

**GESLACHTSHORMONEN EN GEDRAG
BIJ DE BEERMAKAAK**

(Macaca arctoides)

SEX HORMONES AND BEHAVIOUR IN STUMPTAIL MACAQUES

(Macaca arctoides)

**PROEFSCHRIFT
TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN DOCTOR IN DE
GENEESKUNDE
AAN DE ERASMUS UNIVERSITEIT ROTTERDAM
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS
PROF. DR. M.W. VAN HOF
EN VOLGENS BESLUIT VAN HET COLLEGE VAN DEKANEN.
DE OPENBARE VERDEDIGING ZAL PLAATSVINDEN OP
WOENSDAG 25 SEPTEMBER 1985 OM 15.45 UUR**

DOOR

CORNELIS NIEUWENHUIJSEN

geboren te Vlaardingen

Promotiecommissie:

Promotoren : Prof.Dr. J.J. van der Werff ten Bosch
Prof.Dr. J.A.R.A.M. van Hooff

Overige leden: Prof.Dr. M.W. van Hof
Prof.Dr. H.K.A. Visser

Het hier beschreven onderzoek werd uitgevoerd bij
Organon International B.V. te Oss.

Het drukken van het proefschrift werd mogelijk gemaakt
door een subsidie van
de stichting "De Drie Lichten" te Hilversum.

INHOUD

Hoofdstuk 1. INLEIDING	1
Hoofdstuk 2. DE MAKAKEN	5
Hoofdstuk 3. MATERIAAL EN METHODEN	15
3.1 De Organon beermakakenkolonie	15
3.2 Gedragsobservaties	23
3.3 Gedragselementen	28
3.4 Agonistisch gedrag	28
3.5 Sexueel gedrag	31
3.6 Andere gedragingen	34
3.7 Fysiologische metingen	35
3.8 Statistiek	39
Hoofdstuk 4. SOCIALE STRUCTUUR	41
4.1 Inleiding	41
4.2 Materiaal en methoden	41
4.3 Dominantie hiërarchie	42
4.4 Samenzitten	50
4.5 Agressie	57
4.6 Vlooiën	63
4.7 Bluf	67
4.8 Sexueel gedrag	71
Hoofdstuk 5. ONTWIKKELING VAN FYSIOLOGIE EN GEDRAG	93
5.1 Inleiding	93
5.2 Materiaal en methoden	94
5.3 Fysiologische ontwikkeling in de eerste levensjaren	95
5.4 Fysiologische ontwikkeling van de mannetjes	96
5.5 Fysiologische ontwikkeling van de vrouwtjes	111
5.6 Factoren die de fysiologische ontwikkeling kunnen beïnvloeden	121
5.7 Geslachtsverschillen in fysiologische ontwikkeling	123
5.8 Agressief gedrag en dominantie verhoudingen	125
5.9 Sexueel gedrag	141
5.10 Migraties van jonge mannetjes	153
Hoofdstuk 6. VOORTPLANTINGSFYSIOLOGIE VAN VROUWELIJKE BEERMAKAKEN	157
6.1 Inleiding	157
6.2 Materiaal	157
6.3 Fysiologische gegevens	158
6.4 Voortplantingsseizoen	169
6.5 Dominantierang en reproductief succes	173

Hoofdstuk 7. SAMENHANG TUSSEN FYSIOLOGIE EN GEDRAG VAN VOLWASSEN MANNETJES	179
7.1 Inleiding	179
7.2 Materiaal en methoden	180
7.3 Betrouwbaarheid van de testosterongetallen	182
7.4 Resultaten en discussie	184
Hoofdstuk 8. REPRODUCTIEVE STATUS EN SEXUEEL GEDRAG VAN VROUWTJES	199
8.1 Inleiding	199
8.2 Materiaal en methoden	200
8.3 Proceptiviteit, receptiviteit en attractiviteit	202
8.4 De ovariumcyclus	204
8.5 De zwangerschap	221
8.6 Sexueel gedrag post-partum	229
8.7 Sexueel gedrag gedurende verschillende reproductieve stadia	234
Hoofdstuk 9. BIJZONDERHEDEN VAN HET COPULATIE GEDRAG VAN BEERMAKAKEN	237
9.1 Inleiding	237
9.2 Materiaal en methoden	237
9.3 Gedrag van het mannetje tijdens copulaties	238
9.4 De sexuele capaciteiten van mannetjes	244
9.5 Gedrag van vrouwtjes tijdens copulaties	254
9.6 Verstoring van copulaties	257
Hoofdstuk 10. SAMENVATTING	265
Hoofdstuk 11. ENGLISH SUMMARY	273
Hoofdstuk 12. LITERATUUR	283
Dankwoord	309
Curriculum vitae	311

HOOFDSTUK 1

INLEIDING

Bij lagere zoogdieren is het optreden van copulaties beperkt tot een kort deel van de ovariumcyclus: rondom het moment van de ovulatie of eisprong. Alleen in die periode, die enkele uren of dagen duurt (afhankelijk van de soort) initieert een vrouwtje sexuele interacties met mannelijke soortgenoten, tonen de mannetjes zich sexueel geïnteresseerd in het vrouwtje en accepteert zij de sexuele avances van mannetjes (Ford & Beach 1951; Young 1961). Hogere zoogdieren (de primaten) kunnen gedurende de gehele ovariumcyclus copuleren, maar meestal is de sexuele activiteit op de dagen vlak voor en tijdens het vruchtbare deel van de cyclus hoger dan op andere momenten (referenties: tabel 8-1). Dit geldt niet voor de mens, waarbij de coitus frequentie tijdens de menstruatie meestal laag is en direct daarna relatief hoog; rond het moment van de ovulatie is de coitus activiteit niet uitzonderlijk hoog (Udry & Morris 1977; Williams & Williams 1982; Bancroft e.a. 1983). Een andere uitzondering op het gebruikelijke primatenpatroon wordt gevormd door de beermakaak: uit gedragstests in het laboratorium bleek dat beermakaken gedurende alle fasen van de ovariumcyclus ongeveer even frequent copuleren (Slob e.a. 1978a,b).

Primaten hebben ovariumcycli die gemiddeld 4 of 5 weken duren. Na een cyclus zonder bevruchting treedt er een menstruele bloeding op (hierin onderscheiden primaten zich van andere zoogdieren). De produktie van ovariumhormonen vertoont bij alle onderzochte primatensoorten in principe hetzelfde patroon. Gedurende de eerste helft van de cyclus (folliculaire fase) produceren de ovaria in toenemende mate oestrogenen (voornamelijk oestradiol). Tegen het eind van de folliculaire fase bereiken de oestradiolspiegels het hoogste niveau en volgt de ovulatie. Hierop volgt de luteale fase waarin de ovaria veel progesteron en betrekkelijk weinig oestradiol produceren (mens: Koninckx e.a. 1981; Lenton e.a. 1982; mensapen: Graham e.a. 1973; Nadler e.a. 1983; baviaan: Wildt e.a. 1977; beermakaak: Wilks 1977; Slob e.a. 1978a,b; andere makaken: Bullock e.a. 1972; Wilks e.a. 1976; Aso e.a. 1977; Goodman e.a. 1977; Wehrenberg e.a. 1980; Kholkute e.a. 1981; Shideler e.a. 1983).

Bij de meeste onderzochte primatensoorten en lagere zoogdieren bleek oestradiol bevorderend en progesteron remmend te werken op het optreden van copulaties (Young 1961; tabel 8-4). Mensen en beermakaken lijken echter minder gevoelig te zijn voor zulke hormonale invloeden. Het voor de mens beschreven patroon lijkt te berusten op sociale in plaats van hormonale factoren (Ford & Beach 1951). Voor de beermakaak waren tot voor kort

alleen maar laboratorium-gegevens bekend: er werden dieren gebruikt die in individuele kooien leefden en gedurende korte tijd (15-20 minuten) werden geobserveerd in een paar-situatie (1 mannetje met 1 vrouwtje) of in een trio-situatie (1 mannetje met 3 vrouwtjes). In vrijwel iedere test werd een paar maal gecopuleerd, ongeacht de cyclusfase van de vrouwtjes (Slob e.a. 1978a,b). Soortgelijke tests met een aantal andere primatensoorten leverden wel een cyclisch patroon in copulatie activiteit op, met pieken in het laat-folliculaire en peri-ovulatoire deel van de cyclus, en de laagste frequenties halverwege de luteale fase (mensapen: Yerkes 1939; Young & Orbison 1944; Nadler 1975; bavianen: Bielert 1982; makaken: Michael & Zumpe 1970a; Goldfoot 1971; Goy & Resko 1972; Enomoto e.a. 1979; Zumpe & Michael 1983). Daarom lijkt het, op het eerste gezicht, niet aannemelijk dat alleen de onnatuurlijke studie-omstandigheden verantwoordelijk waren voor het ontbreken van een cyclisch patroon bij beermakaken. Echter, bij de beermakak lijkt, misschien sterker dan bij andere soorten, copulatie gedrag te kunnen functioneren als een soort begroetingsritueel. Door het steeds maar weer bij elkaar zetten en uit elkaar halen van de dieren zou kunstmatig een hoge copulatie activiteit gedurende alle cyclusfasen gecreëerd kunnen worden waardoor een eventueel cyclisch patroon gemaskeerd wordt.

Om uit te vinden of beermakaken in dit opzicht inderdaad minder van hormonen afhankelijk zijn dan andere soorten apen zou een studie moeten worden verricht waarin het 'introductie effect' vermeden wordt. Zo'n studie werd uitgevoerd door Slob & Nieuwenhuijsen (1980) met heterosexuele paren beermakaken die continu samenleefden in een laboratoriumkooi: 2 paren werden elk gedurende 2 maanden onafgebroken geobserveerd (m.b.v. een videorecorder) en bleken geen cycliciteit in seksueel gedrag te vertonen.

De gelegenheid om onderzoek te doen aan een veel groter aantal dieren en onder minder artificiële omstandigheden werd geboden door Organon in Oss. Organon beschikte over een grote groep beermakaken die samenleefden in een buitenkooi. Er konden aan deze groep gedragsobservaties worden verricht en er kon regelmatig bloed worden afgenomen van de apen voor hormoon bepalingen. Bij de vrouwtjes kon aan de hand van de hormoongetallen -achteraf- een beeld worden verkregen over het verloop van ovariumcycli, en er kon worden nagegaan of de geobserveerde copulaties een cyclisch patroon vertoonden.

Het onderzoek aan de Organon beermakakenkolonie was aanvankelijk opgezet om 1 specifieke vraagstelling, betreffende de relatie tussen hormonen en seksueel gedrag tijdens de ovariumcyclus. Dankzij het feit dat de studiegroep vele dieren bevatte (mannetjes en vrouwtjes van allerlei leeftijden) en doordat de studie enkele jaren besloeg kon de oorspronkelijke vraagstelling worden uitgebreid tot een meer algemene vraagstelling betreffende geslachtshormonen en gedrag: er konden niet alleen vrouwtjes tijdens ovariumcycli bestudeerd worden maar ook zwangere en lacterende vrouwtjes, volwassen mannetjes en opgroeiende dieren. Hieronder volgt een beknopte opsomming van de onderwerpen die tijdens het onderzoek aan de orde

waren. Literatuur verwijzingen zijn daarbij achterwege gelaten: deze worden in de latere hoofdstukken gegeven.

In hoofdstuk 4 wordt de sociale structuur van de studiegroep beschreven. Bij apen die in groepen samenleven kunnen, naast hormonen, ook sociale factoren een rol spelen bij het tot uiting komen van sexueel en ander gedrag. Daarom was het in het kader van het onderzoek nodig om de sociale structuur van de groep in detail te beschrijven. De gegevens in hoofdstuk 4 zijn in de eerste plaats bedoeld als informatie waaraan later de vondsten betreffende geslachtshormonen gerelateerd zullen worden. Maar ook los van hormonale vraagstellingen vormt de studie van de sociale structuur van apengroepen een boeiend onderwerp, temeer daar er op dit punt over beermakaken nog betrekkelijk weinig bekend is. De sociale structuur van een groep apen kan worden beschreven aan de hand van een dominantie hiërarchie: op grond van een bepaald dominantie criterium (b.v. het winnen of verliezen van conflicten) kunnen de individuen gerangschikt worden in een hiërarchische volgorde. Een dergelijke hiërarchische structuur is al voor vele groepen in het wild en in gevangenschap beschreven en bleek ook in de groep in Oss te bestaan. De sociale structuur van een groep apen kan tevens worden beschreven in termen van nabijheidsrelaties (welke dieren zitten vaak bij elkaar in de buurt). Dergelijke samenzit-structuren zijn voor apen in het wild meermalen beschreven, maar bij groepen in gevangenschap is dit aspect van de sociale structuur nog maar weinig bestudeerd.

Veranderingen in hormoonspiegels en andere fysiologische aspecten en gedragsfrequenties tijdens de ontwikkeling van jonge dieren worden in hoofdstuk 5 beschreven. Uit eerdere studies aan apen en mensen is gebleken dat zich in de puberteit vrij abrupte veranderingen voordoen in de produktie van geslachtshormonen en de lichaams-groeisnelheid. Andere studies melden veranderingen in de sociale positie en seksuele activiteit bij puberale dieren. De precieze samenhang tussen veranderingen in fysiologie en gedrag in deze levensfase is nog maar weinig onderzocht. De Organon beermakakenkolonie bevatte veel jonge dieren waarvan de geboortedatum bekend was en waarvan gedurende enkele jaren zowel fysiologische als gedragsgegevens verzameld konden worden.

In de loop van de jaren werd een grote hoeveelheid gegevens verzameld over de voortplantingsfysiologie van vrouwelijke beermakaken. Deze gegevens, gepresenteerd in hoofdstuk 6, vormen een aanvulling op eerder onderzoek aan beermakaken in het laboratorium. In hoofdstuk 6 zal tevens worden ingegaan op de vraag of het reproductieve succes van een vrouwtje samenhangt met haar dominantie positie.

De samenhang tussen het mannelijke geslachtshormoon testosteron en sociaal gedrag (hoofdstuk 7) vormt een controversieel onderwerp. In sommige eerdere studies werden significante correlaties gevonden tussen testosteronspiegels en dominantierang, agressiviteit of seksuele activiteit van mannelijke primaten, maar in andere studies bleken zulke verbanden niet. In Oss kon van een groot aantal mannetjes gedurende lange tijd

regelmatig bloed worden afgenomen voor hormoon bepaling, zodat zowel inter- als intra-individuele verschillen in testosteronspiegels en in gedragsfrequenties met elkaar vergeleken konden worden.

De oorspronkelijke vraagstelling van dit onderzoek betreffende de samenhang tussen ovariumcyclusfase en sexuele activiteit komt in hoofdstuk 8 aan de orde. Voorts worden in dit hoofdstuk sexueel gedrag tijdens de zwangerschap en de lactatie beschreven. Bij de mens is de sexuele activiteit op het eind van en vlak na de zwangerschap betrekkelijk laag. Over andere primatensoorten is op dit punt nog vrij weinig bekend. In de loop van de huidige studie werden er 27 jongen geboren zodat er veel gegevens verzameld konden worden betreffende gedragsveranderingen bij zwangere en lacterende vrouwtjes.

Tenslotte worden in hoofdstuk 9 enkele bijzondere aspecten van het copulatie gedrag van beermakaken belicht, zoals de ongewoon hoge ejaculatorische capaciteiten van deze soort, het vrouwelijk orgasme en de manier waarop copulanten verstoord kunnen worden door andere dieren.

HOOFDSTUK 2

DE MAKAKEN

De in dit proefschrift gepresenteerde onderzoekresultaten zullen worden vergeleken met vondsten uit ander primatenonderzoek, met name onderzoek aan makaken. Het geslacht der makaken (*Macaca*) omvat 16 soorten. In dit hoofdstuk wordt algemene informatie gegeven over die soorten en in het bijzonder over de beermakaka.

Levensomstandigheden

Bij vergelijkingen met andere studies is het van belang te weten onder welke omstandigheden de onderzochte apen leefden. De levensomstandigheden kunnen in 5 categorieën worden verdeeld:

Natuurlijk. Vrijlevende apen, in hun natuurlijke omgeving, die zelf hun voedsel moeten zoeken.

Bijgevoederd. Vrijlevende apen, in hun natuurlijke omgeving, die zich voeden met voedsel dat ze zelf zoeken en met voedsel dat door mensen wordt verstrekt (b.v. vele groepen Japanse makaken).

Eiland. Vrijlevende apen op een plaats die niet in hun natuurlijke verspreidingsgebied ligt. Door mensen bijgevoederd. Bijvoorbeeld de rhesusapen die in de dertiger jaren vanuit India werden overgebracht naar eilandjes in de Caraïbische Zee, en die daar nog steeds leven.

Buiten-gevangenschap. Apen die als groep in een kooi of op een omheind terrein in de buitenlucht leven en die 's nachts een binnenverblijf tot hun beschikking hebben. Voeding wordt volledig door mensen verzorgd. De beermakaken in Oss leven sinds 1978 onder deze omstandigheden.

Laboratorium. Apen die in verwarmde en kunstmatig verlichte ruimtes zijn gehuisvest, individueel of met enkele apen per kooi. Voeding wordt volledig door mensen verzorgd. De beermakaken in Oss leefden tot 1978 onder deze omstandigheden.

De termen 'wild' en 'vrijlevend' worden in dit proefschrift gebruikt om de 3 eerstgenoemde categorieën te zamen mee aan te duiden: apen die in hun bewegingsvrijheid niet belemmerd worden door onnatuurlijke obstakels zoals een kooi of een omheining. Wanneer de voedingssituatie of de geografische ligging van het leefgebied van belang kunnen zijn (b.v. voor fysiologische ontwikkeling of voortplantingsseizoenen) wordt wel onderscheid gemaakt tussen natuurlijke, bijgevoederde en eilandgroepen.

soortengroep		wetenschappe- lijke naam	Nederlandse naam	Engels naam
silenus- sylvanus	1	<i>M. silenus</i>	baardaap	liontail macaque
	2	<i>M. nemestrina</i>	laponder	pigtail macaque
	3	<i>M. tonkeana</i>	-	Tonkean macaque
	4	<i>M. maura</i>	moormakaak	moor macaque
	5	<i>M. ochreata</i>	grauwarm makaak	booted macaque
	6	<i>M. nigra</i>	kuifmakaak	Celebes black ape
	7	<i>M. sylvanus</i>	Berber aap	Barbary ape
sinica	8	<i>M. sinica</i>	Ceylon kroonaap	toque macaque
	9	<i>M. radiata</i>	Indiase kroonaap	bonnet macaque
	10	<i>M. assamensis</i>	Assam makaak	Assam macaque
	11	<i>M. thibetana</i>	Tibetaanse makaak	Tibetan macaque
fascicularis	12	<i>M. fascicularis</i>	Java aap	crab-eating monkey
	13	<i>M. cyclops</i>	Formosa makaak	Taiwan macaque
	14	<i>M. mulatta</i>	rhesusaap	rhesus monkey
	15	<i>M. fuscata</i>	Japanse makaak	Japanese monkey
arctoides	16	<i>M. arctoides</i>	beermakaak	stumptail macaque

Tabel 2-1. De makaken: soorten, namen en bijzonderheden. Indeling gebaseerd op Fooden (1980) en Groves (1980). Perineale zwellingen: + = grote zwelling ten tijde van ovulatie; ± = onduidelijke zwellingen en/of kleurveranderingen, niet altijd cyclisch; - = geen cyclische zwellingen of kleurveranderingen. Voortplantingsseizoen: + = wel een geboortenseizoen; ± = in sommige studies wel, in andere niet een seizoen; - = geen seizoen; N = natuurlijk of bijgevoerd; E = eiland; B = buiten-gevangenschap; L = laboratorium (zie tekst voor verklaring van deze termen).

Synoniemen: 1 = wanderoe (NL); 2 = klapperaap, Lampongaap; 7 = magot (NL); 11 = Père David's macaque; 12 = *Macaca irus*, *cynomolgus*, Java monkey, Kra, longtailed macaque; 13 = Formosan (rock) monkey; 16 = *Macaca speciosa*.

Tussen haakjes: literatuur verwijzingen. 1 Bielert & Vandenberg 1981; 2 Bullock e.a. 1972; 3 Czaja e.a. 1977; 4 Dittus 1975; 5 Dixon 1977; 6 Drickamer 1974a; 7 Eaton 1972; 8 Fooden 1975; 9 Fooden 1980; 10 Furuya 1965; 11 Hadidian & Bernstein 1979; 12 van Hooff, pers. med. (buiten-gevangenschap); 13 Kavanagh & Laursen 1984; 14 Kawai e.a. 1967; 15 Lancaster & Lee 1965; 16 MacRoberts & MacRoberts 1966; 17 Napier & Napier 1967; 18 Nawar & Hafez 1972; 19 Nigi 1975; 20 Paul & Thommen 1984; 21 Peng e.a. 1973; 22 Rahaman & Parthusarathy 1969; 23 Roberts 1978; 24 Shively e.a. 1982; 25 Silk e.a. 1981; 26 Simonds 1965; 27 Spiegel 1950; 28 Taub 1980; 29 Valerio e.a. 1969; 30 eigen waarnemingen.

verspreiding (9)	perineale zwellingen	voortplantingsseizoen N E B L	copulatie patroon (24)	
Z-W India	+ (8)	- (8)	MME	1
Z-Indochina, Indonesië	+ (2)	- - (8,11)	MME	2
Celebes				3
Celebes	+ (11)			4
Celebes				5
Celebes	+ (5)	- (5)	MME	6
N-Afrika, Gibraltar	+ (28)	+ + + (16,20,23)	SME	7
Sri Lanka	- (4)	+ (4)		8
Z-India	± (26)	+ + - (11,22,25,29)	SME	9
Assam, N-Indochina	± (17)			10
Z-China				11
Z-Indochina, Indonesië	± (18,27)	- - ± - (10-13,29)	S/MME	12
Taiwan	± (21)	+ - (21)		13
N-India, China	± (3)	+ + + ± (1,6,11,15,29)	MME	14
Japan	± (19)	+ + + (7,14,15,19)	MME	15
Indochina	- (30)	- - - (hoofdstuk 6)	SME	16

Tabel 2-1, vervolg



Figuur 2-1. Verspreidingsgebied van de deermakaak. Naar Bertrand (1969) en Fooden (1980). Het is niet bekend of er deermakaken in Cambodië en Oost-Thailand leven.

Verspreiding

Het verspreidingsgebied der makaken omvat tropische, subtropische en gematigde gebieden in Zuid- en Oost-Azië en Noord-Afrika (zie tabel 2-1). De meeste soorten leven in bossen, maar er komen ook makaken voor in dorpen en steden (Southwick e.a. 1965) en in relatief kale, woestijnachtige gebieden (Napier & Napier 1967).

Beermaakaken leven in tropische en subtropische gebieden in Indo-China (fig. 2-1) en zijn daar uitsluitend waargenomen in bosrijke gebieden (McCann 1933; Bertrand 1969; Fooden 1971; 1976; 1982; Eudey 1980; Zhang e.a. 1981).

Morfologie - algemeen

Makaken zijn middelgrote, tamelijk stevig gebouwde apen. Volwassen mannetjes van de grootste makakensoort, de moormakaak, hebben gemiddeld een kop-romplengte van 66 cm, en mannetjes van de kleinste soort, de Ceylon kroonaap, meten gemiddeld 47 cm. Volwassen vrouwtjes zijn kleiner dan volwassen mannetjes.

De lengte van de staart varieert van zeer lang (1.2 x de kop-romplengte) bij de Ceylon kroonaap, tot bijna onzichtbaar (0.03 x de kop-romplengte) bij de Berber aap (Fooden 1980).

Bij veel makakensoorten vertoont bij de vrouwtjes het perineum (de huid rondom de vagina) cyclische kleur- en/of vormveranderingen. Vrouwelijke laponders hebben zeer duidelijke zwellingen die hun maximale grootte bereiken op het moment van de ovulatie, en daarna snel schrompelen (Bullock e.a. 1972). Bij chimpansees en bavianen is eenzelfde relatie tussen maximale zwelling en ovulatie tijdstip vastgesteld (Young & Yerkes 1943; Graham e.a. 1973; Wildt e.a. 1977) en daarom wordt algemeen aangenomen dat deze relatie bestaat bij alle apensoorten die cyclische zwellingen vertonen. Bij deze soorten kan de reproductieve status van een vrouwtje op tientallen meters afstand worden waargenomen.

Rhesusapen (Rowell 1963; Czaja e.a. 1977) en Japanse makaken (Nigi 1975) hebben geen duidelijke zwellingen, en de kleurveranderingen van het perineum vertonen bij deze soorten niet altijd een regelmatig cyclisch patroon. Uiterlijke kenmerken zijn hier dus geen betrouwbare ovulatie-indicator.

Tenslotte zijn er enkele makakensoorten waarbij geen enkele cyclische zwelling of kleurverandering van het perineum is waar te nemen (tabel 2-1).

De vorm van de penis en van de vrouwelijke genitaliën verschilt sterk van soort tot soort (fig. 2-2). Op grond van deze kenmerken verdeelde Fooden (1980) de makaken in 4 soortengroepen. Deze indeling is in tabel 2-1 aangehouden. Er zijn echter ook andere indelingen mogelijk, op grond van fossiele gegevens (Delson 1980) of electroforetische analyse van de bloedeiwitten (Cronin e.a. 1980).

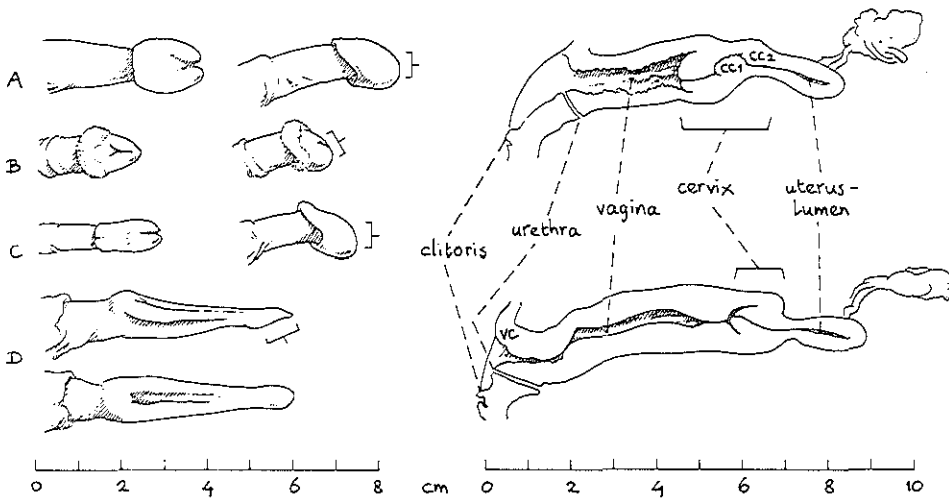
Morfologie - beermakaak

Op grond van hun afmetingen (kop-romplengte van volwassen mannetjes

gemiddeld 57 cm; Fooden 1980) kunnen beermakaken als 'gemiddelde' makaken worden beschouwd. Door hun dikke vacht tonen ze zeer fors en daaraan danken ze hun wetenschappelijke naam: *Macaca arctoides* = op de beer gelijkende makaak. De staart is slechts enkele cm lang en onbehaard, vandaar de Engelse naam 'stumptail macaque'.

De jongen hebben bij de geboorte een roomkleurige vacht. In de loop van het 1e levensjaar wordt de vacht geleidelijk donkerder, en op volwassen leeftijd kan de kleur variëren van oranje tot zwart, met daartussenin allerlei tinten bruin. Volwassen dieren hebben altijd een effen vacht-kleur. In Assam (McCann 1933) en Thailand (Fooden 1976) zijn, in natuurlijke groepen, zowel donkere als licht gekleurde individuen gezien. Dit duidt erop dat de verschillende vachtkleuren geen verschillende geografische rassen vertegenwoordigen.

Het gezicht heeft bij de geboorte een bleekroze kleur en wordt op latere leeftijd donkerder. Bij volwassen beermakaken zijn kleur en tekening van het gezicht zeer variabel. Bij de meeste dieren is de grondkleur rood, met daarop een grillig patroon van zwarte en soms witte vlekken. Maar er zijn ook individuen met een beige, bleekroze, paarsrode of zwarte grondkleur, en



Figuur 2-2. Morfologie van de voortplantingsorganen van makaken. Links: penis, zij- en bovenaanzicht; naar Fooden (1975); A - *silenus-sylvanus* groep (Lapouder); B - *sinica* groep (Ceylon kroonaap); C - *fascicularis* groep (Java aap); D - *arctoides* groep (beermakaka); de accolades geven de plaats van de urethra opening aan. Rechts: vrouwelijke genitaliën, sagittale doorsnede; naar Fooden (1967a, 1980); boven: rhesusaap, onder: beermakaka; bij de overige soorten is de morfologie in principe dezelfde als bij de rhesusaap; CC1 en CC2 = cervicale colliculi; VC - vestibulaire colliculus.

individuen zonder zwart in het gezicht of met alleen wat fijne sproetjes. Dankzij deze variabiliteit in het uiterlijk zijn de individuele dieren vrij gemakkelijk te herkennen.

Vrouwtjes die in de puberteit komen hebben lichte zwellingen van de huid rond de vagina (Trollope & Blurton Jones 1975). Deze zwellingen doorlopen geen cyclisch patroon en zijn niet te vergelijken met de grote perineale zwellingen bij laponders, bavianen en chimpansees (hoofdstuk 5).

Volwassen vrouwelijke beermakaken vertonen een grote individuele variatie in de kleur van het perineum, die gewoonlijk overeenkomt met de grondkleur van het gezicht. Bij koud weer kunnen gezicht en perineum bleek worden, en bij hevige opwinding intenser rood. Kleur en vorm van het perineum vertonen echter geen cyclische veranderingen aan de hand waarvan het ovulatie tijdstip zou kunnen worden vastgesteld.

Op grond van de vorm der genitaliën beschouwde Fooden (1980) de beermakaak als een aparte soortengroep onder de makaken. De uitzonderlijke vorm van de penis (fig. 2-2) werd voor het eerst beschreven door Anderson (1872). De eikel is in vergelijking met die van andere makakensoorten zeer lang en heeft een taps toelopende vorm. De genitaliën van vrouwelijke beermakaken werden voor het eerst beschreven door Fooden (1967a). Deze genitaliën onderscheiden zich van die van andere makaken door de aanwezigheid van een bolvormige structuur aan de ingang van de vagina, de zgn. vestibulaire colliculus (fig. 2-2). Hierdoor heeft de vagina een tamelijk nauwe ingang en is ze wel te penetreren door een penis met een dun uiteinde (zoals van de beermakaak), maar waarschijnlijk minder gemakkelijk door een penis met een dikke, stompe eikel (zoals van de andere makakensoorten, zie fig. 2-2). Fooden (1967a) suggereerde dat de beermakaak door dit mechanisme beschermd zou kunnen zijn tegen hybridisatie (kruisingen met andere soorten) ("lock and key" hypothese).

Noch in het wild, noch in gevangenschap is er ooit met zekerheid een kruising tussen een beermakaak en een andere makaak vastgesteld. Chiarelli (1973) noemde wel een kruising tussen een *M. arctoides* mannetje en een *M. mulatta* vrouwtje, en gaf Antonius (1951) als referentie. Fooden (1967a) merkte reeds op dat dit een dubieus geval is, want Antonius sprak slechts van een "Rotgesichtsmakak", zonder een wetenschappelijke naam te vermelden. Volgens Grzimek (1968, deel 10, p. 648) is "Rotgesichtsmakak" de Duitse benaming voor Japanse makaak.

Van de andere makakensoorten is bekend dat ze onderling te kruisen zijn en dat deze kruisingen vruchtbare nakomelingen opleveren (Fooden 1964; Bernstein 1966; Chiarelli 1973; Bernstein & Gordon 1980a). Voorlopig lijkt de beermakaak in dit opzicht een uitzonderingspositie in te nemen. Dit zou inderdaad toegeschreven kunnen worden aan de "lock and key" hypothese, ook al staat deze kruisingen van beermakaak mannetjes met vrouwtjes van andere soorten op het eerste gezicht niet in de weg.

Levenswijze - algemeen

De makaken die onder natuurlijke omstandigheden zijn bestudeerd bleken

allen dagdieren te zijn. Hun dieet is voornamelijk plantaardig, alhoewel ze ook weleens insecten en andere kleine dieren eten (Napier & Napier 1967).

Makaken leven in groepen van gewoonlijk 10 tot 60 dieren (Jolly 1972), maar groepen die door de mens worden bijgevoederd kunnen veel groter worden. Een extreem voorbeeld hiervan is de groep Japanse makaken in Takasakiyama, met 700 leden (Kawanaka 1973). Ook zonder bijvoederen ligt de groepsgrootte bij Japanse makaken betrekkelijk hoog: Mori (1979) beschreef verschillende natuurlijke groepen met elk ongeveer 100 leden.

Natuurlijke makakengroepen bestaan uit een aantal volwassen mannetjes, een groter aantal volwassen vrouwtjes, en hun jongen.

Kawai stelde in 1958 voor het eerst vast dat groepen Japanse makaken geen vaste samenstelling hebben: jonge mannetjes verhuizen op de leeftijd van circa 3.5 jaar (als ze in de puberteit komen) naar de periferie van de groep. Later onderzoek aan Japanse makaken (Koyama 1967; Kawanaka 1973) en rhesusapen (Koford 1963; Lindburg 1969; Boelkins & Wilson 1972; Drickamer & Vessey 1973) toonde aan dat periferalisatie en migratie van mannetjes zeer algemeen voorkomt. Vooral puberale, maar ook volwassen mannetjes vertonen dit verschijnsel. Jonge mannetjes plegen hun geboortegroep te verlaten, enige tijd alleen of in een 'vrijgezelligengroepje' te leven, en zich vervolgens aan te sluiten bij een andere groep. Na een aantal jaren kunnen ze weer naar een volgende groep verhuizen. Vrouwtjes daarentegen blijven hun leven lang in hun geboortegroep: zij vormen de kern van de groep.

Migrerende mannetjes zijn ook waargenomen bij Ceylon kroonapen (Dittus 1975), Java apen (Wheatley 1982; van Noordwijk & van Schaik, in druk) en vele andere apensoorten (Packer 1979a). Of dit verschijnsel zich algemeen voordoet bij alle makakensoorten is nog de vraag, want Simonds (1973) en Taub (1980) zagen in hun langdurige studies aan resp. Indiase kroonapen en Berber apen in natuurlijke groepen maar zelden migraties en helemaal geen solitaire mannetjes. Bij deze soorten bleven jonge mannetjes na de puberteit in hun geboortegroep, en het aantal volwassen mannetjes per groep was ongeveer gelijk aan het aantal volwassen vrouwtjes.

Levenswijze - de beermakaak

Uit de weinige studies die onder natuurlijke omstandigheden zijn verricht (McCann 1933; Bertrand 1969; Fooden 1971; 1976) valt op te maken dat groepen beermakaken gewoonlijk bestaan uit 5 tot 50 individuen. De dieren voeden zich met bladeren, vruchten, wortels en soms insecten. McCann en Bertrand vermelden dat beermakaken weleens aardappel- en rijstvelden plunderen. Volgens McCann zijn beermakaken grondbewoners die alleen als er gevaar dreigt de bomen in vluchten.

Behalve wat summiere gegevens over natuurlijke groepen gaf Bertrand (1969) een uitgebreide en gedetailleerde beschrijving van het gedrag van beermakaken die uit gevangenschap kwamen en in Thailand waren losgelaten, dus een onnatuurlijke groep in een natuurlijke omgeving. Deze dieren

besteedden ongeveer de helft van de dag aan het zoeken (en eten) van voedsel. Bertrand bestudeerde tevens beermakaken in de dierentuinen van Calcutta en Parijs. Deze apen in buiten-gevangenschap besteedden veel minder tijd aan voedsel zoeken en eten, en vertoonden veel vaker sexueel en agressief gedrag dan hun vrijlevende soortgenoten.

Het feit dat McCann (1933) in Assam meermaalen solitaire mannetjes zag, vormt een aanwijzing dat migraties van mannelijke beermakaken onder natuurlijke omstandigheden mogelijk voorkomen.

Voortplantingsseizoen

Ongeveer de helft van de makakensoorten waarvan gegevens bekend zijn, vertonen een voortplantingsseizoen, dat wil zeggen dat verreweg de meeste geboorten geconcentreerd zijn in een bepaald deel van het jaar en dat er gedurende een aantal maanden van het jaar geen jongen geboren worden. Bij makaken is het geboortenseizoen gewoonlijk een periode van 2 of 3 maanden in de lente of vroege zomer. In de maanden november t/m januari worden er geen jongen geboren, en in de rest van het jaar weinig. De copulatie frequenties vertonen een omgekeerd beeld: een piek in de herfst en/of vroege winter en zeer lage frequenties gedurende de rest van het jaar.

Bij de andere helft van de onderzochte makakensoorten worden het hele jaar door jongen geboren (tabel 2-1).

Hierbij moet worden opgemerkt dat slechts bij 2 soorten (de rhesusaap en de Japanse makaak) het al dan niet bestaan van een voortplantingsseizoen in het wild onomstotelijk is aangetoond, dat wil zeggen gebaseerd op meerdere onafhankelijke studies, elk meerdere jaren en een groot aantal (> 100) geboorten omvattend. Voor de overige soorten zijn de wild-gegevens tamelijk mager.

De studies aan beermakaken in Indo-China duurden te kort of waren te oppervlakkig om ook maar iets te kunnen zeggen over het bestaan van een voortplantingsseizoen. In een groep beermakaken op een eiland in de Caraïbische Zee werden het hele jaar door jongen geboren (Estrada & Estrada 1981). In hoofdstuk 6 zal nader op dit onderwerp worden ingegaan.

Copulatie gedrag

Tabel 2-1 geeft onder meer gegevens over de aard van het copulatie gedrag. Vijf van de 9 soorten waarvan gegevens bekend zijn vertonen het zgn. MME-patroon (multiple mount ejaculators), dat wil zeggen dat een copulatie bestaat uit meerdere beklimmingen met intromissie voordat er een beklimming met intromissie en ejaculatie volgt. Drie soorten vertonen het SME-patroon (single mount ejaculators), dat wil zeggen dat een copulatie gewoonlijk slechts bestaat uit 1 beklimming met intromissie en ejaculatie. Java apen kunnen zowel het SME- als het MME-patroon vertonen (Shively e.a. 1982).

Beermakaken behoren tot het SME-type (Blurton Jones & Trollope 1968; Kanagawa e.a. 1972). De laatsten suggereerden dat dit wellicht te maken had met de uitzonderlijke penis-morfologie van de beermakaak. In tabel 2-1

is echter te zien dat het SME-patroon ook voorkomt bij soorten met de gebruikelijke penis-morfologie.

Nomenclatuur, classificatie en leefmilieu van de beermakaak

Over de wetenschappelijke naam, de classificatie en het leefmilieu van de beermakaak bestaat nogal wat onduidelijkheid. Dit komt doordat de beermakaak, de Japanse makaak en de Tibetaanse makaak op het eerste gezicht enige gelijkenis vertonen, en doordat de Engelse naam 'stumptail macaque' niet alleen wordt gebruikt voor de beermakaak, maar soms ook voor de Japanse makaak ('Japanese stumptail macaque') en de Tibetaanse makaak ('Père David's stumptail macaque').

Cuvier (gerefereerd in Fooden 1967b) beschreef in 1825 een aap waarvan hij aannam dat deze uit het toenmalige Nederlands-Indië afkomstig was, en die hij de naam "Macaque à face rouge (*M. speciosus*)" gaf. Sindsdien is de benaming *M. speciosus* of *M. speciosa* door veel auteurs gebruikt voor de (Indochinese) beermakaak. Fooden (1967b) maakte echter duidelijk dat Cuvier's exemplaar waarschijnlijk niet uit Indonesië, maar uit Japan afkomstig was, en bovendien de uiterlijke kenmerken van de Japanse makaak vertoonde. De eerst beschreven beermakaak was dus eigenlijk een Japanse makaak. De naam *M. speciosa* mag daarom niet als aanduiding van de beermakaak gebruikt worden, en Fooden stelde de naam *M. arctoides* voor. De naam *M. speciosa* komt in de moderne literatuur bijna niet meer voor.

Bertrand (1969) en Zhang e.a. (1981) beschouwden de beermakaak en de Tibetaanse makaak als ondersoorten van eenzelfde soort (*M. speciosa*). Echter, volgens Fooden (1967b) zijn het 2 verschillende soorten omdat er een aantal belangrijke morfologische verschillen bestaan, o.a. in de vorm van het penisbotje. In tegenstelling tot Bertrand en Zhang e.a. baseerde Fooden zijn conclusie op eigen waarnemingen. Fooden's visie lijkt me daarom aannemelijker dan die van Bertrand en Zhang e.a.

Het verspreidingsgebied dat Bertrand en Zhang e.a. opgaven voor de 'stumptail macaque' (eigenlijk dus de beermakaak en de Tibetaanse makaak te zamen) omvat o.a. zuidelijk China en is daardoor veel groter dan het werkelijke verspreidingsgebied van de beermakaak (fig. 2-1).

Volgens Kling & Orbach (1963) en Bertrand (1969) komen beermakaken in het wild onder meer voor in gebergten die gedurende een groot deel van het jaar met sneeuw bedekt zijn en waar de temperatuur tot ver onder het vriespunt kan dalen. Kling & Orbach noemden Ulmer (1960) als referentie. In het artikel van Ulmer werden de Japanse en Indochinese 'stumptail macaques' in één alinea genoemd, maar werd alleen van de Japanse 'stumptails' gezegd dat ze in koude streken voorkomen, en niet dat dit ook voor de Indochinese 'stumptail' zou gelden. Bertrand refereerde aan David (1874) die zijn waarnemingen deed in Szechwan (Centraal China). In Szechwan leven geen beermakaken, maar wel Tibetaanse 'stumptail' makaken.

Japanse en Tibetaanse makaken leven in hun natuurlijke verspreidingsgebied inderdaad onder meer in barre besneeuwde gebieden, maar voor de beermakaak is dit nooit aangetoond. Het verspreidingsgebied van de

beermakaak omvat, zoals al eerder gezegd, alleen tropische en subtropische gebieden. Dat neemt niet weg dat beermakaken zich in gevangenschap wel kunnen aanpassen aan een gematigd klimaat met vorst en sneeuw in de winter (Bertrand 1969; eigen waarnemingen).

De beermakaak - een bedreigde diersoort

Nauwkeurige schattingen over het aantal beermakaken in het wild zijn niet voorhanden: de landen waar beermakaken van nature voorkomen werden en worden regelmatig geteisterd door oorlogen, waardoor wetenschappelijk veldwerk onmogelijk is. Uit de summiere gegevens die beschikbaar zijn blijkt dat de beermakaak in Indo-China momenteel zeer zeldzaam is (Bertrand 1969; Fooden 1971; 1976; Eudey 1980; Zhang e.a. 1981; Constable 1982). Enkele decennia geleden konden beermakaken nog wel vrij algemeen worden waargenomen (McCann 1933; Bertrand 1969, pp. 1 - 3). Oorzaken van het teruglopende apenbestand in het wild zijn de oprukkende beschaving, de ontbossing als gevolg daarvan en de export van apen naar laboratoria in Europa en Amerika. In Vietnam komt daar nog bij dat tijdens de oorlog ontbladeringsmiddelen ongeveer de helft van de bossen hebben beschadigd of vernietigd (Westing & Westing 1981). Alle Indochinese apensoorten hebben te lijden (gehad) onder de genoemde factoren. De beermakaak schijnt er relatief hard getroffen te zijn, want zowel Fooden (1971; 1976) als Eudey (1980) melden dat deze soort in Thailand zeldzamer is dan de andere daar levende makakensoorten. Het is echter niet bekend of de beermakaak niet altijd al zeldzamer is geweest dan andere makaken.

De laatste jaren zijn er ook weer wat hoopgevende berichten: de export van apen is aan banden gelegd, en er komen natuurbeschermingsprogramma's en reservaten van de grond in China (Zhang e.a. 1981), Thailand (Brockelmann 1981) en Vietnam (Westing & Westing 1981; Constable 1982). Over de rest van het verspreidingsgebied van de beermakaak (Assam, Birma, Cambodia en Laos) zijn mij geen natuurbeschermingsgegevens bekend.

HOOFDSTUK 3

MATERIAAL EN METHODEN

3.1 De Organon beermakakenkolonie

De apen

De beermakakenkolonie van Organon te Oss werd opgericht in 1970, toen 15 apen werden gekocht van het T.N.O. Primatencentrum te Rijswijk. Sindsdien steeg het aantal apen door nieuwe aankopen (tot in 1977) en door eigen fok (sinds 1972). Van een aantal aangekochte dieren was bekend dat ze in gevangenschap waren geboren. Van de overige dieren (het merendeel) werd aangenomen dat ze in het wild waren gevangen.

Aan het begin van de gedragsstudie (1 maart 1980) bestond de groep uit 70 apen. Tijdens de studieperiode (tot 1 november 1982) werden er 27 apen geboren (dood-geboren jongen niet meegerekend). Er overleden in die periode 2 apen en er werden er 4 om uiteenlopende redenen uit de groep gehaald. In mei 1980 werd er een volwassen mannetje aan de groep toegevoegd, dat een halfjaar later overleed. Op 1 november 1982 bestond de groep dus uit 91 apen, en in totaal hebben 98 apen gedurende de studieperiode deel uitgemaakt van de groep.

Figuur 3-1 geeft een schematisch overzicht van de samenstelling van de groep aan het begin en aan het eind van de studieperiode. In tabel 3-1a en 3-1b staan alle individuen die tijdens de studieperiode deel uitmaakten van groep, met enkele bijzonderheden. Jongen die na afloop van de studieperiode geboren werden staan in tabel 3-1c. Tabel 3-1d geeft alle waargenomen miskramen en dood-geboorten, en de individuen die in Oss geboren werden maar voor het begin van de gedragsstudie overleden.

Alle apen kregen een naam en een op de borst getatoeerd identificatienummer. Na een inwerkperiode van 4 maanden (november 1979 t/m februari 1980) kon ik alle apen van 2 jaar en ouder herkennen zonder naar het identificatienummer te kijken.

Huisvesting tot 1978 - de binnenperiode

Tot 1978 zaten alle apen binnenshuis, verdeeld over individuele kooien (40 x 40 x 60 cm of 60 x 60 x 80 cm) en 2 speelkooien (2.5 x 3 x 2 m). Een van de speelkooien kon met tussenschotten in 4 gelijke compartimenten worden verdeeld. De speelkooien (of compartimenten) werden gebruikt voor groepjes apen die waren samengesteld uit volwassen mannetjes, of jonge apen (< 4 jaar oud), of zwangere vrouwtjes en moeders met jongen, of een zgn. fok-paar (volwassen mannetje en vrouwtje). Volwassen apen zaten per



Overzicht van de buitenkooi. Op de achtergrond zijn 2 van de schuilhokken te zien, en rechtsboven 2 van de zitplateaus.

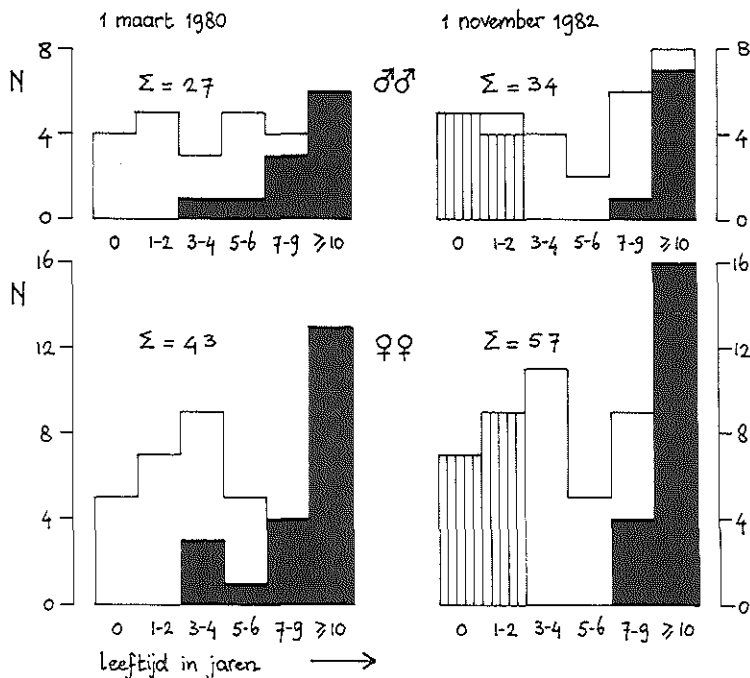


Het verstrekken van het middagmaal.

week 3 of 4 dagen in een groep en 3 of 4 dagen in een individuele kooi. Jonge apen zaten voortdurend in een groep.

