 'objectieve' informatie-uitwisseling (bijv. Dawkins & Krebs 1978).

Volgens de predicties van het selectiedenken zullen de de meeste gevallen van samenwerking in de natuur het resultaat zijn van òf verwantenselectie òf reciprociteit. Dit laatste lukt alleen bij soorten die in staat zijn elkaar als individu te herkennen, en die een soort mentale boekhouding kunnen bijhouden van verleende, of geweigerde, diensten en wederdiensten, en die bereid zijn de parasieten - de bedriegers die wel nemen maar niets teruggeven - te straffen (moralistische agressie). Sommige evolutionisten beschouwen de soort mens, naar analogie met de eusociale insecten en naakte molratten, als hyper- of ultrasociaal, en onze unieke afhankelijkheid van onze culturele niche als een plausibele verklaringsgrond voor dit even unieke samenwerkingsgedrag en niveau van altruïsme (Durham, Boyd & Richerson 1997).

Patterns of altruism are consistent with the prediction that people are most likely to cooperate with people with whom they are co-socialized in some culturally defined group, as any cultural group selection hypothesis requires. The durability

of ethnicity as a locus of cooperation and political organization is an example. In modern complex societies, it is common to emphasize co-socialization of individuals, especially when high levels of cooperation are required. Military training typically involves the building of *esprit de corps* through deliberate inculcation of pseudo- or quasiethnic symbolic cultural systems. (...) At the level of comparative natural history, humans seem 'docile' and predisposed to cooperate. Notwithstanding strong patterns of cooperation within, but not between, cultural ingroups, variation at the individual level is extreme and altruistic acts are easily displaced to 'inappropriate' targets (i.e., pets). Recent detailed studies of the psychology of human altruism suggest that, once a feeling of empathy with another is triggered, people are motivated to help by a genuinely altruistic desire, not merely some form of egoism, such as a desire to avoid unpleasant sights and sounds (Durham, Boyd & Richerson 1997, 350-351).

Sober en Wilson (1998) presenteren een groepsselectie-argument voor de evolutie van altruïsme en andere vormen van onzelfzuchtig gedrag. Er bestaat een lange en grimmige controverse onder evolutionisten over het niveau van selectie (het gen, het individu, groepen van individuen, de soort). De meesten zijn huiverig voor evolutionaire verklaringen op een supra-individueel niveau omdat het de deur wagenwijd openzet voor 'goed-voorde-soort' argumenten (zoals nog niet zo lang geleden door Lorenz gebezigd in zijn bekende boek over agressie).

In de resterende pagina's zal ik een aantal voorbeelden presenteren van 'zelfzuchtige samenwerking' bij zoogdieren in het algemeen en primaten in het bijzonder.

### **Zelfzuchtige samenwerking bij vrouwelijke sociale dieren**

Het is uiteraard ook mogelijk het (sociale) gedrag van organismen te analyseren in termen van 'master' routines en subroutines (bijv. MacLean 1990), en in termen van strategieën en tactieken, in het bijzonder *life history strategies*, reproductieve-, parings- en ouderlijke investeringsstrategieën (Van der Dennen, 1992, 1995, 1999b), waarbij een nauwkeurige kosten/baten analyse van het zogeheten *time/energy budget* is betrokken. Een dergelijke analyse in termen van (conditionele) strategieën vormt nu het voornaamste instrumentarium van de sociobiologie.

De mate van agressie en geweld bij vrouwelijke zoogdieren in het algemeen 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 locale 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; Kevles 1986). De sociale carnivoren, zoals hyena's, zijn over het algemeen zeer intolerant ten opzichte van territoriale indringers en zij vertonen, net zoals veel primatensoorten, gewelddadig gedrag tussen groepen (Van der Dennen 1995).

Leeuwinnen - in tegenstelling tot leeuwenmannen - maken elkaars welven 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 verwantselectie aan het werk.

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 maltriteren, 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 een 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 een aantal soorten de dominante vrouwen het reproductief succes van de ranglagere vrouwen te verhinderen of te frustreren. De tactieken variëren van onderdrukking van ovulatie, abortus opgewekt door de stress van voortdurende terreur, tot infanticide toe (Hrdy 1979, 1981; Trivers 1985; Kevles 1986; Van der Dennen 1992, 1999b; 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 oorlogsvoering 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 sofisticatie. 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 concurrentie.