De fok-paren werden samengesteld uit 6 geselecteerde mannetjes (waarvan er een, M280, overleed in 1975) en 14 geselecteerde vrouwtjes (waarvan er een, V265, overleed in 1976). Het selecteren gebeurde op grond van 'prestaties' in een heterosexuele paar-situatie: apen die in zo'n situatie uitzonderlijk agressief waren, of niet copuleerden, werden geschraapt uit het fokprogramma. Er werd steeds met vaste fok-paren gewerkt, dat wil zeggen dat een vrouwtje niet de ene dag met het ene, en de volgende dag met het andere mannetje werd gehuisvest. Hierdoor was het mogelijk om na te gaan wie de vaders waren van de jongen die tijdens de binnenperiode werden verwekt.

Zwangere vrouwtjes werden bij hun fok-mannetje vandaan gehaald en in een groep vrouwtjes gehuisvest. Als een jong ongeveer 7 maanden oud was werd het bij de moeder weggehaald en in een jongerengroepje geplaatst, terwijl de moeder weer deel ging uitmaken van het fokprogramma.



Figuur 3-1. Samenstelling van de deermakakengroep aan het begin en op het eind van de studieperiode. ■ = aangekochte dieren; □ = in Oss geboren voor 1.3.80; ▨ = in Oss geboren tijdens de studieperiode. Vijf vrouwtjes die op 1.11.82 tijdelijk geen deel uitmaakten van de groep zijn hier wel meegerekend (zie fig. 3-3).

Tabel 3-1a. Samenstelling van de beermakakenkolonie: aangekochte dieren die op 1.3.80 in leven waren. L = leeftijd in jaren op 1.3.80, geschat o.g.v. verloop lichaamsgewichtscurve; GD = geboortedatum; A = aankomst in Oss; F = deelname aan fokprogramma (zie ook tabel 4-1 en 4-2); x = bijzonderheden: T = test-aap; 1 = uit de groep gehaald op 21.9.82; 2 = in de groep geïntroduceerd op 23.5.80, overleden 21.11.80; 3 = uit de groep gehaald op 8.7.82; 4 = zoon van V740, niet in Oss geboren, overleden 4.9.81; 5 = overleden 26.11.82; 6 = verkocht op 1.9.82, was toen zwanger.

♂♂						♀♀					
no.	naam	L/GD	A	F	x	no.	naam	L/GD	A	F	x
239	Thomas	11	1970	+	1,T	287	Wilma	12	1970	+	5
253	Dirk	10	1970	+		291	Els	> 12	1972	+	
300	James	11	1970	+		307	Esther	10	1972	+	
303	Herman	12	1970	+		309	Carla	10	1970	+	
378	Frits	9	1974			313	Ria	10	1972		T
403	Joost	9	1974		T	332	Leny	10	1970		T
410	Sam	> 10	1976	+		344	Petra	10	1972	+	
416	Leo	9	1974			350	Sonja	10	1972	+	
501	Caspar	> 10	1977		2	385	Gerda	10	1972	+	
502	Fred	> 10	1977	+	3	388	Marjo	> 12	1972	+	
970	Sjors	27. 2.75	1976		T	406	Astrid	> 11	1974	+	
983	Onno	15.11.75	1976		4,T	409	Metha	> 11	1974	+	
						441	Henny	8	1975	+	6
						446	Bianca	8	1975	+	
						503	Rosa	8	1977	+	
						504	Brunet	> 9	1977	+	
						637	Marieke	20. 7.74	1975		T
						740	Olga	> 12	1976	+	T
						981	Loes	4. 4.75	1976		T
						982	Imca	21. 4.75	1976		T
						A-3	Trees	31. 5.75	1976		T

In de speelkooien traden soms ernstige verwondingen op als gevolg van gevechten. Deze namen af nadat de bovenste hoektanden van de volwassen mannetjes waren getrokken; bovendien werden hun onderste hoektanden afgevijld.

Huisvesting sinds 1978 - de buitenperiode

In 1977 werd begonnen met de bouw van een grote buitenkooi (15.4 x 9.4 x 4.5 m) en een kleinere verwarmde binnenkooi (5.5 x 5 x 2 m). In de lente van 1978 waren deze kooien gereed (fig. 3-2).

De wanden en het dak van de buitenkooi waren van stevig harmonica gaas, bevestigd op een zwaar metalen frame. De bodem bestond uit een zandlaag met daaronder een laag puin als drainering. In het zand werd een aantal dode bomen geïnstalleerd. Er stonden 4 tentvormige houten hokken in de kooi waarin de apen konden schuilen voor de regen. Deze schuilhokken

Tabel 3-1b. Samenstelling van de beermakakenkolonie: in Oss geboren dieren die op 1.3.80 in leven waren en dieren die tussen 1.3.80 en 1.11.82 geboren werden. GD = geboortedatum; X = vader is M2 of M4; x = bijzonderheden: T = test-aap; 1 = overleden 11.5.83; 2 = overleden 30.7.81; 3 = niet in de groep aanwezig van 5.10.82 tot 8.3.83; 4 = niet in de groep aanwezig van 5.3.82 tot 8.3.83; 5 = verkocht op 1.9.82, was toen zwanger; 6 = niet in de groep aanwezig van 5.3.82 tot 5.10.82. Moeder 265 en vader 280 staan wel in deze tabel, maar niet in de vorige: zij maakten deel uit van het fokprogramma en overleden in resp. 1976 en 1975.

♂				♀			
no.	naam	GD	ouders x	no.	naam	GD	ouders x
2	Willy	16. 6.72	287 303 T	5	Jolanda	20.11.73	265 303 3,T
4	Peter	9. 4.73	344 303 T	9	Erna	21. 8.74	307 280 4,T
6	Simon	7. 1.74	350 ? 1,T	11	Mieke	9.10.74	409 303 T
7	Eppo	21. 7.74	291 300 T	12	Gonny	31.12.74	385 300 5,T
8	Paul	19. 8.74	344 300 T	13	Sandra	8. 4.75	350 280 T
15	Edwin	25. 9.75	291 280 T	14	Joke	6. 7.75	265 300 6,T
16	Wilco	18.11.75	287 303 T	17	Moensa	30. 8.76	409 300 T
22	Carl	22. 3.77	309 410	18	Saskia	19. 9.76	350 300
23	Rob	19. 8.77	503 303	19	Alma	23. 9.76	406 303
26	Marco	31. 1.78	409 410	21	Erica	1. 1.77	291 303
27	Eelco	16. 2.78	291 300	24	Bea	5. 9.77	504 300
30	Saco	5. 7.78	350 303	25	Gaby	12.11.77	385 300
35	Bart	8. 6.79	504 ? 2	28	Afra	15. 3.78	406 303
37	Pim	21. 7.79	344 ?	29	Cathy	30. 6.78	309 300
41	Aldo	13.10.79	406 ?	31	Rachel	19.10.78	503 410
42	Luc	14. 2.80	981 ?	32	Blida	6.11.78	446 300
45	Remy	9. 9.80	503 ?	33	Hilde	22.11.78	441 ?
46	Arno	2.10.80	19 ?	34	Gina	4. 6.79	12 X
48	Elvis	5.12.80	291 ?	36	Olivia	11. 7.79	740 X
49	Henry	3. 1.81	441 ?	38	Greet	3. 8.79	385 ?
53	Bram	20. 3.81	504 ?	39	Edith	18. 9.79	291 ?
58	Ludo	17.11.81	981 ?	40	Wendy	3.10.79	287 ?
62	Job	2. 2.82	5 ?	43	Sara	18. 3.80	350 ?
63	Barry	27. 2.82	446 ?	44	Bep	31. 8.80	446 ?
64	Alan	26. 4.82	406 ?	47	Coby	3.11.80	309 ?
66	Anton	6. 7.82	19 ?	50	Ada	28. 1.81	406 ?
69	Seth	7.10.82	18 ?	51	Gemma	23. 2.81	385 ?
				52	Susan	28. 2.81	18 ?
				54	Tanja	7. 5.81	A-3 ?
				55	Ilse	4. 9.81	982 ?
				56	Mable	12. 9.81	17 ?
				57	Sita	4.11.81	350 ?
				59	Patty	16. 1.82	344 ?
				60	Ruth	18. 1.82	503 ?
				61	Bonny	13. 2.82	24 ?
				65	Elly	1. 5.82	291 ?
				67	Gloria	8. 7.82	25 ?
				68	Cindy	5.10.82	309 ?

no.		naam	GD	moeder
70	♀	Maribel	24. 2.83	11
71	♂	Stan	9. 3.83	350
72	♀	Anja	19. 5.83	28
73	♂	Alex	2. 6.83	406
74	♂	Tom	24. 6.83	A-3
75	♂	Rik	28. 6.83	503
76	♂	Erik	19. 7.83	21
77	♀	Babs	31. 7.83	504
78	♀	Centa	26. 9.83	29
79	♀	Bibi	13.11.83	446

Tabel 3-1c. Levend-geboren jongen, 1.11.82 tot 1.1.84. GD = geboortedatum. Van geen van deze dieren was de vader bekend.

Tabel 3-1d. Dood-geboren jongen (tot 1.1.84) en in Oss geboren jongen die voor 1.3.80 overleden. GD = geboortedatum; voldragen † = dood-geboren jong dat minstens 450 gram woog. In de tabel staan 2 levend-geboren jongen die in Oss waren verwekt en werden geboren nadat de moeders (V12 en V441) waren verkocht aan een laboratorium in Helsinki. Alleen levende, in Oss geboren jongen kregen een identificatienummer.

no.		GD	ouders	opmerkingen
1	♂	28. 3.72	265 303	† 8. 6.77
3	♂	28. 2.73	307 303	† 26. 4.76
-	♀	7.10.73	291 303	onvoldragen
10	♂	17. 9.74	406 303	† 19. 3.75
-	♀	24.12.75	406 300	voldragen †
20	♂	30. 9.76	385 303	† 31. 3.77
-	♂	20. 4.77	740 410	voldragen †
-	♀	9. 8.77	307 410	onvoldragen
-	♀	17. 3.78	740 410	voldragen †
-	♂	4. 8.78	344 410	onvoldragen
-	♂	8.11.78	504 ?	voldragen †
-	?	25. 2.80	446 ?	onvoldragen
-	?	12. 5.80	18 ?	voldragen †
-	?	1. 7.81	409 ?	onvoldragen
-	♀	19. 4.81	5 ?	voldragen †
-	♂	12. 9.82	12 ?	zie legenda
-	♀	6.12.82	441 ?	zie legenda
-	?	7. 3.83	981 ?	onvoldragen
-	♂	28. 3.83	34 ?	voldragen †
-	♂	22. 9.83	982 ?	onvoldragen

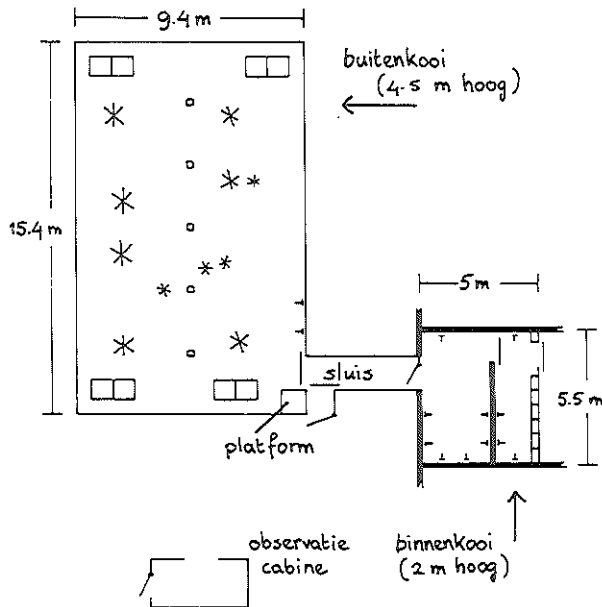
hadden maar 1 open zijde, zodat de apen die in een schuilhok zaten moeilijk gezien konden worden door apen daarbuiten, en omgekeerd (fig. 3-2). Aan een van de wanden, op 2 m hoogte, waren 2 drinkwaternippels bevestigd. Eind 1981 werden er 4 gazen zitplateaus aangebracht tussen de palen die het dak ondersteunen, op verschillende hoogten (2 à 3 m).

De binnenkooi had 3 stenen wanden en 1 gazen wand. Een vierde stenen wand (met daarin een doorgang) deelde de kooi in tweeën. De bodem en het dak van de kooi waren van stevig gaas, enkele dm boven de vloer resp. onder het plafond van de ruimte. In de kooi waren meerdere drinkwaternippels en zitplateaus aangebracht. Langs de hele lengte van de gazen wand waren voederbakken geïnstalleerd, direct boven de bodem van de kooi. De binnenkooi werd van 06.00 tot 20.00 uur door TL-buizen verlicht. De temperatuur was er in de zomer gemiddeld 23°C en in de winter 20°C.

Introductie in de buitenkooi

Nadat de bouw van de buitenkooi voltooid was werden niet alle dieren tegelijk naar deze nieuwe huisvesting overgebracht: de introductie verliep in fasen. In mei 1978 ging een eerste groep van circa 30 dieren naar buiten (volwassen vrouwtjes; mannetjes en vrouwtjes van 4 jaar of jonger). In de daaropvolgende zomer en herfst volgden nog enkele moeders met jongen. In november 1978 werd een tweede grote groep geïntroduceerd (16 volwassen mannetjes en vrouwtjes). Als laatste groep kwamen in september 1979 17 mannetjes en vrouwtjes van verschillende leeftijden buiten.

Het verblijf in een grote groep en in een grote kooi had een gunstig effect op de apen. Tijdens de binnenperiode vertoonden vrijwel alle apen regelmatig stereotiep gedrag (zelf-bijten, haren uittrekken, 'ijsberen'), vooral als ze in een individuele kooi zaten. De meeste dieren hadden een dunne vacht met kale plekken. In de buitenkooi vertoonden nog slechts enkele dieren af en toe stereotiep gedrag. Bovendien kregen de apen een dichtere en mooiere vacht. Het aantal ernstige verwondingen, dat na het



Figuur 3-2. Plattegrond van de buiten- en de binnenkooi. Het gebouw waarin de binnenkooi zich bevindt is slechts ten dele weergegeven; in dit gebouw bevinden zich nog enkele kleinere 'groepskooien' en circa 40 'individuele kooien'. □□ = houten schuilhok met 1 open zijde, gericht op de observatie cabine; † = drinkwaternippel; — = schuifdeur; □□ = voederbakken; □ = metalen paal waarop het dak steunt; * * = dode bomen.

trekken van de hoektanden al was verminderd, vertoonde na de ingebruikname van de buitenkooi een verdere afname.

Voeding

Het hoofdvoedsel bestond uit apenbrokjes (Hope Farms, Woerden) die elke ochtend tussen 08.00 en 09.00 uur werden verstrekt. 's Middags kregen de apen pinda's, wortels, brood, mais of fruit. Tweemaal per week was er 's ochtends, na de brokjes, een extra maaltijd bestaande uit ongepelde rijst met maisolie, gistpoeder, een vitamines- en mineralen-extract en eiwitpoeder.

Tijdens de binnenperiode werd elke aap individueel gevoederd: de dieren werden 's ochtends gedurende ongeveer een half uur in individuele kooien gezet waar elk dier een afgepaste portie voedsel kreeg. Als de dierverzorger een aap te zwaar (of te licht) vonden, dan kreeg deze iets minder (of iets extra). De lichaamsgewichten van de apen werden in deze periode dus door menselijk handelen beïnvloed.

Tijdens de buitenperiode werden de apen allen tegelijk gevoederd (met uitzondering van de 'test-ape'). 's Ochtends werden de voederbakken in de binnenkooi gevuld met brokjes waarvan elke aap zoveel kon nemen als hij wilde of te pakken kon krijgen. De extra ongepelde rijstmaaltijd werd op dezelfde manier verstrekt, maar eerst nadat de grootste mannetjes naar de buitenkooi waren gejaagd en de sluisdeur was gesloten. Het middagvoedsel werd door de dierverzorger in de buitenkooi rondgestrooid.

Drinkwater was altijd beschikbaar: in de buitenkooi, de binnenkooi en in alle tijden de binnenperiode gebruikte kooien waren drinknippels aangebracht.

Gezondheidscontrole

Eens per week werden alle apen gevangen en gewogen, behalve de 8 oudste mannetjes die maar eens per maand werden gewogen. Pasgeboren jongen werden op de ochtend na hun geboorte gewogen (geboorten vonden in de regel 's nachts plaats).

Gewichtscurven werden gebruikt als globale indicatie van de gezondheidstoestand van de dieren. Apen die een ernstig en langdurig gewichtsverlies vertoonden, kregen dagelijks Ferlocyt of Roosvicee-Ferro toegediend (door een injectiespuit zonder naald in hun mond leeg te drukken). Het effect hiervan was vrijwel steeds dat de gewichtsafname stopte en dat het behandelde dier na enkele weken weer zijn oude gewicht bereikte.

Grote wonden werden behandeld met Helkos tinctuur. Soms werd een aap met ernstige verwondingen of een andere kwaal uit de buitenkooi gehaald en gedurende enkele dagen of weken in een individuele kooi gehuisvest.

Dagindeling

's Ochtends werd er in de binnenkooi voedsel verstrekt. Alle apen zaten om die tijd in de binnenkooi. Na het voeren (omstreeks 09.00 uur) werden de apen door de dierverzorger naar de buitenkooi gejaagd, en werd de sluis

die de binnen- en buitenkooi met elkaar verbond, gesloten. Rond 17.00 uur werd de sluis weer geopend en konden de apen, tot de volgende ochtend, vrij in- en uitlopen.

Overdag zaten de apen (gedwongen) in de buitenkooi, terwijl de dierverzorgers de binnenkooi schoonmaakten. Het zand op de bodem van de buitenkooi werd eens per jaar omgespit, maar behoefde geen reiniging.

In juli 1982 werden de wanden van de binnenkooi geveerd en moesten de apen gedurende 3 weken onafgebroken in de buitenkooi blijven. In die periode werd er niet gewogen, maar de wekelijkse bloedafnames, die later ter sprake komen, gingen wel door.

Test-ape, IUD-vrouwtjes

Vanaf 1978 tot begin april 1980 werd een aantal apen door Organon gebruikt voor een gedragstest. Deze zgn. 'test-ape' zijn met een 'T' aangeduid in tabel 3-1. Het waren allen (jong-) volwassen dieren. Ze maakten gewoon deel uit van de groep, maar werden regelmatig (elke aap 1 maal per week) uit de buitenkooi gehaald en gedurende enkele uren in een soort stoel gezet, waar ze een discriminatietest moesten uitvoeren. Omdat de resultaten teleurstellend waren, werden de proefnemingen gestopt in 1980, een maand na het begin van mijn gedragsobservaties. Geen van de test-ape ontving ooit farmaca.

Elke ochtend, behalve in de weekends, werden alle test-ape gevangen en in individuele kooien gezet. Daar kregen ze, gescheiden van de andere apen, een afgemeten portie voedsel. Een half uur later, nadat de overige apen inmiddels ook gevoederd waren, mochten ze weer naar buiten. Deze procedure werd gevolgd om de test-ape 'hand-tam' te houden, en werd voortgezet nadat het testprogramma was gestopt, omdat de mogelijkheid bestond dat het weer opgevat zou worden. Dit laatste gebeurde overigens niet.

Bij de meeste vrouwelijke test-ape werd een spiraaltje of IUD (= intra uterine device, Multiload CV 250) geïmplant, omdat zwangerschappen voor het testprogramma niet wenselijk waren. De IUD's werden na het beëindigen van de tests niet verwijderd. Verschillende vrouwtjes verloren hun IUD spontaan en werden zwanger (fig. 3-3).

In fysiologisch opzicht verschilden de test-ape van de overige apen in de kolonie: hun lichaamsgewichten werden door het individuele voederen beïnvloed, en IUD-vrouwtjes konden niet zwanger worden.

3.2 Gedragsobservaties

In november 1979 werd begonnen met observeren. Tijdens de eerste 4 maanden (inwerkperiode) bestonden de observaties uit het leren herkennen van de apen en het vertrouwd raken met hun gedrag. Van maart 1980 t/m oktober 1982 en van september t/m december 1983 werden er geregeld systematische gedragsobservaties uitgevoerd. Vanaf maart 1981 werd hieraan meegewerkt

door 3 doctoraalstudenten in de biologie: Mariëlle Jansen, Els Broekhuizen en Bas Drukker. Zij onderzochten elk een speciaal aspect van het sociale gedrag van de apen. Veel van de door hen verzamelde gegevens zijn in dit proefschrift verwerkt.

Voor het observeren werd een draagbare bandrecorder gebruikt. De door de apen vertoonde gedragingen werden door de observator op de band ingesproken en naderhand uitgeschreven in een zelf ontworpen 'code taal'.

Er werd altijd door één persoon tegelijk geobserveerd, behalve tijdens de zgn. continue observaties. Gewoonlijk liep een observator rond de buitenkooi, maar bij hevige regenval werd er vanuit de observatie cabine geobserveerd (fig. 3-2). Wanneer de observator in de cabine zat en er deden zich interessante gedragingen voor -of het leek erop dat die zich voor zouden gaan doen- op een plaats die vanuit de cabine moeilijk te zien was, b.v. achter een van de schuilhokken, dan ging de observator de cabine uit.

Observatie technieken

Er werden verschillende observatie technieken gehanteerd (terminologie en omschrijvingen volgens Altmann 1974):

All occurrences. Het noteren van alle gebeurtenissen uit een bepaalde gedragscategorie. Geschikt voor gedragingen die kort duren en opvallend zijn en, per individu, betrekkelijk zelden voorkomen (b.v. agressief en seksueel gedrag).

Scan sampling. Op vooraf vastgestelde tijdstippen noteren welke activiteit een dier vertoont. Momentopnamen dus. Alle dieren worden systematisch opgenoemd. Geschikt voor langdurige gedragingen die relatief vaak voorkomen (b.v. om de 5 minuten noteren welke dieren elkaar vlooiën).

Focal animal. Een vooraf aangewezen dier in het oog houden en diens gedrag noteren. Geschikt voor het gedetailleerd scoren van onopvallend gedrag.

Ad libitum. De observator noteert alleen die gebeurtenissen die interessant gevonden worden.

De gedragsobservaties vielen uiteen in systematische, niet-systematische en binnenkooi observaties. De 3 categorieën konden verdeeld worden in verschillende observatie typen (tabel 3-2).

Systematische observaties

De systematische observaties vonden plaats tussen 09.00 en 17.00 uur, en gewoonlijk op werkdagen. Ze werden uitgevoerd terwijl de complete groep in de buitenkooi zat en terwijl de sluis gesloten was, zodat er geen dieren naar de binnenkooi konden. Tijdens de observaties werd de groep niet verstoord door voederen of vangen en terugzetten van apen. Soms waren er tijdens de systematische observaties een of enkele dieren afwezig, wegens ziekte of deelname aan een farmacologisch experiment. In die gevallen werd

de groep toch als 'compleet' beschouwd, mits het geen mannelijke apen uit de top van de dominantie hiërarchie betrof.

Aan het eind van elke kalendermaand werd er een observatie schema gemaakt voor de volgende maand. De observaties werden zo verdeeld dat alle uren van de dag even vaak aan de beurt kwamen, en zo dat een observator niet langer dan een uur achter elkaar observeerde. De dierverzorgers kregen een kopie van het observatie schema, zodat zij wisten wanneer de apen niet verstoord mochten worden.

Hanby e.a. (1971) zagen in een groep Japanse makaken in buiten-gevangenschap dat de meeste copulaties vroeg in de ochtend plaatsvonden, en besloten daarom om alleen 's ochtends te observeren. Beermaakaken in het laboratorium copuleerden het frequentst rond het middaguur (24 uren observaties van Slob & Nieuwenhuijsen, 1980). In de huidige studie waren de systematische observaties beperkt tot de kantooruren. Uit de 'sluis open' en 'continue' observaties bleek dat copulaties gedurende alle uren tussen zonsopgang en zonsondergang ongeveer even vaak voorkwamen. Op grond van de observaties van Slob & Nieuwenhuijsen (1980) werd aangenomen dat er 's nachts zelden werd gecopuleerd.

De verschillende observatie typen waren:

Agonistisch gedrag. All occurrences methode. Agonistisch en sexueel gedrag en bluf (de gedragscategorieën worden later in dit hoofdstuk nader omschreven). Agonistische interacties waarbij alle deelnemende dieren jonger dan 3 jaar waren, werden buiten beschouwing gelaten.

Vloeden en samenzitten. Scan sampling. Om de 5 minuten werd genoteerd welke dieren op dat moment een 'samenzitgroepje' vormden (onderlinge afstanden minder dan 0.5 m), en welke dieren elkaar vloeden. Bovendien werden sexueel gedrag en bluf gescoord (all occurrences). Voor het opnemen van scan samples moest de observator steeds de buitenkooi rondlopen. Het was hier dus onmogelijk om vanuit de cabine te observeren.

Sex en bluf. All occurrences. Sexueel gedrag en bluf.

Pubers. All occurrences. Agonistisch en sexueel gedrag van pubers: 8 mannetjes en 11 vrouwtjes (nrs. 22-39 en 41). Bovendien werden alle copulaties van volwassenen gescoord.

Kleintjes. Focal animal. Gedragingen van de allerjongste dieren (< 1 jaar oud).

Agitatie. All occurrences. Sexueel gedrag. Er werden gedetailleerde notities gemaakt van agitatie.

James-Eelco. All occurrences. Agonistische interacties tussen de mannetjes M300 James en M27 Eelco, en alle sexueel gedrag en bluf. Deze observaties vonden plaats in 1983, nadat zich enige wijzigingen in de sociale structuur van de groep hadden voorgedaan, waarbij James en Eelco betrokken waren.

Bij elk van de bovengenoemde observatie typen konden, volgens de ad libitum methode, gebeurtenissen genoteerd worden die eigenlijk niet in het betrokken observatie type thuishoorden. Dergelijke toevallige notities vormden vaak een nuttige aanvulling op de systematische gegevens. Echter, om te berekenen hoe vaak per tijdseenheid een bepaald gedrag werd vertoond, konden alleen gegevens uit de systematische observaties gebruikt worden.

Niet-systematische observaties

De voorwaarden die genoemd werden in de vorige paragraaf hoefden niet noodzakelijkerwijs te gelden bij niet-systematische observaties: deze konden plaatsvinden voor 09.00 of na 17.00 uur, de groep behoefde niet compleet te zijn en de sluisdeur niet gesloten, er konden tijdens de observaties verstoringen optreden (voederen, apen vangen of terugzetten) en de observaties werden niet altijd van tevoren gepland. Een deel van de niet-systematische observaties werd doelbewust uitgevoerd in de 'incomplete groep' of 'sluis open' situatie.

De volgende typen niet-systematische observaties werden onderscheiden:

Incomplete groep. All occurrences: sexueel gedrag. Ad libitum: agonistisch gedrag. Observaties die tussen 09.00 en 17.00 uur werden uitgevoerd, in de 'sluis dicht' situatie, nadat een of meer van de hoogste mannetjes uit de dominantie hiërarchie uit de buitenkooi waren gehaald en binnen waren gezet (uit het zicht van de buitenkooi).

Sluis open. All occurrences: sexueel gedrag. Ad libitum: agonistisch gedrag. Observaties die plaats vonden voor 09.00 of na 17.00 uur, terwijl de dieren vrij van de binnenkooi naar buiten konden lopen, en omgekeerd. Voor de observator en voor de apen in de buitenkooi was slechts een deel van binnenkooi zichtbaar.

Continue observaties. All occurrences: sexueel gedrag en bluf. Ad libitum: agonistisch gedrag. Observaties die duurden van zonsopgang tot zonsondergang. Er werd onafgebroken geobserveerd door 3 of 4 observators die elkaar aflostten. Bovendien werd er in de binnenkooi geobserveerd van 06.00 uur (het moment waarop de lichten aangingen) tot 09.00 uur (apen naar buiten en sluis gesloten) en vanaf 17.00 uur (sluis weer open) tot 20.00 uur (binnenlichten uit).

Ad libitum. Toevallige observaties, die buiten de bovenbeschreven observatie typen vielen. Als een van de observators bij de binnen- of buitenkooi aanwezig was en daar een interessante gebeurtenis waarnam, dan kon daar een notitie van gemaakt worden.

Binnenkooi observaties

Op het eind van de studieperiode werden een aantal tests uitgevoerd waarbij 2 of meer dieren (van minstens 4 jaar oud) uit de groep werden gehaald en gedurende enige tijd in een binnenkooi werden geobserveerd. Hierbij konden seksuele en andere interacties zeer gedetailleerd worden gescoord. Binnenkooi observaties werden uitgevoerd tussen 08.30 en 12.00 uur. De

Tabel 3-2. Gedragsobservaties. De observatie typen en gedragscategorieën worden in de tekst in detail beschreven. X = all occurrences; S = scan sampling; P = alleen de gedragingen van pert-puberale dieren werden gescoord, all occurrences; K = alleen de gedragingen van kleintjes werden gescoord, focal animal. De gedragscategorie 'copulaties' omvat tevens masturbatie met ejaculatie; de categorie 'sex' omvat alle hetero- en isosexuele gedragingen.

OBSERVATIE TYPE	GESCOORD GEDRAG	OBSERVATOR	OBSERVATIE PERIODE	DUUR PER PROTOCOL	Z UUR
	agonistisch copulaties sex bluf vlooiën samenzitten	K.Nieuwenh. M.Jansen E.Broekhuizen B.Drukker A.K.Slob			
SYSTEMATISCH					
agonistisch	X X X X	X	mrt'80-okt'82	60 min	480
vlooi & samenzit	X X X S S	X	mrt'80-feb'82	45/60 min	295
sex & bluf	X X X	X X X	aug'81-okt'82	60 min	115
pubers	P X P P	X	mrt'81-okt'81	60 min	123
kleintjes	K K K	X	sep'81-mrt'82	12 min	60
agitatie	X X	X	jul'82-okt'82	30 min	37
James-Elco	X X X	X X	aug'83-dec'83	60 min	30
NIET-SYSTEMATISCH					
incomplete groep	X X X	X X X X	mrt'80-okt'82	wisselend	88
sluis open	X X X	X	mrt'80-okt'82	wisselend	?
continu	X X X	X X X X	jan'82-sep'82	14/17 uur	105
ad libitum	X X	X X X X	nov'79-dec'83	wisselend	?
BINNENKOOI					
paartest	X X X X	X X X	jun'82-okt'82	30 min	13
afvaltest	X X X X	X X	okt'82-feb'83	wisselend	15

betrokken dieren werden gevangen tijdens het voederen en tot het begin van de tests in individuele kooien geplaatst.

Er waren 2 soorten binnenkooi observaties:

Paartest. Een mannetje en een vrouwtje werden in een binnenkooi (1.2 x 1.5 x 2 m) geplaatst en gedurende 30 minuten geobserveerd. Er werden 26 verschillende paarcombinaties getest: 4 of 5 paren op een dag en per dier hooguit 1 test per dag. De tussenpozen tussen 2 testdagen bedroegen minstens 4 dagen. De paartests hadden als doel het verkrijgen van een gedetailleerd beeld van het copulatie gedrag van beermakaken.

Afvaltest. Een groep van 8 vrouwtjes (in elke test dezelfde groep) en 1 mannetje (steeds een ander) werd in het voorste deel van de binnenkooi

(zie fig. 3-2) gezet en geobserveerd. Er werden 20 tests uitgevoerd: 2 of 3 tests per dag, met lussenpozen van 1 tot 3 weken tussen opeenvolgende testdagen. Wanneer een vrouwtje 2 maal had gecopuleerd (met ejaculatie van het mannetje) werd zij uit de kooi gehaald. De tests werden beëindigd na 15 minuten zonder copulatie. Afvaltests werden uitgevoerd om agitatie te bestuderen (zie hoofdstuk 9).

3.3 Gedragselementen

Bertrand (1969) en Chevalier-Skolnikoff (1974a) gaven beiden een uitgebreide en gedetailleerde beschrijving van het gedragsrepertoire van de beermaak. Elementen van het sexuele gedrag werden beschreven door Goldfoot e.a. (1975). In de huidige studie werden alleen die gedragingen bestudeerd die van belang werden geacht voor de beantwoording van de gestelde vragen.

Bij de indeling in gedragselementen werd rekening gehouden met wat nuttig leek en wat praktisch uitvoerbaar was. Zo onderscheidde Chevalier-Skolnikoff (1974a) 5 verschillende typen 'dreig gezichten'. In de huidige studie was het niet mogelijk om dergelijke fijne nuances bij te houden, omdat de gedragingen van vele dieren tegelijk in het oog gehouden moesten worden.

Agonistisch en sexueel gedrag werden tamelijk gedetailleerd gescoord. Bij het uitwerken werden verschillende gedragselementen samengevoegd tot grotere clusters. In de nu volgende beschrijving worden de oorspronkelijk gescoorde elementen gegeven.

3.4 Agonistisch gedrag

Onder agonistisch gedrag worden die gedragingen verstaan die zich bevinden tussen pure aanval en pure vlucht, inclusief de beide extremen (Wiepkema 1977). Bij sommige sociale interacties is het niet direct vast te stellen of er al dan niet sprake is van een agonistische interactie ofte wel een conflictsituatie. Met name tijdens speelse en sexuele interacties tussen primaten kunnen gedragselementen vertoond worden die zich ook kunnen voordoen tijdens heftige gevechten, waarbij er geen twijfel bestaat over het agonistische karakter van de interactie. Het is daarom niet eenvoudig om tot een verantwoorde keuze te komen over welke interacties wel en welke niet als agonistisch aangemerkt dienen te worden.

Bij chimpansees kon een dergelijk onderscheid op objectieve gronden wel gemaakt worden, dankzij een factor analyse van de samenhang in de tijd van de sociale gedragselementen (van Hooff 1974). Op grond van deze analyse werd een aantal gedragselementen als 'strikt agonistisch' beschouwd, dat wil zeggen dat deze elementen uitsluitend in conflictsituaties optraden (zie ook de Waal & van Hooff 1981).

Voor beermakaken of andere apensoorten is een dergelijke analyse nooit uitgevoerd. Aangezien de sociale gedragingen van chimpansees en beermakaken qua vorm veel overeenkomst vertonen, werd de door van Hooff (1974) gegeven indeling van het agonistische gedrag van chimpansees gebruikt als basis voor de hieronder volgende indeling in gedrags-elementen. Hetzelfde werd gedaan door de Waal e.a. (1976) in hun onderzoek aan Java apen. De hieronder met * gemerkte elementen werden in navolging van van Hooff, als strikt agonistisch beschouwd.

De agonistische gedrags-elementen werden onderverdeeld in 3 categorieën: agressie, submissie (= onderdanigheid) en krijsen.

Agressie

* *Dreigen*. Starende gezichtsuitdrukking met opgetrokken wenkbrauwen, eventueel met grommen of blaf en schokkende hoofd/schouder bewegingen in de richting van de tegenstander. De vorm van de mond kan variëren van niet of nauwelijks geopend, via O-vormig, tot wijd geopend.

Zwaaien. Slagbeweging met de hand, zonder de tegenstander te raken.

Licht fysiek. Duwen, pakken, slaan.

Uitvallen. Plotselinge sprong naar de tegenstander.

Achtervolgen. De tegenstander volgen over langere afstand (minstens 5 m) en op hoge snelheid.

De 4 laatstgenoemde elementen (alle niet strikt agonistisch) werden alleen dan als agressie gescoord wanneer de actor tegelijkertijd dreigde (strikt agonistisch).

* *Rukken*. De vacht of de huid van de tegenstander beetpakken en er herhaaldelijk fors aan rukken.

* *Bijten*. De gangbare betekenis van het woord.

Submissie

Ontwijken/ontlopen. Wegdraaien of weglopen van de tegenstander. Alleen dan als submissie gescoord wanneer het werd vertoond in combinatie met een strikt agonistisch submissief element en/of in reactie op agressie.

* *In elkaar duiken*. Plat tegen de grond liggen met de ledematen onder het lichaam getrokken.

* *Deinzen*. Plotselinge sprong bij de tegenstander vandaan.

* *Vluchten*. Op hoge snelheid, over een afstand van minstens 5 m wegrennen bij de tegenstander vandaan.

* *Blote-tanden gezicht - greins*. Mondhoeken maximaal teruggetrokken. Soms met op en neer bewegen van de onderkaak (tandenklapper).

Krijsen

* *Krijsen*. Schelle, luide vocalisaties, voortgebracht met geopende mond en tanden zichtbaar.

Krijsen kon zowel in combinatie met agressieve als met submissieve elementen optreden. Wanneer krijsen in combinatie met dreigen werd vertoond, werd gesproken van krijsdreigen.

Agonistische dyade

In navolging van de Waal (1978) werd een agonistische dyade gedefinieerd als een interactie tussen 2 individuen waarbij door een of beide individuen een of meer strikt agonistische gedragselementen werden vertoond.

De bovengenoemde niet strikt agonistische elementen werden alleen gescoord wanneer ze in combinatie met strikt agonistische elementen optraden, ofte wel wanneer er sprake was van een agonistische dyade. Een agonistische dyade werd als geëindigd beschouwd nadat er 2 minuten waren verstreken waarin er geen agonistisch gedrag meer werd gezien tussen de 2 deelnemers.

Indien, in een agonistische dyade, een dier verschillende agonistische gedragselementen vertoonde, dan werden alleen de ernstigste vorm van agressie en de ernstigste vorm van submissie gescoord. In de hierboven gegeven lijsten zijn de elementen gerangschikt naar opklimmende heftigheid. Het blote-tanden gezicht en krijsen werden altijd gescoord, samen met de andere elementen die optraden.

Voor een dier dat gedurende een agonistische dyade als eerste een agressief gedrag vertoonde werd 1 geval van 'agressief initiatief' gescoord, ongeacht de duur van de dyade. Als, later in de dyade, de tegenstander terugvocht werd dit apart gescoord als 1 geval van 'contra agressie'.

Let wel: agonistische dyades behoeften niet noodzakelijkerwijs agressieve elementen te bevatten. Er waren ook gevallen van 'spontane submissie', of submissie als reactie op een niet-agressief gedrag, zoals naderen of spelen.

Er bestond een aantal bijzondere interactie-vormen die, volgens de hierboven gegeven definitie, als agonistische dyade beschouwd dienden te worden, maar die toch niet als zodanig gescoord werden vanwege de speciale context waarin ze optraden:

Agitatie. Bij de seksuele gedragselementen wordt dit gedrag nader omschreven. Hierbij kon agonistisch gedrag worden vertoond, gericht op copulerende apen.

Nekbeet. Tijdens een copulatie, gewoonlijk na het ejaculatie moment, kon het gebeuren dat het mannetje het vrouwtje in de nek of rug beet.

Speels bijten. Gedurende speelse interacties tussen jonge dieren werd er vaak over en weer gebeten. Dit bijten veroorzaakte geen verwondingen of submissieve reacties bij de tegenstanders.

Opwindingskrijs. Tijdens momenten van opwinding, b.v. wanneer de dierverzorgers met voer de kooi inkwamen, of wanneer een aap na afwezigheid in de kooi werd teruggezet, werden er vaak omarmingen en beklimmingen tussen de apen gezien, waarbij ze hoog en schel krijsen. Daarbij was geen sprake van een conflictsituatie.

Displacements

Dyadische interacties waarbij de ene partner ontwijken/ontlopen vertoonde zonder dat er strikt agonistische elementen optraden, werden

'displacements' (= doen opstappen) genoemd. Ontwijken/ontlopen kon optreden als reactie op naderen of duwen zonder dreigen. Vanwege het onopvallende karakter van dit soort interacties was het niet mogelijk om ze volgens de all occurrences methode te scoren. Displacements werden daarom volgens de ad libitum methode gescoord.

Winnaar/verliezer

Het dier dat in een agonistische dyade als laatste submissief gedrag vertoonde, werd als verliezer van de dyade beschouwd, en de tegenstander als winnaar. Dyades waarin geen submissie optrad, of waarin beide opponenten als laatste gedrag submissie (of beiden agressie) vertoonden werden als onbeslist beschouwd. Het 'niet reageren op gebeten worden' werd als verlies beschouwd.

Hierboven werd reeds opgemerkt dat niet alle agonistische dyades agressieve gedragselementen bevatten. Het was dus mogelijk om te winnen zonder agressie te vertonen.

Er werden 2 soorten winst/verlies onderscheiden: puur en met invloed. Pure winst werd behaald zonder hulp van derden. Voorbeelden van winst met invloed zijn:

Twee (of meer) dieren vallen tegelijkertijd eenzelfde slachtoffer aan. Dit slachtoffer reageert submissief.

Een dier wordt verslagen door een ander, maar was in de voorgaande 2 minuten al aangevallen door een 3e dier.

3.5 Sexueel gedrag

De indeling in gedragselementen en de definities van sexueel gedrag van beermakaken zijn voor het grootste deel overgenomen van Bertrand (1969), Chevalier-Skolnikoff (1974a) en Goldfoot e.a. (1975). De definities van Goldfoot e.a. hadden betrekking op een heterosexuele paar-situatie, maar vrijwel alle sexuele gedragingen konden ook optreden tussen dieren van hetzelfde geslacht.

Contact. Met 1 of 2 handen de rug of het perineum van de partner aanraken.

Presenteren. Staand op 4 poten, achterpoten gestrekt, voorpoten eventueel gebogen, achterwerk gericht op partner. Staart beweegt vanuit 'neutrale stand' (in verlengde lichaams-as) omhoog of opzij. Drie vormen:

- spontaan: gericht op niet-actieve partner;
- geïnduceerd: reactie op nadering of contact van partner;
- agonistisch: vertoond door of naar een dier dat bij een conflict betrokken is.

In positie brengen. Het achterlijf van een liggende of zittende partner omhoogtrekken, zodat deze de presenteerhouding aanneemt.

Genitaal exploratie = sex exploratie = genitaal inspectie. Manipuleren van, likken en ruiken aan vagina of penis van de partner.

Beklimming = mount. De partner presenteert, de beklimmer omklemt met 1 of 2 voeten de enkels of knieën van de partner en houdt met zijn handen de rug of flanken van de partner vast.

Intromissie. Mannetje-vrouwtje beklimming met penis in vagina, herkenbaar aan diepe en regelmatige bekkenstoten van de beklimmer.

Orgasme gezicht. Starende blik in ogen, gefronste wenkbrauwen, rimpels in voorhoofd, ronde mond met voorwaarts getrokken mondhoeken. Soms met vocalisaties, variërend van zacht gehijg tot luide blaf.

Ejaculatie. Tijdens copulatie (= beklimming met intromissie): de beklimmer vertoont het orgasme gezicht, zijn bekkenstoten houden op en zijn lichaam verkramp. Aangenomen wordt dat (bij volwassen mannetjes) op dit moment een zaadlozing plaatsvindt omdat er naderhand, als de penis zichtbaar is, vers gecoaguleerd sperma te zien is.

Tijdens masturbatie van mannetjes: het uitstoten van ejaculaat; dit kan vergezeld gaan van het orgasme gezicht.

Negatieve respons. Alleen in mannetje-vrouwtje context gescoord. Een heterosexuele interactie wordt actief door het vrouwtje onderbroken: zij deinst, vlucht of gaat plat op haar buik liggen. Rustig een paar stappen van het mannetje vandaan lopen werd niet als negatieve respons gescoord.

Agitatie. Een dier nadert 2 copulerende dieren, maakt opgewonden schokbewegingen met de kop of springt op en neer en kan daarbij afwisselend verscheidene gezichtsuitdrukkingen vertonen: dreigen, blote-tanden gezicht en 'rechthoekige mond' (Chevalier-Skolnikoff 1974a: square-mouthed expression). Bovendien kunnen alle agressieve gedrags-elementen (behalve achtervolging) zich voordoen, gericht op een of beide copulanten.

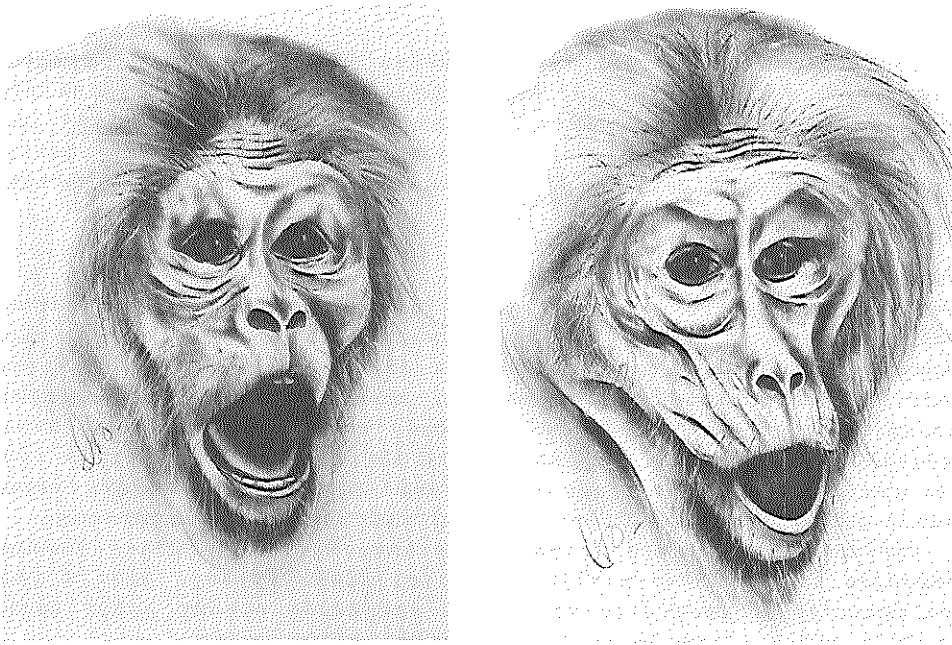
Masturbatie. Mannetjes: de penis (in erectie) wordt omvat met een hand (of soms een voet, of een combinatie van handen en voeten). De hand (of voet) wordt ritmisch over de penis op en neer bewogen, of de masturbant maakt bekkenstoten, zodat de penis beweegt in stil gehouden hand (of voet). Masturbatie door mannetjes werd alleen gescoord als deze eindigde in ejaculatie.

Vrouwtjes: alle vormen van stimulatie van de clitoris of het gebied hieromheen werden genoteerd. Dit soort gedragingen werd door vrouwtjes maar zelden vertoond, daarom is er geen strikte operationele definitie voor opgesteld.

Orgasme gezicht

Chevalier-Skolnikoff (1974a) gebruikt voor het orgasme gezicht de beschrijvende term 'frowning round-mouthed look'. De term 'orgasme gezicht' houdt een interpretatie van dit gedrag in. Om de volgende redenen mag aangenomen worden dat een dier, op het moment dat het een 'frowning round-mouthed look' vertoont, inderdaad een orgasme heeft:

- indien bij een volwassen mannetje de penis zichtbaar is tijdens of direct na het vertonen van het orgasme gezicht, dan kan er altijd ejaculaat



Links: dreig gezicht; rechts: orgasme gezicht. Tekeningen van Joël Ito (Oregon Regional Primate Research Center).

worden waargenomen;

- in een onderzoek aan vrouwelijke beermakaken werd door Goldfoot e.a. (1980) gevonden dat het vertonen van het orgasme gezicht samenging met heftige uteruscontracties en een verhoogde hartslag. Deze fysiologische gebeurtenissen zijn dezelfde als die Masters & Johnson (1966) beschreven hebben bij de mens en die samengaan met de subjectieve beleving van een orgasme.

Juvenile mannetjes die nog geen ejaculaat kunnen produceren, kunnen wel tijdens copulaties het orgasme gezicht vertonen, met het bijbehorende ophouden van de bekkenstoten en de lichaamsverkramping. Goldfoot e.a. (1975) duiden het orgasme gezicht aan met de term 'ejaculation face'. Deze term is incorrect, omdat het gedrag ook vertoond kan worden door vrouwtjes en juvenile mannetjes.

Agitatie

In eerdere studies (Bertrand 1969; Gouzoules 1974; Niemeyer & Anderson 1983; Niemeyer & Chamove 1983) werd agitatie aangeduid met de engelse term "harassment". The Concise Oxford Dictionary omschrijft "harassment" als "to vex by repeated attacks". Aangezien het gedragspatroon niet altijd agressieve elementen omvat is de term "harassment" niet correct, en is hier gekozen voor de term "agitatie".

Sexuele interactie

Een seksuele interactie werd gedefinieerd als een interactie tussen 2 dieren waarbij minstens één van de bovengenoemde seksuele gedragselementen werd gezien. Alle beklimmingen (met of zonder intromissie) en alle negatieve reacties werden afzonderlijk gescoord, maar de overige elementen werden hoogstens 1 maal per interactie gescoord, ook als ze meerdere keren optraden. Een seksuele interactie werd als geëindigd beschouwd als zich een ejaculatie voordeed, of als er minstens 2 minuten verstreken waren waarin geen seksuele gedragingen tussen de 2 partners werden waargenomen.

Masturbaties konden ook optreden in de vorm van een interactie: sommige mannetjes masturbeerden terwijl ze naar een bepaald vrouwtje keken of naar een copulatie, of terwijl ze een vrouwtje vasthielden met hun vrije hand. Er waren echter ook mannetjes die 'solistisch' masturbeerden.

Bij alle seksuele interacties werd getracht vast te stellen welke van de partners het initiatief nam door middel van een nadering of contact of spontaan presenteren. Seksuele interacties die in een agonistische context ontstonden werden apart beschouwd.

Wanneer zich een seksuele interactie voordeed werd, behalve het vertoonde gedrag, ook genoteerd op welke plaats in de kooi dit gebeurde: in of achter een van de schuilhokken, of ergens midden in de kooi.

Copulatie

Een copulatie werd gedefinieerd als een heteroseksuele interactie waarbij er minstens een beklimming met intromissie was. Er werden 2 soorten copulaties onderscheiden: met en zonder ejaculatie.

3.6 Andere gedragingen

Bluf

Een bluffend dier houdt zich met handen en voeten aan een boomtak vast, en brengt deze door heftig schudden in een zweepende beweging. Bluf kon ook in de gaaswand van de kooi worden vertoond. Bluf was een solistisch gedrag dat niet gericht op of samen met een ander dier werd uitgevoerd. Bertrand (1969, p. 84) en Chevalier-Skolnikoff (1974a, gedrag nr. 36) noemden dit gedrag 'branch shaking'.

Vlooiën

Een vlooiër maakt met de handen kam- en plukbewegingen door de vacht of op de huid van de gevlooidde partner, daarbij regelmatig de handen naar de mond bewegend of de mond naar de handen, en onderwijl de blik gefixeerd houdend op het gevlooidde lichaamsdeel. Het vlooiën van het eigen lichaam werd niet gescoord. Vlooiën, of sociale huidverzorging, werd ook beschreven door Bertrand (1969, p. 160: 'social grooming') en Chevalier-Skolnikoff (1974a, gedrag nr. 81: 'groom').

Samenzitten

Een aantal dieren werd als samenzitgroepje beschouwd als de onderlinge afstanden niet groter waren dan 0.5 m, wat ongeveer overeenkomt met 'binnen handbereik van elkaar'.

3.7 Fysiologische metingen

Lichaamsgewicht

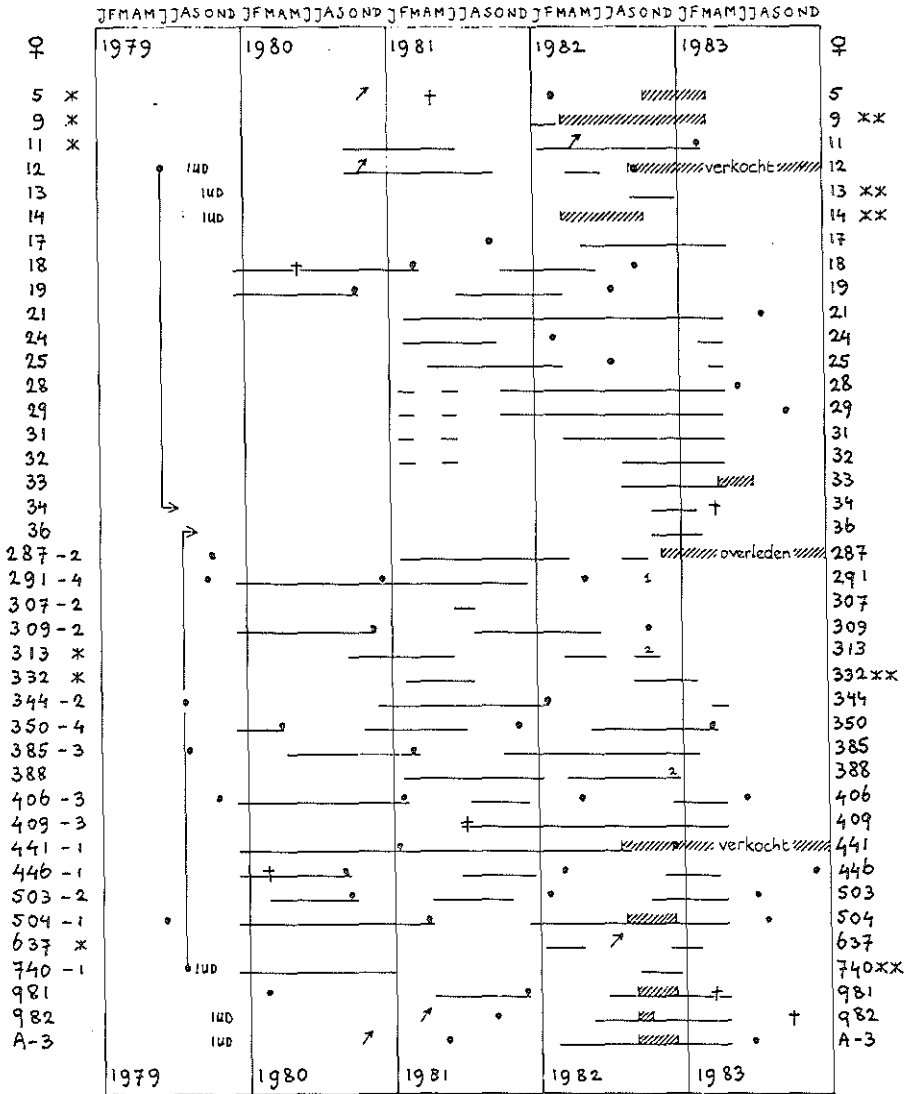
In paragraaf 3.1 werd reeds opgemerkt dat eens per week alle apen werden gewogen, met uitzondering van de 8 oudste mannetjes, die maar 1 maal per maand werden gewogen. Deze procedure werd al in 1974, dus lang voor het begin van de gedragsobservaties, gestart, en werd gecontinueerd nadat de observaties gestopt waren. Het wegen gebeurde 's ochtends tussen 08.00 en 09.00 uur, voordat de apen gevoederd werden.

Bloedafname vrouwtjes

Van een aantal puberale en volwassen vrouwtjes werd wekelijks bloed afgenomen. De vrouwtjes werden geselecteerd op grond van de verwachting dat ze ovariumcycli hadden of dat ze die binnenkort zouden krijgen. Figuur 3-3 laat zien wanneer en van welke vrouwtjes er bloed werd afgenomen. Uit deze figuur blijkt dat vrijwel alle puberale en volwassen vrouwtjes gedurende kortere of langere tijd deel uitmaakten van het bloedafname programma.

Het afnemen van bloed gebeurde 's ochtends tussen 08.30 en 10.30 uur, tegelijk met het wegen. Vrouwelijke apen hoefden hierbij niet verdoofd te worden. Een vrouwtje waarvan bloed afgenomen moest worden werd met de rug op een tafel gelegd waarbij één persoon haar bovenarmen vasthield en een ander haar enkels, terwijl een derde circa 5 ml bloed afnam uit de lies (femorale ader of slagader). Enkele uren na de bloedafname werden de monsters gecentrifugeerd, waarna het serum werd afgepipetteerd en ingevzoren (-20°C). Ongeveer eens per 3 maanden werden de serum monsters naar de afdeling Fysiologie II van de Erasmus Universiteit Rotterdam gebracht voor progesteron bepaling (Meijs-Roelofs e.a. 1975).

Tegelijk met de bloedafname werd met behulp van een wattenstaafje vastgesteld of een vrouwtje menstrueerde.



Figuur 3-3. Bloedafname schema. Rechts en Links: identificatienummers van alle vrouwtjes die voor 1.8.79 werden geboren, inclusief degenen waarvan nooit bloed werd afgenomen. Achter identificatienummers in de linker kolom: aantal levend-geboren jongen voor 1.1.79. • = levend-geboren jong; † = dood-geboren jong; //// = gedurende > 1 maand niet in de groep aanwezig; * = IUD geïmplanteerd voor 1.1.79; IUD = IUD geïmplanteerd; ♀ = IUD verloren of niet meer werkzaam; ** = IUD aanwezig op 1.1.84; 1 = tuba-ligatie (V291); 2 = ovariectomie (V313 en V388).

Schatting ovulatie- en conceptie data

Aan de hand van de wekelijkse progesterongetallen kon achteraf worden vastgesteld of een vrouwtje ovariumcycli had en of ze zwanger was, en er kon een schatting gemaakt worden van de ovulatie- en conceptie data. Met het oog op deze schattingen werden de gevonden progesterongetallen vergeleken met de gedetailleerde grafieken van Wilks (1977) en Slob e.a. (1978a). In deze studies, uitgevoerd met beermakaken in het laboratorium, werd dagelijks bloed afgenomen voor hormoon bepalingen, dus veel vaker dan in de huidige studie. Bovendien maakten Slob e.a. en Wilks dagelijks vaginaalstrijkjes om menstruaties vast te stellen.

Bij makaken vindt de ovulatie (vastgesteld door middel van laparotomie of aan de hand van de LH-piek) halverwege de menstruatiecycclus plaats, tegelijk met of een dag na de oestradiolpiek (Weick e.a. 1973; Lasley e.a. 1974; Wilks e.a. 1976; Goodman e.a. 1977; Wilks 1977; Wehrenberg e.a. 1980; Wilks e.a. 1980; Shideler e.a. 1983). Bij de beermakaka beginnen direct daarna de progesteronspiegels in het bloed te stijgen, en 1 of 2 dagen later bereiken ze waarden > 1.5 ng/ml (Wilks 1977; Slob e.a. 1978a; Wilks e.a. 1980).

Wanneer een vrouwtje, waarvan wekelijks bloed werd afgenomen, op afname dag 1 een lage progesteronspiegel had (< 1.0 ng/ml) en op afname dag 2 en 3 (resp. 1 en 2 weken na afname dag 1) hoge spiegels (> 1.5 ng/ml), dan werd aangenomen dat zij halverwege tussen dag 1 en 2 ovuleerde. Was de progesteronspiegel op dag 2 nog maar matig verhoogd (circa 2 ng/ml), dan werd aangenomen dat de post-ovulatoire progesteron stijging nog maar kort tevoren begonnen was en dat de ovulatie dichterbij dag 2 dan bij dag 1 moest liggen. Was de progesteronspiegel op dag 2 zeer hoog (> 5 ng/ml) dan werd de ovulatie datum dichterbij dag 1 geschat.

Cycli waarin de progesteronspiegels op dag 1 laag waren, op dag 2 matig verhoogd en op dag 3 weer laag, werden als anovulatoir beschouwd. Bleven de progesteronspiegels na hoge waarden op dag 2 en 3 nog enige weken hoog, dan was er sprake van een ovulatie met conceptie.

De schattingen van ovulatie- en conceptie data werden onafhankelijk van elkaar gemaakt door Dr. A.K. Slob en mijzelf. Naderhand werden de geschatte data vergeleken en in geval van onenigheid afgerond op even kalenderdata.

Perineale zwellingen vrouwtjes

Vrouwelijke beermakaken hebben kleine perineale zwellingen: 2 bolvormige verdikkingen van de huid ventraal van de vagina, 2 - 4 cm lang en ongeveer 1 cm dik (Trollope & Blurton-Jones 1975). Deze zwellingen zijn bij de geboorte nog niet aanwezig en ze verschijnen in de puberteit. Van juni t/m december 1981 werd wekelijks genoteerd of deze zwellingen al dan niet aanwezig waren bij de vrouwtjes die toen 2.0 tot 3.5 jaar oud waren.

Bloedafname mannetjes

Eermaal per maand werd er van 13 volwassen en 5 puberale mannetjes bloed

afgenomen. Bij de volwassen dieren duurde het bloed afnemen van januari 1980 t/m juni 1982, en bij de pubers van juli 1980 t/m februari 1983. In april 1982 werd er een 6e mannelijke puber aan de bloedafname groep toegevoegd (M37).

De dierverzorger die assisteerden bij de bloedafname hadden met het vangen van de volwassen mannetjes meer moeite dan met de vrouwtjes: de grootste mannetjes waren niet hand-tam en soms moesten 2 of 3 dierverzorger, bewapend met een vangkooi, minutenlang achter zo'n mannetje aanjagen. Dit nam veel tijd in beslag en bovendien bestond de mogelijkheid dat tengevolge van de agonistische interacties tussen de dierverzorger enerzijds en de apen anderzijds de testosteronspiegels van de apen beïnvloed zouden worden (Rose e.a. 1972). Daarom werden de volwassen mannetjes al op de ochtend voor de bloedafname dag gevangen, en elk in een individuele kooi gezet, waar ze gedurende een etmaal 'tot rust konden komen'. Een volwassen mannetje (M410) plukte zichzelf kaal zodra hij in een individuele kooi werd gezet, en hij werd daarom in de groep in de buitenkooi gelaten tot op het moment van de bloedafname. Ook de pubers, die zich vrij gemakkelijk lieten vangen, bleven tot aan de bloedafname in de buitenkooi.

Er werd altijd tussen 08.30 en 10.00 uur 's ochtends bloed afgenomen van de mannetjes. Omdat de mannetjes (zowel pubers als volwassenen) bij het bloed afnemen meer tegenspartelden dan de vrouwtjes, werden zij licht verdoofd met Vetalar (10 mg/kg lichaamsgewicht). De bloedafname verliep op dezelfde wijze als bij de vrouwtjes, evenals het centrifugeren, afpipetteren en invriezen. Testosteronspiegels in het serum werden aanvankelijk bepaald volgens de methode van Verjans e.a. (1973). Deze methode leverde geen bevredigende resultaten op: de duplo's verschilden sterk van elkaar. Later werden wel goede resultaten verkregen met behulp van een door Organon geleverd antilichaam (R5225, tegen $11\alpha\text{OH}$ -testosteron 11 -succinyl-BSA). Alle in dit proefschrift beschreven testosteron data zijn verkregen met R5225, en voor het overige volgens de methode van Verjans e.a.

Testikel metingen

Tegelijk met de bloedafname werden de testikels van de mannetjes gemeten, door A.K. Slob en mijzelf. Hiervoor werd gebruik gemaakt van een schuifmaat (grootste diameter in mm) en een testikelsnoer (volume in ml). Een testikelsnoer bestaat uit een draad, met daaraan geregen een aantal langwerpige plastic ballen die in volume oplopen van 1 tot 40 ml. Door de ballen van het snoer in de ene hand te houden en met de andere hand de testikel te omvatten kan op het gevoel een schatting worden gemaakt van het volume van de testikel. Wanneer de metingen van de 2 meters sterk verschilden (> 2 mm of > 2 ml) werd door beiden opnieuw gemeten.

Bij jonge mannetjes werd genoteerd of de testikels al dan niet waren ingedaald in het scrotum. Na februari 1983 werden er geen testikel metingen meer verricht, maar werd nog wel om de 1 à 2 maanden bijgehouden

wanneer de testikels van pubers indaalden in het scrotum.

Vachtkleur

Van september 1981 tot maart 1982 werd van de dieren die toen jonger dan 1 jaar waren, om de 2 weken de kleur van de vacht genoteerd: de kleur midden op de rug werd vergeleken met een kleurstalenkaart van een verffabriek. Alle 'metingen' werden verricht door Els Broekhuizen, en werden gedaan in dezelfde, met TL-buizen verlichte ruimte.

3.8 Statistiek

Hieronder volgt een opsomming van de statistische tests die in dit proefschrift worden gehanteerd en de symbolen die daarbij gebruikt worden. Al deze tests staan beschreven in Siegel (1956), met uitzondering van de twee-weg variantie analyse (Kirk 1968).

Chi kwadraat: χ^2 ; df = aantal vrijheidsgraden.

Kendall rang correlatie coëfficiënt: τ ; n = aantal individuen of klassen.

Kolmogorov-Smirnov one-sample test: D-waarde; n = aantal klassen.

Mann-Whitney U test: U-waarde; n = aantal individuen in groep 1; m = aantal

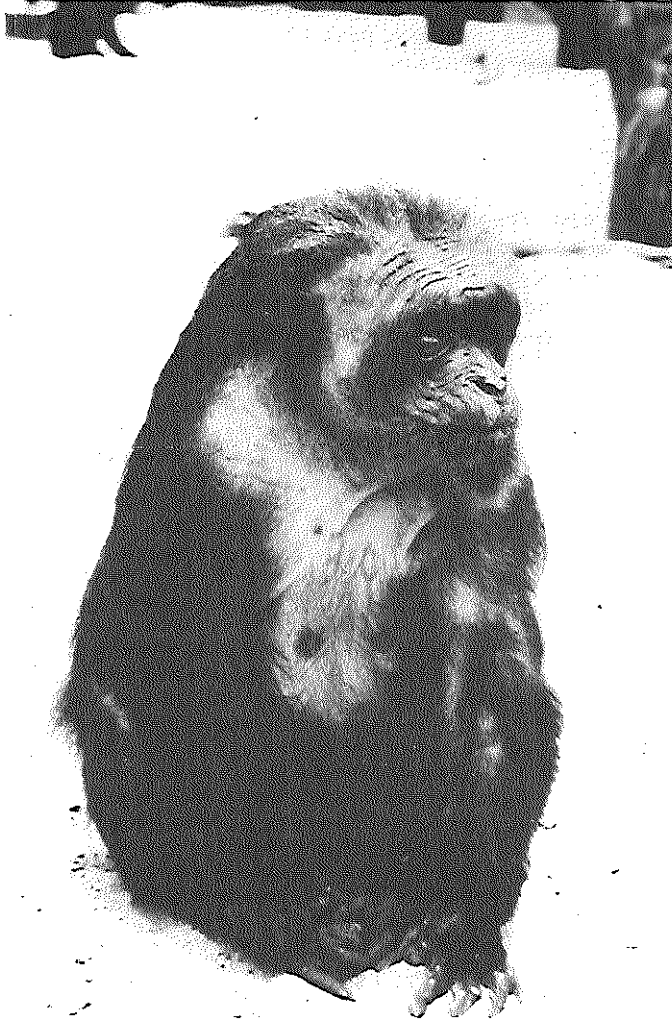
individuen in groep 2.

Rangtekentoets = Wilcoxon matched-pairs signed ranks tests: T-waarde; n = aantal individuen of klassen.

Friedman variantie analyse = Friedman ANOVA = Friedman two-way analysis of variance by ranks: χ_r^2 ; df = aantal vrijheidsgraden.

Twee-weg variantie analyse = two-way ANOVA, block design: F-waarde; df = aantal vrijheidsgraden.

Er werd steeds tweezijdig getoetst, tenzij anders vermeld. Een p-waarde kleiner dan 0.05 werd als statistisch significant beschouwd. Bij een p-waarde < 0.10 maar > 0.05 werd er gesproken van een trend. Wanneer de Friedman ANOVA een p < 0.10 opleverde, werd er een vervolganalyse uitgevoerd, door een rangtekentoets toe te passen op elke paarcombinatie.



M300 James, het ranghoogste dier in de groep.

HOOFDSTUK 4

SOCIALE STRUCTUUR

4.1 Inleiding

In dit hoofdstuk wordt de sociale structuur van de Organon beermakakenkolonie beschreven in de vorm van een dominantiematrix en een samenkomstmatrix. Ook worden data gepresenteerd betreffende agressie, vlooiën, bluf (boomschudden) en seksueel gedrag. Voor elk van deze gedragingen wordt nagegaan in hoeverre de individuele frequenties en de gerichtheid ervan samenhangen met dominantie verhoudingen en samenkomstrelaties. Daarnaast zal worden onderzocht of familierelaties, geslachtsverschillen en het wisselen der seizoenen van invloed zijn op gedragsfrequenties. De factoren leeftijd en geslachtshormonen komen hier maar zijdelings ter sprake, deze worden in volgende hoofdstukken in meer detail behandeld.

4.2 Materiaal en methoden

De in dit hoofdstuk gepresenteerde gegevens hebben voornamelijk betrekking op volwassen dieren (minstens 3 jaar op 1 maart 1980: V21 en ouderen) en op de periode van maart 1980 t/m februari 1982. In die 2 jaar werden seksueel en agonistisch gedrag, vlooiën, boomschudden en samenkomsten systematisch geobserveerd. De samenstelling van de groep bleef in die periode (afgezien van geboorten) vrijwel ongewijzigd. Voor en na de genoemde periode werden er ook gedragsobservaties uitgevoerd, echter geen vlooi- en samenkomst observaties. Bovendien vonden er meerdere (ten dele tijdelijke) wijzigingen in de groepssamenstelling plaats (zie hoofdstuk 3). Daarom zijn gegevens van voor maart 1980 of na februari 1982 in de meeste grafieken, matrices en tabellen in dit hoofdstuk buiten beschouwing gelaten. Interessante gebeurtenissen uit die periodes worden wel in de tekst vermeld.

Voor het samenstellen van de samenkomstmatrix werden 2828 scan samples genomen (zie hoofdstuk 3). Het met de hand uitwerken van de verzamelde gegevens bleek erg tijdrovend en daarom werden slechts 100 systematisch gespreide samples voor de analyses gebruikt. Uit elk van de 24 observatiemaanden werden ongeveer 4 samples gekozen, gelijk verdeeld over het begin en het eind van de maanden, en over de uren van de dag.

Bij de analyse van agressief gedrag zijn alleen agressieve initiatieven beschouwd. Contra agressie (terugvechten) werd buiten beschouwing gelaten.

Voor dieren die gedurende enige tijd afwezig waren, wegens ziekte of (M983) overlijden, werden correctiefactoren toegepast voor verschillen in observatieduur. Frequenties van agressief gedrag, vlooiën en samenzitten werden voor elke relatie (ofte wel per paar) gecorrigeerd, en sexueel gedrag en bluff per individu. Gedurende de 2 systematische studie jaren bedroeg geen der correctiefactoren meer dan 1.2. Gegevens van M501 zijn buiten beschouwing gelaten omdat hij maar een halfjaar deel uitmaakte van de groep.

4.3 Dominantie hiërarchie

Dominantie criteria

In de eerste studies waarin dominantie verhoudingen in apengroepen werden onderzocht werd voedsel-voorrang als dominantie criterium gehanteerd. De onderzoekers gooiden een pinda of een ander lekker hapje tussen 2 apen in, en noteerden welke van de 2 het voedsel pakte (Kawai 1958; Kawamura 1958). Boelkins (1966, 1967) hanteerde het drink-voorrang criterium. De drinkwatervoorziening van een makakengroep in gevangenschap werd een dag lang afgesloten en daarna weer ingeschakeld. De volgorde waarin de dieren dronken was een maat voor hun dominantierang. Southwick e.a. (1965), Sade (1967) en Missakian (1972) gebruikten de winst/verlies uitkomsten van agonistische interacties als criterium en lokten conflicten uit door voedsel aan de apen te geven. Het kon daarbij gebeuren dat de verliezer van een dyade (de aap die submissief gedrag vertoonde) er wel met het voedsel vandoor ging. In de meeste recente studies werd winst/verlies in spontaan optredende agonistische interacties als dominantie criterium gehanteerd. Studies waarin zowel agonistische interacties (winst/verlies) als voorrangsgedrag bestudeerd werden lieten zien dat de verschillende rang volgordes goed, maar niet perfect met elkaar overeenstemden (Bernstein 1969; Clark & Dillon 1973; Richards 1974; Noë e.a. 1980; Bramblett e.a. 1982).

In de huidige studie werd winst/verlies in spontaan optredende agonistische interacties als dominantie criterium gebruikt, waarbij alleen pure dyades (zonder invloed van derden) werden beschouwd. Er werd voor dit criterium gekozen omdat het beruiste op gedrag dat niet kunstmatig werd opgewekt. Het uitsluiten van dyades met invloed was gebaseerd op de observaties van de Waal (1977), waaruit bleek dat interventies door derden de uitkomsten van agonistische dyades kunnen beïnvloeden. Alle volwassen dieren in de kolonie bleken frequent betrokken te zijn bij puur dyadische agonistische interacties en de uitkomsten van die interacties toonden een hoge mate van uni-directionaliteit.

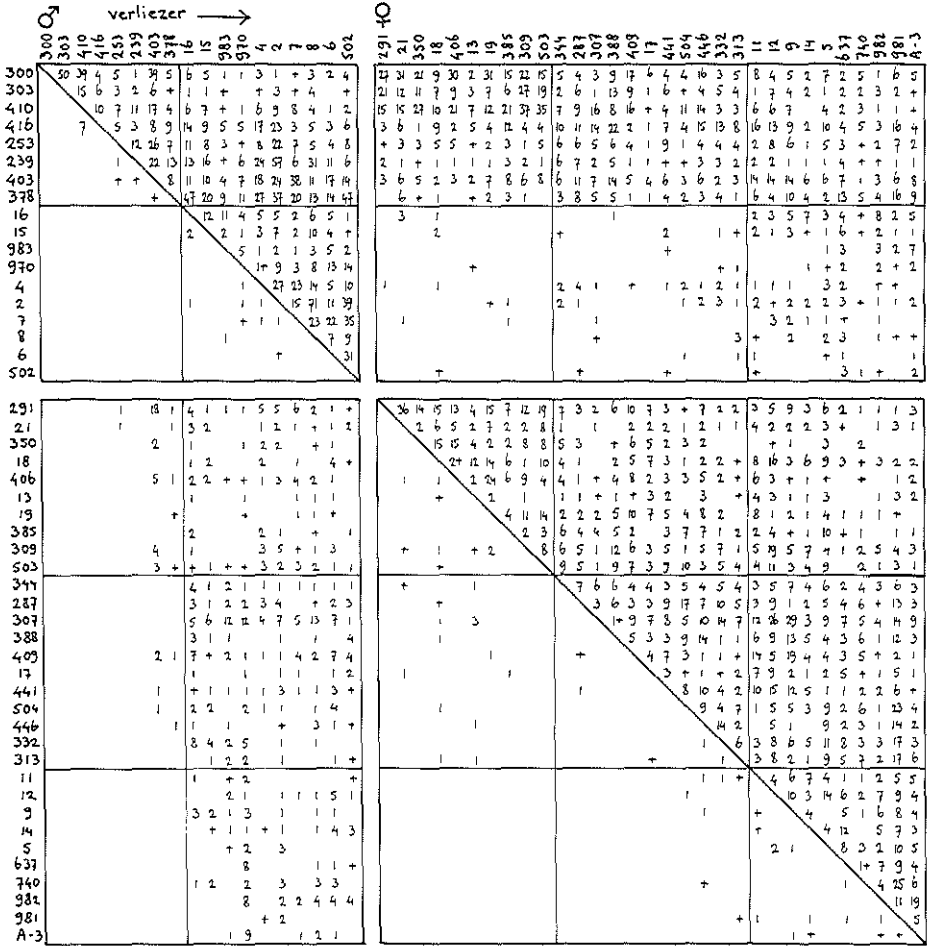
Dominantie verhoudingen tussen volwassen dieren

De winst/verlies uitkomsten van pure agonistische dyades tussen volwassen dieren zijn weergegeven in figuur 4-1. Bij de mannetjes onderling en bij

de vrouwtjes onderling was er een hiërarchische structuur die zich kenmerkte door een hoge lineariteit, uni-directionaliteit en stabiliteit. De hoge lineariteit bleek uit het geringe aantal triangels ($A > B$, $B > C$, maar $C > A$): er waren er slechts 5, en die waren alle gebaseerd op kleine getallen. Al de triangels kwamen voor in het vrouwtjes kwadrant en er was in alle gevallen een relatief jong vrouwtje bij betrokken (307 - 13, 307 - 18, 17 - 385, 11 - 446, 5 - 9). De hoge uni-directionaliteit bleek uit het feit dat zeer weinig winst/verlies gevallen tegen de hoofdrichting ingingen, dat wil zeggen dat een dier verloor van een dier waarvan het meestal won (mannetjes onderling: 1.0%; vrouwtjes onderling: 1.5%). Gedurende de 2 systematische studie-jaren bleven de dominantie verhoudingen tussen volwassen dieren volkomen stabiel: er traden geen permanente rangwisselingen op. Zulke rangwisselingen deden zich wel voor en na de 2 studie-jaren voor, zoals later zal blijken.

Het meerekenen van dyades met invloed van derden (niet in fig. 4-1 opgenomen) verandert het gevonden patroon niet wezenlijk: ook dan komen afwijkingen van de hoofdrichting maar zelden voor. Ranglage dieren konden dus niet winnen van ranghogere dieren, ook niet met hulp van dieren met een nog hogere rang. In de matrix zijn geen displacements opgenomen, omdat die geen strikt agonistische gedragselementen bevatten. De winst/verlies uitkomsten van displacements stemden precies overeen met de agonistische dominantie verhoudingen. Displacements vormden echter geen geschikt dominantie criterium omdat ze nogal onopvallend waren: er werden niet voldoende gevallen gezien om de gehele matrix te vullen.

Vergelijkbare dominantie hiërarchieën, op grond van winst/verlies in agonistische interacties, werden gevonden in een groot aantal eerdere studies aan verscheidene soorten apen in het wild (Simonds 1965; Southwick e.a. 1965; Sade 1967; Loy 1971; Missakian 1972; Seyfarth 1976; Deag 1977; Estrada 1978; Packer 1979b; Taub 1980; Cheney e.a. 1981; Hausfater e.a. 1982) en in gevangenschap (Alexander & Bowers 1969; Bernstein 1969; 1970; Eaton 1974; Angst 1975; de Waal 1977; Noë e.a. 1980; White & Hosey 1981; Bramblett e.a. 1982; Harvey 1983). Het bestaan van zulke hiërarchieën lijkt daarom een algemeen kenmerk van apengroepen te zijn. Deze visie werd aangevochten door Gartlan (1968): dominantie hiërarchieën zouden een gevangenschaps-artefact zijn, dat in het wild niet voorkomt, of daar alleen kan worden opgeroepen via uitgelokte conflicten. Eerdere vondsten waren inderdaad gebaseerd op zgn. pinda-tests of uitgelokte agressie (zie boven; zie ook Koyama 1967). Echter, de hierboven opgesomde wild-onderzoekers (behalve Southwick e.a., Sade en Missakian) scoorden uitsluitend spontaan optredend agonistisch gedrag en construeerden op grond daarvan dominantiematrices die, net als figuur 4-1, een hoge lineariteit, uni-directionaliteit en stabiliteit toonden. Het bestaan van 'strakke' dominantie hiërarchieën is dus geen gevangenschaps-artefact. Wel bleek het in enkele wild-studies moeilijk om voldoende materiaal te verzamelen om een goed gevulde matrix te verkrijgen (Angst 1975; Rowell 1967). In gevangenschap is dat veel eenvoudiger omdat de



Figuur 4-1. Dominantiematrix: winst en verlies van puur dyadische agonistische interacties. Gegevens uit 384 systematische observatie uren (agonistisch gedrag, 1.3.80 tot 1.3.82). + = ad libitum observatie in de complete groep.

dieren beter zichtbaar zijn voor de observator en omdat agonistisch gedrag veel frequenter optreedt dan in het wild (Rowell 1967; Gartlan 1968; Southwick 1969; Nieuwenhuijsen & de Waal 1982).

Dominantie hiërarchie: stabiliteit

Gedurende de 2 systematische studie jaren deden zich geen permanente rangwisselingen tussen volwassen dieren voor. Er was wel een tijdelijke rangwisseling tussen 2 mannetjes uit de top van de hiërarchie: op 18 september 1980 was M416 (nr. 4) dominant over M410 (nr. 3). Op de volgende dag was M410 weer dominant over M416. Voor en na de periode van systematische observaties waren er 3 permanente rangwisselingen tussen volwassenen:

M378 Frits stond tijdens de inwerkperiode op de 6e plaats in de mannetjes hiërarchie. In december 1979 werd hij wegens ernstige diarree een week lang in een individuele kooi gehuisvest. Bij zijn herintroductie in de buitenkooi werd Frits onmiddellijk aangevallen door een groot aantal mannetjes, waarbij M239 en M403 (oorspronkelijk rangnr. 7 en 8) het felst en langdurigst tekeergingen. Sindsdien stond Frits in rang onder M403, dus 2 plaatsen lager dan voorheen.

V291 Els, de top-vrouw, kreeg op 1 mei 1982 een jong. Na de bevalling maakte Els een apathische indruk en gedurende enkele dagen at zij niet. Haar lichaamsgewicht daalde sterk. Zij werd, met haar jong, een week lang binnen gehuisvest en ontving gedwongen vloeibare voeding. Bij haar herintroductie werd Els aangevallen en verslagen door haar 5-jarige dochter V21 Erica (voorheen nr. 2 in de vrouwtjes hiërarchie). Sindsdien was Erica de top-vrouw en stond Els op de 2e plaats.

M239 Thomas werd van september tot november 1982 uit de groep gehaald om dezelfde redenen als Frits. Tijdens zijn herintroductie werd er niet geobserveerd, maar daarna bleek Thomas in rang te zijn gedaald tot een positie in de buurt van M8 en M6, dus bijna onderaan in de hiërarchie (fig. 4-1). Een week later werd hij definitief uit de groep gehaald, omdat hij over zijn hele lijf bijtewonden had.

Tussen november 1979 en januari 1983 is het 9 maal voorgekomen dat een volwassen mannetje ($n = 5$) of vrouwtje ($n = 4$) gedurende een week of langer individueel werd gehuisvest voor medische verzorging. Alleen de 3 bovenbeschreven dieren verkeerden bij hun herintroductie in een slechte fysieke conditie, en daalden in rang.

Dominantie posities van jonge dieren

Vrouwtjes van minder dan 3 jaar oud hadden een onduidelijke dominantie positie ten opzichte van volwassen vrouwtjes. Na de puberteit bereikten zij een rang direct onder hun moeder. Pre-puberale mannetjes hadden een lage rang ten opzichte van volwassen mannetjes. In de puberteit stegen zij in rang tot posities tussen M416 (nr. 4) en M253 (aanvankelijk nr. 5) in de hiërarchie der volwassen mannetjes. De gegevens van dieren die op 1 maart

1980 minder dan 3 jaar oud waren staan niet in figuur 4-1 en komen in hoofdstuk 5 aan bod. Een bijzonder geval wordt hier al besproken:

Puber M27 Eelco maakte, net als de andere puber-mannetjes, een rangstijging door. In de winter van 1982/83 passeerde hij M416 (aanvankelijk nr. 4; alle andere pubers bleven in rang onder M416 staan). In de zomer van 1983 versloeg hij ook de overige top-mannetjes, inclusief de alpha-man M300 James. Daarmee was Eelco de nieuwe alpha-man geworden. Deze machtswisseling vond plaats na de officiële studieperiode. Wanneer in dit hoofdstuk over het ranghoogste mannetje of de alpha-man wordt gesproken wordt daarmee steeds James bedoeld (tenzij anders vermeld).

De machtswisseling tussen James en Eelco en de rangstijgingen van pubers in het algemeen, konden niet verklaard worden aan de hand van ziekte of afwezigheid van de gepasseerde dieren, maar leken een spontaan optredend verschijnsel. Spontaan optredende rangwisselingen tussen jonge en volwassen mannetjes zijn ook in andere studies aan apen in het wild en in gevangenschap vastgesteld (Kaufmann 1967; Eaton 1982; de Waal 1982; zie verder hoofdstuk 5).

Dominantie verhoudingen tussen mannetjes en vrouwtjes

Het was niet mogelijk om mannetjes en vrouwtjes te zamen in een lineaire totaal-hiërarchie te rangschikken: in veel paren was de dominantie verhouding onbeslist, en er waren veel triangels. Alleen de 4 ranghoogste volwassen mannetjes waren duidelijk dominant over alle vrouwtjes.

Globaal waren er 3 dominantieklassen te onderscheiden (zie fig. 4-1): hoog (de 8 ranghoogste mannetjes en top-vrouw V291), midden (de 15 vrouwtjes van V21 t/m V17) en laag (de resterende 10 mannetjes en 15 vrouwtjes). In de laatste categorie was het volslagen onmogelijk om voor mannetjes en vrouwtjes een gemeenschappelijke lineaire volgorde te construeren.

De vondst dat vrouwtjes in rang boven sommige volwassen mannetjes konden staan stemt overeen met eerdere vondsten aan groepen in gevangenschap (Alexander & Bowers 1969; Bernstein 1969; Angst 1975; de Waal 1977; Bramblett e.a. 1982; Johnson e.a. 1982; Harvey 1983). Daarentegen stelde Angst (1975) bij Java apen in het wild vast dat alle volwassen mannetjes dominant waren over al hun vrouwelijke groepsgenoten, en hij noemde de toestand in gevangenschap, waar vrouwtjes mannetjes kunnen verslaan, onnatuurlijk. Het is moeilijk na te gaan in hoeverre dit een juiste visie is, daar de meeste wild-onderzoekers aparte dominantiematrices voor mannetjes en voor vrouwtjes presenteerden, of zich slechts tot een van beide beperkten. Deag (1977) en Taub (1980) stelden wel totaal-hiërarchieën op en steunden daarmee de opvatting van Angst. Simonds (1965) en Southwick e.a. (1965) zagen dat vrouwtjes in het wild wel voedsel konden wegpakken voor de neus van een volwassen mannetje, maar dat hoefde niet te betekenen dat deze vrouwtjes ook in agonistische interacties mannetjes konden verslaan.

In vrijwel alle apengroepen in het wild en in gevangenschap wordt de

alpha-positie ingenomen door een mannetje. Er zijn echter wel enkele (tijdelijke) uitzonderingen op deze regel beschreven, in het wild door Kawamura (1958), en in gevangenschap door Bramblett e.a. (1982) en de Waal (1982). In de laatstgenoemde studie, aan chimpansees, bestond de groep aanvankelijk geheel uit vrouwtjes. Na anderhalf jaar werden er 3 volwassen mannetjes aan de groep toegevoegd. Zij stonden in rang aanvankelijk onder de vrouwtjes. De mannetjes bereikten de top-posities in de hiërarchie nadat de 2 ranghoogste vrouwtjes voor 3 maanden uit de groep waren gehaald.

Factoren van invloed op dominantierang: eerdere studies

Kawamura (1958) introduceerde het begrip "matriarchal social rank": jonge dieren 'erven' de rang van hun moeder. Doordat hun moeder hen steunt tijdens conflicten, domineren jongen over alle dieren waarover hun moeder domineert. Op latere leeftijd kunnen ze ook zonder moeder's hulp diezelfde dieren verslaan. Vrouwtjes behouden hun familie-rang voor de rest van hun leven, maar bij mannetjes gaat dit verband verloren als ze hun geboortegroep verlaten. Kawamura's bevindingen werden later door vele onderzoekers bevestigd (zie hoofdstuk 5).

Het belang van fysieke krachtsverschillen voor dominantie verhoudingen werd door de Waal (1975) en Fedigan (1982) nogal gebagatelliseerd. De Waal noemde diverse voorbeelden van groepen apen van verschillende soorten waarin een bejaarde, gebrekkige alpha-man door jongere volwassen mannetjes werd gerespecteerd (zie ook Stephenson 1975; Eaton 1982). Daarentegen vonden Angst (1975), Packer (1979a) en van Noordwijk & van Schaik (in druk) dat mannetjes 'in de bloei van hun leven' (10-20 jaar) in rang boven oudere mannetjes stonden, wat aangeeft dat fysieke kracht wel van belang kan zijn.

In gevangenschap kunnen menselijke manipulaties de dominantie verhoudingen beïnvloeden. Apen die (onvrijwillig) in een bestaande groep worden geïntroduceerd worden fel aangevallen (Southwick 1969) en komen op een lage plaats in de hiërarchie te staan (Bernstein & Gordon 1980b; de Waal 1982; Williams & Bernstein 1983).

De in Oss gevonden rangverhoudingen bleken gebaseerd te zijn op een complex samenspel van de 3 bovengenoemde factoren.

Factoren van invloed op dominantierang: mannetjes

De rangverhoudingen tussen jonge mannetjes (< 3jaar op 1.3.1980) correleerden positief met die van hun moeders ($r = 0.778$, $n = 9$, $p < 0.01$; zie hoofdstuk 5). Eelco, die uiteindelijk alpha-man werd, was een zoon van het ranghoogste vrouwtje in de groep. Bij oudere mannetjes bleek deze samenhang met moeder's rang niet ($r = -0.107$, $n = 8$, ns; tabel 4-1). Zij waren echter niet opgegroeid in de groep en wellicht hadden zij daarmee de steun van hun moeder gemist in de periode waarin hun rang zich zou moeten vestigen.

Uit de bovenbeschreven rangdalingen van M378 en M239 bleek dat fysieke kracht van belang kon zijn voor dominantie verhoudingen. Dit bleek verder uit de rangstijgingen van puber-mannetjes die optraden in de periode waarin

Tabel 4-1. *Historie mannetjes. A = 1.3.80; B = 1.3.82; M = moeder, dominantierang volgens kolom A in tabel 4-2; fok = deelname aan fok-programma voor 1979; aantal jaren(J) en aantal concepties(Cs); introductie in de buitenkooi: 1 = 31.5.78; 2 = 15.7.78; 3 = 25.10.78; 4 = 20.11.78; 5 = 10.9.79. Mannetjes jonger dan M23 zijn hier niet vermeld: hun dominantie posities waren op 1.3.82 nog onduidelijk; zij werden tegelijk met hun moeder in de buitenkooi geïntroduceerd of werden buiten geboren. Bijzonderheden: a = M378 werd in december 1979 voor een week uit de groep gehaald (zie tekst); b = M983 overleed in 1981; c = M2 en M4 waren geen fok-mannetjes maar hadden wel heteroseksuele ervaring: in 1978/79, voor hun introductie, leefden zij enige maanden tesamen met enkele test-vrouwtjes in een binnen-speelkooi; 2 van die vrouwtjes werden zwanger (V12 en V740); d = M502 werd in de buitenkooi geïntroduceerd op 20.11.78 en werd 1 week later weer binnen gehaald wegens ernstige bijtenden; herintroductie: 10.9.79.*

♂	dominantie rang			leeftijd in jaren	lichaams gewicht (kg)		fok		introductie buitenkooi					
	A	B	M		A	B	J	Cs	1	2	3	4	5	
300	1	1	-	11	13.4	12.4	5.5	12				X		
303	2	2	-	12	11.0	10.5	7	15				X		
410	3	3	-	>10	11.5	11.8	2	7				X		
416	4	4	-	9	11.0	11.9	-	-				X		
22	-	5	9	2	4.4	8.0	-	-	X					
23	-	6	10	2	5.0	11.7	-	-	X					
253	5	7	-	10	9.8	9.2	0.7	0				X		
239	6	8	-	11	11.3	10.5	0.7	0					X	
403	7	9	-	9	9.8	9.5	-	-					X	
378	8	10	-	9	9.0	9.6	-	-				X		a
16	9	11	12	4	7.5	10.6	-	-	X					
15	10	12	1	4	9.0	13.8	-	-	X					
983	11	-	28	4	8.1	-	-	-	X					b
970	12	13	-	5	8.4	11.1	-	-	X					
4	13	14	11	6	10.0	10.8	+	-					X	c
2	14	15	12	7	10.5	11.8	+	-					X	c
7	15	16	1	5	10.0	11.9	-	-					X	
8	16	17	11	5	9.5	10.3	-	-					X	
6	17	18	3	6	9.8	11.1	-	-					X	
502	18	19	-	≥10	10.5	13.0	1	0					X	d

die pubers een sterke gewichtstoename toonden (hoofdstuk 5). Zo bereikte Eelco de alpha-positie direct nadat hij een spectaculaire groei had door-gemaakt, van 12.5 tot 14.8 kg in 2 maanden tijd. Toch konden veranderingen en inter-individuele verschillen in fysieke kracht geen volledige verklaring geven voor de gevonden dominantie verhoudingen. Zo nam M15 tijdens de studie flink in gewicht toe en was hij op 1 maart 1982 de zwaarste aap in de kolonie. Te oordelen naar zijn atletische bouw was M15

zeker ook een van de sterkste dieren in de groep, maar toch verwierf hij geen hoge dominantie positie. De lichaamsgewichten van de mannetjes die als een globale indicatie voor hun fysieke kracht beschouwd konden worden, correleerden niet significant met de dominantie posities (1.3.1980: $\tau = 0.275$, $n = 18$, ns; 1.3.1982: $\tau = -0.146$, $n = 19$, ns; zie tabel 4-1).

De volgorde waarin de mannetjes in de buitenkooi werden geïntroduceerd kon de gevonden dominantie verhoudingen ten dele verklaren. Deze introductie geschiedde in 3 groepen: in mei 1978, november 1978 en september 1979. De 6 ranglaagste mannetjes behoorden tot de laatst geïntroduceerden (tabel 4-1). In mei 1980 werd het allerlaatste volwassen mannetje in de groep geïntroduceerd: M501. Hij kwam op de allerlaagste plaats te staan in de hiërarchie. M501 is niet in tabel 4-1 opgenomen omdat hij op 1 maart 1980 en op 1 maart 1982 geen deel uitmaakte van de groep. Hij overleed een halfjaar na zijn introductie (tabel 3-1a).

M16, M15, M983 en M970 behoorden tot de eerst geïntroduceerde dieren maar hadden niet de hoogste dominantie posities. Deze mannetjes waren ten tijde van de groepsformatie pas 2 tot 3 jaar oud en werden gedomineerd door de geheel volwassen mannetjes die weliswaar later geïntroduceerd werden, maar fysiek sterker waren.

Naast de bovengenoemde factoren leek ook ervaring opgedaan in het fokprogramma tijdens de binnenperiode een rol te spelen. M300, M303 en M410 waren de meest ervaren fok-mannetjes en namen in de buitenkooi de hoogste dominantie posities in (tabel 4-1). Oorzaak en gevolg zijn hier moeilijk van elkaar te scheiden. Enerzijds is het mogelijk dat de 3 fok-mannetjes hun top-posities dankten aan hun 'rijke' sociale ervaring in een heterosexuele context. Anderzijds is het mogelijk dat de dierverzorger deze 3 mannetjes uitkozen voor het fokprogramma omdat ze 'het goed deden' in gezelschap van vrouwtjes. Wellicht beschikten de 3 van meet af aan over betere (sociale of fysieke?) eigenschappen dan andere volwassen mannetjes, en leidden deze eigenschappen zowel tot hun selectie tot fok-mannetje als tot hun hoge dominantierang.

Op 1 maart 1980 bestond er een significante correlatie tussen leeftijd en dominantierang van de volwassen mannetjes ($\tau = 0.353$, $n = 18$, $p < 0.05$): oudere mannetjes hadden hogere posities dan jongere mannetjes. Dit was een gevolg van het gevoerde introductiebeleid: de laatst geïntroduceerde groep bestond voornamelijk uit jong-volwassen mannetjes. In de loop van de studie stegen pubers in rang en verdween het verband tussen dominantierang en leeftijd (eind 1983, na de James-Eelco machtswisseling en nadat M6, M239, M502 en M983 waren overleden of uit de groep gehaald: $\tau = 0.053$, $n = 20$ mannetjes > 3 jaar, ns).

Factoren van invloed op dominantierang: vrouwtjes

Net als bij jonge mannetjes correleerden de onderlinge rangverhoudingen van jonge vrouwtjes (< 3 jaar op 1.3.1980) met die van hun moeders ($\tau = 0.800$, $n = 15$, $p < 0.001$; zie hoofdstuk 5). De meesten van die vrouwtjes bereikten een rang dicht onder hun moeder, zoals op grond van de vondsten

van Kawamura (1958) en latere onderzoekers verwacht mocht worden (tabel 4-2; zie ook hoofdstuk 5). Hetzelfde gold voor de wat oudere vrouwtjes (3 of 4 jaar op 1.3.1980: V13 - V21; $\tau = 1.0$, $n = 5$, $p < 0.02$). Echter, nog oudere vrouwtjes met een moeder in de groep (V9, V11 en V12) stonden in rang ver onder hun moeder. Deze laatsten waren pas rond hun 5e verjaardag in de buitenkooi geïntroduceerd. Dit suggereert dat er een kritische leeftijd bestaat waarop de moeder-afhankelijke dominantie positie van een vrouwtje zich vastlegt.

Fysieke krachtsverschillen vormden een mogelijke verklaring voor de top-positie van V291 Els. In de binnenperiode was Els zwaarder dan alle andere toen aanwezige vrouwtjes. De dierverzorgers hadden de indruk dat Els toen dominant was over alle vrouwtjes waarmee ze samen werd gehuisvest. De rangwisseling Erica-Els leek een gevolg van de tijdelijke fysieke zwakte van Els. Daarentegen leek bij de vrouwtjes die in de buitenkooi opgroeiden fysieke kracht van ondergeschikt belang: hun dominantie posities hingen af van die van hun moeders.

De volgorde waarin de vrouwtjes in de buitenkooi werden geïntroduceerd correleerde in grote lijnen met hun latere dominantie posities (tabel 4-2). Een uitzondering hierop vormde V17 die ondanks haar vroege introductie een positie vlak onder haar later geïntroduceerde moeder verwierf. V14, V982, V981 en VA-3 behoorden tot de eerst geïntroduceerde groep, maar hadden uiterst lage dominantie posities. Deze vrouwtjes waren ten tijde van de groepsformatie pas 2 tot 3 jaar oud en hadden geen moeder in de groep. Zij werden gedomineerd door vrouwtjes die weliswaar later geïntroduceerd werden, maar wel een moeder in de groep hadden of al veel ouder waren.

De 3 vrouwtjes die in het fokprogramma het vaakst zwanger werden (V291, V350 en V406) bereikten hoge posities. Een eventuele samenhang tussen fokjaren of -succes en dominantie positie werd echter volledig overstemd door de moeder-afhankelijkheid (zie b.v. V21 en V18) en de introductie volgorde (zie b.v. V344, V287 en V307).