Bij primaten met matrilineën 'erven' de dochters de rang van de moeder. De ranghoge moeders vormen een kongs 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.

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.

## Zelfzuchtige samenwerking bij mannelijke sociale dieren

Samenwerking in de natuur komt alleen voor, zoals gezegd, omdat het moet of omdat het loont in termen van reproductief succes. Leeuwenmannen werken dikwijls samen bij het overnemen van een harem (waarbij het niet ongebruikelijk is dat alle welpen van de residente leeuwinnen worden gedood), waarna ze onderling concurreren over de 'exclusieve copulatierechten' binnen de harem. Onlangs is een dergelijk gedrag eveneens vastgesteld bij de semi-wilde paarden van de Camargue, waar sommige hengsten haast een heel leven lang samenwerken bij het beheer van een harem. Hengsten met een hoge rang slagen er meestal in op eigen kracht een harem te beheren, maar ranglagere hengsten, vaak zonen van ondergeschikte merries, delen soms een harem met een andere hengst, meestal een leeftijdgenoot, en samen zijn zij dan succesvoller dan hengsten alleen.

Van een mooi harmonieus en haast moralistisch voorbeeld van samenwerking met gedeelde lasten en lusten is echter geen sprake. Binnen het team is de relatief dominante hengst weer het beste af: hij verricht het minste vechtwerk, maar verwekt wel driekwart van de veulens. Bij een confrontatie met een andere hengst mag de ondergeschikte het werk opknappen, terwijl de dominante vriend zich over het bijhouden van de merries en veulens ontfemt. De ondergeschikte vecht meer dan twee keer zo vaak, het hele jaar rond. Slechts zelden vechten beide hengsten tegelijk, met dan ook indrukwekkend succes tegenover een eenzame harembezitter of -zoeker.

Toch is de ondergeschikte partner volgens Feh niet echt slecht af. De alliantie stelt hem in staat, over de jaren heen in ieder geval enige veulens op zijn naam te schrijven. Als minder geslaagde hengst alleen zou hem dat minder vaak lukken. Ook als hij toe zou treden tot een vrijgezellengroep, en zich volgens een bekend paardenprincipe specialiseren in stiekeme paringen met merries die officieel bij een harem horen, zijn de voortplantingskansen kleiner.

Achter deze schijnbaar onbaatzuchtige mannavriendschap, die levenslang stand kan houden, zit dus verantwoord evolutionair rekenwerk (Van der Helm 1999).

Het bovenstaande illustreert twee operationele principes: (a) 'Haal zelf zoveel mogelijk de winst binnen en laat de ander het vuile werk opknappen' is een adagium dat zelfs bij nauw samenwerkende alliantiepartners lijkt te overheersen; en (b) dieren behoeven niet voortdurend de kosten en baten van een bepaald gedrag te calculeren, dat heeft de evolutie via de ingebouwde conditionele strategieën al voor hen gedaan, zoals Van der Helm terecht constateert.

Het is belangrijk te beseffen dat samenwerking afgedwongen kan worden, en dat samenwerking in de natuur dikwijls een strategie is van 'probe-er-het-beste-maar-van-te-maken' (*making the best of a bad job*):

(...) male animals as different as dwarf mongooses, lions, and bottle-nosed dolphins specialize in a different kind of cooperation, the joint defense of groups of females. (...) Once some males have begun to cooperate in this manner, they select for the trait in other males, forcing individuals to sacrifice the chance to monopolize an entire pride of females in order to have any chance at all of mating (...). In large groups, males excluded from mating at any time because of the shortage of females are in effect nonreproducing helpers who assist their sexually active companions in keeping rivals away from the pride. They are making the best of a bad job; unable to hold a pride by themselves, they are forced to cooperate with others to have some chance of mating at some time during the tenure of the coalition (Alcock 1998, 578-579).