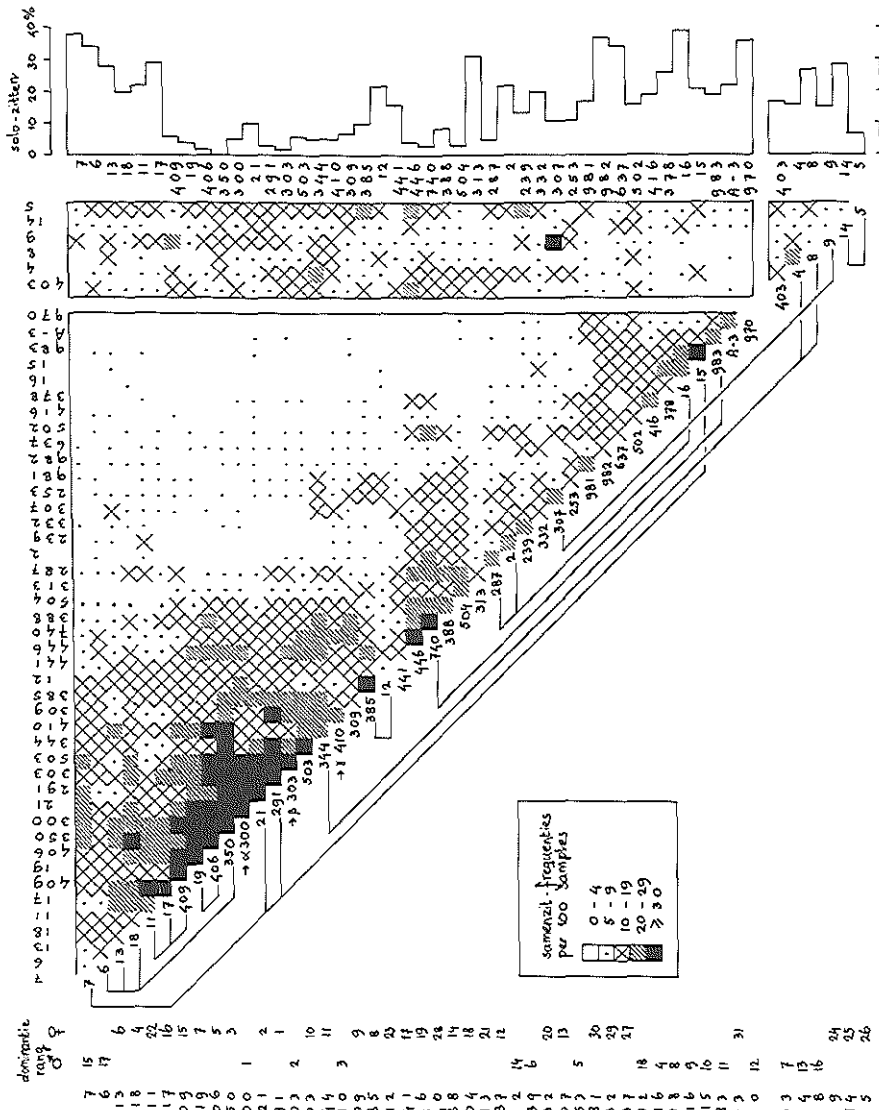
4.4. Samenzitten

In apengroepen in het wild kunnen centrale en perifere individuen worden onderscheiden. Een of enkele ranghoge mannetjes en meerdere vrouwtjes met jongen zitten meestal dicht bij elkaar en vormen zo het centrum van de groep. Hieromheen bevinden zich subcentrale dieren: mannetjes en vrouwtjes van verschillende leeftijden. Het verst van het centrum verwijderd bevinden zich de puberale en volwassen mannetjes: de perifere dieren. Overigens zijn er geen scherpe grenzen, maar is er een geleidelijk verloop van centraal via subcentraal naar perifeer.

Deze samenzit-structuur werd voor het eerst beschreven voor Japanse makaken (Sugiyama 1960; Tokuda 1961) en later ook voor andere makakensoorten (Angst 1975; Dittus 1975; Furuya 1965; Kaufmann 1967; Simonds 1965; Southwick e.a. 1965) en bavianen (Hall & Devore 1965).

Tabel 4-2. Historie vrouwtjes. Zie tabel 4-1. Voor de vrouwtjes jonger dan V31 geldt hetzelfde als voor de mannetjes jonger dan M23 (tabel 4-1). Bijzonderheden: a = V409 werd op 31.5.78 in de buitenkooi geïntroduceerd en 4 maanden later weer binnen gehaald wegens ernstige diarree; herintroductie: 20.11.78; b = V11, 12, 9, 5 en 637 werden op 31.5.78 in de buitenkooi geïntroduceerd en in november 1978 weer binnen gehaald voor het testprogramma; herintroductie: 10.9.79; c = V12 was geen fok-vrouwtje maar werd in de binnenperiode wel zwanger (zie tabel 4-1); d = V740 werd 2 maal zwanger tijdens het fokprogramma en 1 maal tijdens het testprogramma (zie tabel 4-1).

♀	dominantie rang			leeftijd in jaren	lichaams gewicht (kg)		fok		introductie buitenkooi					
	A	B	M	A	A	B	J	Cs	1	2	3	4	5	
291	1	1	-	≥12	10.0	11.9	5.5	5	X					
21	2	2	1	3	6.1	10.6	-		X					
350	3	3	-	10	8.8	8.5	5	4		X				
18	4	4	3	3	6.6	8.6	-		X					
406	5	5	-	≥11	9.4	11.2	3.7	4	X					
13	6	6	3	4	5.7	6.2	-		X					
24	-	7	18	2	3.9	8.0	-		X					
28	-	8	5	1	4.0	8.4	-		X					
19	7	9	5	3	6.7	9.9	-		X					
385	8	10	-	10	7.0	7.1	4.5	3	X					
25	-	11	8	2	3.5	6.4	-		X					
309	9	12	-	10	8.5	8.7	2.5	2		X				
29	-	13	9	1	3.1	6.6	-			X				
503	10	14	-	8	8.6	11.0	1.5	2			X			
31	-	15	10	1	2.7	6.4	-				X			
344	11	16	-	10	6.8	6.8	6.2	3				X		
287	12	17	-	12	6.7	7.2	6.5	2				X		
307	13	18	-	10	8.2	8.5	6.2	3				X		
388	14	19	-	≥12	8.4	8.1	3	0				X		
409	15	20	-	≥11	9.4	9.4	3.7	3				X		a
17	16	21	15	3	4.6	5.6	-		X					
441	17	22	-	8	6.9	7.6	0.5	0				X		
504	18	23	-	≥ 9	10.2	10.0	1.5	1				X		
446	19	24	-	8	7.5	9.4	0.5	1		X				
332	20	25	-	10	8.1	8.2	-						X	
313	21	26	-	10	8.4	8.2	-						X	
11	22	27	15	5	7.1	9.7	-					X		b
12	23	28	8	5	5.6	6.1	+	1				X		b,c
9	24	29	13	5	6.5	6.8	-					X		b
14	25	30	-	4	6.2	7.4	-		X					
5	26	31	-	6	7.2	9.1	-					X		b
637	27	32	-	5	6.5	6.7	-					X		b
740	28	33	-	>12	9.0	9.3	1.5	3				X		d
982	29	34	-	4	5.4	5.4	-		X					
981	30	35	-	4	7.1	8.5	-		X					
A-3	31	36	-	4	6.4	8.2	-		X					



Figuur 4-2. Samenztmatrix: onderlinge afstand < 0.5 m. Gegevens uit 100 scan samples (vlooten en samenztten, 1.3.80 tot 1.3.82). De individuen zijn zodanig gerangschikt dat hoge scores zo dicht mogelijk langs de diagonaal liggen. Verbindingslijnen onder de diagonaal: familiebanden (niet weergegeven voor vader-jong relaties).

Samenzitmatrix

In de huidige studie bedroeg de samen-zit score per paar per 100 samples gemiddeld 10.0 (mediaan = 8). Dat wil zeggen dat een gemiddeld paar dieren 10% van de tijd bij elkaar in hetzelfde groepje zat (onderlinge afstanden < 0.5 m).

In de samen-zitmatrix (fig. 4-2) zijn de individuen zodanig gerangschikt dat hoge scores zoveel mogelijk langs de diagonaal kwamen te liggen. Dieren die in de matrix dicht bij elkaar staan, brachten ook veel tijd in elkaars onmiddellijke nabijheid door.

Er waren 8 dieren met onderling uitzonderlijk hoge samen-zit scores: de alpha-man M300, de beta-man M303, de 3 ranghoogste moeders (V291, V350 en V406) en 2 van hun dochters (V21, V19), en V503. In elk van de 28 paar-combinaties tussen deze 8 bedroeg de samen-zit score minstens 20%, en in 24 paren zelfs minstens 30%. Dit 8-tal kon als het 'samen-zit centrum' van de groep worden beschouwd. Overigens betekent de term 'centrum' niet dat zij gewoonlijk in het midden van de kooi zaten: meestal zaten ze in een hoek, in en rond een schuilhok. De dieren die in de matrix direct naast de centrale dieren staan konden als subcentrum worden aangeduid. Zij hadden onderling en met de centrale 8 vrij hoge samen-zit scores (meestal minstens 10%), maar scoorden maar met weinig partners minstens 30%. Het subcentrum bestond uit M410 (3e mannetje in de hiërarchie), M6 en M7 (zoons van centrale moeders) en een aantal vrouwtjes. Rechts onder in de matrix staan M416 (4e mannetje in de hiërarchie) en enkele ranglage mannetjes en vrouwtjes. Zij hadden onderling samen-zit scores die minstens 10% bedroegen, maar zaten zelden in de buurt van centrale of subcentrale dieren en konden daarom perifeer worden genoemd. Tenslotte staan uiterst rechts in de matrix de samen-zit scores van 6 dieren die moeilijk tussen de anderen konden worden ingepast. Zij scoorden met centrale, subcentrale en perifere partners ongeveer even hoog.

De centraal/perifere samen-zit-structuur, karakteristiek voor makaken en bavianen in het wild, kan zich dus ook in gevangenschap manifesteren, zij het op veel kleinere schaal.

Voor zover mij bekend is dit verschijnsel slechts 1 maal eerder in gevangenschap bestudeerd: Alexander & Bowers (1969) namen scan samples op in een groep Japanse makaken, ongeveer even groot als de Organon kolonie, maar met een veel grotere ruimte tot hun beschikking (8000 m²). Wanneer minstens 1 van de 4 ranghoogste mannetjes zich in de nabijheid van tenminste 5 moeders en 10 andere apen bevond, werd genoteerd dat de centraal/perifere structuur zich manifesteerde. Dit bleek slechts het geval te zijn tijdens het voederen, wat in deze studie op het buitenterrein gebeurde, op een vaste plaats. Alexander & Bowers concludeerden daarom dat de typische centraal/perifere structuur in gevangenschap verloren ging.

Wanneer hetzelfde criterium dat Alexander & Bowers hanteerden werd toegepast op de in Oss verzamelde data, bleek dat de centraal/perifere structuur zich in 56% van de samples voordeed, zelfs terwijl er tijdens geen van de samples voedsel werd verstrekt. In de zomer (juni t/m

augustus) was dit 25%, in de winter (december t/m januari) 73%, in de lente 58% en in de herfst 65% ($\chi^2 = 13.24$, $df = 3$, $p < 0.01$). 's Zomers zaten de dieren vaak in kleine groepjes verspreid door de kooi en bleek de centraal/perifere structuur minder duidelijk dan in de winter, wanneer er veel grotere samen-zit concentraties waren. Alexander & Bowers verzamelden hun samen-zit samples in een juli-maand. Als ze ook in de winter hadden geobserveerd, hadden ze wellicht wel aanwijzingen gevonden voor het bestaan van een centraal/perifere samen-zit-structuur in gevangenschap.

Samenzitten en dominantierang

Dieren van vergelijkbare rang zaten vaak bij elkaar in de buurt. Het samen-zit centrum bestond uit ranghoge dieren, het subcentrum voornamelijk uit dieren met een wat minder hoge rang en de periferie voornamelijk uit ranglage dieren. Uitzonderingen hierop waren de subcentrale M6 en M7 (lage rang) en V409, V17 en V11 (midden/lage rang) en de perifere M416 (hoge rang). Ook in bavianen- en makakengroepen in het wild zijn centrale dieren meestal dominant over hun perifere groepsgenoten, alhoewel soms een subcentraal of perifeer mannetje een of enkele centrale mannetjes domineert (Furuya 1965; Hall & DeVore 1965; Southwick e.a. 1965; Kaufmann 1967; Angst 1975; Stephenson 1975).

De samen-zit score (het gemiddelde aantal samen-zit-partners per sample) correleerde bij de mannetjes niet significant met de dominantierang ($r = 0.235$, $n = 18$, ns) maar bij de vrouwtjes wel ($r = 0.495$, $n = 31$, $p < 0.001$): ranghoge vrouwtjes hadden relatief hoge samen-zit scores.

De solo score (geen andere dieren, ook geen juvenielen, binnen 0.5 m) correleerde zowel bij de mannetjes als bij de vrouwtjes negatief met de dominantierang (resp. $r = -0.497$, $n = 18$, $p < 0.01$; $r = -0.371$, $n = 31$, $p < 0.01$; fig. 4-2). Dat wil zeggen dat ranglage dieren vaker in hun eentje zaten dan ranghoge dieren. Zo'n correlatie werd in het wild ook gevonden bij mannelijke rhesusapen (Kaufmann 1967) en vrouwelijke bavianen (Busse 1984).

Samenzitten en familierelaties

In 10 van de 11 moeder - dochter en zuster - zuster paren bedroegen de samen-zit scores 16% of meer, wat hoog was in vergelijking met de mediane waarde van 8% voor alle V - V paren. In 1 paar (V14 - V5) was de score niet bijzonder hoog: 9%. Deze 2 zusters hadden geen moeder in de groep: zij overleed in 1976, voordat de buitengroep werd geformeerd.

In 1 van de 3 broer - broer paren was de samen-zit score uitzonderlijk hoog (M4 - M8: 27%). De scores in de 2 andere paren (M15 - M7: 3%; M16 - M2: 6%) verschilden weinig van de mediane waarde van 5% voor alle M - M paren. Vier van de 8 volwassen zoons (M4, M2, M7 en M6) hadden met hun moeder samen-zit scores van 18 - 28%, waarmee ze ver boven de M - V mediaan van 7% zaten. De 4 overige zoons (M16, M15, M983 en M8) zaten niet uitzonderlijk vaak met hun moeder samen (3 - 11%).

Deze gegevens laten zien dat familiebanden zich sterker manifesteerden

in de samen-zit-relaties van vrouwtjes onderling dan in die van mannetjes onderling of van volwassen zoons met hun moeders. Een soortgelijk verschil in familie-verbondenheid is te zien in het wild, waar vrouwtjes altijd in hun geboortegroep blijven terwijl mannetjes meestal migreren.

Samenzitten: geslachtsverschillen

Mannetjes hadden lagere samen-zit scores en hogere solo scores dan vrouwtjes (tabel 4-3). Vrouwtjes hadden een voorkeur voor samen-zit-partners van hetzelfde geslacht (tabel 4-4). Deze verschillen vloeiden voort uit het feit dat het samen-zit centrum en -subcentrum (met hoge onderlinge scores)

Tabel 4-3. *Samen-zit scores: geslachtsverschil. Gebaseerd op fig. 4-2.*

	\bar{X} bereik	\bar{X} bereik	M-W U test
			U p
samen-zit-partners per sample	4.1 2.0- 7.3	5.3 2.8- 8.0	153 <0.01
solozitten per 100 samples	20.3 2 - 39	13.5 0 - 37	194 <0.08

Tabel 4-4. *Samen-zit-partners: geslachtsverschil. Samen-zit scores per 100 scan samples per potentiële partner, gebaseerd op fig. 4-2.*

	MET \bar{X} bereik	MET \bar{X} bereik	rangtekentoets
			T p
\bar{X} , N = 18	7.7 5.2- 9.8	8.9 3.6-19.3	73 ns
\bar{X} , N = 31	8.9 4.1-12.4	12.2 4.2-19.4	48 <0.01

voornamelijk uit vrouwtjes bestonden, terwijl de periferie (met lage scores) relatief veel mannetjes bevatte. Uit de eerder gerefereerde studies blijkt dat in het wild de geslachten op dezelfde manier over het centrum en de periferie zijn verdeeld.

Bij de mannetjes bestond er geen significante voorkeur voor samen-zit-partners van het eigen geslacht (tabel 4-4). Zo'n voorkeur werd wel vertoond door perifere mannetjes, maar juist niet door de mannetjes die tot het (sub)centrum behoorden.

De bovengenoemde geslachtsverschillen golden niet voor de 3 ranghoogste mannetjes: zij hadden per sample 6.4 - 7.3 samen-zit-partners, wat meer was dan de andere mannetjes ($\bar{X} = 3.5$, bereik 2.0 - 4.4) en ook hoog in vergelijking met de vrouwtjes ($\bar{X} = 5.3$, bereik 2.8 - 8.0). De solo scores van de 3 top-mannetjes (2 - 5%) waren lager dan die van de andere mannetjes

(\bar{X} = 23.6, bereik 11 - 39%) en ook laag in vergelijking met die van de vrouwtjes (\bar{X} = 13.5, bereik 0 - 37%). Per potentiële partner zaten de 3 top-mannetjes 2.0 - 2.5 maal vaker met vrouwtjes dan met mannetjes samen. Hun samen zit scores en partnerverdeling leken dus meer op die van vrouwtjes dan op die van de overige mannetjes.

4.5 Agressie

Agressie en dominantierang

De agressiematrix (fig. 4-3) vertoonde veel overeenkomst met de dominantiematrix (fig. 4-1) doordat er veel dyades voorkwamen van het type 'A vertoont agressie - B vertoont submissie'. Zulke dyades werden in beide matrices genoteerd.

Agressief gedrag tegen volwassen dieren met een hogere dominantierang kwam maar zelden voor (tussen mannetjes: 1.0%; tussen vrouwtjes: 3.4%). De richting van agressieve initiatieven vormde daarom een even goed dominantie criterium als winst/verlies in puur dyadische agonistische interacties. Ook in andere makakengroepen was maar een klein gedeelte (< 5%) van de agressieve initiatieven tussen volwassen dieren gericht op ranghogere opponenten (Eaton & Resko 1974a; de Waal 1977; Estrada 1978). In de 2 laatste studies bleken onvolwassen dieren wel regelmatig agressie te ontvangen van dieren die in rang onder hun moeder stonden. Hetzelfde werd in Oss gezien (hoofdstuk 5). Bij de chimpansees in Burgers Dierenpark te Arnhem was een vrij groot gedeelte (14%) van de agressieve initiatieven tussen volwassen dieren gericht op ranghogere opponenten. Vooral de vrouwtjes vielen zeer vaak (45%) ranghogere dieren aan: soms pleegden enkele vrouwtjes te zamen een aanval op de alpha-man. De richting van agressieve initiatieven was in deze chimpansee groep dus geen goede indicator voor dominantie verhoudingen (ongepubliceerde data van F.B.M. de Waal & medewerkers, eind 1975 - begin 1978).

Ranghogere dieren hadden veel potentiële slachtoffers. Dat hoefde niet te betekenen dat deze ranghogere dieren ook relatief veel agressie zouden vertonen: een ranglaag dier zou zijn weinige potentiële slachtoffers elk enorm vaak kunnen aanvallen en zou zodoende een hoge agressie score kunnen behalen. Alhoewel het niet direct verwacht mocht worden bleken hooggeplaatste dieren significant vaker agressief te zijn dan laaggeplaatste dieren (fig. 4-3, tabel 4-5). Wanneer de afgegeven agressie werd opgesplitst naar partnerklasse, bleken de correlaties meestal ook significant positief te zijn. Echter, de afgifte naar volwassen mannetjes correleerde niet significant met de dominantierang: ook ranglage mannetjes en vrouwtjes konden veel agressie tegen volwassen mannetjes vertonen. Zo was het ranglage mannetje M2 uitzonderlijk vaak agressief tegen het ranglaagste mannetje M502 (fig. 4-3).

Bij de agressie-ontvangst werden er negatieve correlaties met dominantierang verwacht, aangezien ranglagere dieren door meer verschillen-

Tabel 4-5. Agressie frequenties en dominantierang: Kendall's rang correlatie coefficient τ . Gebaseerd op fig. 4-3. † = $p < 0.10$; $\times = p < 0.05$; $\times\times = p < 0.01$; $\times\times\times = p < 0.001$; ns = niet significant.

	AGRESSIE-AFGIFTE			
	totaal	aan ♂♂	aan ♀♀	aan juv'n
♂♂, N = 18	0.647 $\times\times\times$	0.294 †	0.758 $\times\times\times$	0.686 $\times\times\times$
♀♀, N = 31	0.566 $\times\times\times$	0.022 ns	0.716 $\times\times\times$	0.563 $\times\times\times$
	AGRESSIE-ONTVANGST			
	totaal	van ♂♂	van ♀♀	van juv'n
♂♂, N = 18	-0.686 $\times\times\times$	-0.634 $\times\times\times$	-0.444 $\times\times$	-0.484 $\times\times$
♀♀, N = 31	-0.535 $\times\times\times$	0.211 †	-0.600 $\times\times\times$	-0.598 $\times\times\times$

de dieren met succes konden worden aangevallen. Zulke correlaties werden inderdaad gevonden bij de totale agressie-ontvangst en ook, in de meeste gevallen, wanneer er werd opgesplitst naar partnerklasse (fig. 4-3, tabel 4-5). Dit gold echter niet voor de agressie-ontvangst door vrouwtjes van mannetjes. Hier werd een verdere opsplitsing gemaakt in de 3 ranghoogste en de 15 overige volwassen mannetjes. De agressie-ontvangst door vrouwtjes van de 15 overige mannetjes correleerde, zoals verwacht, negatief met de dominantierang van de vrouwtjes ($\tau = -0.417$, $n = 31$, $p < 0.001$). Bij de ontvangst van de 3 top-mannetjes was de correlatie daarentegen positief ($\tau = 0.619$, $n = 31$, $p < 0.001$): ranghogere vrouwtjes werden vaker door top-mannetjes aangevallen. Dit kon verklaard worden aan de hand van de samenzit gegevens. Hierop wordt later teruggekomen.

De gevonden correlaties tussen dominantierang en agressie-afgifte en -ontvangst bevestigen eerdere vondsten van Kaufmann (1967), Eaton & Resko (1974a), Deag (1977); de Waal (1977; en ongepubliceerde data over chimpansees) en Estrada (1978). Significante negatieve correlaties tussen dominantierang en agressie-ontvangst (of vertoonde submissie) werden eveneens gevonden door Rowell (1966; 1974), Seyfarth (1976), Eberhart e.a. (1980) en White & Hosey (1981), maar deze onderzoekers vonden geen significant positieve correlaties tussen dominantierang en agressie-afgifte. Rowell concludeerde daarom dat dominantie hiërarchieën in stand werden gehouden door submissief gedrag van ranglage dieren, en dat eigenlijk van "onderdanigheidshiërarchieën" gesproken moet worden. Ook in de huidige studie bleek, althans voor de volwassen mannetjes onderling, dat een hoge agressiviteit niet noodzakelijkerwijs samenging met een hoge dominantierang. De gerichtheid van agressieve initiatieven volgde echter wel nauwkeurig de dominantie verhoudingen, wat aangeeft dat dominantie hiërarchieën evenzeer door ranghoge dieren via agressief gedrag in stand worden gehouden (zie ook Deag 1977).

Agressie en samenzitten

De invloed van samenzitten op agressie frequenties werd voor de mannetjes onderling geanalyseerd door voor elk individu zijn 17 potentiële partners te verdelen in goede, middelmatige en slechte samenzit-partners (n = 6, 5 en 6). Per categorie werd de uitgewisselde agressie (= afgifte + ontvangst) per partner berekend. Er werd niet gekozen voor agressie-afgifte (in plaats van uitwisseling) omdat dan de ranglaagste dieren niet in de analyse betrokken konden worden: zo zou M6 (één na laagste rang) in dat geval slechts 1 agressie-afgifte partner hebben, die moeilijk verdeeld kon worden in 3 samenzit-partner categorieën.

Mannetjes hadden onderling de meeste agressieve interacties met hun beste samenzit-partners. Middelmatige en slechte samenzit-partners verschilden nauwelijks van elkaar (tabel 4-6). Overigens waren er wel individuele uitzonderingen op dit patroon. M300 vertoonde relatief weinig agressie tegen M6 en M7, alhoewel die tot zijn beste samenzit-partners behoorden. M502 werd vaak aangevallen door M4 en M8 met wie hij maar weinig samenzat (vergelijk fig. 4-2 en 4-3).

Een soortgelijke analyse liet voor de vrouwtjes onderling een nog sterkere samenhang tussen samenzitten en uitgewisselde agressie zien (tabel 4-6).

De agressie-uitwisseling tussen mannetjes en vrouwtjes werd geanalyseerd vanuit de vrouwtjes. Voor elk vrouwtje werden haar mannelijke samenzit-partners verdeeld in goed, middelmatig en slecht, en werd de uitgewisselde agressie per categorie berekend. Ook deze analyse toonde een sterke samenhang tussen samenzitten en agressie (tabel 4-6). Analyse vanuit de mannetjes leverde hetzelfde resultaat op.

Agressie: geslachtsverschillen in individuele frequenties

Een analyse van geslachtsverschillen in agressie frequenties werd bemoeilijkt door de sterke samenhang tussen dominantie en agressie. Daardoor mochten niet zomaar alle mannetjes met alle vrouwtjes worden ver-

Tabel 4-6. Agressie en samenzitten: gemiddelde hoeveelheid uitgewisselde agressie (= afgifte + ontvangst) per potentiële partner. Voor elk individu werden de partners verdeeld in goed, middelmatig en slecht, op grond van samenzit scores (fig. 4-2). Agressie frequenties o.g.v. fig. 4-3. Zie ook tabel 4-5.

	SAMENZIT-PARTNERS			Friedman ANOVA, df=2		rangtekentoets		
	goed	midden	slecht	χ_r^2	p	G-M	G-S	M-S
♂-♂, N = 18	23.6	13.0	13.8	7.00	x	xx	xx	ns
♀-♀, N = 31	8.3	5.4	4.1	29.23	xxx	xxx	xxx	xx
♀-♂, N = 31	7.0	3.3	3.2	20.66	xxx	xx	xxx	ns

geleken, maar moesten er vergelijkingen gemaakt worden tussen dieren van vergelijkbare rang. De groep kon arbitrair verdeeld worden in 3 dominantie categorieën: hoog (8 mannetjes en 1 vrouwtje), midden (15 vrouwtjes) en laag (10 mannetjes en 15 vrouwtjes) (fig. 4-1).

Tabel 4-7 laat zien dat de agressie frequenties van de 8 mannetjes in de hoge categorie zeer variabel waren, en dat het enige vrouwtje in die categorie een 'mediane' positie innam. De midden categorie bestond geheel uit vrouwtjes. Hun agressie-afgifte scores waren lager dan die van de 8 ranghogere mannetjes, en hoger dan die van de 10 ranglagere mannetjes, en voor de agressie-ontvangst gold het omgekeerde (M-W U test: in alle gevallen $p < 0.02$). In de lage categorie konden mannetjes en vrouwtjes van ongeveer vergelijkbare rang direct met elkaar worden vergeleken en bleek er geen sprake te zijn van een significant verschil ($n = 10$, $m = 15$, afgifte: $U = 64$, ns; ontvangst: $U = 50$, ns).

Concluderend kan gesteld worden dat er geen aanwijzingen waren dat mannetjes vaker agressie vertoonden of ontvingen dan vrouwtjes, of omgekeerd. Hetzelfde blijkt uit de data van de Waal (1977; en ongepubliceerde data over chimpansees) en Estrada (1978), wanneer rekening wordt gehouden met dominantie verschillen. Er zijn op dit punt nogal wat tegenstrijdige resultaten gerapporteerd, waarbij het niet altijd duidelijk was of dominantie verschillen in de analyses betrokken waren (zie voor literatuur: Pedigan 1982).

Agressie: geslachtsverschillen in partnerverdeling

Vrouwtjes hadden meer agressieve interacties met vrouwtjes dan met mannetjes (tabel 4-8). Dit zou een gevolg kunnen zijn van het feit dat vrouwtjes ook vaker samenzaten met vrouwtjes dan met mannetjes. Om voor die mogelijke invloed te corrigeren werden agressie/samenzit-ratio's berekend: voor elk vrouwtje werd het aantal agressieve interacties dat zij had met vrouwtjes (fig. 4-3) gedeeld door haar samenzit score met vrouwtjes (per 100 samples, fig. 4-2). Op dezelfde wijze werden agressie/samenzit-

Tabel 4-7. Agressie frequenties: geslachtsverschil. Individuele totaal-scores uit fig. 4-3.

DOMINANTIE CATEGORIE	N		AGRESSIE-AFGIFTE		AGRESSIE-ONTVANGST	
	♂	♀	mediaan	bereik	mediaan	bereik
hoog	8	1	542 512	283-638	68 66	3-374
midden	0	15	199	77-394	135	71-238
laag	10	15	108 78	21-295 38-175	279 228	68-561 133-688

Tabel 4-8. Agressie-partners: geslachtsverschil. Frequentie = totaal uitgewisselde agressie (afgifte + ontvangst) per potentiële partner o.g.v. fig. 4-3; ratio = frequentie gedeeld door samenzit score per 100 samples o.g.v. fig. 4-2.

	MET ♂♂		MET ♀♀		rangteken- toets	
	\bar{x}	bereik	\bar{x}	bereik	T	p <
♂♂, N=18 frequentie	16.6	5.8-29.1	4.5	1.6- 9.5	0	0.001
ratio	2.16	0.73-4.30	0.58	0.19-1.28	0	0.001
♀♀, N=31 frequentie	4.5	1.6- 8.1	6.0	2.8-13.0	46	0.001
ratio	0.50	0.22-0.97	0.56	0.20-1.52	201	ns

ratio's met mannetjes berekend. De 2 ratio's bleken gemiddeld slechts een factor 1.1 te verschillen (ns, zie tabel 4-8). In hun agressieve interacties hadden vrouwtjes dus, na correctie voor samenzit preferenties, geen significante 'voorkeur' voor vrouwtjes.

Alle mannetjes hadden, per potentiële partner, meer agressieve interacties met mannetjes dan met vrouwtjes (tabel 4-8). Dit verschil bleef bestaan nadat er was gecorrigeerd voor samenzit preferenties: de gemiddelde agressie/samenzit-ratio's verschilden een factor 3.7 ($p < 0.001$, zie tabel 4-8).

Uit de bovenstaande gegevens kwam de indruk naar voren dat de agressieve interacties van mannetjes minder toevallig van aard waren dan die van vrouwtjes. Vrouwtjes hadden de meeste conflicten met dieren waarmee ze vaak samen zaten, ongeacht het geslacht van die dieren. Mannetjes leken er daarentegen op uit te zijn om mannelijke slachtoffers op te zoeken - of werden opgezocht en aangevallen door andere mannetjes.

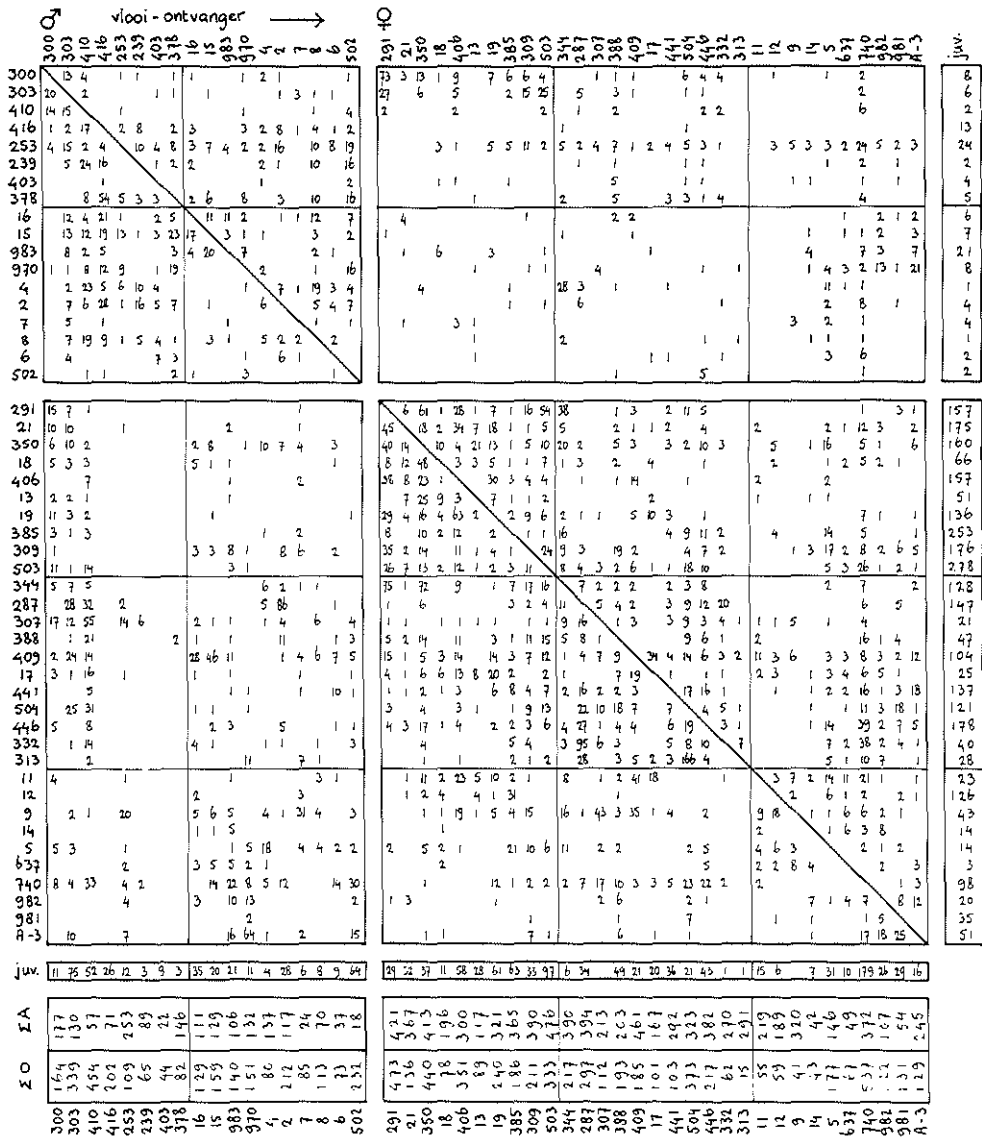
Agressie tussen familieleden

De 9 volwassen vrouwtjes met ranglagere volwassen dochters of zusters in de groep vertoonden tegen die verwanten (per potentiële partner) gemiddeld 3 maal zo vaak agressie als tegen niet-verwante ranglagere volwassen vrouwtjes ($T = 1$, $n = 9$, $p < 0.01$). De gemiddelde samenzit scores tussen wel en niet verwante vrouwtjes verschilden gemiddeld ook een factor 3, zodat ook hier de agressie frequenties verklaard konden worden aan de hand van samenzit frequenties.

Agressie frequenties tussen broers en tussen moeders en zoons weken in de meeste gevallen niet sterk af van het gemiddelde voor mannetjes onderling of voor mannetjes met vrouwtjes. Relatief hoge scores waren er in de paren M4 - M8, V291 - M7 en V344 - M4. De samenzit scores waren in deze paren ook relatief hoog.

Agressie: seizoensfluctuaties

De agressie frequenties tussen volwassen dieren onderling fluctueerden



Figuur 4-4. Vlooi matrix. Gegevens uit 2828 scan samples (vlooiën en samenzitten, 1.3.80 tot 1.3.82). Zie ook fig. 4-3.

gedurende de 2 studie jaren maar weinig (kwartaal-gemiddelden: 18.5 - 23.8 dyades/uur). Er waren, ook als mannetjes en vrouwtjes gescheiden werden geanalyseerd, geen jaargetijden aan te wijzen waarin de frequenties systematisch hoger of lager lagen dan in de rest van het jaar. De kalendermaand-gemiddelden in het 1e studiejaar correleerden niet positief met die in het 2e jaar ($\tau = -0.218$, $n = 11$, ns; volwassen mannetjes onderling: $\tau = -0.055$, $n = 11$, ns; in augustus 1981 werden er geen agressie observaties uitgevoerd, zodat $n = 11$).

Seizoensfluctuaties in agressie frequenties zijn wel vastgesteld bij rhesusapen en Japanse makaken: volwassen mannetjes vertonen een agressiepiek in de herfst en vroege winter, wanneer ook de copulatie frequenties het hoogst zijn (Drickamer 1975; Teas e.a. 1978; Eaton e.a. 1981; Enomoto 1981). Drickamer suggereerde dat hormonale veranderingen hieraan ten grondslag zouden kunnen liggen, of het feit dat de dieren in het paringsseizoen vaker dicht bij elkaar in de buurt verblijven dan in het geboortenseizoen. Beermakaken hebben geen vastomlijnd parings- of geboortenseizoen (zie paragraaf 4.8 en hoofdstuk 6).

4.6 Vlooiën

Vlooiën en dominantierang

De vlooi frequenties van volwassen vrouwtjes correleerden positief met hun dominantie posities (afgifte: $\tau = 0.433$, $n = 31$, $p < 0.001$; ontvangst: $\tau = 0.345$, $n = 31$, $p < 0.01$): ranghoge vrouwtjes vlooiden vaker en werden vaker gevlooid dan ranglage vrouwtjes. Figuur 4-4 laat zien dat een belangrijk deel van de vlooi activiteit van ranghoge vrouwtjes was gericht op juveniele dieren. Ranghoge vrouwtjes hadden relatief veel verwanten, waaronder veel juvenielen, en hieronder zal blijken dat er naar verwanten vaak werd gevlooid. Wanneer de vlooi-afgifte naar juvenielen buiten beschouwing werd gelaten, bleek vlooi-afgifte niet significant met dominantierang te correleren ($\tau = 0.176$, $n = 31$, ns). Juvenielen zelf vlooiden maar weinig. Wanneer de vlooi-ontvangst van juvenielen buiten beschouwing werd gelaten, was de correlatie tussen vlooi-ontvangst en dominantierang van vrouwtjes nog steeds significant ($\tau = 0.290$, $n = 31$, $p < 0.05$).

Bij de volwassen mannetjes bestond er geen significant verband tussen vlooi frequenties en dominantie posities (afgifte: $\tau = 0.294$, $n = 18$, ns; ontvangst: $\tau = 0.137$, $n = 18$, ns). Vlooi interacties tussen juvenielen en (eventueel verwante) volwassen mannetjes waren er maar weinig. Het buiten beschouwing laten van die interacties veranderde de vondsten dan ook niet wezenlijk.

Vlooiën wordt wel gezien als een mechanisme om spanningen tussen dieren te sussen, en zodoende agressie te voorkomen (Boelkins 1966; Silk 1982; de Waal 1982). Op grond daarvan zou verwacht mogen worden dat er voornamelijk wordt gevlooid van ranglagere naar ranghogere dieren, omdat

Tabel 4-9. Vlooiën en dominantierang: vlooi-afgifte per potentiële volwassen partner van het eigen geslacht, o.g.v. fig. 4-4.

	VLOOI-AFGIFTE AAN :		rangtekentoets	
	ranghoger	ranglager	T	p
♂♂, N = 16	4.42	2.57	15	<0.01
♀♀, N = 29	5.21	3.65	70	<0.002

die ranghogere dieren mogelijk agressoren zijn. Een dergelijk verband tussen dominantie verhoudingen en vlooi-richting werd inderdaad aangetroffen bij bavianen en diverse makakensoorten (Boelkins 1966; 1968; Kaufmann 1967; Estrada 1978; Seyfarth 1976; Silk 1982). Ook in de groep in Oss vlooiden volwassen dieren vaker naar ranghogere dan naar ranglagere partners (tabel 4-9). Toch was een aanzienlijk deel van het vlooiën gericht op ranglagere partners (tussen volwassen mannetjes: 37%; tussen volwassen vrouwtjes: 41%; zie fig. 4-4). De alpha-man en de top-vrouw behoorden tot de actiefste vlooiërs, terwijl zij alleen naar ranglagere partners (van hetzelfde geslacht) konden vlooiën. Bovendien vlooiden volwassen vrouwtjes vaak naar hun jongste nakomelingen, die zeker geen potentiële agressoren waren.

Bernstein (1970; 1972; 1980) vond bij diverse apensoorten in buiten-gevangenschap geen duidelijk verband tussen dominantie verhoudingen en vlooi-richting. Dit geeft met de bovenstaande gegevens aan, dat vlooiën niet uitsluitend dient als een agressie-remmer, en dat het niet beschouwd mag worden als een 'plicht' van ranglage jegens ranghoge dieren.

Vlooiën: geslachtsverschil in individuele frequenties

Vrouwtjes vlooiden gemiddeld 2.7 maal zo vaak als mannetjes ($U = 69$, $n = 18$, $m = 31$, $p < 0.001$). Dit verschil kwam voor een belangrijk deel voor rekening van het frequente vlooiën door vrouwtjes naar juvenielen (fig. 4-4). Maar ook wanneer vlooiën naar pubers en juvenielen buiten beschouwing werd gelaten bestond er een significant geslachtsverschil ($U = 112.5$, $p < 0.001$). Daarentegen was er geen geslachtsverschil in de vlooi-ontvangst ($U = 258.5$, ns).

Ook Bernstein (1970; 1972; 1980) en Wheatley (1982) vonden dat vrouwtjes vaker vlooiden dan mannetjes. In een groep beermakaken in buiten-gevangenschap vond Bernstein (1980) geen geslachtsverschil in vlooi-ontvangst, maar in een eerdere studie (1970) aan diverse andere soorten onder dezelfde omstandigheden bleek dat vrouwtjes vaker werden gevlooid dan mannetjes. Bij chimpansees in buiten-gevangenschap bestonden geen systematische geslachtsverschillen, noch in afgifte, noch in ontvangst van vlooiën (de Waal, ongepubliceerde data).

Vloolen en samenzitten

Uit een vergelijking van figuur 4-2 en 4-4 blijkt dat in veel van de paren met relatief hoge samenzit scores de vlooi scores ook hoog waren, terwijl er in de meeste paren met lage samenzit scores zelden of nooit vlooi interacties werden gezien. Dit is niet verwonderlijk, aangezien het geen onafhankelijke gedragingen betrof: vlooiers waren automatisch ook samenzitters. Het is juist opmerkelijk dat vlooi- en samenzit scores in enkele relaties niet correleerden. Zo vlooiide V409 vaak naar M15 alhoewel deze 2 maar weinig samenzaten. De weinige keren dat ze samenzaten werd er meestal ook gevlooid. Anderzijds waren er 5 paren met hoge samenzit scores (minstens 20%) waarin nooit vlooi interacties werden geobserveerd (M300 - M7, M410 - V309, M239 - V332, M7 - V503, V13 - V409). In grote lijnen correspondeerden vlooi- en samenzit scores echter wel met elkaar (b.v. het totaal der M - M relaties vergeleken met het totaal der M - V relaties). Wanneer er significante partner preferenties in vlooi gedrag gevonden zouden worden, zouden die te herleiden kunnen zijn tot de gevonden partner preferenties in samenzitten. Daarom zijn in de onderstaande analyses de vlooi scores gecorrigeerd voor samenzit preferenties.

Vloolen: geslachtsverschil in partnerkeuze

Zowel volwassen mannetjes als vrouwtjes toonden in hun vlooi-afgifte een voorkeur voor partners van het eigen geslacht. De verschillen bleven significant nadat er was gecorrigeerd voor samenzit preferenties, door vlooi-afgifte/samenzit-ratio's voor elk individu te berekenen (tabel 4-10). Ook Simonds (1965) vond bij Indiase kroonapen in het wild een voorkeur voor vlooi-partners van hetzelfde geslacht, alhoewel hij die bevinding niet statistisch toetste.

Vloolen tussen familieleden

Er waren 16 volwassen vrouwtjes met volwassen vrouwelijke verwanten in de groep. Deze vrouwtjes vlooiden relatief vaak naar hun verwanten, maar zaten ook vaker met hen samen dan met niet-verwante vrouwtjes. Na correctie (vlooi-afgifte/samenzit-ratio) bleken deze 16 vrouwtjes gemiddeld

Tabel 4-10. *Vlooi-partners: geslachtsverschil. Frequentie = vlooi-afgifte per potentiële volwassen partner o.g.v. fig. 4-4; ratio = frequentie gedeeld door samenzit score per 100 scan samples o.g.v. fig. 4-2.*

	AAN ♂♂		AAN ♀♀		rangteken- toets	
	\bar{x}	bereik	\bar{x}	bereik	T	p <
♂♂, N=18 frequentie	3.50	0.24-6.94	1.14	0.06-4.61	14	0.001
ratio	0.45	0.04-0.93	0.13	0.01-0.48	1	0.001
♀♀, N=31 frequentie	2.45	0.11-8.67	4.43	0.57-8.07	104	0.01
ratio	0.27	0.01-0.93	0.37	0.07-1.10	128	0.05

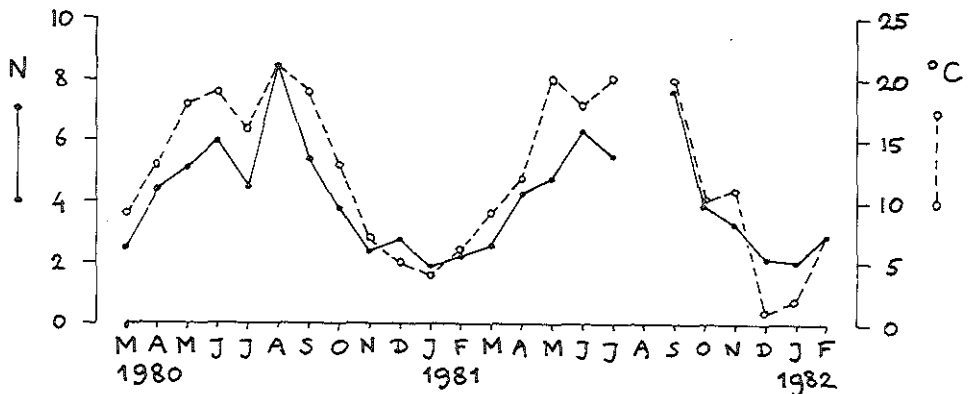
2 maal zo vaak naar verwante als naar niet-verwante vrouwtjes te vlooien ($T = 24$, $n = 16$, $p < 0.02$). Eenzelfde voorkeur voor verwante vlooi-partners werd gevonden bij vrouwelijke Indiase kroonapen (Silk 1982).

Er werd ook nagegaan of er familie-voorkeuren bestonden in de vlooi-afgifte van vrouwtjes naar mannetjes, van mannetjes naar vrouwtjes en van mannetjes naar mannetjes. Dit bleek niet het geval te zijn (rangtekentoets na correctie voor samenzitten: in alle gevallen ns). Wel werd er in een aantal familierelaties opvallend vaak gevlooid (V287 - M2, V740 - M983, M4 - V344, M4 - M8; zie fig. 4-4), maar dat was geen algemene trend.

De bovenstaande vondsten hadden alleen betrekking op dieren die op 1 maart 1980 minstens 3 jaar oud waren. Jongere dieren werden tijdens de scan samples niet individueel gescoord omdat zij moeilijk herkenbaar waren (er werd slechts gescoord: 'een' juveniel). De indruk bestond dat volwassen vrouwtjes (maar niet volwassen mannetjes) zeer frequent vlooden naar juveniele familieleden, ongeacht hun geslacht. Die juvenielen zelf vlooden maar weinig.

Vlooiën: seizoensfluctuaties

Vlooi frequenties vertoonden een seizoensgebonden patroon: in de zomer werd er 3 tot 4 maal vaker gevlooid dan in de winter. De vlooi activiteit leek afhankelijk te zijn van de buitentemperatuur (fig. 4-5). Tijdens ad libitum observaties bestond de indruk dat er 's winters in de verwarmde binnenkooi frequenter werd gevlooid dan overdag in de buitenkooi. De lage vlooi frequenties bij koud weer werden wellicht veroorzaakt door de grote samen-zit concentraties die zich dan voordeden: soms zaten er wel 25 dieren in een schuilhok. Voor vlooi interacties is enige ruimte nodig (de vlooiër



Figuur 4-5. Vlooiën: seizoensfluctuaties. N = gemiddeld aantal vlooiende dieren per scan sample, $^{\circ}C$ = gemiddelde buitentemperatuur tijdens observaties.

moet zijn armen kunnen bewegen) en die ruimte ontbrak wanneer zoveel dieren opeengepakt zaten.

Bij rhesusapen in een eilandkolonie in het Caraïbisch gebied vlooden mannetjes naar vrouwtjes en vice versa het vaakst in de herfst en in de winter. In diezelfde periode (het paringsseizoen) traden ook andere heterosexuele interacties het frequentst op (Vandenbergh & Drickamer 1974). Veranderingen in de temperatuur speelden hierbij waarschijnlijk geen grote rol: op het studie-eiland fluctueerden de temperaturen over het jaar maar weinig (\bar{X} zomer = 29°C, \bar{X} winter = 23°C; Vandenbergh & Vessey 1968). Vandenbergh & Drickamer vermeldden niet of de vlooi activiteit in alle relaties (niet alleen M - V) het hoogst was tijdens het paringsseizoen. Het lijkt aannemelijk dat vrouwtjes juist in de lente en zomer vaak vlooden, naar hun pasgeboren jongen.

Bernstein (1980) vond bij beermakaken in buiten-gevangenschap dat evenals in de huidige studie, de vlooi activiteit bij warm weer hoog en bij koud weer laag was. In een eerdere studie aan laponders, onder identieke omstandigheden, vond Bernstein (1972) precies het tegenovergestelde. Hij gaf geen verklaring voor deze tegenstelling in zijn vondsten. Beermakaken en laponders hebben geen voortplantingsseizoen waarmee vlooi frequenties zouden kunnen samenhangen (zie tabel 2-1, paragraaf 4.8 en hoofdstuk 6).

4.7 Bluf

Vormen van bluf

Het bluffen van beermakaken bestond voornamelijk uit boomschudden: de bluffer hield met handen en voeten een boomtak vast, en bracht die tak (zonder deze los te laten) in een op en neer zwiepende beweging. Een variant hierop was het hekschudden, waarbij de bluffer het gaaswerk van de kooi met handen en voeten vasthield en eraan schudde. Dezelfde vormen werden beschreven door Bertrand (1969) voor beermakaken onder vergelijkbare levensomstandigheden.

Een andere vorm van bluf werd vertoond door kuifmakaken: zij blufften door zich met de handen vast te houden aan een balk, en met de voeten tegen die balk te stampen (Dixson 1977). Hetzelfde gedrag en variaties daarop werden gezien bij Japanse makaken (Modahl & Eaton 1977). Deze observaties werden gedaan aan apen die leefden in buitenverblijven met een omheining van beton of van metalen platen, en niet zoals in Oss en in de studie van Bertrand (1969, p. 155) van gaas. In de verblijven van de kuif- en Japanse makaken stonden boomstronken en klimrekken van stevige houten balken, en geen bomen met lange, dunne takken. De beermakaken hadden diverse flexibele voorwerpen tot hun beschikking en konden daardoor andere vormen van bluf ontwikkelen dan de kuif- en Japanse makaken in hun relatief statische omgeving. Boomschudden zoals beermakaken dat deden, werd wel gezien bij Japanse makaken in het wild (Enomoto 1974). Bij rhesusapen (Kaufmann 1967; Richards 1974), laponders (Bernstein 1972) en Java apen

(Angst 1975) werd eveneens "branch shaking" waargenomen, maar daarbij werd niet vermeld welke vorm het gedrag precies had.

In vergelijking met makaken hebben chimpansees een zeer uitgebreid bluf repertoire: chimpansees kunnen met handen en voeten op de grond stampen, tegen een holle boom of een ander resonerend voorwerp slaan, met stenen en takken smijten en loeiende of kraaiende geluiden maken (Reynolds & Reynolds 1965; van Hooff 1974). Zulke bluf acties kunnen minuten lang duren (de Waal 1982), terwijl makaken-bluf slechts enkele seconden duurt. Bovendien kunnen chimpansees gericht bluf gedrag vertonen, door vlak voor een of enkele dieren te gaan staan, het bovenlijf langzaam heen en weer te zwaaien en loeiende geluiden te maken. Zulke imponeer-vertoningen kunnen uitlopen in een "bluf-over", waarbij de bluffer langs zijn opponent rent en met zijn arm over hem heen zwaait (de Waal 1982, p. 144). Bluf acties van makaken worden daarentegen niet op bepaalde opponenten gericht, alhoewel ze wel voor vele groepsgenoten goed zichtbaar zijn (Modahl & Eaton 1977; Bernstein 1980; Wolfe 1981).

In de huidige studie was voor de meeste bluf acties geen duidelijke aanleiding aan te wijzen. Soms werd er gebluft gedurende heftige conflicten of als reactie op een plotseling lawaai (onweer, blaffende honden, overvliegende straaljagers). Hetzelfde werd beschreven door Bertrand (1969), Bernstein (1972), Richards (1974), Modahl & Eaton (1977) en Wolfe (1981).

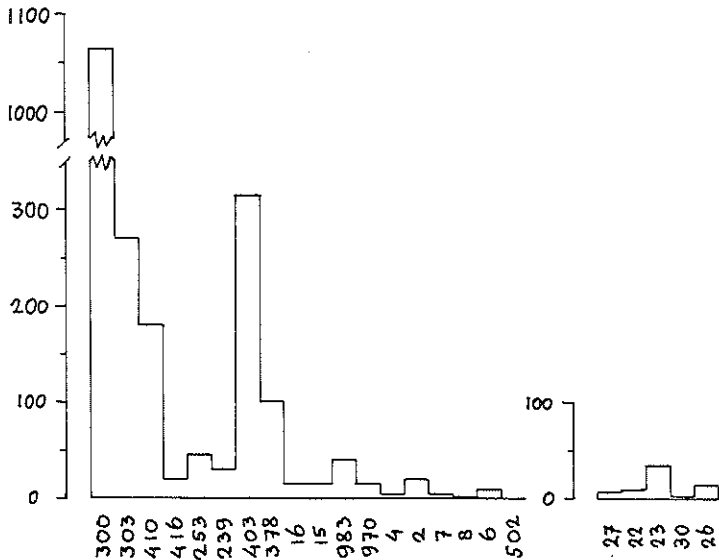
Bluf: geslachtsverschil

In de periode van maart 1980 t/m februari 1982 werd er van 17 van de 18 volwassen mannetjes wel eens bluf gezien (in totaal 2151 bluf acties). In dezelfde periode werd maar van 7 van de 31 volwassen vrouwtjes bluf gezien (in totaal slechts 15 bluf acties). Bluf was dus een typisch mannelijk gedrag, zoals al eerder bleek uit studies aan makaken (Kaufmann 1967; Bertrand 1969; Richards 1974; Dixson 1977; Modahl & Eaton 1977; Bernstein 1980; Wolfe 1981) en chimpansees (Noë e.a. 1980; Nieuwenhuijsen & de Waal 1982).

Bluf en dominantierang

Bij de volwassen mannetjes bestond er een sterke samenhang tussen bluf frequenties en dominantie posities ($r = 0.725$, $n = 18$, $p < 0.001$; fig. 4-6). M300, de alpha-man, blufte ongeveer even vaak als alle andere volwassen mannetjes te zamen, en bluf van M502, het ranglaagste mannetje, werd nooit gezien.

De puber-mannetjes zijn in figuur 4-6 apart weergegeven omdat hun dominantie posities tijdens de studie veranderden. Pre-puberale mannetjes hadden een lage dominantierang en ook lage bluf frequenties (0 - 0.02/uur, vergelijkbaar met de ranglaagste volwassen mannetjes). Nadat de pubers dominantie posities hadden bereikt tussen het 4e en oorspronkelijk 5e mannetje in de hiërarchie lagen hun bluf frequenties hoger dan voorheen (0.04 - 0.14/uur, vergelijkbaar met volwassen mannetjes van vergelijkbare



Figuur 4-6. Bluf: individuele scores van mannetjes. Gegevens uit 691 systematische observatie uren (1.3.80 tot 1.3.82). Individuen in dominantie volgorde (300 is alpha-man). Rechts: 5 puber-mannetjes (27 is ranghoogste).

rang). Het is niet duidelijk of deze stijging in bluf activiteit een gevolg was van de stijging in rang of van het ouder worden.

Nadat M27 Eelco in 1983 de alpha-positie had veroverd blufte hij bijzonder frequent: gemiddeld 1.83 maal per uur. Evenals zijn voorganger, M300 James, nam Eelco ongeveer de helft van alle bluf acties voor zijn rekening. James zelf blufte na de machtsovername nog maar 0.30 maal per uur, wat beduidend minder was dan gedurende de eerste 2 studie jaren (1.54/uur).

De sterke samenhang tussen dominantierang en bluf activiteit bij volwassen mannetjes bevestigt eerdere vondsten bij makaken (Kaufmann 1967; Bertrand 1969; Richards 1974; Dixson 1977; Wolfe 1981) en chimpansees (Nieuwenhuijsen & de Waal 1982). Daarentegen vonden Modahl & Eaton (1977) en Enomoto (1981) bij Japanse makaken geen significant verband tussen bluf frequenties en dominantierang, en Angst (1975) vond zo'n verband slechts bij een deel van de groepen Java apen die hij bestudeerde. Modahl & Eaton (1977) en Wolfe (1981) suggereerden dat er ten aanzien van de functie van bluf en de samenhang tussen bluf en dominantie verschillen binnen een soort kunnen bestaan.

Alhoewel volwassen vrouwtjes in Oss maar zelden blufden, toonden hun bluf frequenties toch een verband met dominantierang: V291 Els, de

top-vrouw, blufte 8 maal, en alle andere vrouwtjes te zamen 7 maal. In mei 1982 (niet weergegeven in fig. 4-6) nam V21 Erica de top-vrouw positie over, en zij blufte sindsdien zeer frequent: gemiddeld 0.17 maal per uur. Daarmee zou ze, qua bluf activiteit, tussen de volwassen mannetjes de 5e plaats innemen. Bluf van Els werd sinds de rangwisseling niet meer waargenomen. Twee bijna identieke gevallen werden beschreven door Wolfe (1981) voor Japanse makaken in het wild.

Bluf: seizoensfluctuaties

Fluctuaties in de bluf frequenties van James en van de andere dieren vertoonden geen seizoensgebonden patroon. Fluctuaties in bluf frequenties corresponderden evenmin met fluctuaties in copulatie frequenties. Japanse makaken vertonen wel, zowel in het wild als in gevangenschap, seizoensgebonden fluctuaties in bluf frequenties: de mannetjes bluffen het vaakst tijdens het paringsseizoen (Modahl & Eaton 1977; Wolfe 1981).

Mogelijke functies van bluf

Modahl & Eaton (1977) en Enomoto (1981) vonden bij Japanse makaken positieve correlaties tussen individuele bluf- en copulatie frequenties van mannetjes. Deze parameters correleerden in die studies niet significant met de dominantierang. Modahl & Eaton beschouwden bluf als een soort balts gedrag, waarmee de mannetjes de vrouwtjes naar zich toe lokten. Wolfe (1981) vond bij Japanse makaken geen significante correlatie tussen bluf- en copulatie activiteit, maar zag wel dat immigrerende mannetjes hun aanwezigheid 'adverteerden' door op enige afstand van een groep te bluffen. Sommige vrouwtjes verlieten (tijdelijk) hun groep om met zo'n immigrant te copuleren.

Bij de volwassen mannetjes in Oss bestond een significante positieve correlatie tussen bluf- en copulatie frequenties ($\tau = 0.516$, $n = 18$, $p < 0.01$) en tevens tussen bluf frequenties en dominantierang ($\tau = 0.725$, zie boven) en tussen copulatie frequenties en dominantierang ($\tau = 0.712$, zie paragraaf 4.8). Wanneer bluf bij beermakaken de bovenbeschreven 'lokfunctie' vervult, dan zou verwacht worden dat mannetjes die voor hun rang relatief veel (resp. weinig) blufften, ook voor hun rang relatief veel (resp. weinig) zouden copuleren. Kendall's partiële rangcorrelatie analyse zou dan, na correctie voor dominantierang, een sterke correlatie tussen bluf- en copulatie frequenties moeten opleveren. Dit bleek echter niet het geval te zijn (partiële $\tau = -0.001$). Het ontbreken van een direct verband tussen bluf en copulaties wordt duidelijk als figuur 4-6 en 4-7 met elkaar worden vergeleken: in vergelijking met mannetjes van ongeveer dezelfde rang had M416 lage bluf- en hoge copulatie scores, terwijl M303 en M403 juist vaak blufften en weinig copuleerden. De copulatie activiteit van een volwassen mannetje leek voornamelijk bepaald te worden door zijn dominantierang. Het is mogelijk dat daarbij nog enkele andere factoren een rol speelden (zie paragraaf 4.8), maar bluffen leek hier niet van belang te zijn.

Mannelijke chimpansees gebruiken gerichte bluff, naast directe agressie, als instrument om een hogere dominantie positie te bereiken. Een 'opkomend' mannetje bluft zeer vaak en kan daarmee submissief gedrag afdwingen of samenzit- en vlooi interacties van zijn concurrenten onderbreken (de Waal 1982). Het bluffen van beermakaken was altijd ongericht en had daarom niet de bovenbeschreven effecten. Als middel in de machtsstrijd leek het ook niet te functioneren, want frequent bluffende mannetjes (M303, M410 en M403) vertoonden geen rangstijging, terwijl de pubers die wel in rang stegen niet bijzonder frequent bluftten (fig. 4-6).

Richards (1974) opperde op grond van zijn observaties aan rhesusapen, dat via bluff een reeds gevestigde hoge dominantie positie wordt gedemonstreerd. De gebeurtenissen rond Eelco en James en rond Erica en Els leken dit te bevestigen, evenals de observatie dat M416 in de complete groep weinig blufte maar wel hoge bluff frequenties had wanneer ranghogere mannetjes tijdelijk uit de groep waren gehaald.

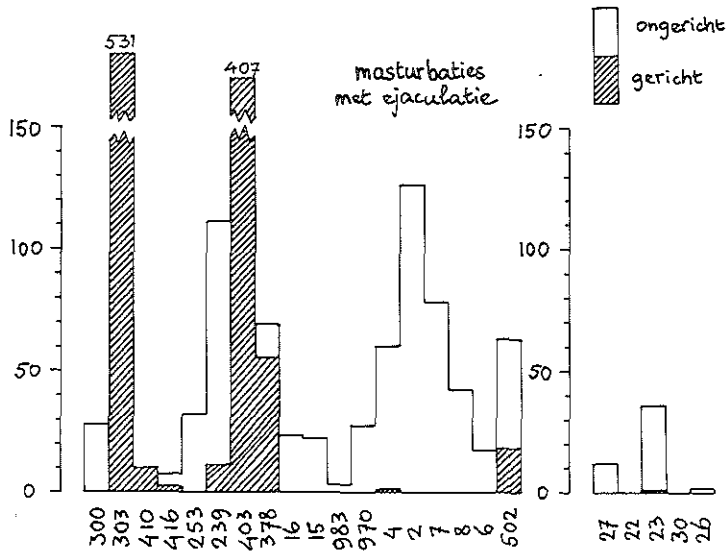
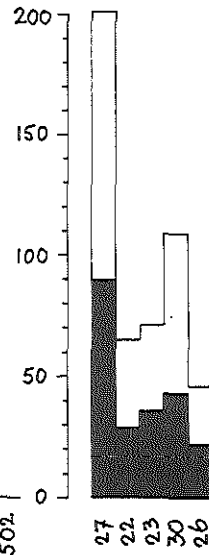
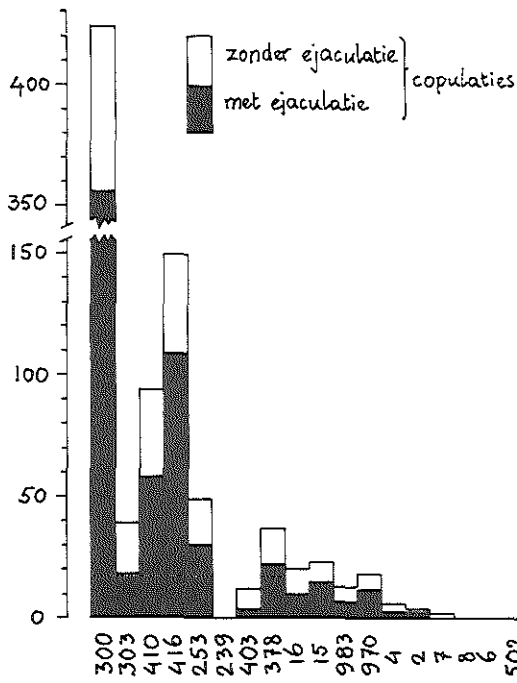
4.8 Sexueel gedrag

Copulaties, masturbaties en isosexuele presents en beklimmingen waren voor de meeste dieren betrekkelijk weinig optredende gedragingen. Om toch aan een groot aantal getallen te komen zijn observaties over de periode van maart 1980 t/m oktober 1982 gebruikt, dus over een 8 maanden langere periode dan voor de overige kwantitatieve gegevens. In de laatste studiem maanden werden enkele dieren tijdelijk of voorgoed uit de groep gehaald, maar dit betrof steeds individuen met een lage seksuele activiteit, die op de totaal-frequenties weinig invloed hadden.

Copulatie frequenties van volwassen mannetjes

Er bestond een sterke correlatie tussen de copulatie activiteit en de dominantie posities van volwassen mannetjes (copulaties met en zonder ejaculatie: $r = 0.712$; copulaties met ejaculatie: $r = 0.667$; in beide gevallen $n = 18$, $p < 0.001$; fig. 4-7). De alpha-man copuleerde gemiddeld 0.40 maal per uur en nam daarmee 48% van alle copulaties door volwassen mannetjes voor zijn rekening. Copulaties van de ranglaagste volwassen mannetjes werden in de complete groep nooit waargenomen.

Er zou verondersteld kunnen worden dat rang-gebonden verschillen in seksuele potentie ten grondslag lagen aan de verschillen in copulatie activiteit. Dit is echter niet waarschijnlijk, aangezien ranglage mannetjes wel frequent konden masturberen (fig. 4-8). Bovendien bleek in de binnenkooi-tests dat alle mannetjes -ongeacht hun dominantie positie- zeer frequent konden ejaculeren (4-7 maal gedurende de eerste 30 minuten; zie hoofdstuk 9). Een hoge seksuele activiteit trad ook op in de incomplete groep situatie: wanneer James of James en nog een of meer top-mannetjes tijdelijk uit de buitenkooi werd(en) gehaald, copuleerde de 'tijdelijke alpha-man' gemiddeld 6 maal per uur (zie hoofdstuk 9).



Bovenstaande observaties geven aan dat alle volwassen mannetjes een hoge seksuele potentie hadden, en dat een lage seksuele potentie dus niet de oorzaak kon zijn van de lage copulatie activiteit van ranglage mannetjes (in de complete groep). Tevens geven deze observaties aan wat wel de oorzaak van die lage copulatie activiteit zou kunnen zijn, nl. de aanwezigheid van ranghogere mannetjes.

In aanwezigheid van ranghogere mannetjes bestond het gevaar van copulatie-interrupties. Ranghoge mannetjes konden copulaties van ranglagere mannetjes interrumpen door op de copulanten af te lopen of ze aan te vallen. James, de alpha-man, kon door niemand geïnterrupteerd worden, en dat is dan ook waarschijnlijk de reden dat hij veruit de hoogste copulatie frequentie had. Andere mannetjes bleken meestal te copuleren op plaatsen waar ze niet door ranghogere mannetjes gezien konden worden, b.v. in of achter een schuilhok. Mannetjes met een zeer lage dominantierang hadden veel potentiële interruptoren waardoor het voor hen waarschijnlijk zeer moeilijk was om een plaats te vinden waar ze door geen van die potentiële interruptoren gezien konden worden.

Tabel 4-11 laat zien er soms wel 'openlijke' copulaties waren, maar die werden vaker dan 'stiekeme' copulaties geïnterrupteerd (resp. 30% en 8%, $\bar{X} = 27.38$, $df = 1$, $p < 0.001$) en leidden minder vaak tot ejaculaties (resp. 20% en 70%; $\bar{X} = 61.02$, $df = 1$, $p < 0.001$). Er werden 52 copulatie-interrupties gezien: 24 voor en 28 na het ejaculatie moment. Slechts 1 geïnterrupteerde copulatie werd binnen 2 minuten hervat, en 3 geïnterrupteerde paren copuleerden binnen hetzelfde observatie uur (maar na 2 minuten) opnieuw. Bij 7 interrupties volgde er binnen enkele minuten een copulatie van de interruptor met het geïnterrupteerde vrouwtje. Zestien van de 52 interrupties gingen gepaard met agressie: 15 maal gericht op het copulerende mannetje, en 1 maal op beide copulanten.

Mannetjes met uitzonderlijke copulatie frequenties

Vier volwassen mannetjes pasten met hun copulatie frequenties niet goed in de aflopende lijn die figuur 4-7 laat zien: zij hadden voor hun rang betrekkelijk hoge of juist lage scores. De weinig copulerende mannetjes (M303, M239 en M403) masturbeerden vaak en hadden dus zeker geen problemen

Pagina hiernaast:

Figuur 4-7. Copulaties: individuele scores van mannetjes. Gegevens uit 1050 systematische observatie uren (1.3.80 tot 1.11.82). Individuen in dominantie volgorde (300 is alpha-man). Rechts: 5 puber-mannetjes (27 is ranghoogste). Copulaties van jonge mannetjes waarbij ejaculatie gedrag optrad zonder dat ejaculaat werd geproduceerd zijn als 'copulaties met ejaculatie' weergegeven.

Figuur 4-8. Masturbatie met ejaculatie: individuele scores (1050 observatie uren). Zie fig. 4-7.

met het krijgen van erecties of met het ejaculeren.

M303 Herman copuleerde ondanks zijn hoge rang vrij weinig, maar masturbeerde zeer vaak. Hij leek bij de vrouwtjes niet zo populair te zijn: van de 8 ranghoogste volwassen mannetjes had hij het hoogste percentage negatieve reacties en de laagste spontane present-ontvangst. Als hij zich voortbewoog maakte Herman een stramme, krampachtige indruk en tijdens copulaties bewoog hij zich niet zo soepel als andere mannetjes. Het leek erop of hij een aandoening aan zijn spieren of gewrichten had, waardoor copuleren (maar niet masturberen) een pijnlijke aangelegenheid was. Stephenson (1975) vond bij Japanse makaken dat hoogbejaarde mannetjes met een hoge dominantierang niet (meer) copuleerden maar wel masturbeerden.

Herman zat vaak in de buurt van James (fig. 4-2) en werd daarom wellicht sterker dan anderen 'gecontroleerd'. Maar aangezien Herman ook bij afwezigheid van James vaak masturbeerde (fig. 4-13) kon zijn gedrag niet geheel worden toegeschreven aan onderdrukking door James.

M239 Thomas copuleerde tijdens de systematische observatie uren helemaal niet. In afwezigheid van ranghogere mannetjes probeerde hij wel te copuleren, maar had hij slechts 1 maal een complete copulatie (fig. 4-13). Meestal gleed hij zijdelings van zijn partner af en ging hij masturberen. De copulatie-partners van Thomas waren altijd zeer coöperatief, en in de complete groep ontving hij relatief veel spontane presents. Thomas zat niet vaker in de buurt van ranghoge mannetjes dan b.v. M253 en M378 (fig. 4-2). Zijn lage copulatie score leek daarom niet te berusten op een gebrek aan bereidwillige partners of op sociale controle, maar eerder op incompetentie.

M403 Joost gedroeg zich, evenals Thomas, onhandig tijdens copulaties of pogingen daartoe. Soms slaagde Joost er wel in een complete copulatie te volbrengen.

M416 Leo copuleerde voor zijn rang betrekkelijk vaak. Leo zat zelden in de buurt van ranghogere mannetjes (fig. 4-2), kreeg weinig negatieve reacties en had van alle mannetjes de hoogste spontane present-ontvangst. Vooral Leo's bedrevenheid in 'stiekeme' copulaties leek verantwoordelijk voor zijn hoge score: Leo had -na James- het laagste interruptie percentage (tabel 4-11).

Copulatie frequenties van puber-mannetjes

De dominantie posities van pre-puberale mannetjes (2 tot 6 jaar oud) waren niet stabiel. Deze mannetjes konden moeilijk tussen de volwassen mannetjes worden ingepast, en zijn daarom in figuur 4-7 apart weergegeven.

Pre-puberale mannetjes konden copuleren in het zicht van volwassen top-mannetjes zonder geïnterrumpeerd te worden. In rang stonden zij tussen de 10 ranglaagste volwassen mannetjes, maar hun copulatie frequenties waren vergelijkbaar met die van de top-mannetjes ($\bar{X} = 0.09/\text{uur}$, bereik 0 - 0.30, $n = 9$; scores gedurende het jaar voor de testikel indaling; zie hoofdstuk 5). De 4 oudste pubers bereikten dominantie posities tussen M416 en M253. In 1982 bedroeg de gemiddelde copulatie frequentie van deze vier 0.07/uur

Tabel 4-11. Copulaties van volwassen mannetjes tijdens 1050 systematische observatie uren. Fig. 4-7 is op dezelfde data gebaseerd. Individuen (alleen degenen die copuleerden) in dominantie volgorde. Voor M300 (alpha-man) betekent 'niet in het zicht': in of achter een schuilhok. C = aantal copulaties; I-E = interruptie door een ranghogere mannetje voordat er een ejaculatie plaatsvond; E = copulaties met ejaculatie; I+E = interruptie na ejaculatie; E% = ejaculatie percentage (per C), alleen berekend als minstens 10 C's werden gezien; Σ = totaal zonder M300.

σ	IN HET ZICHT VAN RANGHOGERE $\sigma(\sigma)$				NIET IN HET ZICHT VAN RANGHOGERE $\sigma(\sigma)$				E%
	C	I-E	E	I+E	C	I-E	E	I+E	
300	138	-	92	-	286	-	264	-	84.0
303	8	2	2	1	31	-	16	1	46.2
410	12	2	4	2	82	3	54	7	61.7
416	7	2	2	2	143	1	107	2	72.7
253	9	2	-	-	42	1	30	2	61.2
403	4	-	-	-	8	-	4	-	33.3
378	4	-	-	-	33	2	22	1	59.5
16	6	-	2	-	14	1	8	1	50.0
15	6	-	4	1	17	1	11	2	65.2
983	3	1	-	-	5	1	4	2	-
970	4	1	-	-	14	2	12	1	66.7
4	3	1	-	-	3	-	3	-	-
2	1	-	-	-	3	-	3	2	-
7	2	1	-	-	-	-	-	-	-
Σ	69	12	14	7	393	12	274	21	62.3

(bereik 0.02 - 0.11). Deze scores zijn vergelijkbaar met die van de volwassen mannetjes die in rang vlak boven of onder hen stonden (vgl. fig. 4-7). Naarmate ze ouder werden, werden de pubers steeds vaker geïnterrupteerd en gingen ze 'stiekem' copuleren. In hoofdstuk 5 worden meer gedetailleerde data gepresenteerd over de copulatie activiteit van peri-puberale mannetjes.

Copulatie frequenties na de Eelco-James machtswisseling

Tijdens de 30 observatie uren in het najaar van 1983 copuleerde M27 Eelco, de nieuwe alpha-man, zeer frequent: 28 maal (= 0.93/uur), met 24 ejaculaties. Bij veel van die copulaties was M300 James (nu 2e in rang) belangstellend: hij liep op de copulanten af maar interrumpeerde niet. James zelf copuleerde 4 maal (2 ejaculaties) buiten het zicht van Eelco, en M303 (nu 3e in rang) copuleerde 2 maal (geen ejaculaties). Copulaties van andere mannetjes werden in deze periode niet waargenomen. De nieuwe alpha-man Eelco had dus op zijn beurt weer veruit de hoogste copulatie frequentie.

De dierverzorgers zagen in deze periode een copulatie van James die werd geïnterrumped door een nadering -zonder agressie- van Eelco.

Copulaties en dominantierang van mannetjes: andere studies

Copulatie-interrupties door ranghogere mannetjes zoals die in Oss optraden zijn ook beschreven door Gouzoules (1974) en Niemeyer & Anderson (1983) bij beermakaken in buiten-gevangenschap, en bij diverse andere soorten in het wild of in gevangenschap (rhesusaap: Carpenter 1942; Wilson 1981; Champs 1983; Japanse makaak: Hanby e.a. 1971; Stephenson 1975; Takahata 1982b; Java aap: Wheatley 1982; Iaponger: Tokuda e.a. 1968; dwergmeerkat: Keverne e.a. 1978; baviaan: Hall & DeVore 1965; Packer 1979a,b; Strum 1982; chimpansee: de Waal 1982). Echter, Indiase kroonapen (Simonds 1965; Rahaman & Parthasarathy 1969; Sugiyama 1971; Glick 1980) en Berber apen (Taub 1980) kunnen ongestoord copuleren in het zicht van ranghogere mannetjes.

In gevangenschap hebben ranglage mannetjes weinig mogelijkheden om ongezien te copuleren, en is het logisch dat er een sterke samenhang tussen dominantierang en copulatie activiteit blijkt. Zo'n samenhang werd bij beermakaken, behalve in de huidige studie, eveneens vastgesteld door Gouzoules (1974) en Harvey (1983), en daarnaast ook bij Japanse makaken (Hanby e.a. 1971), dwergmeerkatten (Eberhart e.a. 1980) en chimpansees (de Waal 1982). Daarentegen zijn er ook gevangenschapsstudies waarin zo'n verband niet werd gevonden. In een groep doodshoofdaapjes waren de 2 ranghoogste mannetjes verwikkeld in een onderlinge machtsstrijd. Zij waren onrustig en agressief en copuleerden niet, in tegenstelling tot de 2 andere mannetjes in de groep (Baldwin 1968). Stern & Smith (1984) vonden in 3 groepen rhesusapen geen significante correlaties tussen dominantierang en copulatie activiteit. Stern & Smith hanteerden de 'focal animal' methode, waarbij elk mannetje circa 30 uur werd gevolgd. Met zo'n gering aantal observatie uren is het mogelijk dat er geen juiste indruk van de werkelijke copulatie activiteit werd verkregen. Eaton (1974), Modahl & Eaton (1977) en Johnson e.a. (1982) vonden in een groep Japanse makaken geen significant verband tussen dominantierang en copulatie activiteit, terwijl Hanby e.a. (1971) in een eerdere studie aan diezelfde groep wel zo'n verband vonden (al deze waarnemingen berustten op honderden uren 'all occurrences' observaties). Eaton (1974) suggereerde dat er in dit opzicht culturele verschillen tussen groepen kunnen bestaan, en dat interactie patronen zelfs binnen een groep in de loop der jaren kunnen veranderen.

In het wild zou het mogelijk zijn dat de samenhang tussen dominantie posities en copulatie frequenties niet zo sterk tot uiting komt, aangezien ranglage mannetjes meer dan in gevangenschap de gelegenheid hebben om 'stiekem' te copuleren. Toch werden in een groot aantal wild-studies significante correlaties gerapporteerd (rhesusaap: Carpenter 1942; Kaufmann 1965; Japanse makaak: Tokuda 1961; Nishida 1966; Takahata 1982b; Java aap: Angst 1975; Wheatley 1982; baviaan: Hall & DeVore 1965; Packer 1979a,b). Nishida merkte daarbij op dat de ranghoogste

mannelijkes zich gewoonlijk in het centrum van de groep bevonden en voor de observatoren het best zichtbaar waren. Ranglage mannelijkes copuleerden wellicht regelmatig buiten het gezichtsveld van de observatoren. Drickamer (1974b) en Chapais (1983) vonden bij rhesusapen, na correctie voor zichtbaarheid, geen significante correlatie tussen dominantierang en copulatie frequentie. Zulke correlaties werden (zonder correctie) ook niet gevonden in wild-studies aan de rhesusaap (Loy 1971), Japanse makaak (Enomoto 1981; Wolfe 1981), baviaan (Saayman 1971; Strum 1982) en chimpansee (Tutin 1979). Stephenson (1975) vond bij 2 groepen Japanse makaken dat de ranghoogste mannelijkes het vaakst copuleerden, maar in een 3e groep copuleerden de alpha- en beta-man niet. Deze 2 mannelijkes waren zeer oud. Ze masturbeerden wel frequent en ook interrumpeerden zij ranglagere copulanten. Daarmee leken ze op M303 Herman. Na het overlijden van de oude top-mannelijkes nam een jonger mannelijke de alpha-positie over, en hij copuleerde wel frequent.

Bij Indiase kroonapen en Berber apen is er nauwelijks sprake van sociale controle op copulaties door middel van interrupties, en daarom zou bij deze soorten geen verband tussen dominantierang en copulatie activiteit verwacht worden. Het is opmerkelijk dat zo'n verband toch wel gevonden werd (Sugiyama 1971; Glick 1980; Taub 1980). Taub zag dat bij Berber apen vooral de vrouwtjes copulaties initieerden, en dat zij daarbij bij voorkeur ranghoge partners kozen.

Dominantierang en reproductief succes van mannelijkes

Copulatie frequenties kunnen niet gehanteerd worden als directe maat voor het reproductieve succes van individuele mannelijkes (Dewsbury 1982; Stern & Smith 1984). In de kolonie in Oss kon maar een klein gedeelte (4.6%) van de geobserveerde copulaties tot een zwangerschap leiden, omdat alleen tijdens die copulaties het vrouwtje zich in de laat-folliculaire of peri-ovulatoire fase van een conceptiecyclus bevond. Het overgrote deel der copulaties, zowel voor James als voor anderen, was derhalve reproductief 'nutteloos'. Daarnaast was het mogelijk dat mannelijkes die zelden copuleerden toch betrekkelijk veel jongen verwekten, doordat zij op het juiste moment in de cyclus copuleerden.

Packer (1979a,b; bavianen) en Chapais (1983; rhesusapen) vermoedden dat in groepen in het wild de alpha-man de meeste jongen verwekte, omdat vrouwtjes rond het ovulatie tijdstip voornamelijk met hem copuleerden. Packer schatte de ovulatie data op grond van perineale zwellingen, en Chapais op grond van de "attractivity breakdown": de vrouwtjes waren gedurende 1 à 2 weken dagelijks seksueel actief, waarna zij plotseling niet meer aantrekkelijk voor de mannelijkes leken te zijn. Bij rhesusapen in buiten-gevangenschap bleek de "attractivity breakdown" ook op te treden, en wel 2 tot 4 dagen na de oestradiolpiek (Gordon 1981; Wilson e.a. 1982a).

Bij sommige groepen makaken in buiten-gevangenschap was het mogelijk om via analyse van de bloedeiwitten vast te stellen welke vaders bij welke jongen hoorden (Duvall e.a. 1976; Witt e.a. 1981; Small & Smith 1982;

Stern & Smith 1984). Hierbij werd soms wel en soms geen significant verband tussen dominantierang en aantal verwekte jongen gevonden.

Masturbatie door mannetjes

Masturberen vormde een belangrijk onderdeel van het seksuele gedrag van mannetjes: in totaal werden er 2303 ejaculaties van 18 volwassen mannetjes gezien, waarvan 72% masturbatie-ejaculaties. Wanneer de data van de zeer frequent ejaculerende M300, M303 en M403 buiten beschouwing werden gelaten, bleven er 959 ejaculaties over, eveneens met 72% masturbatie-ejaculaties.

Alle volwassen mannetjes masturbeerden weleens, maar de individuele frequenties liepen sterk uiteen (fig. 4-8). De frequenties correleerden niet significant met dominantie posities ($r = 0.078$, $n = 18$, ns) of met copulatie-ejaculatie frequenties ($r = -0.235$, $n = 18$, ns). Dit bevestigt eerdere vondsten van Phoenix (1980) en is in tegenspraak met wat Hanby (1974) suggereerde, namelijk dat masturbatie een compensatie voor een tekort aan copulaties zou zijn.

De masturbatie frequenties van puber-mannetjes waren relatief laag (fig. 4-8) aangezien alleen masturbaties met ejaculatie werden gescoord, en deze mannetjes pas in de loop van de studie ejaculaat gingen produceren.

Het merendeel (62%) van de masturbaties van volwassen mannetjes was 'gericht': de masturbant keek naar een bepaald vrouwtje, of hield de vacht van een vrouwtje vast terwijl hij masturbeerde. Mannetjes konden ook gericht masturberen terwijl ze keken naar een copulerend stel. Gerichte masturbaties konden worden verricht in het zicht van ranghogere mannetjes, zonder dat er een interruptie optrad. Bij gerichte masturbaties werd altijd het orgasme gezicht vertoond, maar bij ongerichte masturbaties werd dit alleen gedaan door M239. Gericht masturberen werd vertoond door 7 van 9 oudere mannetjes (> 8 jaar op 1.3.1980) en slechts door 2 jongere mannetjes: M4 en M23, elk 1 maal. In figuur 4-8 is te zien dat veruit de meeste gerichte masturbaties (90%) werden verricht door M303 en M403. Zij waren tevens de enigen die weleens gericht op een copulatie masturbeerden (resp. 45 en 65 maal). Die masturbaties waren altijd gericht op copulaties van James, het enige volwassen mannetje dat ongeïnterrupteerd in het zicht van andere mannetjes kon copuleren.

Er zijn maar weinig literatuur-gegevens over masturbaties bij apen die in groepen leven. Bertrand (1969) bestudeerde een groep beermakaken (mannetjes) waarin alleen het ranghoogste mannetje regelmatig masturbeerde. Hij masturbeerde niet meer nadat de groep was uitgebreid met een aantal vrouwtjes. Dixson (1977) zag in een groep kuifmakaken wel masturbatie gedrag, maar daarbij werd nooit geëjaculeerd. In een groep Japanse makaken werden slechts 12 masturbatie-ejaculaties gezien, tegen ruim 600 copulatie-ejaculaties (Hanby e.a. 1971). Bertrand, Dixson en Hanby e.a. bestudeerden groepen in buiten-gevangenschap. In het wild werd masturbatie met ejaculatie waargenomen door Carpenter (1942; rhesusapen) en Stephenson (1975; Japanse makaken).

Gerichte masturbaties werden eerder beschreven door Kanagawa e.a. (1972)

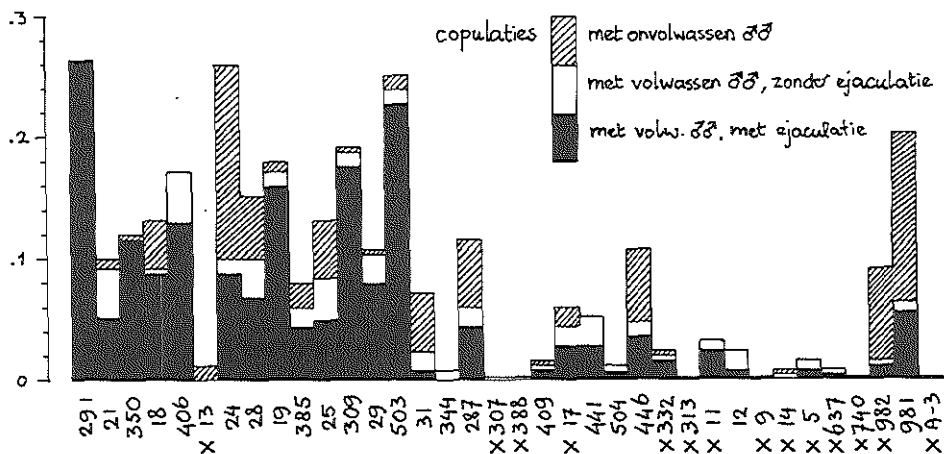
en Linnankoski e.a. (1981) voor beermakaken in het laboratorium: mannetjes begonnen te masturberen als ze dieren in een andere kooi zagen of hoorden copuleren. Ook konden ze, door de tralies van hun kooi, een buurvrouwkje met een hand aanraken en met de andere hand masturberen. Dit laatste werd ook gezien bij de beermakaken in het T.N.O. Primatencentrum te Rijswijk (A.K. Slob, persoonlijke mededeling). Masturbatie kon volgens Linnankoski e.a. ook worden opgewekt door niet-sexuele stimuli: wanneer er werd geboord of getimmerd, of door de opwinding die ontstond als een jong van de moeder werd weggehaald. Zulke gebeurtenissen leidden in Oss wel tot bluf, maar niet tot masturbatie. Kollar e.a. (1968, p. 452) beschreven gerichte masturbaties van een chimpansee in gevangenschap. Bielert (1982) zag masturbaties optreden wanneer er een vrouwelijke baviaan in het zicht van mannetjes (in individuele kooien) werd geplaatst. Carpenter (1942) zag dat mannelijke rhesusapen masturbeerden "during association with females", en Hanby e.a. (1971) merkten op dat Japanse makaken tijdens het masturberen soms vlak naast een volwassen vrouwje zaten. Dit geeft aan dat gericht masturberen bij rhesusapen en Japanse makaken wellicht ook voorkomt.

Copulatie frequenties van vrouwjes

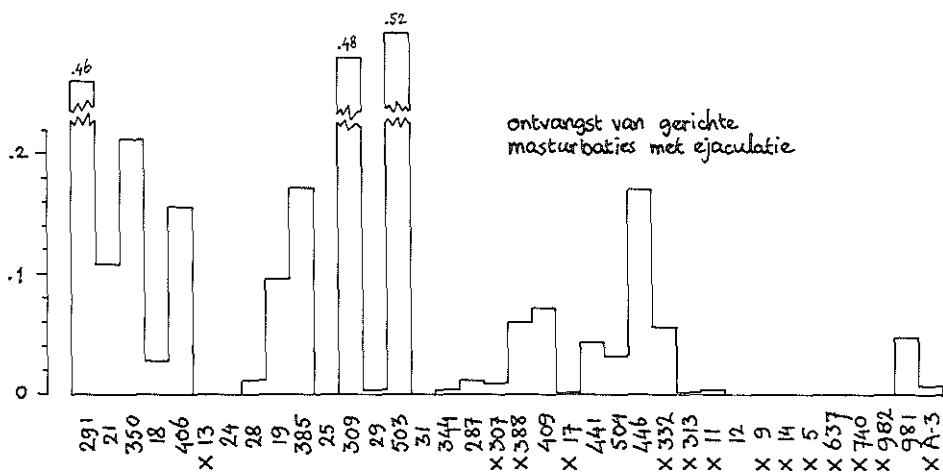
Alle vrouwjes die tijdens de studie ovulatoire cycli doormaakten copuleerden weleens. De copulatie activiteit van een vrouwje hing onder meer af van haar reproductieve status: pre-puberale vrouwjes en vrouwjes die lacteerden of meer dan 2 maanden zwanger waren copuleerden zelden of nooit (zie hoofdstukken 5 en 8). Vrouwjes die tijdens de studie weinig ovulatoire cycli doormaakten (doordat ze nog jong waren of steeds snel zwanger werden) hadden daarom minder kans op een hoge copulatie score dan vrouwjes die vele cycli zonder conceptie doormaakten. Om de vrouwjes onderling vergelijkbaar te maken werden alleen de periodes beschouwd waarin zij ovulatoire cycli doormaakten, en werd de copulatie frequentie per observatie uur berekend.

De beschouwde cyclische periodes waren opgebouwd uit blokken van 30 dagen: de geschatte ovulatie- of conceptie dag, 12 dagen ervoor (folliculaire fase) en 17 dagen erna (luteale fase). Van 22 vrouwjes werd regelmatig bloed afgenomen zodat voor hen alle of de meeste ovulatie data gedurende de studieperiode bekend waren. Van 14 post-puberale vrouwjes werd nooit of slechts gedurende korte tijd bloed afgenomen, zodat lang niet al hun ovulaties bekend waren. Bij die vrouwjes (in fig. 4-9 aangegeven met X) werd aangenomen dat zij onafgebroken ovulatoire cycli hadden, tenzij ze zwanger bleken te zijn: dan werd slechts de periode t/m 17 dagen na de conceptie beschouwd. De conceptie datum werd dan geschat door vanaf de bevalling 176 dagen (\bar{X} zwangerschapsduur, zie hoofdstuk 6) terug te tellen.

De aldus berekende copulatie frequenties van cycliserende vrouwjes correleerden positief met de dominantierang ($r = 0.416$, $n = 36$, $p < 0.001$; fig. 4-9). Deze verdeling werd voor een belangrijk deel veroorzaakt door het feit dat de alpha-man James zeer veel met ranghoge, en minder met



Figuur 4-9. Copulatie frequenties per uur gedurende cyclische periodes (zie tekst): individuele scores van vrouwtjes. Gebaseerd op 1050 observatie uren (zie fig. 4-7). Individuen in dominantie volgorde (291 is top-vrouw). X = vrouwtje waarvan geen bloed werd afgenomen voor hormoon bepaling (zie tekst). Onvolwassen mannetjes: produceert nog geen ejaculaat (< circa 4 jaar, zie hoofdstuk 5).



Figuur 4-10. Ontvangst van gerichte masturbaties met ejaculatie gedurende cyclische periodes: individuele scores van vrouwtjes. Gebaseerd op 1050 observatie uren (zie fig. 4-7). Zie ook fig. 4-9.

ranglage vrouwtjes copuleerde. Van de 229 geobserveerde copulaties van James met cyclerende vrouwtjes was 75% met de 12 ranghoogste vrouwtjes, 15% met de 12 vrouwtjes in het midden van de hiërarchie, en 10% met de 12 ranglaagste vrouwtjes ($\chi^2 = 184.58$, $df = 2$, $p < 0.001$). Dezelfde trend gold in minder sterke mate voor de overige mannetjes ($n = 528$, resp. 40%, 32%, 28%; $\chi^2 = 12.42$, $df = 2$, $p < 0.01$).

Als verklaring voor de gevonden verdeling zou geopperd kunnen worden dat ranghoge vrouwtjes een hogere seksuele motivatie hadden, en daardoor meer copulaties initieerden dan ranglage vrouwtjes, of dat vrouwtjes net als mannetjes elkaars seksuele activiteiten controleerden, of dat ranghoge vrouwtjes voor de mannetjes aantrekkelijk waren, zodat mannetjes meer copulaties initieerden met hen dan met ranglage vrouwtjes.

Van de geobserveerde copulaties werd slechts 15% door het vrouwtje geïnitieerd (niet meegerkend: copulaties in agonistische context of met 'onbekend' initiatief). Bovendien correleerden de spontane-present frequenties van cyclerende vrouwtjes niet significant met hun dominantie posities ($r = 0.103$, $n = 36$, ns). Er leek dus geen sprake te zijn van rang-gebonden verschillen in seksuele motivatie.

Vrouwtjes konden copuleren in het zicht van andere (ook ranghogere) vrouwtjes, maar dit leidde zelden tot interrupties. Wel konden andere vrouwtjes agitatie vertonen, wat er soms toe leidde dat het copulerende mannetje afstapte, de agitatie-vertoner wegjoeg, en vervolgens de copulatie hervatte (zie hoofdstuk 9). Er werd slechts 5 maal gezien dat een vrouwtje via een nadering of agressie tegen een ranglager copulerend vrouwtje, een copulatie definitief interrompeerde. Hierbij waren de betrokkenen (copulanten en interruptor) steeds pubers of jong-volwassenen. Tijdens een incomplete groep observatie (3 top-mannetjes afwezig) werd een bijzondere interruptie gezien, waarbij betrokken waren M416 Leo (4e in rang, nu tijdelijk ranghoogste), V291 Els (top-vrouw) en V406 Astrid (5e vrouwtje in rang). Beide vrouwtjes copuleerden tijdens deze observatie meerdere malen met Leo. Bij een van de copulaties van Astrid met Leo gaf Els een duw tegen Leo, waardoor hij zijn evenwicht verloor en van zijn partner afviel. Els presenteerde onmiddellijk daarop naar Leo, die echter trachtte zijn copulatie met Astrid te hervatten. Dit lukte niet doordat Els zich tussen Leo en Astrid in drong. Uiteindelijk copuleerde Leo met Els, met ejaculatie en met agitatie van Astrid.

De bovenstaande observaties geven aan dat copulatie-interrupties tussen vrouwtjes wel konden optreden, maar dat het zeldzame gebeurtenissen waren, alhoewel de gelegenheid ertoe zich veelvuldig voordeed. Seksuele competitie tussen vrouwtjes leek voor de verdeling van copulatie frequenties nauwelijks een rol te spelen. Ook bij rhesusapen in buiten-gevangenschap werden maar zelden interrupties door vrouwtjes gezien (Wilson 1981). In de eerder genoemde studies waarin interrupties tussen mannetjes werden beschreven werd geen melding gemaakt van interrupties tussen vrouwtjes.

Er waren diverse aanwijzingen dat ranghoge vrouwtjes door mannetjes aantrekkelijker werden gevonden dan ranglage vrouwtjes. De alpha-man

copuleerde voornamelijk met ranghoge partners. Aangezien vrouwtjes nauwelijks in staat bleken te zijn om via interrupties een mannetje voor zich te monopoliseren is het waarschijnlijk dat James' partnerverdeling zijn voorkeur weerspiegelde. Ook andere mannetjes manifesteerden een voorkeur voor ranghoge copulatie-partners, wanneer ranghogere mannetjes afwezig waren. Deze voorkeur kan tevens worden afgeleid uit de vondst dat deze andere mannetjes ook in de complete groep het vaakst met ranghoge vrouwtjes copuleerden, terwijl het toch 'veiliger' zou zijn om ranglage partners te kiezen: die zaten niet zo vaak in de buurt van James, zodat het risico van een interruptie relatief gering was. Tenslotte kwam de voorkeur voor ranghoge vrouwtjes tot uiting in de verdeling van gerichte masturbaties (fig. 4-10).