Volwassen chimpanseemannen domineren de vrouwen en concurreren met elkaar om dominantieposities; ze vormen hierbij politiek-strategische en opportunistische coalities om hun plaats in de rangorde te verhogen en om toegang tot schaarse hulpbronnen (inclusief vrouwen) (bijv. Goodall 1986; De Waal 1989, 1992, 1996; Adang 1999; Marchant 1999).

Like the chimpanzee, bonobo social organization is fission-fusion, with male philopatry and female dispersal. However, bonobos have a female-based social system despite their lack of kinship, and males are *not* male-bonded, as cooperative, or as affiliative as their chimpanzee counterparts' (Marchant 1999, 6).

Opmerkelijk is in dit verband dat bonobomannen niet of nauwelijks coalities vormen, niet of nauwelijks communaal en coöperatief jagen, en niet of nauwelijks intergroeps-agonistisch gedrag vertonen.

Wrangham (1980) en Van Hooff & Van Schaik (1992) redeneerden dat 'alliances are expected only where there is a potential for contest competition, be it for food, for safety, or for matings. (...) In contest competition for limiting resources, primates cooperate to improve their competitive ability (...)' (Van Hooff & Van Schaik 1992, 374, 378), terwijl De Waal (1992) aantoonde dat coalities bij chimpanseemannen opportunistischer en machiavellistischer waren en meer doelgericht competitief en gewelddadig dan de meer op anti- en sympathieën gebaseerde coalities tussen chimpanseevrouwen. Chimpanseemannen kunnen zelfs polyadische of 'macro-coalities' (Boehm 1992) vormen die elkaar 'beoorlogen' (bijv. Goodall 1986; Van der Dennen 1995; Wrangham & Peterson 1996).

The ambiguity between the need for a macro-coalition of all males in intergroup conflict, and the need for each male to participate in smaller coalitions in intragroup conflict, may have stimulated the evolution of the remarkable strategic manoeuvrability of this species as it requires a balancing, at two different levels, of the pros and cons of competition and cooperation (De Waal 1992, 251-253).

Goodall (1986) onderscheidde in haar Gombe populatie twee soorten coalities: stabiele en opportunistische. Stabiele coalities zijn te vergelijken met menselijke vriendschappen.

Senior males often form opportunistic coalitions against a young male who is striving for high rank (418). (...) Stable coalitions are characterized by high levels of association between the partners. This means that when one of the pair is in trouble, his ally often happens to be present and thus able to help. Moreover, the very fact that they are together often inhibits aggression from other males (419). (...) Even when a member of a coalition does not actually join in a conflict, it seems that his proximity provides 'moral support' for the other (420).

[M]onkeys and apes compete for allies, not just for resources. (...) Moreover, these allies are recruited to provide assistance not just in the heat of the moment (as is the case in other mammals and birds) but for use at some uncertain and unspecified future time: primates anticipate the need for coalitionary support (Dunbar 1994, 768-769; cursief in origineel).

Coalities van mannelijke tuimelaars (dolfijnen van de soort *Tursiops truncatus*) monopoliseren - min of meer gewelddadig - jonge vrouwen voor seksuele doeleinden. Merkwaardigerwijze vormen zij eveneens coalities van coalities om vrouwen van andere coalities - eveneens min of meer gewelddadig - te ontvreemden. Dit is tot nog toe de enige soort waarbij dit vermogen tot *second-order alliances* of 'supercoalities' is gedocumenteerd. Niet geheel onbegrijpelijk coöpereren tuimelaarvrouwen om zich de hitsige mannen van het lijf te houden. De auteurs speculeren dat tuimelaars zo sociaal en intelligent zijn om dezelfde redenen als mensen: de dreiging van andere geallieerde groepen. 'The interplay between competition with alliance members and the need to cooperate against other alliances could favour increasingly sophisticated social abilities' (Connor, Smolker & Richards 1992, 437-438).