Positieve correlaties tussen copulatie activiteit en dominantierang van vrouwtjes werden eveneens gevonden in laboratorium trio-tests (1 mannetje met 3 vrouwtjes), met laponders en beermakaken (Goldfoot 1971; Slob e.a. 1978b), en in een grote groep Japanse makaken in het wild (Takahata 1982b). Daarentegen bleek er geen significant verband in de studies van Hanby e.a. (1971), Stephenson (1975), Wilson (1981) en Chapais (1983) aan Japanse makaken en rhesusapen in buiten-gevangenschap en in het wild. In deze studies waren geen hormoongetallen voorhanden zodat niet kon worden nagegaan of vrouwtjes die weinig copuleerden wellicht a-cyclisch (zwanger of lactierend) waren. Maar correctie daarvoor zou de vondsten waarschijnlijk niet wezenlijk veranderen, want in de huidige studie bleek de correlatie tussen dominantierang en copulatie frequentie ook wanneer er geen rekening werd gehouden met de reproductieve status van de vrouwtjes ($r = 0.441$, $n = 36$, $p < 0.001$). Uit de data van Hanby e.a., Stephenson en Chapais kon worden afgeleid dat in hun studiegroepen de samenhang tussen dominantierang en copulatie activiteit niet alleen bij de vrouwtjes maar ook bij de mannetjes minder sterk was dan in Oss. Het frequentst copulerende mannetje (altijd een ranghoog dier) nam in die studies ongeveer een kwart van alle copulaties voor zijn rekening, en in alle groepen copuleerde het ranglaagste mannetje wel eens. In Oss nam James de helft van de copulaties voor zijn rekening, en copuleerden de ranglaagste mannetjes niet. Bovendien copuleerden in die eerdere studies ranghoge vrouwtjes weleens met ranglage mannetjes, iets dat in de huidige studie nooit werd gezien. Het seksuele interactie patroon werd in de groep in Oss in sterke mate door de rangverhoudingen bepaald. Dat dit in andere groepen in mindere mate het geval was hangt wellicht samen met de levensomstandigheden: de bovengenoemde 4 studies werden verricht aan groepen die onder relatief dunbevolkte omstandigheden leefden.

Vrouwtjes met uitzonderlijke copulatie frequenties

V13 Sandra copuleerde voor haar rang opmerkelijk weinig (fig. 4-9). In het najaar van 1983 werd er wekelijks bloed van Sandra afgenomen en in die periode bleek zij regelmatig te ovuleren. Er is geen reden om aan te nemen dat zij gedurende de rest van de studie a-cyclisch was. In vergelijking

met andere ranghoge vrouwtjes was Sandra weinig betrokken bij vlooi- en agressieve interacties (fig. 4-2, 4-3, 4-4) en ook in sexueel opzicht was zij weinig actief.

V982 Imca en V981 Loes copuleerden vaak, in vergelijking met andere ranglage vrouwtjes. Dit kwam voornamelijk doordat jonge mannetjes een bijzondere voorkeur voor hen toonden. Meestal werden de copulaties door de jonge mannetjes geïnitieerd. Het is niet duidelijk waarom de jonge mannetjes juist een voorkeur toonden voor Loes en Imca, en niet voor andere overigens vergelijkbare vrouwtjes (V637 en VA-3: eveneens jong-volwassen, lage dominantierang en zonder moeder in de groep).

Masturbatie door vrouwtjes

Gedurende de gehele studieperiode werd er 4 maal een gedrag gezien dat mogelijk als masturbatie geïnterpreteerd kon worden: een vrouwtje wreef gedurende enkele minuten met de vingers over de clitoris en het gebied daaromheen (V5, V29 en V332) of schuurde met haar achterwerk tegen de rand van een schuilhok (V409). In het laatste geval, dat enkele minuten duurde, werd herhaaldelijk het orgasme gezicht vertoond. Het geringe aantal observaties geeft aan dat masturbatie door vrouwtjes zeer weinig werd vertoond of dat het zeer onopvallend was, en door de observatoren niet werd herkend.

In de eerder genoemde studies waarin masturbatie door mannelijke apen werd beschreven, werd geen melding gemaakt van masturbatie door vrouwtjes. Uit een literatuur overzicht van Ford & Beach (1951) blijkt dat masturbatie bij vrouwelijke apen veel minder vaak werd gezien dan bij mannelijke apen.

Ontvangst van gerichte masturbaties

De ontvangst van gerichte masturbaties bleek, evenals copuleren, afhankelijk van de reproductieve status van de vrouwtjes (zie hoofdstuk 8) en werd daarom berekend per uur, gedurende cyclische periodes. De frequenties correleerden positief met de dominantie posities ($r = 0.321$, $n = 36$, $p < 0.01$; fig. 4-10). Er waren echter verschillende vrouwtjes die ondanks hun hoge rang, zelden of nooit gerichte masturbaties ontvingen. Het betrof hier steeds relatief jonge individuen (< 4 jaar op 1.3.1980). Pre-puberale vrouwtjes (niet in figuur 4-10 opgenomen) ontvingen nooit gerichte masturbaties. De oudere ranghoge vrouwtjes leken het meest aantrekkelijk te zijn voor gericht masturberende mannetjes (zie ook hoofdstuk 5).

Copulatie-partners

Alle copulaties die gedurende de 1050 systematische observatie uren werden gezien zijn weergegeven in figuur 4-11 en 4-12. De mannetjes zijn verdeeld in volwassenen (> 3 jaar op 1.3.1980) en jongeren (die tijdens of na de studie in de puberteit kwamen). Vrouwtjes zijn verdeeld in ouderen (> 7 jaar op 1.3.1980) en jongeren (< 7 jaar op 1.3.1980; vrouwtjes van 7 jaar waren er op 1.3.1980 niet). Deze verdeling is gebaseerd op de gevonden

Pagina hiernaast:

Figuur 4-11 (boven). Copulatie-partnermatrix: copulaties met en zonder ejaculatie. Gegevens uit 1050 observatie uren (zie fig. 4-7). Boven: mannetjes van minstens 3 jaar oud op 1.3.80; onder: jongere mannetjes; Links: vrouwtjes van minstens 8 jaar oud op 1.3.80; rechts: jongere vrouwtjes. Individuen in dominantie volgorde (volgens fig. 3-1 en 5-15). Er is in deze figuur geen onderscheid gemaakt tussen cycliserende en niet-cycliserende vrouwtjes. Δ = vader-dochter; \square = moeder-foon; \square = broer-zuster.

Figuur 4-12 (onder). Copulatie-partnermatrix: copulaties met ejaculatie (gedrag). Zie fig. 4-11.

verdeling van de copulatie-partners, waarbij zowel dominantierang als leeftijd een rol bleken te spelen. De factor leeftijd komt in hoofdstuk 5 nogmaals ter sprake.

De alpha-man James copuleerde voornamelijk met oudere ranghoge vrouwtjes. Hij was het enige mannetje dat frequent met de 2 ranghoogste oudere vrouwtjes copuleerde. Met jongere vrouwtjes copuleerde hij zelden, behalve, op het eind van de studie, met V21 en V19. Deze ranghoge vrouwtjes waren toen nog jong (5 jaar) maar behoorden al wel tot de grootste vrouwtjes in de groep (zie tabel 4-2).

Naarmate volwassen mannetjes een lagere rang hadden copuleerden ze minder vaak met oudere vrouwtjes en vaker met jongere vrouwtjes. M253 en ranglagere mannetjes copuleerden vrijwel uitsluitend met jongere vrouwtjes. De dominantie positie van die jongere vrouwtjes leek er weinig toe te doen.

De meeste juveniele en puberale mannetjes copuleerden vrijwel uitsluitend met (ranghoge en ranglage) jongere vrouwtjes. Alleen M27, de

♂	♀	dominantie										Σ	observ. uren.													
		291	350	406	385	309	344	287	307	388	409		441	504	446	332	313	740	21	18	19	masturbaties	uren.			
303		6	30	6	4	8	6			1	2							1			1	0	6	2 3/4		
410		15	10	10	19	56	39			4	2		12					11				4	9	6	5 2 1/2	
416		22	17	2						4	2							3	5			4	7		5 1/2	
253		1																				9			1 1/4	
239		7																				7			2 1/4	
22																						2			2 1/2	
303		3	22	4	4	5	6				1											8	0	7	8	2 3/4
410		12	10	9	19	55	39			4	2		21					11				4	8	3	5 2 1/2	
416		22	17	1						6								3	5			4	6		5 1/2	
253		1																				8			1 1/4	
239		1																				1		1	2 1/4	
22																						7		3	2 1/2	

Figuur 4-13. Copulatie-partnermatrix: gegevens van 'tijdelijke alpha-mannen' tijdens incomplete groep observaties (ranghogere mannetjes afwezig, 1.3.80 tot 1.11.82). Boven: met en zonder ejaculatie; onder: met ejaculatie; \square = zoon-moeder.

ranghoogste puber, copuleerde met diverse oudere vrouwtjes, en M37 copuleerde vaak met V446.

In afwezigheid van ranghogere mannetjes (incomplete groep, fig. 4-13) bleken 4 mannetjes (M303, M410, M416 en M239) frequent met oudere ranghoge vrouwtjes te copuleren. De 2 ranghoogste oudere vrouwtjes scoorden hierbij het hoogst. Deze 4 mannetjes copuleerden in de incomplete groep niet met jongere vrouwtjes, behalve met V21 nadat zij top-vrouw was geworden. Twee andere mannetjes (M253 en M22) copuleerden in de incomplete groep voornamelijk met ranghoge jongere vrouwtjes; op dat moment echter waren alle ranghoge oudere vrouwtjes zwanger of lactierend, en behoorden de betrokken jongere vrouwtjes al tot de grootste vrouwtjes in de groep.

De gevonden partnerverdeling zou een voorkeur van de vrouwtjes of een voorkeur van de mannetjes, of een combinatie van beide kunnen weerspiegelen. In het eerste geval zouden de ranghoogste oudere vrouwtjes de alpha-man (of het ranghoogste mannetje in de incomplete groep) kunnen monopoliseren, terwijl de ranglagere mannetjes beschikbaar bleven voor de ranglagere en jongere vrouwtjes. Echter, hierboven bleek al dat mannetjes niet door vrouwtjes gemonopoliseerd konden worden. Het is waarschijnlijker dat alle volwassen mannetjes een voorkeur hadden voor ranghoge oudere vrouwtjes, mits niet zwanger of lactierend. Alleen bij James kon die voorkeur zich manifesteren in copulaties. Andere volwassen mannetjes kregen zelden de gelegenheid omdat de geprefereerde vrouwtjes vaak bij James in de buurt zaten (fig. 4-2). In afwezigheid van ranghogere mannetjes kon de werkelijke partner-voorkeur van een mannetje wel tot uiting komen. Bovendien bleek deze voorkeur uit de verdeling van gerichte masturbaties (fig. 4-10). Deze werden niet geïnterrupteerd en waren evenmin afhankelijk van de bereidwillige medewerking van het vrouwtje: als zij wegliep, liep de masturbant gewoon mee.

Het is niet zeker of juveniele, puberale en jong-volwassen mannetjes ook een voorkeur voor ranghoge oudere partners hadden: deze mannetjes vertoonden zelden of nooit gerichte masturbaties, en er werd maar 1 maal een incomplete groep observatie uitgevoerd waarbij de tijdelijke alpha-man minder dan 10 jaar oud was (M22, fig. 4-13).

Het hier beschreven beeld bevestigt eerdere vondsten van Conaway & Koford (1964), Hall & Devore (1965), Loy (1971) en Stephenson (1975): bij vrijlevende bavianen en makaken copuleren ranghoge mannetjes en ranghoge oudere vrouwtjes voornamelijk met elkaar, maar kunnen jonge ranghoge vrouwtjes ook met ranglage mannetjes copuleren. Er zijn echter ook andere partnerverdelingen gerapporteerd. Takahata (1982a,b; Japanse makaken) zag dat ranghoge mannetjes voornamelijk met ranghoge vrouwtjes copuleerden, maar dat die vrouwtjes daarnaast ook met ranglage mannetjes copuleerden. Taub (1980; Berber apen) vond het omgekeerde: vrouwtjes hadden een voorkeur voor ranghoge mannetjes, maar mannetjes copuleerden met alle vrouwtjes. Tenslotte werd in enkele studies aan Japanse makaken (Tokuda 1961; Eaton 1976; Fedigan & Gouzoules 1978) en rhesusapen (Wilson 1981; Chapais 1983) geen enkel verband tussen dominantierang en partnerverdeling

aangetroffen. Deze verschillende vondsten hangen waarschijnlijk samen met de mate waarin mannetjes elkaars copulaties kunnen controleren en vrouwtjes kunnen monopoliseren.

Incestvermijding

Twee mannetjes hadden meerdere dochters in de groep: als M300 met jongere vrouwtjes copuleerde, betrof dit juist niet zijn dochters; bij M303 juist wel (fig. 4-11). Over vermijding van vader-dochter paringen valt daarom weinig te zeggen.

De meeste in Oss geboren mannetjes copuleerden zelden of nooit met oudere vrouwtjes, en dus ook niet met hun eigen moeder. Alleen M27 Eelco copuleerde regelmatig met oudere vrouwtjes, maar zijn moeder V291 leek door de alpha-man gemonopoliseerd te worden (fig. 4-11). Nadat hij alpha-man was geworden copuleerde Eelco 1 maal (zonder ejaculatie) met zijn moeder. Verder werden er moeder-zoon copulaties gezien van M49 (op 1-jarige leeftijd) en M22 (incomplete groep, fig. 4-13). Moeder-zoon copulaties werden dus niet absoluut vermeden, maar traden zelden op door de aanwezigheid van ranghoge mannetjes.

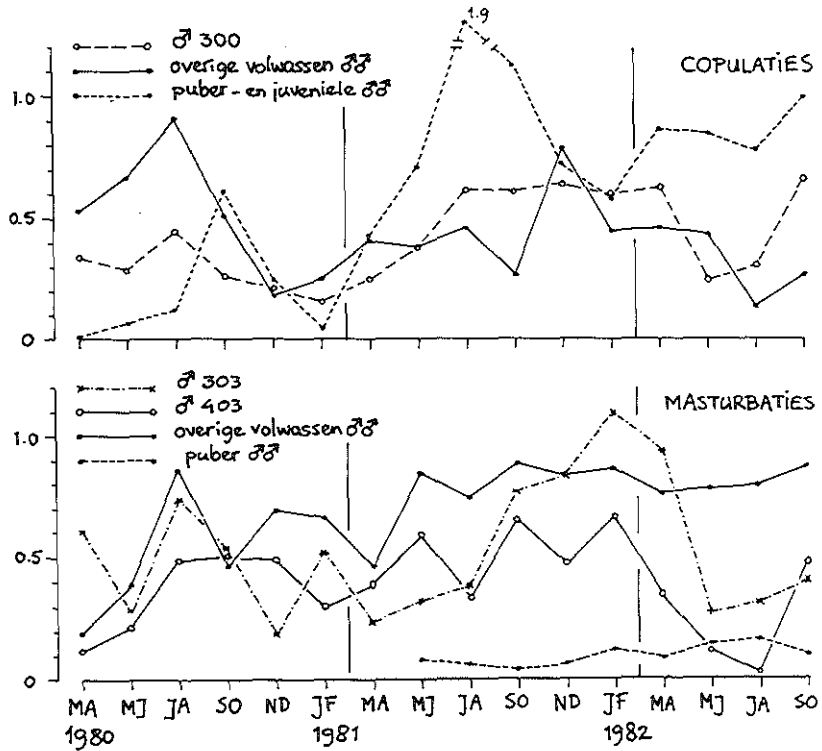
Copulaties tussen broers en zusters werden regelmatig waargenomen: in Oss geboren dieren die vaak met in Oss geboren partners copuleerden, deden dit ongeveer even vaak met verwanten als met niet-verwanten van vergelijkbare leeftijd.

In het wild worden copulaties tussen bloedverwanten vermeden doordat jonge mannetjes gewoonlijk hun geboortegroep verlaten (Packer 1979a). In een groep vrijlevende Japanse makaken bleven vele mannetjes in hun geboortegroep, mogelijk doordat deze werd bijgevoederd. Er was dientengevolge een groot aantal bloedverwantschappen tussen volwassen dieren. Binnen die relaties werd maar zelden gecopuleerd (Takahata 1982b). In gevangenschap, waar mannetjes niet kunnen migreren, treden eveneens minder moeder-zoon en broer-zuster copulaties op dan volgens het toeval verwacht zou worden (Itoigawa e.a. 1981; Wilson 1981; Murray 1983). In een groep beermakaken in buiten-gevangenschap copuleerde de jong-volwassen alpha-man niet met zijn moeder en zuster (de ranghoogste vrouwtjes) maar wel met andere vrouwtjes (Harvey & Rhine 1983).

Bij jonge apen lijkt incestvermijding niet zo sterk te zijn: Loy (1971) zag dat vrijlevende rhesus mannetjes voordat ze migreerden net zo vaak met hun zusters als met andere jonge vrouwtjes copuleerden. Dit komt overeen met de vondsten uit de huidige studie.

Copulaties en masturbaties: seizoensfluctuaties

Copulatie frequenties van volwassen mannetjes vertoonden in de loop van de studie sterke fluctuaties, maar van een systematisch seizoensgebonden patroon was geen sprake (fig. 4-14). Hetzelfde gold voor de masturbatie frequenties. De copulatiecurve van de juveniele en puberale mannetjes toonde een stijging tengevolge van het toenemende aantal individuen. Hun copulatie frequenties lagen in de zomers relatief hoog. Dit werd voor een



Figuur 4-14. Copulaties (met en zonder ejaculatie) en masturbaties (met ejaculatie): seizoensfluctuaties. Gebaseerd op 1050 systematische observatie uren. Puber- en juveniele mannetjes: M22 en jongeren (<3 jaar op 1.3.80).

belangrijk deel veroorzaakt door M27, die in de zomermaanden zeer vaak copuleerde; bij andere jonge mannetjes werd geen vast seizoenspatroon aangetroffen.

Beermakaken in buiten-gevangenschap hadden dus geen vastomlijnd paringsseizoen. In eerdere studies aan beermakaken (laboratorium, buiten-gevangenschap en een eilandgroep, zie hoofdstuk 6) werd geen melding gemaakt van fluctuaties in copulatie activiteit, maar bleek wel dat geboorten het hele jaar door voorkwamen.

Door Java apen in een eilandgroep (Furuya 1965) en in hun natuurlijke omgeving (Wheatley 1982) werd het hele jaar door gecopuleerd. Bernstein (1972) vond hetzelfde bij laponders in buiten-gevangenschap. Daarentegen werden duidelijke paringsseizoenen aangetroffen bij rhesusapen (Koford

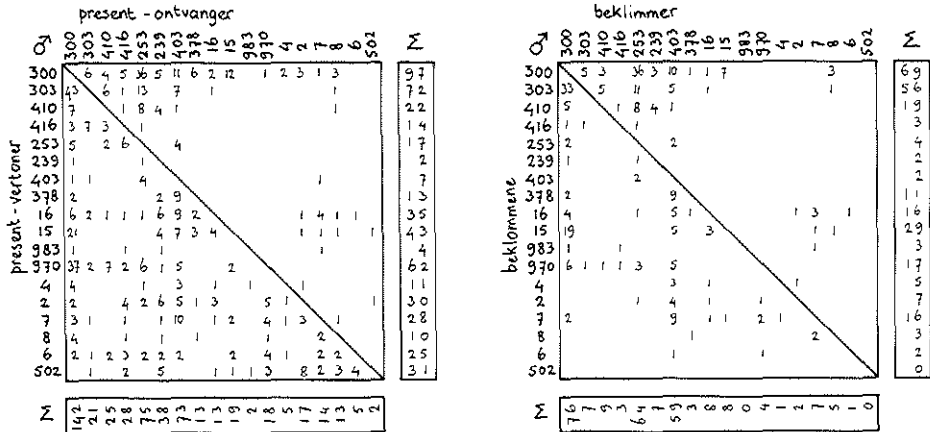
1965; Southwick e.a. 1965; Vandenbergh & Vessey 1968; Loy 1971; Vandenbergh & Drickamer 1974), Japanse makaken (Tokuda 1961; Takahata 1980) en Indiase kroonapen (Lancaster & Lee 1965; Rahaman & Parthasarathy 1969). In al deze wild-studies werd een hoge copulatie activiteit in de herfst en vroege winter gerapporteerd, terwijl er gedurende de rest van het jaar weinig of geen copulaties werden waargenomen. Deze 3 soorten vertoonden in buiten-gevangenschap hetzelfde patroon (Hanby e.a. 1971; Gordon e.a. 1976; Glick 1979; Eaton e.a. 1981). Beermakaken, laponders en Java apen verschillen in dit opzicht dus van rhesusapen, Japanse makaken en Indiase kroonapen. Over andere makakensoorten zijn mij geen gegevens bekend betreffende fluctuaties in copulatie activiteit over het jaar. Wel zijn er voor diverse soorten geboorte gegevens gepubliceerd (tabel 2-1). Daaruit kan worden afgeleid dat kuifmakaken waarschijnlijk geen paringsseizoen hebben, en Berber apen, Ceylon kroonapen en Formose makaken wel. In hoofdstuk 6 zal worden ingegaan op de factoren die ten grondslag kunnen liggen aan het optreden van paringsseizoenen.

Isosexueel gedrag van mannetjes

Presents en beklimmingen tussen mannetjes deden zich voor tijdens spel, conflicten en opwinding (voederen, dieren worden gevangen of in de buitenkooi teruggezet) maar ook in rustige situaties, zonder aanwijsbare reden.

Een isosexuele beklimmer kon een erectie hebben en bekkenstoten maken, maar of er in die gevallen ook intromissies optraden was moeilijk vast te stellen. Waarschijnlijk was dit niet, want de beklimmingen duurden meestal maar enkele seconden (heterosexuele copulaties: 20-40 sec). Als de penis van de beklimmer naderhand zichtbaar was werd er nooit gezien dat er vocht of faeces aan kleefde. Soms was het duidelijk dat er geen intromissie was omdat de beklimmer geen erectie had of zich verkeerd oriënteerde. Ejaculatie gedrag of ejaculaat produktie werd bij beklimmingen tussen mannetjes nooit waargenomen. Anale intromissies zijn wel beschreven voor beermakaken (Chevalier-Skolnikoff 1976) en rhesusapen (Erwin & Maple 1976) in het laboratorium, maar daarbij werden evenmin ejaculaties gezien. In een groep Japanse makaken zag Hanby (1974) circa 1000 beklimmingen tussen volwassen mannetjes. Bij 2 daarvan (hetzelfde paar op dezelfde dag) werd geëjaculeerd door de beklimmer. Het was niet zeker of er daarbij een anale intromissie was, of dat de beklimmer met zijn penis over de rug van zijn partner schuurde.

In studies uit het begin van deze eeuw (gerefereerd door Ford & Beach 1951; zie ook Wickler 1967) werd geopperd dat de rolverdeling bij (iso)sexuele interacties wordt bepaald door de dominantie verhoudingen: ranglage dieren presenteren naar en worden beklommen door ranghogere partners. In latere studies aan bavianen en makaken werd inderdaad vastgesteld dat er vaker 'van laag naar hoog' werd gepresenteerd dan omgekeerd, maar dat toch een aanzienlijk deel (circa 1/3) van de isosexuele presents gericht was op ranglagere mannetjes (Hall & Devore 1965; Simonds 1965; Kaufmann 1967; Tokuda e.a. 1968; Richards 1974; Chevalier-



Figuur 4-15. Isosexueel gedrag van volwassen mannetjes. Links: presenteren; rechts: beklimmen. Gegevens uit 927 systematische observatie uren (1.3.80 tot 1.11.82). Individuen gerangschikt volgens fig. 4-1.

Skolnikoff 1976). Andere onderzoekers vonden geen enkel verband tussen dominantierang en de gerichtheid van isosexuele presents en beklimmingen (Bernstein 1970; 1972; 1980; Hanby 1974; Estrada 1978) terwijl in de studies van Sugiyama (1971) en Dixson (1977) juist de alpha-man het vaakst presenteerde en beklimmen werd.

De mannelijke beermakaken in Oss waren allen betrokken bij isosexuele interacties, als beklimmer en als beklommene. Alleen de ranglaagste M502 was nooit bij beklimmingen betrokken, maar ontving en vertoonde wel presents (fig. 4-15). De alpha-man James had de hoogste isosexuele present-ontvangst, en alle overige volwassen mannetjes presenteerden, per potentiële partner, vaker 'omhoog' dan 'omlaag'. Echter, James vertoonde ook de meeste presents en werd het vaakst beklimmen. Deze vondsten bevestigen ten dele de hypothese dat isosexueel presenteren en beklimmen worden een onderdanig gedrag is. In het geval van James leek echter precies het tegengestelde het geval te zijn: zijn hoge presenteer frequentie lijkt erop te duiden dat dit gedrag ook kan functioneren als een demonstratie van een hoge rang (vergelijkbaar met bluff) of als een geruststellend, vriendschappelijk gedrag (zie Bernstein 1972, p. 406).

De present-acceptatie-ratio (presents waarop een beklimming volgt) bedroeg voor 'laag naar hoog' presents 40% en voor 'hoog naar laag' presents 73%. Deze trend gold voor de meeste individuen (11 mannetjes met zowel omhoog als omlaag minstens 5 vertoonde presents: $T = 4$, $n = 11$, $p < 0.01$). Isosexuele presents naar een ranghogere partner werden dus meestal genegeerd door die partner, terwijl er op de presents naar

ranglagere partners meestal een beklimming volgde. Hetzelfde verschijnsel werd beschreven door Simonds (1965), Sugiyama (1971), Bernstein (1972), Hanby (1974) en Dixson (1977).

De relatie tussen isosexuele en heterosexuele activiteit werd geanalyseerd door voor elk mannetje het aantal isosexuele beklimmingen (vertoond en ontvangen) te berekenen, en het aantal ejaculaties (tijdens copulaties of gerichte masturbaties). Er bestond een positieve correlatie tussen deze 2 maten ($\tau = 0.399$, $n = 18$, $p < 0.05$). Isosexueel gedrag vormde dus beslist geen compensatie voor een tekort aan heterosexueel gedrag, zoals Hanby (1974) suggereerde. Het was eerder zo dat bepaalde, meestal ranghoge, mannetjes een hoge sexuele activiteit aan de dag legden, die zich manifesteerde in zowel een hoge heterosexuele ejaculatie score als een hoge isosexuele beklimmings-score.

Isosexueel gedrag van vrouwtjes

Presenteren tussen vrouwtjes ontstond in dezelfde situaties als bij mannetjes, maar beklimmingen tussen vrouwtjes werden uitsluitend in agonistische context waargenomen. Bovendien waren dit steeds onvolledige beklimmingen, waarbij de beklimster met haar achterwerk op de grond bleef zitten, maar wel de enkels van de partner omklemde en de heupen of rug van de partner vasthield. Tussen mannetjes waren er wel 'echte' beklimmingen, evenals tussen de vrouwtjes in de studies van Bernstein (1970; laponders, gelada's en mangabeys), Chevalier-Skolnikoff (1976, beermakaken) en Fedigan & Gouzoules (1978, Japanse makaken). Goldfoot e.a. (1980) zagen in laboratorium-tests met vrouwelijke beermakaken alleen beklimmingen van het onvolledige type. Daarbij kon het beklimmende vrouwtje het orgasme gezicht vertonen, waarbij tegelijkertijd uteruscontracties en een verhoogde hartslag gemeten konden worden. In de huidige studie werd nooit orgasme gedrag van vrouwtjes tijdens isosexuele interacties gezien.

Van de 31 volwassen vrouwtjes vertoonden er 26 en ontvingen er 24 wel eens presents naar resp. van andere volwassen vrouwtjes (tijdens 927 systematische observatie uren). De gemiddelde isosexuele present-afgifte bedroeg 2.7 per individu, wat veel lager was dan voor de mannetjes ($\bar{X} = 29.1$; $U = 25$, $n = 31$, $m = 18$, $p < 0.001$). Hierbij is nog niet eens gecorrigeerd voor het feit dat vrouwtjes meer potentiële isosexuele partners hadden dan mannetjes. Het geslachtsverschil in isosexuele beklimmingen was nog groter: er werden maar 4 vrouw-vrouw beklimmingen gezien tegen 264 man-man beklimmingen.

Eerdere studies aan diverse apensoorten leverden uiteenlopende vondsten op: in sommige groepen werden veel en in andere groepen weinig of geen beklimmingen tussen vrouwtjes gezien (Hall & Devore 1965; Bernstein 1970; Chevalier-Skolnikoff 1976; Akers & Conaway 1979). Uit onderzoek aan Japanse makaken blijkt dat er in dit opzicht grote verschillen kunnen bestaan tussen individuen en tussen groepen (Hanby e.a. 1971; Hanby 1974; Fedigan & Gouzoules 1978; Takahata 1982b). De vondst dat de vrouwtjes in de organon beermakakenkolonie elkaar maar zelden beklommen hoeft daarom

niet te impliceren dat dit voor alle vrouwelijke beermakaken geldt.

Van de 85 waargenomen presents tussen volwassen vrouwtjes was 85% gericht op een ranghogere partner ($\chi^2 = 39.14$, $df = 1$, $p < 0.001$). De 4 beklimmingen waren alle van ranghoge op ranglage vrouwtjes. Bij de vrouwtjes stemde de gerichtheid van isosexuele interacties dus beter overeen met de dominantie verhoudingen dan bij de mannetjes, waar 31% van de presents en 45% van de beklimmingen tegen de rangverhoudingen inging. Dit is in overeenstemming met eerdere vondsten van Chevalier-Skolnikoff (1976) en Akers & Conaway (1979).

Presenteren van mannetjes naar vrouwtjes

Er werden slechts 7 presents van mannetjes gericht op vrouwtjes gezien. Deze presents traden steeds op in een agonistische context. Het betrokken mannetje was steeds jong-volwassen, puberaal of juveniel en stond in rang duidelijk onder het vrouwtje. Eenmaal volgde er een onvolledige beklimming (V307 - M15) en 1 maal een volledige beklimming (V39 - M49).

Beklimmingen van vrouwtjes op mannetjes werden regelmatig gezien bij laponders in buiten-gevangenschap (Bernstein 1970) en vrijlevende Japanse makaken (Pedigan 1982). Bij 5 andere apensoorten zag Bernstein geen beklimmingen van vrouwtjes op mannetjes terwijl de vrouwelijke laponders veel vaker beklommen werden dan beklommen (zie ook hoofdstuk 5).

HOOFDSTUK 5

ONTWIKKELING VAN FYSIOLOGIE EN GEDRAG

5.1 Inleiding

De fysiologische ontwikkeling van primaten is beschreven door onder meer van Wagenen & Catchpole (1956) en Tanner (1962). Uit andere studies zijn gegevens voorhanden over gedragsveranderingen die zich voordoen bij opgroeiende apen, of over gedragsverschillen tussen oudere en jongere apen. Studies waarin zowel fysiologische als gedragsgegevens werden verzameld zijn betrekkelijk zeldzaam. In deze inleiding zal niet alle geraadpleegde literatuur worden opgesomd: referenties worden in de loop van het hoofdstuk gegeven.

Over beermakaken is ten aanzien van de ontwikkeling van fysiologie en gedrag nog maar weinig bekend (Trollope & Blurton Jones 1972; Chevalier-Skolnikoff 1974a; Trollope & Blurton Jones 1975). In de huidige studie was het mogelijk longitudinale data betreffende fysiologie en gedrag te verzamelen voor mannelijke en vrouwelijke beermakaken uit allerlei leeftijdsklassen. De nadruk werd daarbij gelegd op individuen in en rond de puberteit.

Donovan & van der Werff ten Bosch (1965, p. 1) definieerden de puberteit als "de fase in de lichaamsontwikkeling gedurende welke de gonaden hormonen afscheiden in voldoende hoeveelheden om een versnelde groei van de geslachtsorganen en het verschijnen van secundaire geslachtskenmerken te veroorzaken".

Puberteitsverschijnselen bij mannelijke primaten zijn: stijging van de testosteron productie, groei van de testikels en een groeispurt in lichaamslengte en lichaamsgewicht. Bij makaken treden deze verschijnselen op een leeftijd van 3 tot 5 jaar op. Rond diezelfde leeftijd kunnen mannelijke makaken stijgen in dominantie hiërarchie of (in het wild) hun geboortegroep verlaten en zich vervolgens aansluiten bij een andere groep. De precieze relatie tussen deze gedragsveranderingen en fysiologische veranderingen is niet duidelijk. Slechts in een tweetal onderzoeken werd zowel de fysiologie als het gedrag van mannelijke makaken in volledige groepen bestudeerd (Rose e.a. 1978; Glick 1979, 1980). Deze studies gaven echter geen gedetailleerde informatie omtrent agonistisch gedrag en dominantie posities. Wel werd copulatie gedrag bestudeerd. Rose e.a. konden bij 2- tot 4-jarige rhesusapen geen samenhang vaststellen tussen individuele testosteron- en copulatiecurven. Glick vond bij 1- tot 13-jarige Indiase kroonapen de hoogste copulatie frequenties bij mannetjes

met hoge testosteronspiegels (tevens de oudste en ranghoogste leden van de groep) en lage frequenties bij mannetjes met lage testosteronspiegels (pre-puberaal en ranglaag).

Bij vrouwelijke primaten zijn puberteitskenmerken het stijgen van de oestrogeenspiegels, de menarche, bij sommige soorten het optreden van perineale zwellingen, een groeispurt (minder duidelijk dan bij mannetjes) en tenslotte ovulatoire ovariumcycli. Deze verschijnselen treden bij makaken op in de leeftijd van 2 tot 4 jaar. In diezelfde periode werd in een aantal studies een stijging in dominantie positie van de vrouwtjes waargenomen: puberale vrouwtjes passeerden hun moeder in rang. Echter, in andere studies vond zo'n rangstijging niet plaats en bleven moeders dominant over hun opgroeiende dochters. Rond de leeftijd van 3 jaar beginnen vrouwelijke makaken frequent te copuleren. Alleen Wilson e.a. (1984) verzamelden zowel fysiologische als gedragsgegevens voor rhesusapen van 2.5 tot 3.5 jaar oud. Deze vrouwtjes copuleerden voor het eerst in de periode waarin hun oestradiolspiegels voor het eerst verhoogd waren: enkele weken voor de eerste ovulatie. Wilson e.a. gaven geen informatie over agonistisch gedrag.

Hieronder zullen aan de hand van individuele grafieken de (te verwachten) fysiologische veranderingen bij puberale beermakaken worden beschreven, en de relatie tussen die veranderingen en gedragsfrequenties. Daarnaast zullen, zij het minder gedetailleerd, ook fysiologische en gedragsveranderingen voor en na de puberteit ter sprake komen.

5.2 Materiaal en methoden

De lichaamsgewichten die in dit hoofdstuk gepresenteerd worden hebben betrekking op dieren die in de buitenkooi geboren werden of die tijdens de binnenperiode geboren werden maar voor hun 2e verjaardag in de buitenkooi werden geïntroduceerd. Dat wil zeggen: V18 en jongere dieren (behalve in fig. 5-2 en 5-8 en tabel 5-1 en 5-6). Bij deze individuen werd aangenomen dat hun gewichtsverloop niet of weinig door menselijk handelen beïnvloed was. Andere dieren werden in de binnenperiode (en de test-apen ook nog daarna) individueel gevoederd, zodat er geen sprake was van een onbeïnvloed gewichtsverloop. Gewichtgegevens t/m april 1984 zijn in de grafieken verwerkt. Elk punt in de individuele curven is het gemiddelde van 3 metingen: de eerste meting in een kalendermaand, de week ervoor en de week erna. Gewichtstoename werd berekend per 3 maanden.

Er werd maandelijks bloed afgenomen van 6 puberale mannetjes, waarbij tevens de testikels werden gemeten. Twaalf puberale of jong-volwassen vrouwtjes namen deel aan het wekelijkse bloedafname programma, waarbij in 1981 tevens werd gecontroleerd of er perineale zwellingen te zien waren.

Er werden gedragsgegevens uit de periode maart 1980 t/m oktober 1982 gebruikt. Voor de beschrijving van het gedrag van M27 Eelco werden bovendien data uit 1983 gebruikt.

5.3 Fysiologische ontwikkeling in de eerste levensjaren

Geboortegewicht

Beermakaken wegen bij hun geboorte ongeveer 0.5 kg (binnenperiode: $\bar{X} = 0.49$, bereik 0.35 - 0.60, n=25; buitenperiode: $\bar{X} = 0.50$, bereik 0.38 - 0.65, n = 51). Stenger (1972) vond in het laboratorium vergelijkbare waarden $\bar{X} = 0.48$, bereik 0.40 - 0.61, n = 12). Geboortegewichten van circa 0.5 kg werden eveneens gerapporteerd voor de rhesusaap (van Wagenen & Catchpole 1956; Valerio e.a. 1969) en de Japanse makaak (Matsubayashi & Mochizuki 1982). Volwassen vrouwtjes van deze soorten zijn, qua lichaams-lengte en -gewicht, vergelijkbaar met volwassen beermakaak vrouwtjes (circa 50 cm en 7 - 10 kg; van Wagenen & Catchpole 1956; Napier & Napier 1967; Matsubayashi & Mochizuki 1982; fig. 5-8). Lagere geboortegewichten ($\bar{X} = 0.40$ kg) werden aangetroffen bij de Indiase kroonaap (Valerio e.a. 1969) en de Formosa makaak (Peng e.a. 1973) en nog lagere gewichten ($\bar{X} = 0.34$ kg) bij de Java aap (Spiegel 1950; Valerio e.a. 1969). Bij deze 3 soorten zijn de volwassen vrouwtjes ook betrekkelijk klein (circa 40 cm en 3 - 6 kg; Spiegel 1950; Napier & Napier 1967; Peng e.a. 1973; Silk e.a. 1981).

In enkele van de bovengenoemde studies bleken mannetjes bij de geboorte gemiddeld 10 tot 25 gram zwaarder te zijn dan vrouwtjes. Er werd daarbij niet nagegaan of de verschillen statistisch significant waren. In Oss waren de gemiddelden voor mannetjes en vrouwtjes in de binnenperiode precies gelijk aan elkaar, en in de buitenperiode waren mannetjes gemiddeld 3 gram zwaarder dan vrouwtjes (M-W U test: $p > 0.90$).

Gewichtstoename

GEDurende het 1e levensjaar hadden beermakaken een sterkere gewichtstoename dan in het 2e levensjaar (tabel 5-1). Dit verschil gold zowel voor dieren die in de binnenperiode geboren werden en tenminste tot hun 2e verjaardag binnen bleven, als voor dieren die buiten geboren werden en tenminste tot hun 2e verjaardag gevolgd konden worden. Gegevens van dieren die pas na hun geboorte maar voor hun 2e verjaardag in de buitenkooi werden geintrodu-

Tabel 5-1. Gewichtstoename in kg per jaar. Binnen = geboren tijdens de binnenperiode en pas na de 2e verjaardag geïntroduceerd in de buitenkooi; buiten = geboren in de buitenkooi.

	EERSTE LEVENJSJAAR		TWEEDE LEVENJSJAAR		rangtekentoets	
	\bar{X}	bereik	\bar{X}	bereik	T	p
♂♂	binnen 7	1.5 1.4 - 1.7	1.3 1.2 - 1.5	0.5	<0.02	
	buiten 9	1.8 1.7 - 2.0	1.2 0.9 - 1.8	0.5	<0.01	
♀♀	binnen 8	1.5 1.2 - 1.9	1.2 0.9 - 1.6	5	<0.05	
	buiten 18	1.6 1.2 - 1.9	1.4 0.3 - 1.8	39	<0.05	

ceerd zijn buiten beschouwing gelaten. Bij die dieren konden eventuele veranderingen in de gewichtstoename het gevolg zijn van veranderingen in de levenssituatie.

Eenzelfde verandering in de gewichtstoename werd gevonden bij rhesusapen in het laboratorium (van Wageningen & Catchpole 1956) en bij de mens (Tanner 1962). Tanner presenteerde bovendien gegevens over lichaamsgewichten van de foetus. In de tweede helft van de zwangerschap was de gewichtstoename vergelijkbaar met die in het 1e levensjaar, er kon dus gesproken worden van een peri-natale groeispurt.

Van Wageningen & Catchpole (1956) en Tanner (1962) vonden voor de toename in lichaamslengte nog sterkere verschillen tussen het 1e en het 2e levensjaar dan voor de gewichtstoename.

Vachtkleur

Bij pasgeboren jongen was de vacht crème-wit van kleur. Op de leeftijd van ongeveer 20 weken begon midden op de rug de vacht donkerder te worden. Deze kleurverandering breidde zich geleidelijk uit over de rest van het lichaam. Sommige dieren hadden op de leeftijd van 6 tot 12 maanden een donker en licht gevlekte vacht. De indruk bestond dat de vachtkleur na de 2e of 3e verjaardag niet meer veranderde.

Afwijkende vachtkleuren bij pasgeboren jongen zijn bij vele apensoorten aangetroffen (Alley 1980). Beermakaken verschillen van de andere onderzochte makakensoorten waar de jongen juist donkerder van kleur zijn dan volwassen dieren.

5.4 Fysiologische ontwikkeling van mannetjes

Testikel indaling

Bij juveniele beermakaken bevinden de testikels zich niet in het scrotum maar in de buikholte, enkele cm boven de symphysis pubis. Rond de 3e verjaardag verplaatsen de testikels zich naar beneden, bevinden zich gedurende enkele maanden ter hoogte van de penisbasis, en dalen vervolgens definitief in het scrotum in.

Aan het begin van iedere kalendermaand werd bij de jonge mannetjes gecontroleerd of de testikels al ingedaald waren. Als bij een mannetje b.v. in het begin van de maand juli de testikels nog niet ingedaald waren, en in het begin van de maand augustus wel, dan werd midden-juli als indalingsmoment aangehouden. De gemiddelde indalingsleeftijd was 3.33 jaar (bereik 2.76 - 3.69 jaar, $n = 9$; tabel 5-2). Het lichaamsgewicht ten tijde van de testikel indaling bedroeg minstens 5.2 kg (bereik 5.2 - 6.3, $\bar{X} = 5.7$; tabel 5-2). De spreiding in de lichaamsgewichten was in procenten minder groot dan die in de leeftijd ten tijde van de indaling, en het lichaamsgewicht leek daarom een betere predictor van het indalingsmoment dan de leeftijd.

Trollope & Blurton Jones (1975) vonden een gemiddelde indalingsleeftijd

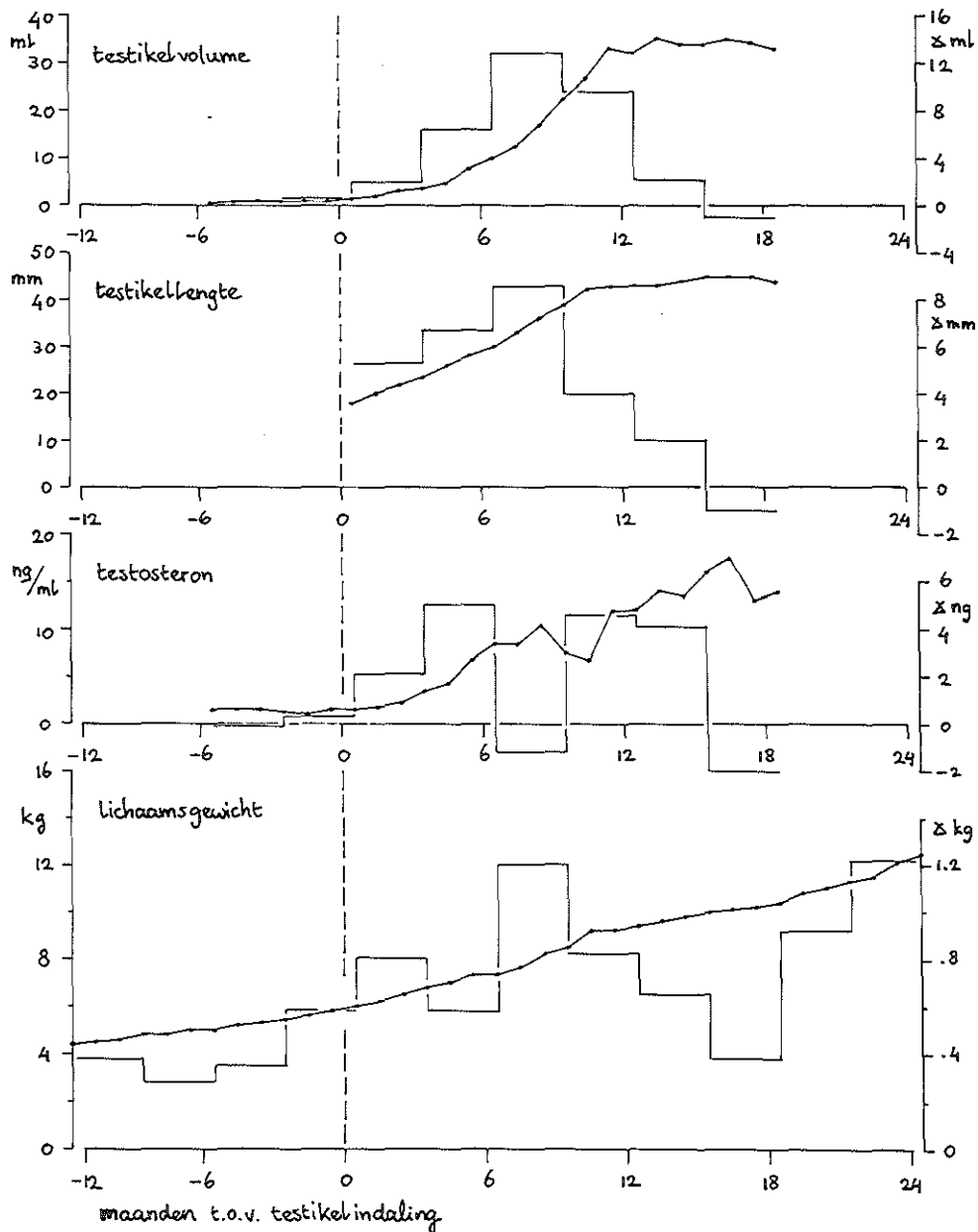
Tabel 5-2. Puberteitsverschijnselen mannetjes; leeftijden in jaren; kg = lichaamsgewicht in kg (rond 3e verjaardag en rond testikel indalingsmoment). Individuen in dominantie volgorde moeders (fig. 5-15).

♂	kg 3 jaar	TESTIKEL INDALING			EJACULAAT WAARGENOMEN	
		maand	leeftijd	kg	datum	leeftijd
27	5.2	juli 81	3.41	5.8	25. 1.82	3.94
30	4.8	mrt 82	3.69	5.6	24. 8.82	4.14
41	4.0	apr 83	3.50	5.2		
22	4.5	sept 80	3.48	5.4	3. 6.81	4.20
45	5.9	juni 83	2.76	5.5		
23	5.8	sept 80	3.07	6.0	12. 5.81	3.73
37	6.3	aug 82	3.07	6.3		
26	5.5	aug 81	3.54	6.3	2. 7.82	4.42
42	4.7	juli 83	3.41	5.5		
\bar{x}	5.2		3.33	5.7		4.09
N	9		9	9		5

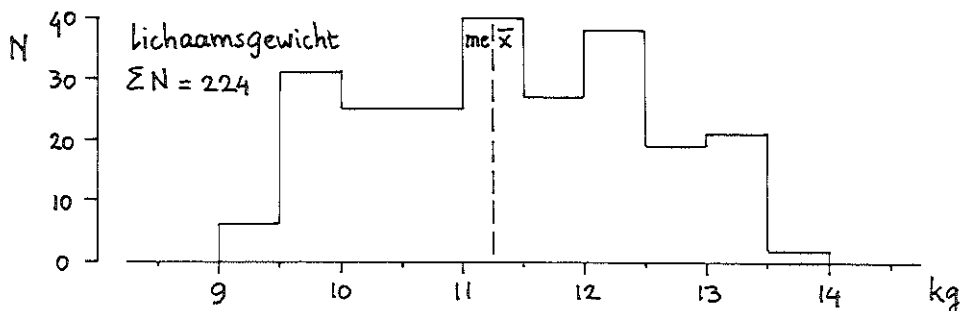
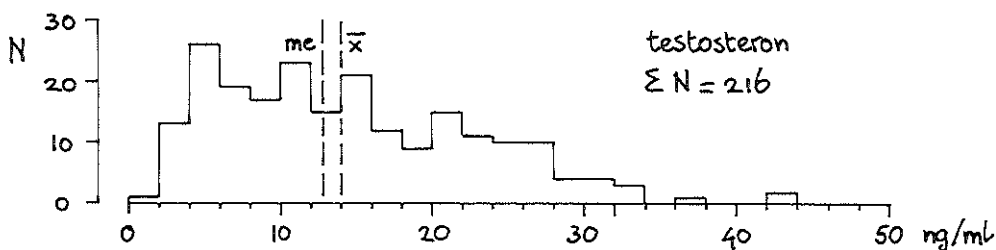
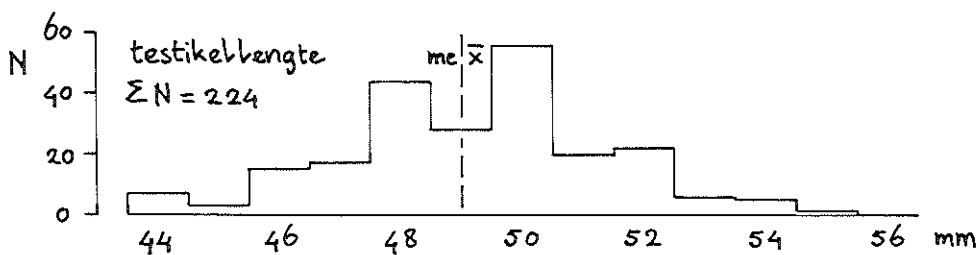
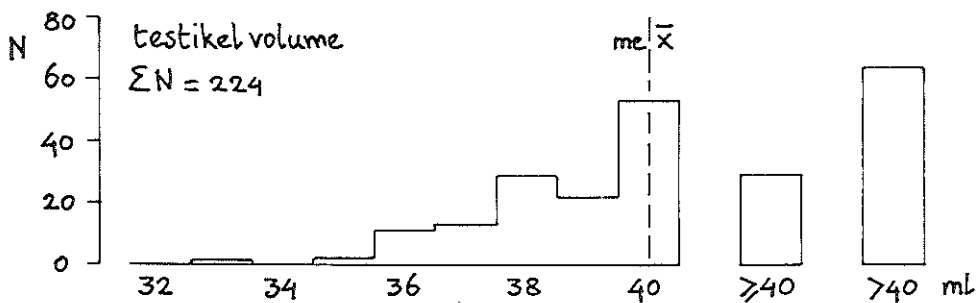
van 3.0 jaar (bereik 2.67 - 3.21, n = 4) bij laboratorium beermaakken. Dit was iets vroeger dan in Oss (U = 7, n = 4, m = 9, p = 0.09). Mogelijk bereiken beermaakken in het laboratorium sneller dan in buiten-gevangenschap een gewicht van > 5.2 kg. De testikels van rhesusapen dalen in op een gemiddelde leeftijd van 3.7 jaar (Goy e.a. 1982) en die van Java apen na 2.3 en gewoonlijk voor 3.7 jaar (Steiner & Bremner 1981). Engle (1932) vond dat bij makaken (waarschijnlijk rhesusapen) de indaling niet plaatsvindt voordat de mannetjes een lichaamsgewicht van 4.5 kg hebben bereikt, en Mori (1979) noemde voor Japanse makaken een minimum gewicht van 5 kg. Deze gewichten corresponderen met leeftijden van ongeveer 3.0 jaar (van Wagenen & Catchpole 1956; Nigi e.a. 1980), alhoewel enkele mannetjes uit Mori's niet-bijgevoerde studiegroep op 6-jarige leeftijd nog steeds minder dan 5 kg wogen en nog geen ingedaalde testikels hadden.