Harcourt en De Waal (1992) concluderen het volgende betreffende coöperatie en conflict:

At the simplest level of comparison, the phenomenon of cooperation during competition, far from being primarily a human trait, occurs in a wide array of animal societies. Groups of Amazonian Indians, African lions, and Arizona ants compete with one another, and in all, individuals within groups cooperate in the conflict. (...) Contrary to Alexander, therefore, lethal intergroup conflict is not uniquely, or even primarily, a characteristic of humans, and humans are not alone in experiencing conspecifics in the form of other groups as 'the principle hostile force of nature'. In addition, in dolphin communities, as well as among humans, separate groups will cooperate in attacks on rival groups. (...) Nonetheless, at one level of analysis, the functional level, the level of pay-offs or consequences of



action, the processes occurring in animals and humans seem very similar. Thus, the ecologically minded zoologist, the materialistically minded anthropologist and the 'realistically' minded psychologist and political scientist all produce essentially the same explanation both for grouping and for intragroup cooperation in the face of intergroup conflict. They all argue that individuals cooperate for the mutual advantages that cooperation can bring in intergroup competition (or perceived competition) (Harcourt & De Waal 1992, 494-495).

Harcourt (1992, 465) heeft er op gewezen dat 'Once one animal uses coalitions as a competitive strategy, the other members of the society have to do so too if they are to compete effectively'; en dit proces is onomkeerbaar en escalerend. 'Once humans began to use social cooperation as a principal means of competition', zo argumenteerde ook Alexander (1979 et seq.), 'they began to compete socially not only as individuals but in coalitions of every imaginable size and variety', hetgeen resulteerde in 'wapenwedlopen' in machiavellistische intelligentie, het vermogen om mentale modellen en scenario's te bouwen, het vermogen te anticiperen, taalvermogen, socialiteit en intragroepscoöperatie, etc.

Eerder heb ik gesteld dat ook in de menselijke oorlogsvoering (als gewelddadige intergroepscompetitie) samenwerking binnen de eigen geleerden een *conditio sine qua non* is:

Tragically, and perhaps paradoxically, warfare as organized and premeditated lethal group violence is promoted by the *cooperative* abilities of the members of each warring group. Humans and chimpanzees belong to the most sociable, unaggressive and nonviolent species *within* their own communities. Both species, moreover, possess a rich repertoire of reconciliatory behaviors that serve to counteract disruptive violence and maintain or restore social harmony and promote cohesion among community members (Van der Dennen 1995, 539).

Mensen zijn, in de optiek van Alexander (en veel andere moraal-theoretici), niet alleen de meest coöperatieve en moralistische organismen die op deze aarde rondlopen, het zijn tevens - en om dezelfde redenen - de meest gevaarlijke en gewelddadige roofdieren ten opzichte van andere mensengroepen. De 'morele paradox' van de mens is dat hij zich nooit beter en moreel meer superieur voelt dan wanneer hij massaal 'kwaad' doet.

## Ten slotte

Coöperatie en competitie zijn derhalve op vele niveaus met elkaar verweven. Interindividuele coöperatie en coalitievorming vormen niet alleen de

keerzijde van interindividuele concurrentie en competitie maar zij vormen tevens de matrix voor intergroepscompetitie en -conflict. De coalitiegenoten in het intergroepsconflict blijken plotseling de grootste concurrenten wanneer de buit binnen de groep verdeeld moet worden. Ook het (jacht)-buitverdelen bij chimpansees, bonobo's en preïndustriële menselijke samenlevingen lijkt voornamelijk nepotistische, strategische en reproductieve belangen te dienen (Goodall 1986; Kano 1992; De Waal 1996; Kortlandt 1999; Marchant 1999; Slurink 1999; Van der Dennen 1999a).

Het is mijn overtuiging dat nog veel meer aspecten van menselijk sociaal gedrag (constructief zowel als destructief), evenals de 'unieke' menselijke cultuurvermogens, een solide (bio)evolutionaire basis bezitten. Vanuit dit perspectief zijn 'cultuur' en 'socioculturele evolutie' niet zozeer verklarende categorieën, maar eerder verschijnselen die zelf verklaring behoeven.

\*Met dank aan J. Goudsblom en N. Wilterdink voor commentaar op eerdere versies van dit artikel. Een uitgebreide versie, inclusief de evolutie van cultuurvermogen en moraliteit, is te vinden op mijn website [rint.rechten.rug.nl/rth/dennen/dennen.htm](http://rint.rechten.rug.nl/rth/dennen/dennen.htm).

## Literatuur

- Adang, O. (1999) *De machtigste chimpanzee van Nederland. Leven en dood in een mensapengemeenschap*, Amsterdam: Nieuwezijds.
- Alcock, J. (1998) *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*, 6th ed., Sunderland MA: Sinauer Assoc.
- Alexander, R.D. (1974) 'The evolution of social behavior', *Annual Review of Ecology & Systematics*, 5: 325-83.
- Alexander, R.D. (1979) *Darwinism and Human Affairs*, Univ. Washington Press.
- Alexander, R.D. (1987) *The Biology of Moral Systems*, New York: Aldine de Gruyter.
- Alexander, R.D. (1990) 'How did humans evolve? Reflections on the uniquely unique species', *Special Publications of the Museum of Zoology*, MI.
- Bagehot, W. (1872/1884) *Physics and Politics. Thoughts on the Application of the Principles of 'Natural Selection' and 'Inheritance' to Political Society*, London: Henry S. King & Co.; New York: Appleton.
- Barash, D.P. (1977) *Sociobiology and Behavior*, New York: Elsevier.
- Barkow, J.H. (1989) *Darwin, Sex and Status. Biological Approaches to Mind and Culture*, Toronto: Univ. Toronto Press.
- Bigelow (1969) *The Dawn Warriors. Man's Evolution towards Peace*, Boston: Little, Brown.
- Boehm, C. (1992) 'Segmentary "warfare" and the management of conflict: comparison of East African chimpanzees and patrilineal-patrilocal humans', in Harcourt & De Waal (eds.), pp. 137-74.
- Bowlby, J. (1982) *Attachment and Loss. Vol. I: Attachment*, New York: Basic Books.

- Calvin, W.H. (1986) *The River That Flows Uphill. A Journey from the Big Bang to the Big Brain*, New York: Macmillan (Ned. vertaling *De rivier die tegen de berg opstroomt - Een reis naar de oorsprong van de aarde en de mens*, Amsterdam: Ooievaar, 1998).
- Calvin, W.H. (1991) *The Ascent of Mind. Ice Age Climates and the Evolution of Intelligence*, New York: Bantam.
- Connor, R.C., R.A. Smolker & A.F. Richards (1992) 'Dolphin alliances and coalitions', in Harcourt & De Waal (eds.), pp. 415-44.
- Corning, P.A. (1983) *The Synergism Hypothesis. A Theory of Progressive Evolution*, New York: McGraw-Hill.
- Corning, P.A. (1999) 'Cooperative genes: synergy and the bioeconomics of evolution', in Van der Dennen, Smillie & Wilson (eds.), pp. 25-45.
- Dahl, E. (1994) *Die Gene der Liebe. Vom ewigen Kampf der Geschlechter*, Hamburg: Carlsen.
- Darwin C. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, London: Murray.
- Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford Univ. Press (Ned. vertaling *Het zelfzuchtige erfdeel*, Utrecht: Bruna, 1977).
- Dawkins, R. & J.R. Krebs (1978) 'Animal signals: information of manipulation?', in J.R. Krebs & N.B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, Oxford: Blackwell, pp. 283-309.
- De Vos, H. & E. Zeggelink (1994) 'The emergence of reciprocal altruism and group-living: an object-oriented simulation model of human social evolution', *Social Science Information*, 33: 493-517.
- De Vos, H. & E. Zeggelink (1997) 'Reciprocal altruism in human social evolution: the viability of reciprocal altruism with a preference for "old-helping-partners"', *Evolution and Human Behavior*, 18: 261-278.
- De Waal, F.B.M. (1982) *Chimpanzee Politics*, New York: Harper & Row.
- De Waal, F.B.M. (1989) *Peacemaking among Primates*, Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- De Waal, F.B.M. (1992) 'Coalitions as part of reciprocal relations in the Arnhem chimpanzee colony', in Harcourt & De Waal (eds.), pp. 233-58.
- De Waal, F.B.M. (1996) *Good Natured. The Origins of Right and Wrong in Humans and Other Animals*, Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- Dunbar, R.I.M. (1993) 'Coevolution of neocortical size, group size and human language', *Behavioral and Brain Sciences*, 16: 681-694.
- Dunbar, R.I.M. (1994) 'Sociality among humans and non-human animals', in T. Ingold (ed.), *Companion Encyclopedia of Anthropology*, London: Routledge, pp. 756-82.
- Durham, W.H., R. Boyd & P.J. Richerson (1997) 'Models and forces of cultural evolution', in Weingart et al. (eds.), pp. 327-53.
- Earle, T. (1994) 'Political domination and social evolution', in T. Ingold (ed.), *Companion Encyclopedia of Anthropology*, London: Routledge, pp. 940-61.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1989) *Human Ethology*, New York: Aldine de Gruyter.
- Elias, N. (1969) *Über den Prozeß der Zivilisation*, 2e ed., Bern: Francke Verlag.