In enkele primatenstudies werden wel gedetailleerde gegevens over testikelmaten en -histologie gepresenteerd, maar werd niet gerept over de indaling in het scrotum (rhesusaap: Sade 1964; Conaway & Sade 1965; Japanse makaak: Nigi e.a. 1980; Matsubayashi & Mochizuki 1982; Indiase kroonaap: Glick 1979; chimpansee: Kraemer e.a. 1982; nachtaapje: Dixson e.a. 1980). Nigi e.a. en Glick meldden wel expliciet dat de testikels in het scrotum werden gemeten, en presenteerden onder meer data van 2.0 jaar oude mannetjes. Dit zou kunnen betekenen dat de testikel indaling bij de Indiase kroonaap en de Japanse makaak al ruim voor de 3e verjaardag kan plaatsvinden, alhoewel dit voor de Japanse makaak in tegenspraak is met Mori's (1979) observaties.

De testikel indaling bij de mens vindt gewoonlijk op het eind van de zwangerschap plaats (Hirasing e.a. 1982; Snick 1984): jongens komen in de regel met ingedaalde testikels ter wereld.



Figuur 5-1. Fysiologische gegevens van puber-mannetjes. Gemiddelde waarden van M22, 23, 26 en 27, uitgezet per maand (curven) en per 3 maanden (Δ = toename: blokdiagram).



Figuur 5-2. Verdeling van fysiologische parameters van 8 volwassen mannetjes, elk minstens 9 jaar oud (MA03 niet meegerekend); 28 maandelijkse metingen per individu (maart 1980 - juni 1982; testosteron 27 metingen); \bar{x} = gemiddelde; me = mediaan.

In de nu volgende gegevens met betrekking tot testikelgroei, testosteronspiegels en lichaamsgewicht werd het testikel indalingsmoment als referentiepunt gebruikt, aangezien (althans bij de beezmakaken in OSS) allerlei ingrijpende fysiologische veranderingen zich direct na dit moment voltrokken. Later in dit hoofdstuk zal blijken dat de relatie in de tijd tussen het moment van indaling en andere fysiologische veranderingen niet voor alle primatensoorten hetzelfde is.

Testikelgroei

Het gemiddelde testikelvolume van 4 pubers is weergegeven in figuur 5-1. Tot aan het indalingsmoment bedroeg het testikelvolume hoogstens 1 ml, wat zeer klein is in vergelijking met het gemiddelde van 40 ml voor mannetjes van 9 jaar en ouder (vgl. fig. 5-2). Na de indaling was er aanvankelijk een langzame, en later een zeer sterke volumetoename. Een sterke testikelgroei, met name gedurende het tweede halfjaar na de indaling, werd door alle pre-puberale mannetjes vertoond (individuele curven: fig. 5-3). Het moment waarop volwassen volumina (minstens 37 ml) werden bereikt, varieerde nogal: voor M27 viel dit ongeveer een jaar na de testikel indaling, en voor M22 en M23 bijna een jaar later.

Het was niet mogelijk om voor de indaling de lengte van de testikels te meten. Na de indaling vertoonde de lengtecurve ongeveer hetzelfde verloop als de volumecurve (fig. 5-1, niet weergegeven bij de individuele curven).

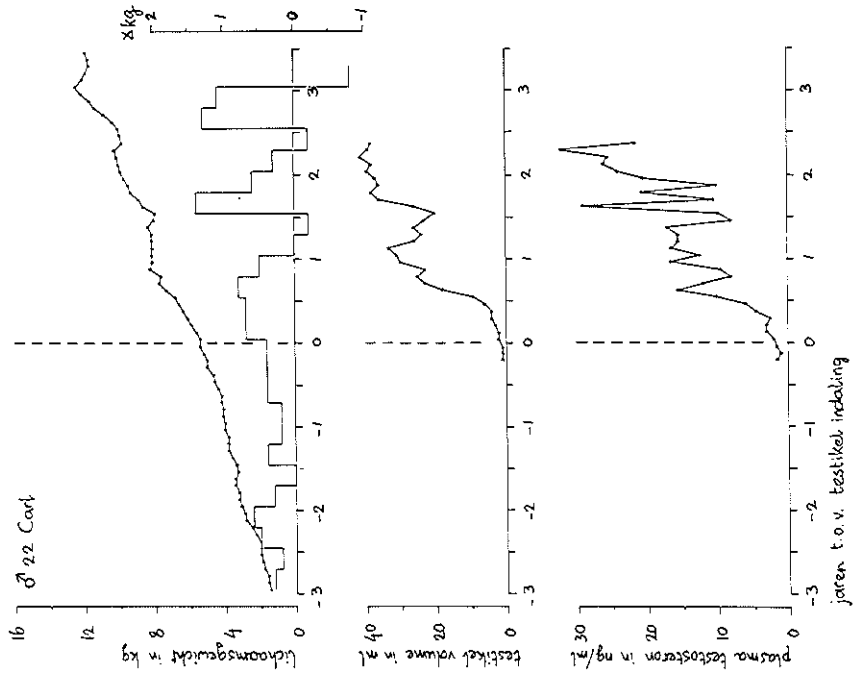
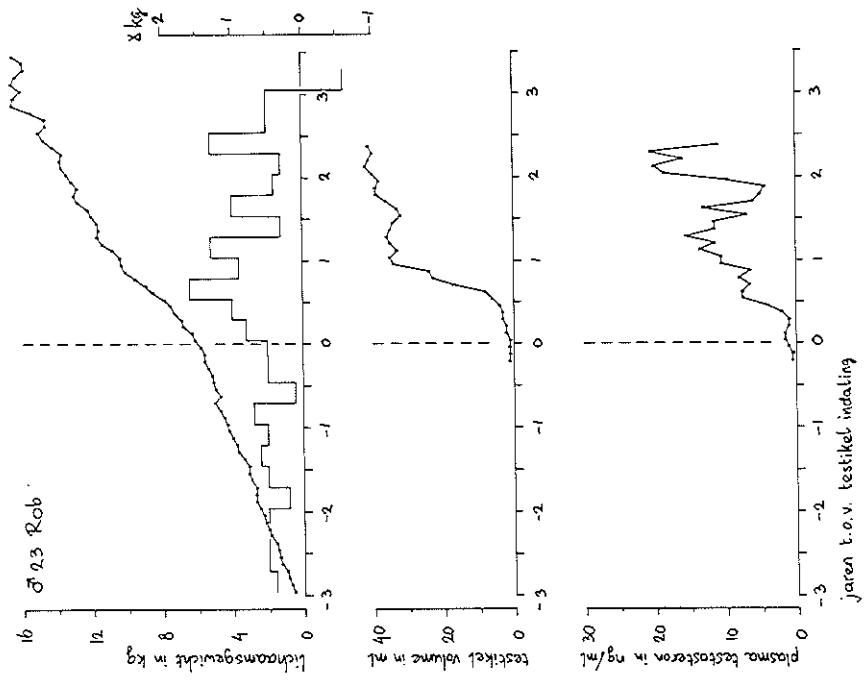
De testikelmaten van jong-volwassen mannetjes (M2, M4, M7 en M15; 5 - 9 jaar oud) vertoonden een lichte stijging van maximaal 2 ml of 4 mm per jaar. Bij de 4 pubers uit figuur 5-1 bedroeg de stijging gedurende het 1e jaar na de testikel indaling gemiddeld 30.5 ml en 24.5 mm.

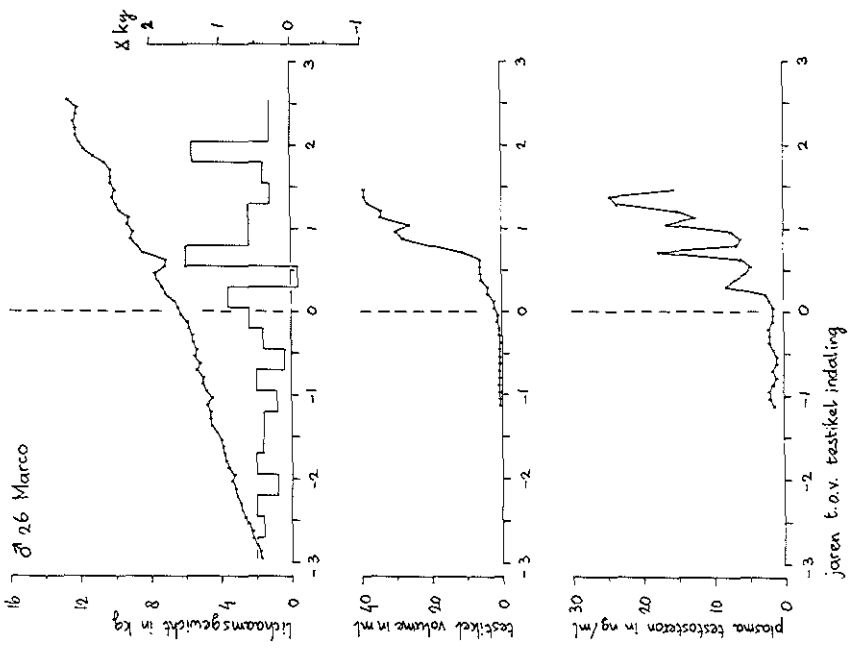
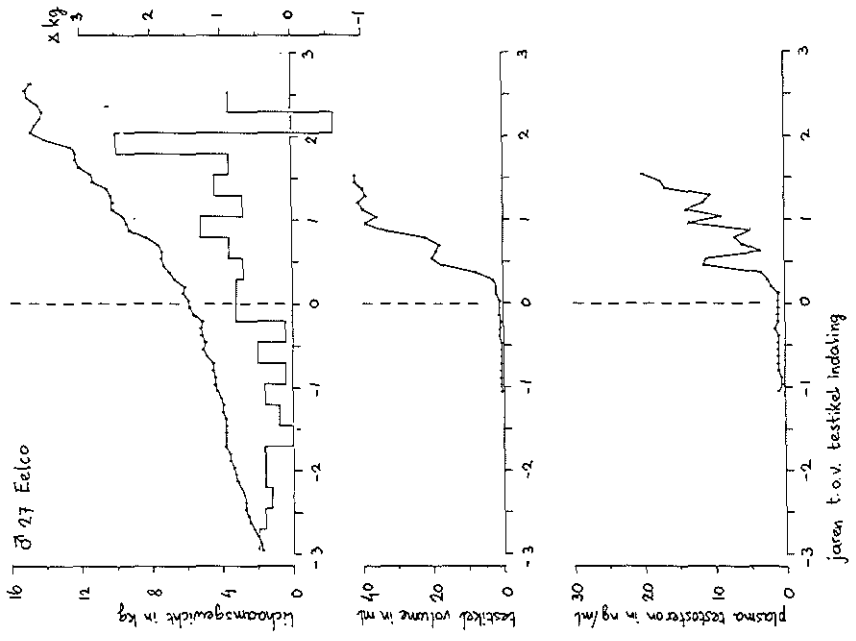
Plotselinge, sterke stijgingen in testikelmaten zijn eerder beschreven voor puberale rhesusapen, Java apen, Japanse makaken en Indiase kroonapen (tabel 5-3), en voor marmosets (Abbott & Hearn 1978) en chimpansees (Kraemer e.a. 1982). Bij de mens treedt eveneens een testikel-groeispurt op, die gewoonlijk 2 jaar duurt en tussen de 11e en 18e verjaardag plaatsvindt (Lee e.a. 1974; Tanner 1962). Een lichte verdere stijging volgend op de groeispurt werd, net als in de huidige studie, vastgesteld bij Japanse makaken (Nigi e.a. 1980) en Indiase kroonapen (Glick 1979).

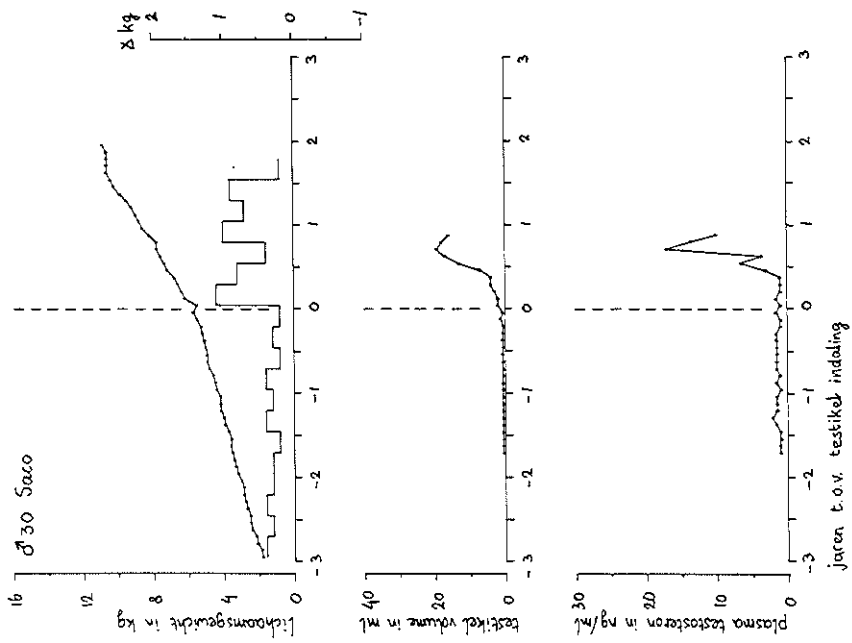
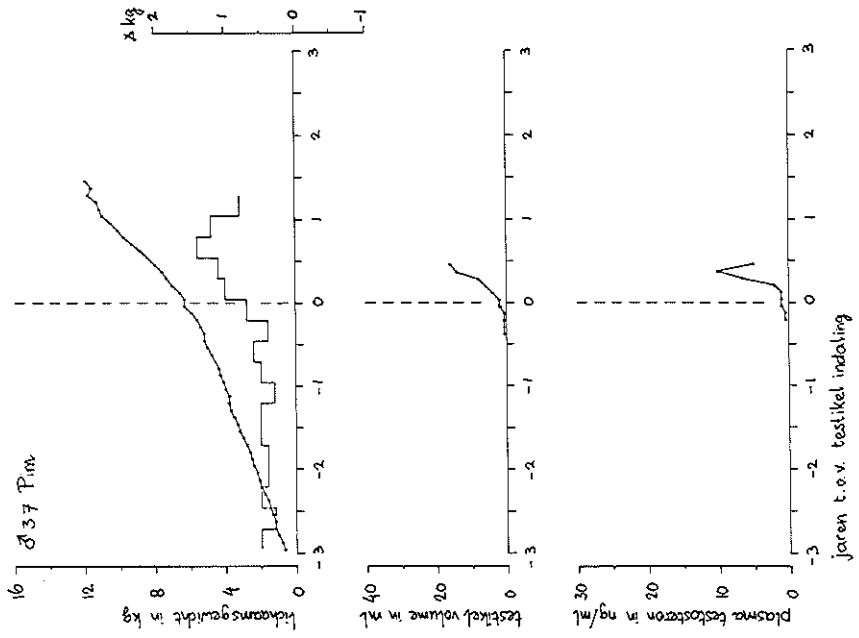
Uit de gepresenteerde vondsten en de genoemde literatuur blijkt dat de testikel-groeispurt een algemeen voorkomend verschijnsel is bij makaken en hogere primaten. Echter, bij nachtaapjes (apen van de nieuwe wereld) treedt er geen spurt op, maar groeien de testikels geleidelijk van juveniele tot volwassen afmetingen (Dixson e.a. 1980).

Volgende 3 pagina's:

Figuur 5-3. Fysiologische gegevens van puber-mannetjes: 6 individuele patronen, uitgezet per maand; Δ kg = gewichtstoename per 3 maanden (blokdigram).







Testosteron

Voor de testikel indaling bedroegen de testosteronspiegels hooguit 2 ng/ml (fig. 5-1 en 5-3). Dit was systematisch lager dan bij de volwassen mannetjes, die vrijwel altijd tenminste 4 ng/ml scoorden (fig. 5-2). Na de testikel indaling vertoonden de curven eerst een langzame en vervolgens een snelle stijging. Al vrij snel (4 - 7 maanden na de indaling) werden waarden bereikt die vergelijkbaar waren met die van mannetjes van minstens 9 jaar oud (> 4 ng/ml). Gedurende 1 à 1.5 jaar na de testikel indaling vertoonden de testosteroncurven globaal genomen een stijgende trend. Daarna waren er sterke fluctuaties, waarin geen systematisch stijgend of dalend patroon kon worden ontdekt. Dergelijke fluctuaties werden ook bij oudere mannetjes aangetroffen (hoofdstuk 7).

Soortgelijke sterke testosteron stijgingen, samenvallend met de testikel-groeispuurt (voorzover die werd onderzocht), treden op bij rhesusapen (Resko 1967), Java apen (Steiner & Bremner 1981), marmosets (Abbott & Hearn 1978), nachtaapjes (Dixson e.a 1980) en chimpansees (McCormack 1971; Martin e.a. 1977; Kraemer e.a. 1982). Seizoensgebonden testosteron stijgingen zijn gevonden bij puberale rhesusapen (Rose e.a. 1978), Japanse makaken (Nigi e.a. 1980), Indiase kroonapen (Glick 1979) en doodshoofdaapjes (Coe e.a. 1981). Deze laatste 4 soorten hebben een voortplantingsseizoen. De eerste testosteronpieken bij puber-mannetjes treden op in het najaar (paringsseizoen). In het daaropvolgende voorjaar (geboortenseizoen) dalen de testosteronspiegels tot pre-puberale waarden, om in het volgende najaar weer te stijgen tot waarden die iets hoger liggen dan in het eerstgenoemde najaar. Volwassen mannetjes van deze soorten vertonen ook seizoensfluctuaties in testosteronspiegels (hoofdstuk 7). Bij rhesusapen in het laboratorium, Java apen, marmosets, chimpansees en ook bij beermakaken is er geen voortplantingsseizoen (hoofdstuk 6), en de testosteronspiegels van volwassen mannetjes (hoofdstuk 7) en puberale mannetjes vertonen geen seizoensfluctuaties. De testikelmaten van puberale Japanse makaken (Nigi e.a. 1980) en Indiase kroonapen (Glick 1979) vertonen ook seizoensfluctuaties, maar die zijn niet zo uitgesproken als de fluctuaties in testosteronspiegels.

Testosteronspiegels van jongens stijgen van juveniele naar volwassen waarden in een tijdsbestek van 1 jaar (Knorr e.a. 1974) of 2 jaar (Lee e.a. 1974). Verhoogde testosteronspiegels werden pas na het begin van de testikelgroei gevonden (Lee e.a. 1974).

In de huidige studie en in alle hierboven gerefereerde studies, werd bloed voor testosteron bepaling overdag (meestal 's ochtends) afgenomen. Bij jonge rhesusapen (Goy e.a. 1982) en jongens (Judd e.a. 1974; Weitzman e.a. 1975) kunnen er 's nachts al testosteronpieken optreden terwijl overdag de testosteronspiegels nog laag zijn. Goy e.a. stelden vast dat de periode tussen de eerste nachtelijke testosteronpieken en de stijgingen overdag gemiddeld 5 maanden bedroeg. Dit zou kunnen betekenen dat er ook bij beermakaken al enkele maanden voor de gemeten testosteron stijging (dat

Tabel 5-3. Literatuur overzicht puberteitsverschijnselen mannelijke makaken. LO = levensomstandigheden: -W = wild, niet bijgevoerd; +W = wild, bijgevoerd (inclusief eilandgroepen); BG = buiten-gevangenschap; L = laboratorium. N = aantal bestudeerde individuen; x = transversale studie. Gemiddelde of mediane leeftijden in jaren: TI = testikel indaling; TG = begin testikelgroei; TS = begin stijging testosteroonspiegels (overdag); EP = eerste ejaculaat produktie; SP = begin produktie volledige spermatozoa; F = fertiel; a = TI bij lichaamsgewicht van minstens 5 kg; b = N = 1.

soort	studie	LO	N	TI	TG	TS	EP	SP	F
beermakaak	huidige studie	BG	9	3.3	≥3.3	≥3.3	4.1		
	Trollope & BJ 72,75	L	4	3.0			3.1	b	3.2
Ind.kroonaap	Glick 79	BG	9		<3.5	<3.5			
Java aap	Spiegel 50	L	6		3.0			3.9	4.2
	Steiner & B 81	L	80x		3.0	3.0			
Rhesusaap	Conaway & S 65	+W	?					3.5	
	Rose ea 78	BG	5			3.1	3.5		
	v Wagenen & C 54	L	40		3.0			3.7	
	Resko 67	L	38x			3.1	>4.0		
	Goy ea 82	L	17	3.7		3.3		>4.0	
Japanse mak.	Mori 79	-W	?	a					
	Wolfe 79	+W	16				5.5		
	Nigi ea 80	+W	104x		4.3	4.3		4.6	
	Hanby ea 71	BG	8				4.5		
	Matsubayashi & M 82	L	100x		<3.5			<3.5	

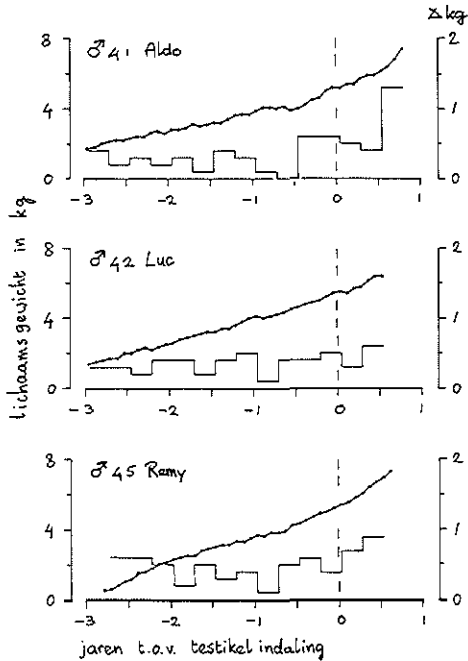
wil zeggen al enige tijd voor de testikel indaling) een verhoogde testosteroon produktie was.

Lichaamsgewicht

De lichaamsgewichtscurven van de jonge mannetjes vertoonden vanzelfsprekend een stijging. Deze stijging verliep echter niet in alle fasen van de ontwikkeling even snel. De relatief snelle groei gedurende het 1e levensjaar (\bar{X} toename = 1.8 kg/jaar) werd al eerder in dit hoofdstuk genoemd. Gedurende de 2 jaren voorafgaand aan de testikel indaling bedroeg de gewichtstoename gemiddeld 1.4 kg/jaar ($n = 9$). In het 1e jaar na de testikel indaling was er een 2 tot 3 maal sterkere gewichtstoename ($\bar{X} = 3.6$ kg/jaar, $n = 6$), en ook in de daaropvolgende 2 jaren was er nog sprake van een sterke groei (resp. $\bar{X} = 3.0$, $n = 5$; $\bar{X} = 2.6$, $n = 2$).

Kennelijk maakten de mannetjes een puberale groeispurt door, zoals ook is beschreven voor rhesusapen (van Wagenen & Catchpole 1956) en chimpansees en de mens (Tanner 1962).

De individuele grafieken (fig. 5-3 en 5-4) laten zien dat het begin van de groeispurt bij 7 van de 9 mannetjes (niet bij M30 en M45) al 3 maanden



Figuur 5-4. Individuele gewichtscurven van 3 jonge mannetjes waarvan het testikel indalingsmoment bekend was, maar waarvan geen testikel en testosteron data voorhanden waren.

voor de testikel indaling lag: in die periode was de toename wat hoger dan in de voorafgaande 2 jaren, maar nog niet zo hoog als na de indaling. Gedurende de 12 maanden na de indaling lag de toename altijd hoger dan voorheen: er was een ononderbroken, snelle groei. Alleen M26 maakte een tijdelijke terugval in gewicht door, wellicht wegens ziekte. De gewichtstoename was gewoonlijk het sterkst in het derde kwartaal na het indalingsmoment. Gedurende het 2e en 3e jaar na de indaling stegen de gewichten onregelmatig. Bij M22 wisselden periodes van snelle groei (lente en zomer) en periodes van groeistilstand (herfst en winter) elkaar af. Zulke seizoensfluctuaties werden bij andere pubers niet aangetroffen. M27 maakte 2 jaar na zijn testikel indaling een spectaculaire gewichtstoename door: 2.3 kg in 2 maanden.

Het eind van de puberale groeispurt was moeilijk aan te geven: het is mogelijk dat de pubers na het beëindigen van de studie nog zwaarder werden. In het geval van M23 en M27 lijkt dit echter onwaarschijnlijk: de laatste punten van hun curven toonden een stabilisering, en hun gewichten waren op het eind van de studie zeer hoog (14 - 16 kg, vgl. fig. 5-2). De gewichtstoename van deze mannetjes stopte daarom waarschijnlijk 3 resp. 2 jaar na de testikel indaling.

Ook de oudere in Oss geboren mannetjes vertoonden tussen hun 3e en 4e verjaardag (moment van testikel indaling niet bekend) het begin van een groeispurt. Echter, hun toename in gewicht van 3.5 tot 4.5 jaar ($\bar{X} = 2.3$ kg, $n = 7$) was niet zo sterk als bij de later geboren mannetjes. De

gewichten van de 7 oudere mannetjes bleven gedurende circa 4 jaar stijgen, en veranderden na de 8e verjaardag niet wezenlijk meer. Deze minder sterke, langgerekte groeispurt is waarschijnlijk een gevolg van het feit dat deze mannetjes allen tot de zgn. test- apen behoorden en individueel gevoederd werden. Zij konden niet zoals de later geboren mannetjes zoveel eten als ze wilden.

Een puberale groeispurt in lichaamsgewicht werd, behalve in de eerder genoemde studies, gevonden bij Indiase kroonapen (Glick 1979), Java apen (Steiner & Bremner 1981), en rhesusapen (Goy e.a. 1982): steeds beginnend rond de 3e verjaardag, ongeveer tegelijk met de testikelgroei. Geen van de genoemde onderzoekers presenteerde echter gedetailleerde individuele curven. In de studie van Glick werden wel individuele patronen gegeven, maar de dieren werden slechts 2 maal per jaar gewogen. De precieze relatie in de tijd tussen testikelgroei en gewichtstoename is daarom voor de eerder onderzochte makakensoorten niet te achterhalen, net zo min als fluctuaties op korte termijn in de gewichtsontwikkeling van individuele mannetjes.

Volgens Nigi e.a. (1980) gaat de snelle testikelgroei bij 4-jarige Japanse makaken niet samen met een versnelde toename van het lichaamsgewicht, maar zij baseerden deze conclusie op transversale gegevens. Uit de transversale curven die Matsubayashi & Mochizuki (1982) opstelden kwam wel een groeispurt bij 3- tot 5-jarige Japanse makaken naar voren.

Wanneer bij de mens over de puberale groeispurt wordt gesproken, wordt meestal de spurt in lengtegroei bedoeld (Tanner 1962; van der Werff ten Bosch 1977): tussen het 11e en 18e jaar maken jongens een sterk versnelde lengtegroei door. Matsubayashi & Mochizuki (1982) en van Wagenen & Catchpole (1956) vonden een piekje in de lengte-groeisnelheid bij 5-jarige Japanse makaken en 3-jarige rhesusapen. In hun grafieken stonden de gemiddelden van meerdere dieren tegen de leeftijd uitgezet, waardoor mogelijke grote pieken van individuele dieren werden afgezwakt (Tanner 1962). In elk geval was duidelijk dat Japanse makaken vanaf 6 jaar, en rhesusapen vanaf 5 jaar nauwelijks meer langer maar nog wel enkele kilo's zwaarder werden.

De gevonden gewichts-groeispurt bij beermakaken vlak na de testikel indaling weerspiegelt waarschijnlijk een versnelde lengtegroei, terwijl de latere gewichtstoename voor rekening van groei 'in de breedte' moet komen. De indruk bestond dat 3- en 4-jarige mannetjes tener van postuur waren, terwijl oudere mannetjes brede schouders en dijen hadden.

Tanner (1962) suggereerde dat de puberale groeispurt een typische primaten-eigenschap is, waarmee deze zich van de overige zoogdieren onderscheiden. Echter, bij lagere primatensoorten treedt er geen puberale groeispurt op (Abbott & Hearn 1978: marmoset, gemiddelde longitudinale gewichts- en lengtecurven; Dixon e.a. 1980: nachtaapje, individuele gewichtscurven).

Productie van ejaculaat

Het tijdstip waarop voor het eerst ejaculaat werd waargenomen viel voor 5

pubers gemiddeld 8 maanden na de testikel indaling ($\bar{X} = 0.65$ jaar, bereik 0.45 - 0.88; tabel 5-2), ofte wel rond de 4e verjaardag. Het is niet zeker of de eerst waargenomen ejaculaten wel spermatozoën bevatten. Anderzijds is het niet uitgesloten dat puberale mannetjes al eerder ejaculeerden, maar dat dit niet werd waargenomen doordat zij tijdens de observatie uren niet copuleerden of masturbeerden, of doordat er slechts kleine hoeveelheden ejaculaat werden geproduceerd die geen duidelijk zichtbaar coagulaat vormden. Ejaculatie gedrag kon overigens al lang voor de testikel indaling worden vertoond.

Trollope & Blurton Jones (1975) zagen bij 2 laboratorium beermakaken voor het eerst ejaculaat 7 maanden na de testikel indaling, wat goed overeenkomt met de vondsten in Oss. Een derde mannetje ejaculeerde al toen hij 2.7 jaar oud was, 8 maanden voor zijn testikel indaling. Hoe dit precies werd vastgesteld vermeldden Trollope & Blurton Jones niet.

Bij een van de door Trollope & Blurton Jones geobserveerde mannetjes bleek het eerst geobserveerde ejaculaat op een leeftijd van 3.2 jaar (7 maanden na testikel indaling) spermatozoën te bevatten, want deze ejaculatie leidde tot een zwangerschap. Op grond van testikelbiopsie stelden van Wageningen & Simpson (1954) vast dat rhesusapen vanaf een leeftijd van 3.5 à 4.0 jaar (een halfjaar na het begin van de testikelgroei) een volledige spermatogenese hadden. Bij Japanse makaken begint de produktie van spermatozoën in de periode van maximale testikelgroei, op een leeftijd van 4.5 jaar (Nigi e.a. 1980). Java apen produceren op een leeftijd van gemiddeld 3.9 jaar spermatozoën, en kunnen vanaf 4.2 jaar vrouwtjes bevruchten. Hun testikelgroei begint rond de 3e verjaardag (Spiegel 1950). Uit deze gegevens (zie ook tabel 5-3) blijkt dat makaken 0.5 tot 1.0 jaar na het begin van de testikelgroei een complete spermatogenese hebben en fertiel zijn. Het lijkt daarom waarschijnlijk dat spermatozoën bij de beermakaken in Oss tegelijk met of kort na de eerst geobserveerde ejaculatie geproduceerd werden, en dat de mannetjes rond hun 4e verjaardag fertiel waren.

Samenhang tussen testikel indaling, testikelgroei, testosteron en lichaamsgewicht

Het eerste puberteitsverschijnsel dat bij de mannetjes in de huidige studie werd waargenomen was een lichte verhoging van de gewichtstoename. Drie maanden daarop volgde de testikel indaling, en daarna volgden tegelijkertijd een sterke groei van de testikels en toename van het lichaamsgewicht en stijgingen van de testosteronspiegels.

Het leek alsof er een drempelgewicht van 5 kg bereikt moest worden alvorens de testikels indaalden. Dit idee wordt bevestigd door de data van Engle (1932) en Mori (1979). Bovendien bestond de trend dat bij relatief zware mannetjes de testikels relatief vroeg indaalden (correlatie tussen lichaamsgewicht rond de 3e verjaardag en indalingsleeftijd: $r = -0.500$, $n = 9$, $p = 0.06$; tabel 5-2).

Testosteron wordt door de testikels geproduceerd, wat de samenhang

tussen testikelgroei en testosteron stijging kan verklaren. Bij pre-puberaal gecastreerde mannetjes blijven de testosteronspiegels laag (Goy e.a. 1982; Loy e.a. 1984). Onvolgroeide testikels bleken al wel in staat grote hoeveelheden testosteron (vergelijkbaar met die van volwassen mannetjes) te produceren.

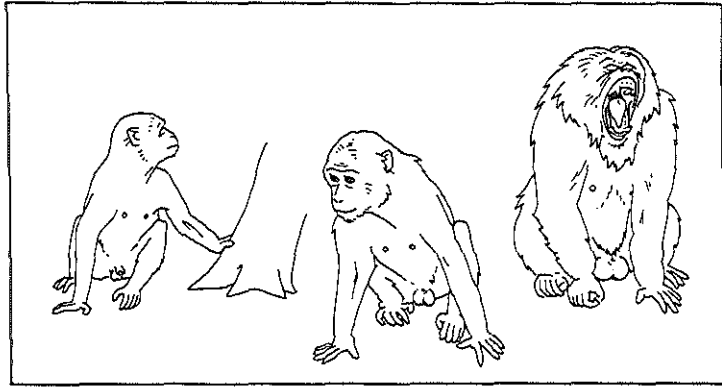
Testosteron is op zijn beurt verantwoordelijk voor het optreden van de puberale groeispuurt. Bij pre-puberaal gecastreerde mannetjes treedt deze spurt niet op (van der Werff ten Bosch 1977). De verhoogde groeisnelheid vlak voor en direct na de testikel indaling, toen de gemeten testosteronspiegels nog laag waren, is mogelijk een gevolg van de al eerder optredende nachtelijke testosteronpieken, die in de huidige studie niet konden worden vastgesteld.

De werking van testosteron tijdens de puberteit bij jongens is overigens tweeledig: testosteron bewerkstelligt enerzijds een versnelling van de skeletgroei, maar anderzijds ook de verbening van het skelet, waardoor na enige tijd verdere lengtegroei onmogelijk is, en jongens dus zijn 'uitgegroeid' (van der Werff ten Bosch 1977). Eerder in dit hoofdstuk werd al opgemerkt dat bij makaken de gewichtstoename nog wel kan doorgaan na het stoppen van de lengtegroei.

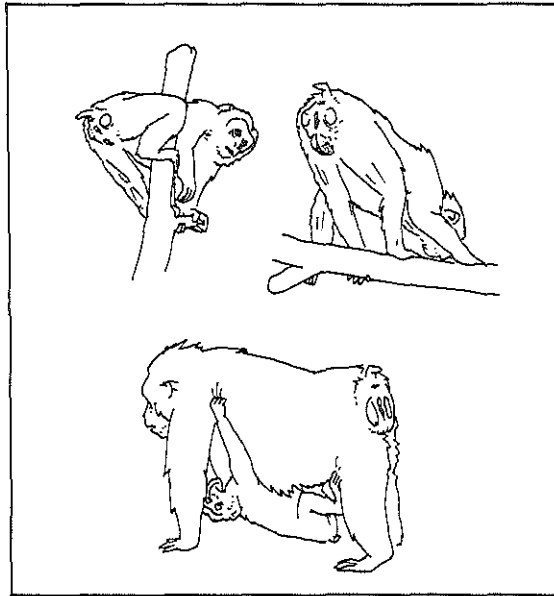
Er leek een verband te bestaan tussen lichaamsgewicht en testikelvolume: in de individuele grafieken (fig. 5-3, met name M22 en M26) is te zien dat tijdens de periodes van geringe gewichtstoename of van gewichtsafname ook het testikelvolume minder sterk toenam. De testosteronspiegels lagen in die periodes echter niet systematisch hoger of lager dan op andere momenten, en tijdens periodes met relatief hoge testosteronspiegels lag de gewichtstoename en de testikelgroei niet hoger dan anders. Dit geeft aan dat voor het instandhouden van de toename in lichaamsgewicht een bepaald minimum aan testosteron vereist is, en dat hogere testosteronspiegels geen verdere stijgingen van de gewichtstoename tot gevolg hebben. Onbekende factoren (mogelijk ziektes) leiden tot tijdelijke dalingen in de gewichts- en testikel-groeisnelheid, ook als de testosteronspiegels hoog zijn.

Bij andere makakensoorten en chimpansees werd eveneens vastgesteld dat maximale testikelgroei, gewichtstoename en testosteron stijgingen ongeveer tegelijkertijd plaatsvonden (van Wagenen & Simpson 1954; van Wagenen & Catchpole 1956; Watts 1975; Nigi e.a. 1980; Steiner & Bremner 1981; Goy e.a. 1982; Kraemer e.a. 1982; Matsubayashi & Mochizuki 1982; zie tabel 5-3). In geen van deze studies werden echter gedetailleerde individuele curven gepresenteerd, zodat de precieze samenhang in de tijd tussen de genoemde verschijnselen niet kon worden vastgesteld. Bij de mens vonden Lee e.a. (1974) dat de gewichts- en lengte-groeispuurt pas hun maximale hoogte bereikten nadat de testosteronspiegels (na een stijging gedurende 2 jaar) volwassen waarden bereikt hadden. Daarentegen vonden Knorr e.a. (1974) bij 2 jongens al een groeispuurt direct na het begin van de testosteron stijging, en na die groeispuurt namen de testosteronspiegels nog verder toe. Deze laatste observatie is vergelijkbaar met de vondsten uit Oss.

Hierboven bleek al dat er weinig literatuur-gegevens voorhanden zijn



Ontwikkelingsstadia mannetjes. V.l.n.r.: 2-jarig (testikels nog niet ingedaald), 3-jarig (testikels ingedaald maar nog niet volgroeid), 5-jarig (volgroeide testikels, dikke vacht, grote hoektanden).



Ontwikkelingsstadia vrouwtjes. Linksboven: 2-jarig (perineale zwellingen nog niet aanwezig, wel huid-rimpeltjes); rechtsboven: 3-jarig (perineale zwellingen volgroeid); onder: 10-jarig (gehele perineum enigszins verdikt, zwellingen niet meer goed zichtbaar).

betreffende de relatie in de tijd tussen de testikel indaling en andere puberteitsverschijnselen. Goy e.a. (1982) vonden bij de rhesusaap de testikel indaling op een gemiddelde leeftijd van 3.7 jaar, pas na het begin van testosteron stijgingen overdag (3.3 jaar) en 's nachts (2.8 jaar) en na het begin van de gewichts-groei (3.0 jaar). Bij rhesusapen lijkt de testikel indaling dus niet, zoals bij beermakaken, een van de eerste puberteitsverschijnselen te zijn. Bij Java apen kan de testikel indaling al op 2.3-jarige leeftijd plaatsvinden, terwijl het begin van de testikelgroei, testosteron stijging en gewichts-groei pas rond de 3e verjaardag ligt (Steiner & Bremner 1981). Java apen lijken in dit opzicht meer op beermakaken dan op rhesusapen. Abbott & Hearn (1978) beschreven voor de marmoset testikel indalingen op leeftijden van 50 tot 70 dagen, terwijl testikelgroei en testosteron produktie pas rond de leeftijd van 250 dagen begon. Bij marmosets kan de testikel indaling dus niet als een puberteitsverschijnsel worden beschouwd, omdat er gedurende een lange periode daarna geen opvallende fysiologische veranderingen optreden. Hetzelfde geldt voor de mens, bij wie de testikels gewoonlijk al voor de geboorte indalen in het scrotum.

5.5 Fysiologische ontwikkeling van vrouwtjes

Perineale zwellingen

Vrouwelijke beermakaken hebben kleine perineale zwellingen: twee bolvormige verdikkingen van de huid ventraal van de vagina, 2 - 4 cm lang en circa 1 cm dik (Trollope & Blurton Jones 1975). Bij de geboorte zijn deze zwellingen nog niet aanwezig.

De perineale zwellingen werden helaas slechts gedurende korte tijd bestudeerd (hoofdstuk 3). In die periode kon bij geen van de bestudeerde vrouwtjes het verschijnen van de zwellingen worden vastgesteld. Wel bleek dat de meeste vrouwtjes die ouder dan 3.0 jaar waren volledig ontwikkelde zwellingen hadden, terwijl vrouwtjes die jonger dan 2.5 jaar waren slechts enkele rimpelige huidplooitjes vertoonden op de plaats waar later de zwellingen zouden optreden. Dit zou erop kunnen duiden dat de zwellingen gewoonlijk op een leeftijd van 2.5 à 3.0 jaar verschijnen. Twee jonge vrouwtjes (V32 en V33) hadden op de leeftijd van 3.1 jaar nog geen perineale zwellingen. In vergelijking met de andere vrouwtjes hadden zij een laag lichaamsgewicht en een late eerste ovulatie (tabel 5-4).

Bij multipare vrouwtjes is het gehele perineum enigszins verdikt en zijn de zwellingen bij de vagina niet meer goed te onderscheiden.

Overigens zijn de hierboven beschreven zwellingen niet te vergelijken met de grote zwellingen van chimpansees, laponders en bavianen. Bij die soorten zwelt het gehele perineum op, en vertonen de zwellingen een cyclisch patroon: ze ontstaan onder invloed van oestrogenen in het folliculaire deel van de ovariumcyclus, bereiken hun maximale grootte rond het ovulatie moment, en verdwijnen daarna snel (hoofdstuk 2). Bij de beer-

Tabel 5-4. Puberteitsverschijnselen vrouwtjes; Leeftijden in jaren; kg = lichaamsgewicht in kg (rond 3e verjaardag en rond moment van eerste ovulatie); x = terug gerekend vanaf eerste bevalling; † = eerste jong voldragen en dood-geboren; (††) = gemiddelde zonder †. Individuen in dominantie volgorde (fig. 5-15).

♀ †	kg	PERINEALE ZWELLING leeftijd	EERSTE OVULATIE			EERSTE BEVALLING	
	3 jaar		datum	leeftijd	kg	datum	leeftijd
21	5.8					19. 7.83	6.55
18	6.1		<nov 79 x	<3.18	<6.1	12. 5.80	3.65†
24	4.5	<3.6	22. 6.81	3.79	6.0	13. 2.82	4.44
28	5.8	<3.2	<27. 9.81	<3.54	<7.1	19. 5.83	5.18
19	5.9		8. 4.80	3.54	7.0	2.10.80	4.02
25	4.2	<3.5	14. 9.81	3.84	5.9	8. 7.82	4.65
29	5.0	<3.0	17. 1.82	3.55	6.5	26. 9.83	5.24
31	5.8	<2.6	<17. 3.82	<3.41	<6.4		
17	3.8					12. 9.81	5.04
33	4.0	>3.1	13. 2.83	4.23	5.7		
32	3.2	>3.1		>4.48			
12	5.0					4. 6.79	4.42
34	4.9	>2.4	<okt 82 x	<3.33	<5.5	28. 3.83	3.81†
36	5.4	>2.3	12.12.82	3.42	6.1		
981	4.4					14. 2.80	4.87
\bar{x}	4.9			3.73	6.2	4.93	4.72
N	15			6	6	9 (††)	11

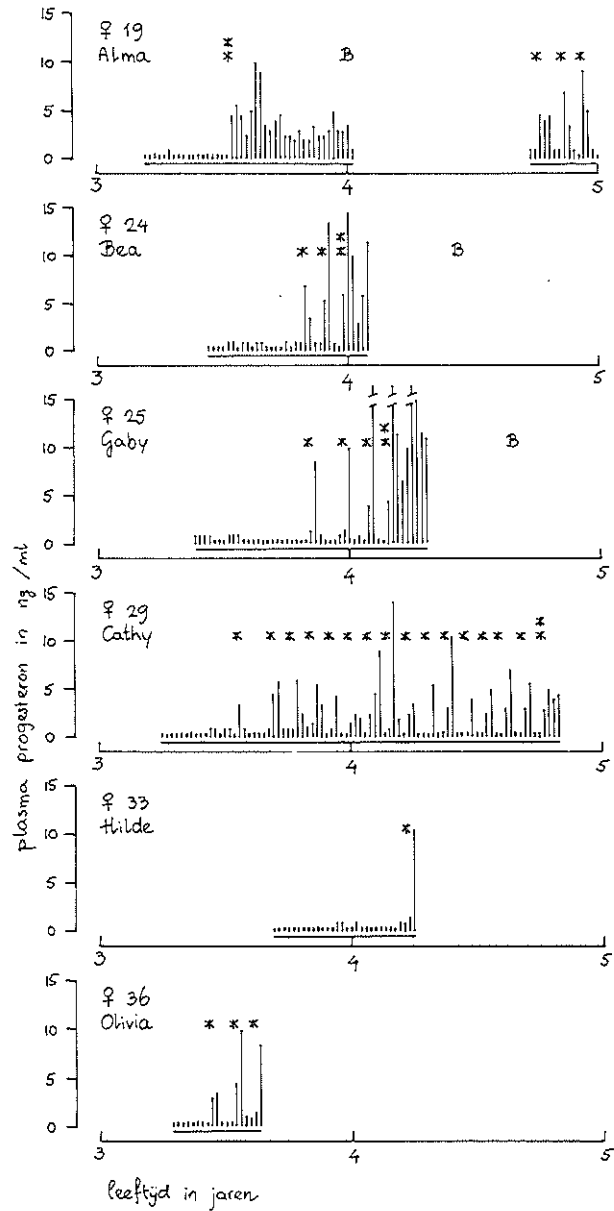
makaak kon zo'n cyclisch patroon niet worden ontdekt: de kleine zwellingen zijn, althans bij puberale en jong-volwassen vrouwtjes, voortdurend aanwezig.

Uit eerder onderzoek aan beermakaken (Trollope & Blurton Jones 1975) en andere makakensoorten bleek dat het verschijnen van perineale zwellingen ongeveer samenvalt met het moment van de menarche. Deze puberteitsverschijnselen treden bij de meeste makaken soorten op tussen de 2e en 3e verjaardag (tabel 5-5).

Eerste ovulatie

Op grond van de wekelijkse progesterongetallen kon bij 6 jonge vrouwtjes het moment van de eerste ovulatie worden geschat. Dit moment viel gemiddeld op een leeftijd van 3.73 jaar (bereik 3.42 - 4.23; tabel 5-4). Figuur 5-5 toont het verloop van de progesteronspiegels van deze vrouwtjes.

Naast deze 6 vrouwtjes waren er 2 vrouwtjes waarvan de eerste ovulatie niet kon worden vastgesteld, maar die al op zeer jeugdige leeftijd een jong kregen (V18 en V34; tabel 5-4). Uitgaande van een gemiddelde zwangerschapsduur van 176 dagen (hoofdstuk 6) kon berekend worden dat deze vrouwtjes in elk geval geovuleerd moeten hebben op een leeftijd van resp.



Figuur 5-5. Progesteronspiegels per week: individuele patronen van 6 vrouwtjes waarvan het moment van de eerste ovulatie bepaald kon worden. De horizontale lijnen geven aan in welke periodes er wekelijks bloed werd afgenomen.