- Falger, V.S.E. (1991) 'The missing link in international relations theory: review of *Genetic Seeds of Warfare* by Shaw & Wong', *Journal of Social & Biological Structures*, 14: 73-77.
- Falger, V.S.E. (1992) 'Cooperation in conflict: alliances in international politics', in Harcourt & De Waal (eds.), pp. 323-348.
- Falger, V.S.E. (1994) *Evolutie en Politiek. Biopolitologische Opstellen*, Groningen: Origin Press.
- Foley, R.A. (1987) *Another Unique Species. Patterns in Human Evolutionary Ecology*, Harlow: Longman.
- Foley, R.A. (1995) *Humans Before Humanity*, Oxford: Blackwell.
- Foley, R.A. (1996) 'An evolutionary and chronological framework for human social behaviour', in Runciman et al. (eds.), pp. 95-118.
- Forsyth, A. (1993) *A Natural History of Sex. The Ecology and Evolution of Mating Behavior*, Shelburne: Chapters Publ.
- Frank, R.H. (1988) *Passions within Reason. The Strategic Role of the Emotions*, New York: Norton.
- Goodall, J. (1986) *The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behavior*, Harvard MA: Belknap.
- Goudsblom, J. (1986) 'Priesters en krijgers', *Vrij Nederland*, Suppl. 5: 14-23.
- Goudsblom, J. (1987) 'Conflict and aggression in military-agrarian societies', Paper conference of the European Sociobiological Society, Jerusalem, Jan. 10-11.
- Goudsblom, J. (1990) 'The impact of the domestication of fire upon the balance of power between human groups and other animals', *Focaal*, 13: 55-65.
- Haldane, J.B.S. (1955) 'Population genetics', *New Biology*, 18: 34-51.
- Hamilton, W.D. (1964) 'The genetical evolution of social behavior', *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-52.
- Harcourt, A.H. (1992) 'Coalitions and alliances: are primates more complex than non-primates?', in Harcourt & De Waal (eds.), pp. 445-472.
- Harcourt, A.H. & F.B.M. de Waal (1992) 'Cooperation in conflict: from ants to anthropoids', in: Harcourt & De Waal (eds.), pp. 493-510.
- Harcourt, A.H. & F.B.M. de Waal (eds.) (1992) *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*, New York: Oxford Univ. Press.
- Harris, M. (1979) *Culture, Man, and Nature*, New York: Thomas Lowell.
- Hrdy, S.B. (1979) 'Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females', *Ethology & Sociobiology*, 1: 13-40.
- Hrdy, S.B. (1981/1991) *The Woman that Never Evolved*, Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- Hurst, L.D., A. Atlan & B.O. Bengtsson (1996) 'Genetic conflicts', *Quarterly Review of Biology*, 71 (3): 317-364.
- Kano, T. (1992) *The Last Ape. Pygmy Chimpanzee Behaviour and Ecology*, Stanford: Stanford Univ. Press.
- Kevles, B. (1986) *Females of the Species. Sex and Survival in the Animal Kingdom*, Cambridge MA: Harvard Univ. Press.

- Kortlandt, A. (1999) 'Ape models of incipient hominid lifestyle: chimpanzee or pygmy chimpanzee (bonobo)?', in H. Ullrich (ed.), *Hominid Evolution. Lifestyles and Survival Strategies*, Edition Archaea, pp. 35-43.
- Liesen, L.T. (1995) 'Feminism and the politics of reproductive strategies', *Politics & the Life Sciences*, 14 (2): 145-162.
- Low, B.S. (1993) 'An evolutionary perspective on war', in W. Zimmerman & H.K. Jacobson (eds.) *Behavior, Culture, and Conflict in World Politics*, Ann Arbor: Univ. Michigan Press, pp. 13-56.
- MacLean, P.D. (1990) *The Triune Brain in Evolution. Role in Paleocerebral Functions*, New York: Plenum Press.
- Mann, M. (1986/1993) *The Sources of Social Power*, 2 Vols., Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Marchant, L.F. (1999) 'The limits of chimpanzee charity: strategies of meat sharing in communities of wild apes', Paper symposium on welfare, ethnicity & altruism, Bad Homburg, 10-13 February.
- McNeill, W.H. (1982) *The Pursuit of Power*, Oxford: Blackwell.
- Rabbie, J.M. (1992) 'The effects of intragroup cooperation and intergroup competition on in-group cohesion and out-group hostility', in Harcourt & De Waal (eds.), pp. 175-205.
- Reynolds, V., V.S.E. Falger & I. Vine (eds.) (1987) *The Sociobiology of Ethnocentrism. Evolutionary Dimensions of Xenophobia, Discrimination, Racism and Nationalism*, London: Croom Helm.
- Ridley, M. (1996) *The Origins of Virtue. Human Instincts and the Evolution of Cooperation*, New York: Viking.
- Rodseth, L., R.W. Wrangham, A.M. Harrigan & B.B. Smuts (1991) 'The human community as a primate society', *Current Anthropology*, 32: 221-241.
- Runciman, W.G., J. Maynard Smith & R.I.M. Dunbar (eds.) (1996) *Evolution of Social Behaviour Patterns in Primates and Man*, Oxford: Oxford Univ. Press.
- Sanderson, S. (1998) 'Synthetic materialism: an integrated theory of human society', Paper Conference European Sociobiological Society, Moscow, May 31-June 4.
- Schmookler, A.B. (1984/1995) *The Parable of the Tribes. The Problem of Power in Social Evolution*, Los Angeles: Univ. California Press.
- Shaw, R.P. & Y. Wong (1989) *Genetic Seeds of Warfare: Evolution, Nationalism, and Patriotism*. London: Unwin Hyman.
- Sherman, P.W. (1981) 'Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals', in R.D. Alexander & D. Tinkle (eds.), *Natural Selection and Social Behavior*, Ann Arbor: Univ. Michigan Press, pp. 311-331.
- Simon, H.A. (1991) 'A mechanism for social selection and successful altruism', *Science*, 250: 1665-1668.
- Simpson, J.A. & D.T. Kenrick (eds.) (1997) *Evolutionary Social Psychology*, Mahwah NJ: Erlbaum.
- Slurink, P. (1989) *Natuurlijke selectie en de tragiek van de menselijke idealen*, Delft: Eburon.
- Slurink (1994) 'Causes of our complete dependence on culture', in R.A. Gardner et al. (eds.), *The Ethological Roots of Culture*, Dordrecht: Kluwer, pp. 461-474.

- Slurink, P. (1999) 'Culture and the evolution of the human mating system', in Van der Dennen, Smillie & Wilson (eds.), pp. 135-161.
- Sober, E. & D.S. Wilson (1998) *Onto Others. The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- Spencer, H. (1873-81) *Descriptive Sociology*, 8 Vols., New York: Appleton.
- Sumner, W.G. (1906) *Folkways. A Study of the Sociological Importance of Usages, Manners, Customs, Mores and Morals*, Boston: Ginn.
- Sumner, W.G. (1911) *War and Other Essays*, New Haven: Yale Univ. Press.
- Thienpont, K. (1999) *In-group/out-group gedrag in evolutiebiologisch perspectief*, Gent: CBGS Document, 1999.
- Trivers, R.L. (1971) 'The evolution of reciprocal altruism', *Quarterly Review of Biology*, 46 (4): 35-57.
- Trivers, R.L. (1985) *Social Evolution*, Menlo Park: Benjamin/Cummings.
- Van Benthem van den Bergh, G. (1975) 'Kaïns en Abels: over de sociale bronnen van geweld', *De Gids*, 138 (3): 191-198.
- Van den Berghe, P.L. (1981) *The Ethnic Phenomenon*, New York: Elsevier.
- Van der Dennen, J.M.G. (1987) 'Ethnocentrism and ingroup/outgroup differentiation: a review and interpretation of the literature', in Reynolds, Falger & Vine (eds.), pp. 1-47.
- Van der Dennen, J.M.G. (ed.) (1992) *The Nature of the Sexes. The Sociobiology of Sex Differences and the 'Battle of the Sexes'*, Groningen: Origin Press.
- Van der Dennen, J.M.G. (1995) *The Origin of War. The Evolution of a Male-Coalitional Reproductive Strategy*, Groningen: Origin Press.
- Van der Dennen, J.M.G. (1997) 'Of badges, bonds and boundaries: ethnocentrism and ingroup/outgroup differentiation revisited', Paper 20th annual meeting European Sociobiological Society, Ghent, 7-9 July.
- Van der Dennen, J.M.G. (1996) 'De rechtvaardiging van geweld, deel 2: psychodynamische processen en mechanismen', *Transaktie*, 25 (1): 10-43.
- Van der Dennen, J.M.G. (1999a) 'Selfish cooperation, loyalty structures and proto-ethnocentrism in intergroup agonistic behavior', Paper symposium on welfare, ethnicity & altruism, Bad Homburg, 10-13 February.
- Van der Dennen, J.M.G. (1999b) 'De evolutionaire redenen van de strijd der geslachten, Deel II: geslachtsverschillen en vrouwelijke reproductieve strategieën', *Psycho-skoop*, 10 (4/5): 126-176.
- Van der Dennen, J.M.G., D. Smillie & D.R. Wilson (eds.) (1999) *The Darwinian Heritage and Sociobiology*, Westport CT: Praeger/Greenwood Press.
- Van der Helm, F. (1999) 'Sommige hengsten werken samen in het beheer van een harem', *NRC Handelsblad*, 10 juli 1999.
- Van Hooff, J.A.R.A.M. & C.P. van Schaik (1992) 'Cooperation in competition: the ecology of primate bonds', in Harcourt & De Waal (eds.), pp. 357-390.
- Van Schaik, C.P. (1983) 'Why are diurnal primates living in groups', *Behaviour*, 87: 120-144.
- Vayda, A.P. (1961) 'Expansion and warfare among swidden agriculturists', *American Anthropologist*, 63: 346-358.
- Vogel, C. (1993) 'Der wahre Egoist kooperiert: ethische Probleme in Bereich von Evolutionsbiologie, Verhaltensforschung und Soziobiologie', *Universitas*, 1: 25-38.

- Vrba, E.S. et al. (1995) *Paleoclimate and Evolution with Emphasis of Human Origins*, New Haven: Yale Univ. Press.
- Wasser, S.K. (ed.) (1983) *Social Behavior of Female Vertebrates*, New York: Academic Press.
- Watson, L. (1995) *Dark Nature. A Natural History of Evil*, London: Hodder & Stoughton.
- Weingart, P., P.J. Richerson, S.D. Mitchell & S. Maasen (eds.) (1997) *Human by Nature. Between Biology and the Social Sciences*, Mahwah NJ: Erlbaum.
- Wielers, R. & H. de Vos (1999) 'Sociale wetenschappen in ontwikkeling: waarom sociologen zich moeten openstellen voor de biologie', *P & M*, 86: 19-33.
- Wilson, E.O. (1975) *Sociobiology. The New Synthesis*, Cambridge MA: Harvard Univ. Press.
- Wrangham, R.W. (1980) 'An ecological model of female-bonded primate groups', *Behaviour*, 75 (3-4): 262-300.
- Wrangham, R.W. & D. Peterson (1996) *Demonic Males. Apes and the Origins of Human Violence*, Boston: Houghton Mifflin.
- Zeifman, D. & C. Hazan (1997) 'Attachment: the bond in pair-bonds', in Simpson & Kenrick (eds.), pp. 237-263.
- 
-