3.18 en 3.33 jaar, dus vroeger dan de 6 eerstgenoemde vrouwtjes. Van V32 werd gedurende lange tijd wekelijks bloed afgenomen (tot mei 1983, V32 was toen 4.48 jaar oud), maar in die periode ovuleerde zij niet. De leeftijd waarop de eerste ovulatie optrad was dus zeer variabel: tenminste 3.18 - 4.48 jaar.

Tenslotte waren er 2 vrouwtjes (V28 en V31) die ovuleerden binnen enkele weken nadat zij waren opgenomen in het bloedafname programma. Het was daarom niet zeker of die eerst waargenomen ovulaties ook de eerste in hun leven waren. De ovulaties vielen in elk geval binnen de bovengenoemde leeftijdsgrenzen (tabel 5-4).

Het hier gerapporteerde gemiddelde is vergelijkbaar met eerdere vondsten

Tabel 5-5. Literatuur overzicht puberteitsverschijnselen vrouwelijke makaken. Zie ook tabel 5-3. PZ = perineale zwelling (al dan niet cyclisch); ME = menarche; EO = eerste ovulatie; EB = eerste bevalling; (a) = Hartman 1931, 1932; van Wageningen & Catchpole 1956; Foster 1977; Wilen e.a. 1977; Resko e.a. 1982; en enkele studies gerefereerd door Wilen & Naftolin 1976.

soort	studie	LO	N	PZ	ME	EO	N	EB
beermakaak	huidige studie	BG	6	±2.8		3.7	9	4.9
	Estrada & E 81	+W					5	4.9
	Harvey & R 83	BG					2	4.0
	Trollope & BJ 72,75	L	6	2.0	2.0		1	3.4
laponder	Bernstein 72	BG	9		3.0			
	Hadidian & B 79	BG	7	2.9			7	3.9
kuifmakaak	Hadidian & B 79	BG	4	4.0				
Berber aap	Burton & S 82	+W					35	5.0
	Paul & T 84	+W					62	4.8
Ind.kroonaap	Silk ea 81	BG					28	4.1
Java aap	Spiegel 50	L	9	2.8	2.8		7	4.7
	Dang 83	L	37		2.5		37	4.0
Formosa mak.	Peng ea 73	L	7	3.0	3.0			
rhesusaap	Drickamer 74a	+W					56	4.0
	Hadidian & B 79	BG	14	2.2				
	Wilson ea 84	BG	5		<2.5	3.5	68	4.0
	Wilen & N 76	L	7	1.8	1.9			
	Norman & S 81	L	5		2.6	3.6		
	vd Werff t B ea 83	L	6		2.8	3.5		
	diversen (a)	L	-		1.7-3.0			
Japanse mak.	Mori 79	-W					38	6.1
	Nigi 76	+W					32	5.0
	Takahata 80	+W	9	3.5			24	5.7
	Hanby ea 71	BG					6	4.0
	Nigi 75	L	3		3.0-3.5			

voor de rhesusaap (tabel 5-5). Gegevens over de eerste ovulatie bij andere makakensoorten zijn mij niet bekend.

Eerste conceptie en bevalling

Een vrouwtje (V19) werd bij haar eerste ovulatie direct zwanger. Bij de overige jonge vrouwtjes (wellicht met uitzondering van V18 en V34) ging er een aantal ovulatoire cycli zonder conceptie vooraf aan de eerste conceptie. Dit aantal was zeer variabel (0 tot circa 30). In hoofdstuk 6 worden deze gegevens in meer detail behandeld.

Dankzij de grote variatie in de leeftijd waarop vrouwtjes voor het eerst ovuleerden en in het aantal ovariumcycli voorafgaand aan de eerste ovulatie, was er een grote variatie in de leeftijd waarop vrouwtjes hun eerste jong kregen (\bar{X} = 4.72 jaar, bereik 3.65 - 6.55, n = 11; tabel 5-4). De 2 vroegste bevallingen in de kolonie betroffen beide voldragen dood-geboren jongen (tabel 3-1d). Wanneer deze 2 bevallingen niet werden meegerekend bedroeg de gemiddelde leeftijd bij de eerste bevalling 4.93 jaar. Eenzelfde gemiddelde werd gevonden door Estrada & Estrada (1981) in een eilandkolonie beermakaken. Trollope & Blurton Jones (1975) rapporteerden in het laboratorium een bevalling op de uitzonderlijk vroege leeftijd van 3.45 jaar.

Tabel 5-5 laat zien dat de leeftijden waarop makaken voor het eerst bevallen nogal verschillen van soort tot soort, en ook binnen dezelfde soort kunnen variëren. De data werden verkregen onder uiteenlopende omstandigheden en mogen daarom niet direct met elkaar vergeleken worden. Wanneer alleen de studies in buiten-gevangenschap worden beschouwd, blijken beermakaken hun eerste bevalling gemiddeld een jaar later te hebben dan Indiase kroonapen, laponders, rhesusapen en Japanse makaken. Dit verschil is te wijten aan het frequente optreden van ovulatoire cycli zonder conceptie bij beermakaken. Jonge rhesus vrouwtjes worden in de regel bij de eerste ovulatoire cyclus zwanger (Wilson e.a. 1984). Uit de gevonden verschillen in leeftijd bij de eerste bevalling mag daarom niet geconcludeerd worden dat beermakaken een tragere fysiologische ontwikkeling doormaken dan rhesusapen, maar wel dat er verschillen bestaan in vruchtbaarheid. Deze verschillen bestaan ook tussen volwassen vrouwelijke beermakaken en rhesusapen (hoofdstuk 6).

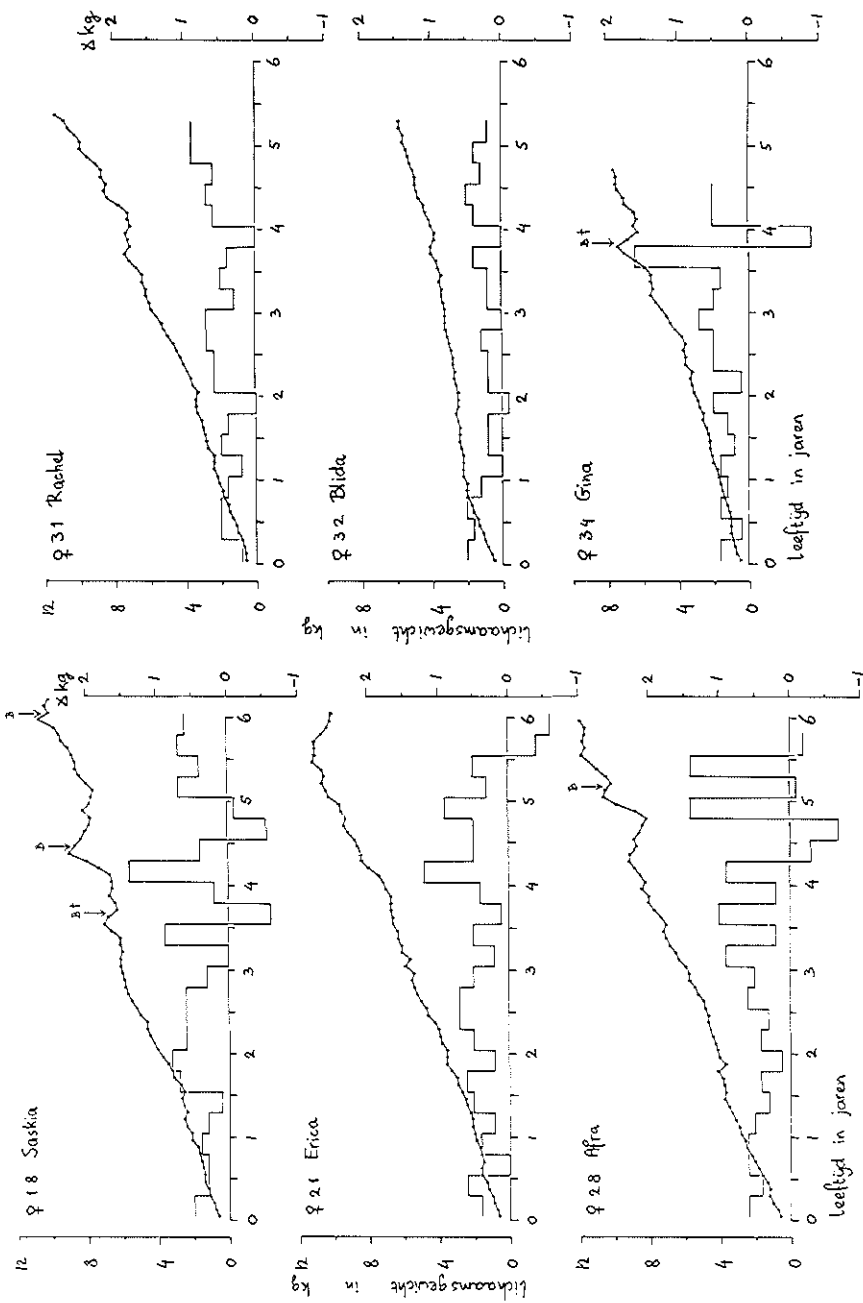
Lichaamsgewicht

De lichaamsgewichten en gewichtstoename zijn voor de 6 vrouwtjes waarvan de eerste ovulatie kon worden bepaald uitgezet tegen de tijd, met het eerste ovulatie tijdstip als referentiepunt (fig. 5-6). Voor 9 jonge vrouwtjes waarvan de eerste ovulatie niet kon worden vastgesteld is de geboorte als referentiepunt gebruikt (fig. 5-7). Figuur 5-8 geeft, ter vergelijking, de lichaamsgewichten van 17 vrouwtjes van minstens 8 jaar oud.

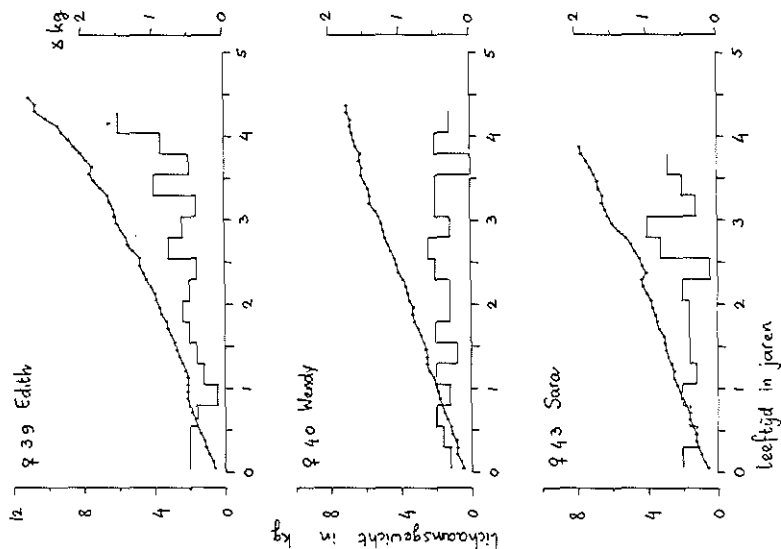
Van der Werff ten Bosch e.a. (1983) vonden bij vrouwelijke rhesusapen een puberale gewichts-groei-spurt in de periode tussen de menarche en de eerste ovulatie. In die studie duurde het interval tussen menarche en eer-



Figuur 5-6. Individuele gewichtscurven (per maand) en gewichtstoenames (Δ kg per 3 maanden) van 6 jonge vrouwtjes waarvan het moment van de eerste ovulatie bekend was. B = bevalling.



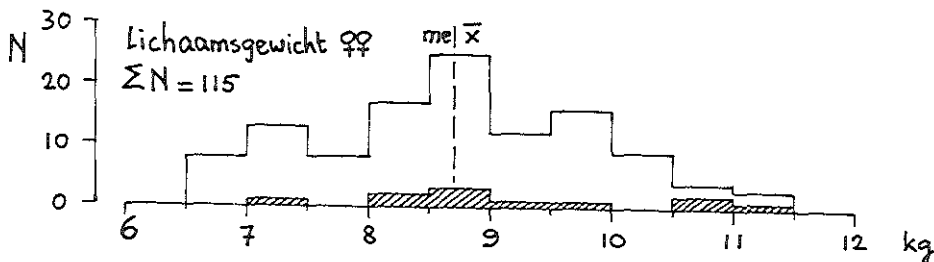
Figuur 5-7. Individuele gewichtscurven (per maand) en gewichtstoenames (Δ kg per 3 maanden) van 9 jonge vrouwtjes waarvan het moment van de eerste ovulatie niet bekend was. B = bevalling; Zie ook volgende bladzijde.



Figuur 5-7, vervolg.

ste ovulatie gemiddeld 9 maanden. Om na te gaan of vrouwelijke beermakaken ook een puberale groeispurt doormaken, werd de gewichtstoename in de 9 maanden voorafgaand aan de eerste ovulatie vergeleken met die in de periode van 18 maanden tot 9 maanden voor de eerste ovulatie. Het verschil (resp. $\bar{X} = 1.47$ en $\bar{X} = 1.15$ kg/9 maanden) was niet statistisch significant ($T = 5$, $n = 6$, ns). Figuur 5-6 laat zien dat er bij V25 en V29 inderdaad een relatief sterke gewichtstoename optrad vlak voor de eerste ovulatie, maar bij V33 was de toename in die periode juist relatief klein, terwijl bij V19, V24 en V36 de verschillen gering waren.

Bij vrouwtjes waarvan het tijdstip van de eerste ovulatie niet bekend



Figuur 5-8. Verdeling van de lichaams gewichten van 17 volwassen vrouwtjes, elk minstens 8 jaar oud; 7 halfjaarlijkse metingen per individu (1.1.80 - 1.1.83; van 2 vrouwtjes slechts 5 metingen). Gearceerd = minstens 3 maanden zwanger; \bar{x} = gemiddelde; me = mediaan.

was werd gekeken of zich tussen de 2e en 4e verjaardag een periode van circa 9 maanden met relatief hoge gewichtstoename voordeed. Bij 6 van de 9 vrouwtjes (V21, V28, V31, V34, V39 en V43) was dit inderdaad het geval (fig. 5-7), maar het was niet zeker of deze spurtperiodes tussen de menarche en de eerste ovulatie plaatsvonden.

Uit het bovenstaande blijkt dat de puberale gewichts-groeisput bij vrouwelijke beermakaken geen algemeen optredend verschijnsel was. Bij rhesusapen werd een puberale gewichts-groeisput gevonden die rond de menarche begon en maximale waarden bereikte tussen de menarche en de eerste ovulatie (Wilén & Naftolin 1976; van der Werff ten Bosch e.a. 1983; Wilson e.a. 1984) of rond de leeftijd van 2.5 jaar (van Wageningen & Catchpole 1956). Alleen Wilén & Naftolin presenteerden individuele curven; daaruit bleek dat de gewichtstoename in de maanden na de menarche bij 2 van de 7 vrouwtjes niet duidelijk verschilde van die in de maanden voor de menarche, zodat er niet bij alle individuen van een groeisput gesproken mocht worden.

Na de eerste ovulatie, of na het 4e levensjaar, vertoonden de gewichtscurven een verdere stijging (fig. 5-6 en 5-7). De gewichtstoename was moeilijk te vergelijken met die op jongere leeftijd doordat er plotselinge pieken en dalen optraden als gevolg van zwangerschappen en bevallingen. Bij V29 en V36, die niet kort na de eerste ovulatie zwanger werden, was de gewichtstoename na de eerste ovulatie minder sterk dan ervoor, wat aangaf dat de puberale groeisput beëindigd was. Toch bleven de gewichten nog jarenlang geleidelijk toenemen. Zo'n geleidelijke stijging, regelmatig onderbroken door zwangerschappen en bevallingen, werd ook bij rhesusapen beschreven (van Wageningen & Catchpole 1956).

V18, V19 en V21 waren op het eind van de studie ongeveer 7.5 jaar oud en hadden toen lichaamsgewichten van 10 à 11 kg, wat hoog was in vergelijking met de volwassen vrouwtjes in figuur 5-8. Daarom is het waarschijnlijk dat ze niet veel zwaarder zouden worden. V28 woog op het eind van de studie, toen ze 6 jaar oud was, zelfs bijna 12 kg, en was daarmee het zwaarste niet-zwangere vrouwtje in de kolonie.

De gewichtsonwikkeling van V32 Blida (fig. 5-7) was uitzonderlijk: na haar 1e verjaardag groeide zij, in vergelijking met andere jonge vrouwtjes, bijzonder langzaam. Rond haar 4e verjaardag woog Blida ongeveer 4 kg, terwijl alle andere vrouwtjes op die leeftijd 6 tot 9 kg wogen. Voor de trage gewichtsonwikkeling van Blida heb ik geen verklaring. Blida's zusje V44, en V31 en V33 die ongeveer even oud waren als Blida, hadden normale gewichtscurven.

Samenhang tussen perineale zwellingen, eerste ovulatie en lichaamsgewicht
Frisch & Revelle stelden in 1970 de "critical body weight" hypothese op, die zegt dat meisjes een bepaald lichaamsgewicht bereikt moeten hebben voordat ze in de puberteit komen, dat wil zeggen, voordat de menarche plaatsvindt.

Over het puberteitsbegin kon op grond van de huidige studie weinig

gezegd worden. De menarche kon niet worden vastgesteld omdat er maar eens per week menstruatie controles werden uitgevoerd, en de daarbij gevonden bloedingen mogelijk het gevolg waren van copulatie activiteit. De gegevens over het verschijnen van perineale zwellingen (die waarschijnlijk ongeveer samenvallen met de menarche) waren zeer mager. Het was echter opmerkelijk dat 2 vrouwtjes met een laat zwellingsbegin het laagste lichaamsgewicht hadden van de vrouwtjes die rond hun 3e verjaardag werden gewogen (V32 en V33; tabel 5-3).

Bovendien bestond er een verband tussen het lichaamsgewicht op de 3e verjaardag en de leeftijd waarop de eerste ovulatie plaatsvond ($r = -0.867$, $n = 6$, $p < 0.02$; tabel 5-4): relatief zware vrouwtjes begonnen eerder te ovuleren dan lichtere vrouwtjes. Dit verband werd nog versterkt door de gegevens van V18, die op haar 3e verjaardag een relatief hoog lichaamsgewicht had en op zeer jonge leeftijd ovuleerde, en van V32 waarvoor precies het omgekeerde gold (tabel 5-4). Deze vondst vormt geen direct bewijs voor de critical body weight hypothese, die immers over het puberteitsbegin handelt, maar lijkt er indirect wel mee overeen te stemmen.

De theorie van Frisch & Revelle werd ondersteund door onderzoek aan Japanse makaken (Mori 1979; Wolfe 1979), doodshoofdaapjes (Coe e.a. 1981) en chimpansees (Coe e.a. 1979; Tutin 1980). In verschillende studies aan rhesusapen werden sterk uiteenlopende menarche-leeftijden gevonden (tabel 5-5), maar het lichaamsgewicht rond het moment van de menarche was voor al die studies opmerkelijk constant: het gemiddelde lag altijd tussen 3.3 en 3.6 kg. Echter, de vondsten van Wilen & Naftolin (1976; rhesusapen) en Silk e.a. (1981; Indiase kroonapen) ondersteunden de critical body weight hypothese niet.

Het interval tussen de menarche en de eerste ovulatie bedraagt bij rhesusapen ongeveer een jaar (tabel 5-5). Voor beermakaken zou hetzelfde gelden wanneer wordt aangenomen dat de menarche inderdaad samenvalt met het verschijnen van de perineale zwellingen op een leeftijd van 2.5 tot 3.0 jaar. Dit interval werd door Hartman (1931) aangeduid als "the period of adolescent sterility": vrouwtjes menstrueren wel, maar de menstruatiecycli zijn nog anovulatoir en concepties zijn daarom uitgesloten. Spiegel (1950), Nigi (1975), Trollope & Blurton Jones (1975), Coe e.a. (1979), Tutin (1980) en Dang (1983) onderzochten niet of puberale vrouwtjes ovuleerden, maar stelden wel vast dat deze vrouwtjes gedurende lange tijd na de menarche niet zwanger werden, alhoewel ze menstrueerden en met volwassen mannetjes copuleerden. De duur van het menarche - eerste conceptie interval bedroeg bij chimpansees in gevangenschap en bij makaken gemiddeld 1 jaar, en bij chimpansees in de natuur enkele jaren. Bij meisjes is de lengte van het menarche - eerste ovulatie interval zeer variabel, deze bedraagt gemiddeld een jaar of 5 (Döring 1969; Brown e.a. 1978; Metcalf e.a. 1983).

Hartman (1931) beschouwde de menarche als het begin van de puberteit of adolescentie periode bij vrouwelijke rhesusapen en meisjes. Echter, bij rhesusapen begint de gewichts-groeispuurt al enige maanden voor de menarche

(Wilén & Naftolin 1976; van der Werff ten Bosch e.a. 1983) en bij de mens en bij chimpansees vindt de menarche pas plaats nadat de groeispuurt zijn top is gepasseerd (Tanner 1962, Donovan & van der Werff ten Bosch 1965). Dus al voor de menarche kunnen er bij primaten puberteitsverschijnselen worden waargenomen en het is daarom niet juist om de menarche als het begin van de puberteit te beschouwen. Wel is bij makaken de menarche een van de eerste puberteitsverschijnselen.

Hormonale veranderingen gedurende de puberteit

In de huidige studie werden voor de vrouwtjes alleen progesteron bepalingen uitgevoerd, op grond waarvan de eerste ovulatie kon worden vastgesteld. Het is waarschijnlijk dat de eerste ovulatie bij beermakaken wordt voorafgegaan door een lange periode waarin regelmatig oestrogeenpieken optreden. Zulke pieken werden in de periode tussen de menarche en de eerste ovulatie vastgesteld bij rhesusapen (Resko e.a. 1982) en meisjes (Brown e.a. 1978).

5.6 Factoren die de fysiologische ontwikkeling kunnen beïnvloeden

Voedingsomstandigheden

Het ligt voor de hand dat er een verband bestaat tussen de lichaamslengte en de gewichtsonwikkeling enerzijds en de hoeveelheid en kwaliteit van het voedsel anderzijds. Tengevolge van ondervoeding vermindert de groeisnelheid en kan de puberale groeispuurt worden uitgesteld (Tanner 1962). Het is onwaarschijnlijk dat apen in de natuur voortdurend voldoende voedsel tot hun beschikking hebben, zoals in Oss wel het geval was. Daarom mag aangenomen worden dat beermakaken onder natuurlijke omstandigheden een minder snelle lichaamsgroei doormaken dan de hier beschreven individuen.

Waarschijnlijk hangt ook de seksuele ontwikkeling af van de voedings-situatie. Zowel bij mannetjes als bij vrouwtjes leek het optreden van de eerste puberteitsverschijnselen, ofte wel het begin van de seksuele rijping, afhankelijk te zijn van het bereiken van een kritisch lichaamsgewicht. In de natuur, onder sub-optimale voedingsomstandigheden, bereiken beermakaken hun drempelgewicht vermoedelijk op latere leeftijd dan hun soortgenoten in gevangenschap. De hier gepresenteerde leeftijden waarop de puberteitsverschijnselen optreden zouden daarom 'onnatuurlijk' laag kunnen liggen. Deze vermoedens zijn voorlopig niet hard te maken vanwege het ontbreken van gegevens over beermakaken onder natuurlijke omstandigheden.

Japanse makaken zijn wel onder uiteenlopende omstandigheden bestudeerd. Dieren die niet of slechts ten dele werden bijgevoederd vertoonden een minder snelle gewichtstoename en een tragere seksuele rijping dan hun soortgenoten in bijgevoederde groepen of in gevangenschap (tabel 5-3 en 5-5). Bij jongens en meisjes in Westeuropese landen is de leeftijd waarop de puberale groeispuurt optrad gedurende de afgelopen 100 jaar afgenomen (Tanner 1962), terwijl de leeftijd waarop de menarche optrad bij meisjes in

Europa en de Verenigde Staten van Amerika afnam van gemiddeld 16 à 17 jaar halverwege de vorige eeuw, tot 13 jaar jaar in de jaren 1960 - 1970 (Tanner 1962; 1973). Deze trends werden door Tanner in verband gebracht met de verbetering in de voedingsomstandigheden gedurende de afgelopen decennia.

Sociale omstandigheden

Rose e.a. (1978) vergeleken 3 groepen rhesusapen in buiten-gevangenschap met elkaar: groepen met resp. 2, 7 en 12 volwassen mannetjes en een aantal vrouwtjes en jonge dieren. In de groep met 2 volwassen mannetjes hadden de mannetjes van 3.5 jaar oud hoge testosteronspiegels, wat aangaf dat ze in de puberteit waren. In de groep met 12 volwassen mannetjes waren er bij de 3.5-jarigen geen testosteron stijgingen, en in de middelste groep was er een tussen-patroon. De aanwezigheid van (een groot aantal) volwassen mannetjes leek dus de fysiologische ontwikkeling van de jonge mannetjes te remmen. Iets dergelijks werd door Vandenberg (1980) beschreven voor jonge mannelijke muizen die in aanwezigheid van volwassen mannetjes (of de urine van die mannetjes) een vertraagd puberteitsbegin hadden.

Of de mogelijke remming van de puberteit bij rhesusapen, net als bij muizen, via pheromonen in de urine plaatsvindt is nog de vraag. Het zou ook een kwestie van voedselcompetitie kunnen zijn: in het gezelschap van veel volwassen mannetjes hebben jonge mannetjes niet de kans om zoveel te eten als ze zouden willen.

Overigens staat het allerminst vast dat de gesuggereerde puberteitsremmende invloed uitgaande van volwassen mannetjes bij alle makaken voorkomt. Als zo'n invloed ook in Oss zou bestaan zouden de mannetjes in de loop der jaren op steeds hogere leeftijd in de puberteit hebben moeten komen, aangezien het aantal volwassen mannetjes in de groep geleidelijk toenam. Daarvan bleek echter geen sprake te zijn: de correlatie tussen geboorte volgorde en leeftijd waarop de testikels indaalden was zelfs negatief ($r = -.0222$, $n = 9$, ns; tabel 5-2).

Drickamer (1974a) suggereerde dat de nabijheid van volwassen mannetjes op vrouwtjes juist een puberteits-ervroegend effect zou kunnen hebben. In een eilandkolonie rhesusapen bleken de dochters van ranglage moeders relatief laat hun eerste jong te krijgen, wat volgens Drickamer wellicht zou kunnen komen doordat zij weinig "attention" ontvingen van de volwassen mannetjes in de groep. Bij muizen werd inderdaad aangetoond dat de aanwezigheid van volwassen mannetjes (of de urine van die mannetjes) het optreden van puberteitsverschijnselen bij vrouwtjes bespoedigde (Vandenberg 1980).

Op grond van het bovenstaande zou verwacht worden dat individueel gehuisveste vrouwtjes later in de puberteit komen dan vrouwtjes die deel uitmaken van een volledige groep. Alleen voor de rhesusaap zijn voldoende gegevens voorhanden om die verwachting te toetsen. Bij rhesus vrouwtjes in het laboratorium begon de puberteit op zeer uiteenlopende leeftijden, die niet systematisch lager of hoger lagen dan bij rhesus vrouwtjes in groepen (tabel 5-5).

5.7 Geslachtsverschillen in de fysiologische ontwikkeling

Puberteitsbegin

Tot de eerste waargenomen puberteitsverschijnselen behoorden bij de mannetjes de testikel indaling ($\bar{X} = 3.33$ jaar) en bij de vrouwtjes de perineale zwellingen (2.5 - 3.0 jaar). De genoemde leeftijden wijzen erop dat de puberteit bij vrouwtjes vroeger begint dan bij mannetjes.

Trollope & Blurton Jones (1975) rapporteerden voor beermakaken in het laboratorium een gemiddelde menarche-leeftijd van 2.02 jaar (bereik 1.65 - 2.29, $n = 6$) en een gemiddelde leeftijd waarop de testikels indaalden van 3.0 jaar (bereik 2.67 - 3.21, $n = 4$). Dit verschil was statistisch significant ($U = 0$, $p < 0.01$). Een vergelijking van de gegevens in de literatuur over het begin van de testikelgroei (tabel 5-3) en de menarche (tabel 5-5) laat zien dat eenzelfde geslachtsverschil bij andere makakensoorten optreedt.

Het puberteitsbegin, vastgesteld aan de hand van het verschijnen van pubisbehaarung, ligt voor jongens rond de 12e verjaardag en voor meisjes een jaar vroeger (Tanner 1962).

Geslachtsrijpheid

De leeftijd waarop mannelijke beermakaken in staat zijn zich voort te planten kon in de huidige studie niet worden vastgesteld. Op grond van een vergelijking met de beschikbare literatuur lijkt het aannemelijk dat deze leeftijd circa 4.0 jaar bedraagt, wat maar weinig verschilt van de 3.73 jaar waarop vrouwtjes gemiddeld voor het eerst ovuleren.

Vier eerdere makakenstudies gaven zowel voor mannetjes als voor vrouwtjes gegevens over de geslachtsrijpheid. Trollope & Blurton Jones (1972) meldden een geval van een 3.25 jaar oude mannelijke beermakaka die een vrouwtje van 3.0 jaar oud bevruchtte. Maple e.a. (1973) rapporteerden 2 soortgelijke gevallen voor de rhesusaap. In beide paren was het mannetje 3.3 en het vrouwtje 3.1 jaar oud. Spiegel (1950) vond dat vrouwelijke Java apen voor het eerst concipieerden op een gemiddelde leeftijd van 4.3 jaar (bereik 3.25 - 5.3, $n = 9$) en mannetjes voor het eerst een vrouwtje bevruchtten toen ze gemiddeld 4.2 jaar oud waren (bereik 3.8 - 4.5, $n = 6$) ($U = 22.5$, $p = 0.60$). Tot dusver nog geen wezenlijke geslachtsverschillen. Echter, Hanby e.a. (1971) vonden dat vrouwelijke Japanse makaken op een leeftijd van 3.5 jaar zwanger werden, terwijl hun mannelijke groepsgenoten pas ejaculaat gingen produceren toen ze 4.5 jaar oud waren.

Puberale groeispurt

Om geslachtsverschillen in de puberale groeispurt te analyseren werden gewichtgegevens tot aan de leeftijd van 4.5 jaar gebruikt van de individuen in figuren 5-3, 5-6 en 5-7. Voor elk dier werd het kwartaal opgezocht waarin de gewichtstoename het sterkst was, en het midden van dat kwartaal werd als het tijdstip van maximale groeiselheid aangehouden. Zwangere vrouwtjes werden niet meegerekend. De gegevens van V32 Blida

werden geheel buiten beschouwing gelaten.

Mannetjes groeiden het sterkst op een gemiddelde leeftijd van 3.94 jaar (bereik 3.70 - 4.29, n = 6). De maximale gewichtstoename bedroeg gemiddeld 1.28 kg/3 maanden (bereik 0.8 - 1.6, n = 6). Voor vrouwtjes waren deze getallen resp. 3.01 jaar (bereik 1.87 - 3.67, n = 14) en 0.74 kg/3 maanden (bereik 0.5 - 1.0, n = 14). Beide verschillen waren statistisch significant (resp. $U = 0$, $p < 0.001$ en $U = 4$, $p < 0.002$). Mannetjes maakten hun puberale gewichts-groeispuurt bijna een jaar later door dan vrouwtjes, maar hadden een 1.5 tot 2 maal sterkere spurt dan vrouwtjes.

Dezelfde verschillen in de puberale groeispuurt (lichaamsgewicht of -lengte) werden vastgesteld bij rhesusapen (van Wageningen & Catchpole 1956), chimpansees en de mens (Tanner 1962).

Lichaamsgewicht

De gemiddelde lichaamsgewichtscurven voor mannelijke en voor vrouwelijke beermakaken liepen gedurende de eerste levensjaren vrijwel gelijk (tabel 5-6). De geboortegewichten verschilden niet wezenlijk, en beide geslachten hadden in het 1e levensjaar een wat sterkere gewichtstoename dan in het 2e levensjaar (tabel 5-1). Rond hun 3e verjaardag maakten vrouwtjes een groeispuurt door. De betrekkelijk geringe versnelling in de gewichtstoename resulteerde er echter niet in dat de vrouwtjes significant

Tabel 5-5. Lichaamsgewichten (in kg) op verschillende leeftijden (in jaren). A = geboren in de buitenkooi; B = geboren in de buitenkooi of geboren in de binnenkooi en voor de 2e verjaardag naar buiten; C = in Oss geboren; D = aangekocht: voor elk individu werd het gemiddelde berekend van 7 halfjaarlijkse metingen (1.1.80 - 1.1.83). In de categorie B is V32 (extreem laag gewicht) niet meegerekend.

LEEFTIJD	♂			♀			M-W U test	
	\bar{x}	bereik	N	\bar{x}	bereik	N	U	p
A 0.0	0.5	0.4- 0.6	20	0.5	0.4- 0.6	31	304	ns
1.0	2.3	2.1- 2.5	12	2.1	1.7- 2.5	22	64	<0.02
2.0	3.6	3.2- 4.0	9	3.5	2.8- 3.9	17	81	ns
3.0	5.2	4.0- 6.3	4	5.3	4.0- 6.2	10	20	ns
B 3.0	5.2	4.0- 6.3	12	5.3	4.0- 6.2	17	93	ns
3.5	6.1	5.2- 8.0	8	6.2	4.8- 7.8	15	56	ns
4.0	7.7	6.1-10.5	8	7.0	5.4- 9.7	11	32	ns
4.5	9.8	7.8-11.9	6	8.0	6.5-10.1	10	12	<0.06
5.0	10.5	7.9-13.1	5	8.7	6.6-10.1	8	9	ns
5.5	12.3	9.9-14.8	5	9.2	6.9-11.1	7	4	<0.03
6.0	13.4	10.0-16.4	4	9.8	7.4-11.8	6	3 $\frac{1}{2}$	<0.07
C 6.0	11.4	9.2-16.4	11	8.1	5.6-11.8	13	22	<0.01
D ≥ 10	11.1	9.7-12.8	9	8.7	6.9-10.4	16	12	<0.001

zwaarder werden dan de mannetjes, die (nog) geen groeispuurt doormaakten. Dankzij hun veel sterkere groeispuurt werden de mannetjes rond de leeftijd van 4.5 jaar significant zwaarder dan de vrouwtjes. Naarmate de dieren ouder werden werd het geslachtsverschil in lichaamsgewicht groter, en na de 10e verjaardag waren mannetjes gemiddeld een kwart zwaarder dan vrouwtjes (tabel 5-6).

Eenzelfde beeld als hierboven is beschreven (eerste levensjaren geen geslachtsverschil, na de 4e verjaardag mannetjes zwaarder dan vrouwtjes) werd ook gevonden bij rhesusapen (van Wagenen & Catchpole, 1956; Loy e.a. 1984) en Japanse makaken (Matsubayashi & Mochizuki 1982).

Bij veruit de meeste onderzochte primatensoorten zijn op volwassen leeftijd mannetjes gemiddeld langer en zwaarder dan vrouwtjes (Fedigan 1982). Bij sommige soorten zijn de verschillen extreem groot, zoals bij Indiase kroonapen, bavianen, orang-oetangs en gorilla's, waar mannetjes ongeveer 2 maal zoveel wegen als vrouwtjes. Bij andere soorten bedraagt het verschil maar zo'n 10%, b.v. bij rhesusapen, chimpansees en de mens. De beermaakak neemt in dit opzicht een midden-positie in. Zoals uit de huidige studie is gebleken, en uit eerder onderzoek aan rhesusapen, chimpansees en mensen, ontstaat het geslachtsverschil in de puberteit, wanneer mannetjes een sterkere groeispuurt doormaken dan vrouwtjes.

Overigens zijn er ook enkele primatensoorten waarbij mannetjes en vrouwtjes gemiddeld ongeveer hetzelfde gewicht hebben (b.v. de Nilgiri hoelman en de siamang) en soorten waarbij vrouwtjes zo'n 10% zwaarder zijn dan mannetjes (nachtaapjes en marmosets; Fedigan 1982). Bij de 2 laatstgenoemde soorten treedt er geen puberale groeispuurt op (Abbot & Hearn 1978; Dixon e.a. 1980).

5.8 Agressief gedrag en dominantie verhoudingen

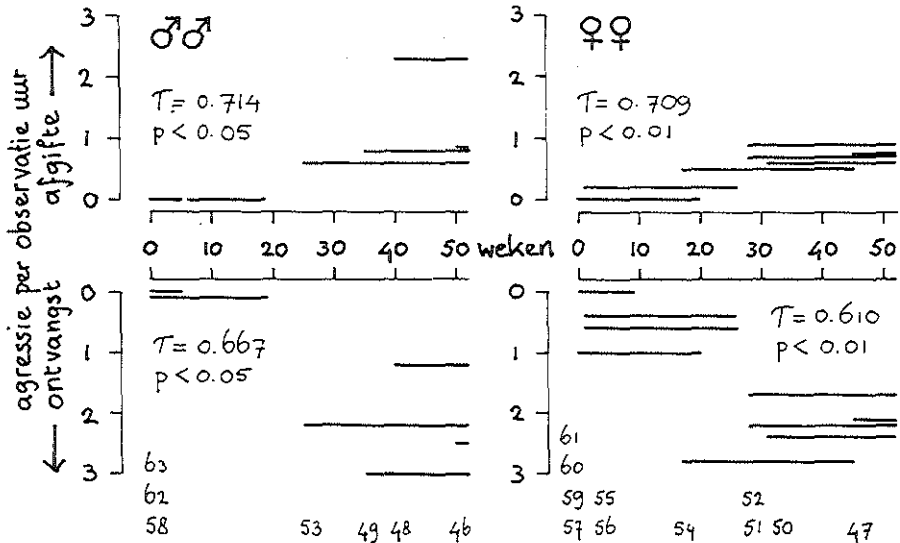
Eerste levensjaar

Kleintjes die slechts gedurende de eerste 4 levensmaanden werden geobserveerd vertoonden geen agressie en werden zelden aangevallen. Kleintjes die in een later deel van het 1e levensjaar werden geobserveerd hadden hogere agressie frequenties (fig. 5-9). Eenzelfde patroon werd gevonden door Berman (1980) bij vrijlevende rhesusapen.

Het was niet na te gaan vanaf welke leeftijd de agressie frequenties vergelijkbaar waren met die van pubers of volwassen dieren, aangezien deze laatsten met behulp van de all occurrences methode werden geobserveerd en de kleintjes met behulp van de focal animal methode. Met de focal animal methode is het vrijwel uitgesloten dat agonistische gedragingen over het hoofd worden gezien, waardoor de frequenties relatief hoog uitvallen.

Het was opmerkelijk dat bij alle kleintjes de agressie-ontvangst hoger lag dan de -afgifte, behalve voor M48, zoon van top-vrouw V291.

Over de dominantierang van de kleintjes kon geen uitspraak worden gedaan omdat er maar weinig agonistische interacties werden gezien, en omdat die



Figuur 5-9. Individuele agressie frequenties van kleintjes. De lijnen geven de agressie frequenties aan, en tevens gedurende welk deel van het eerste levensjaar een individu werd geobserveerd. Onderaan staan de identificatienummers, ter hoogte van het begin van de bijbehorende lijn; τ - Kendall's rangcorrelatie coëfficiënt tussen agressie frequentie en leeftijd. Gegevens verzameld door Els Broekhuizen.

interacties maar zelden tot winst 'zonder invloed van derden' leidden: vaak intervenueerde de moeder of een ander volwassen dier.

Gedurende de eerste 2 à 3 levensweken zaten de kleintjes onafgebroken bij hun moeder aan de borst. Wanneer ze daarna voor het eerst kleine stukjes begonnen rond te lopen, en daarbij in de buurt van een ander dier kwamen, dan liep die ander meestal weg. Er was dan sprake van een displacement, en het kleintje was dus dominant over het weglopende dier. Kleintjes konden zelfs volwassen dieren uit de top van de dominantie hiërarchie doen opstappen: er werd ooit gezien dat de 2 ranghoogste mannetjes, James en Herman, opzij gingen toen de 4 weken oude V51 Gemma hen naderde. Formeel gesproken had Gemma, op dat moment, de hoogste rang in de groep. Dergelijke gevallen werden echter niet in de dominantiematrix gescoord, omdat ze van tijdelijke aard waren en omdat de kleintjes niet in staat waren om zelfstandig in agonistische dyades volwassen ranghoge opponenten te verslaan.

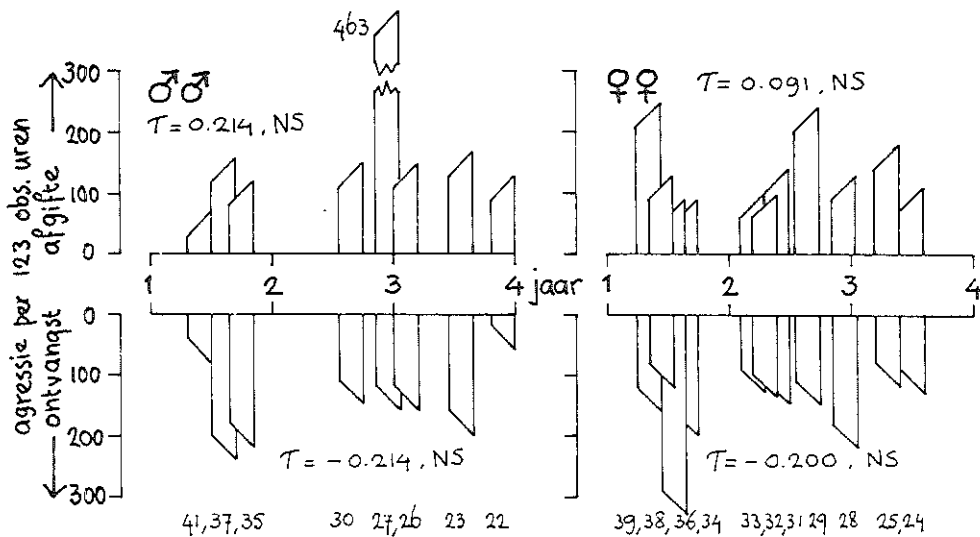
Agressie frequenties puber-mannetjes

De agressie frequenties van mannetjes van 1.5 tot 4.5 jaar oud correleerden

niet met de leeftijden. Correctie voor verschillen in dominantierang veranderde hier weinig aan (fig. 5-10). Dit gaf aan dat zich rond de puberteit geen wezenlijke veranderingen voordeden in de agressiviteit of de agressie-ontvangst van de mannetjes.

Ook bij rhesusapen (Rose e.a. 1978) en nachtaapjes (Dixson 1980) vertonen de agressie frequenties van puberale mannetjes geen systematische veranderingen. Kraemer e.a. (1982) stelden bij puberale chimpansee mannetjes wel stijgende agressie frequenties vast. Het betrof hier echter een studie waarin een klein aantal pre-puberale, puberale en volwassen dieren met elkaar werd vergeleken, en uit de gepresenteerde gegevens was niet duidelijk of de gevonden trends door alle individuen werden vertoond. Wel kon daaruit worden afgeleid dat geen van de mannetjes een in de studie-groep aanwezige moeder had. Daarom is het waarschijnlijk dat de jongste (fysiek zwakke) dieren de laagste dominantie posities hadden (Kawai 1958), en dat zou kunnen verklaren waarom juveniele en vroeg-puberale mannetjes minder agressie vertoonden dan laat-puberale en volwassen mannetjes.

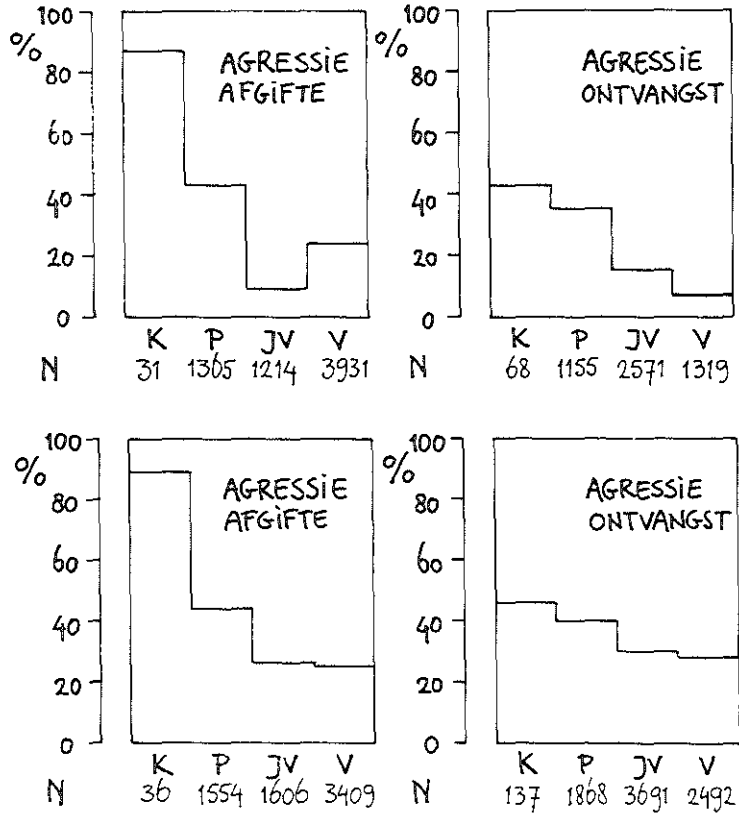
In geen van de bovengenoemde studies werd nagegaan of zich naarmate de dieren ouder werden veranderingen voordeden in de identiteit van de opponenten. Figuur 5-11 toont dat de beermakaken in Oss naarmate ze ouder werden steeds minder agressieve interacties met jonge opponenten hadden, en steeds meer met oudere opponenten. Jong-volwassen mannetjes vertoonden



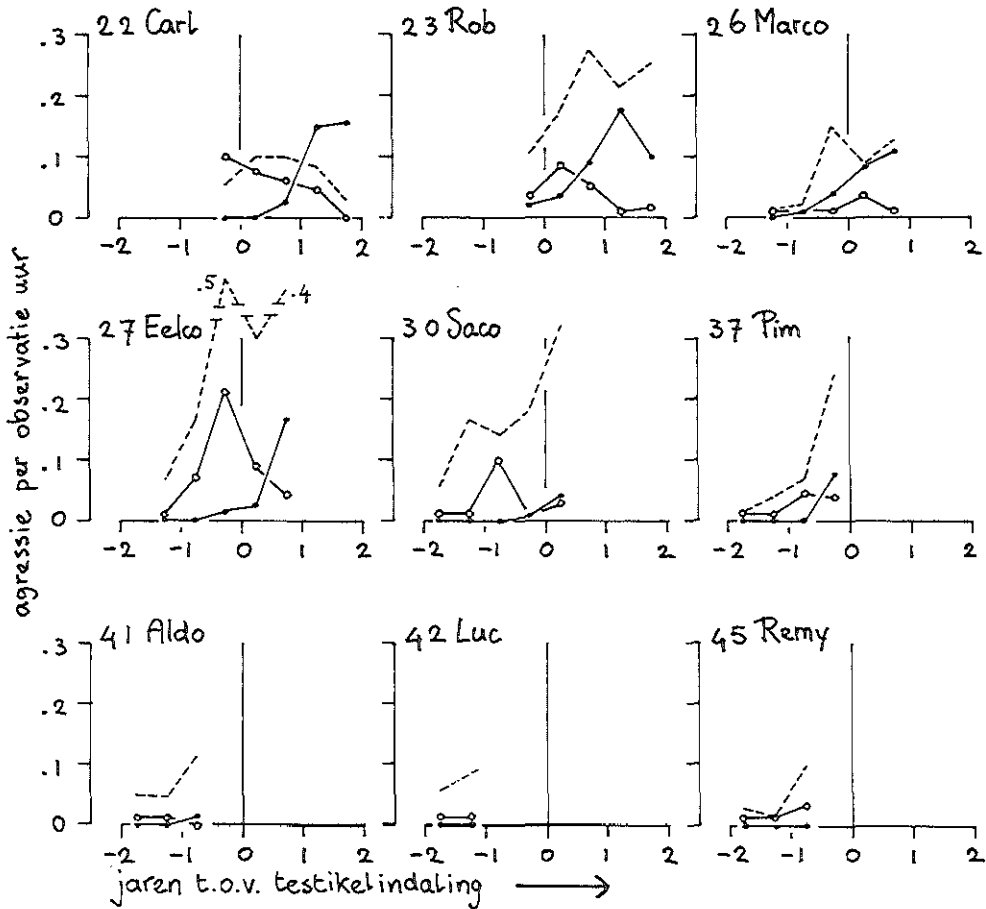
Figuur 5-10. Individuele agressie frequenties van peri-puberale dieren, uitgezet tegen de leeftijden op 1.3.81 (begin puber observaties). Zie ook fig. 5-9. Gegevens verzameld door Mariëtte Jansen.

opvallend weinig agressie tegen jonge dieren. Waarschijnlijk komt dit doordat de jong-volwassen mannetjes in rang onder de meeste moeders in de groep stonden (hoofdstuk 4).

Figuur 5-12 geeft de individuele agressie frequenties tussen puber-mannetjes en ranghoge volwassen mannetjes. Naarmate ze ouder werden, werden de pubers steeds vaker aangevallen door de top-mannetjes (rangnr. 1 t/m 4). Tijdens de officiële studieperiode werd slechts 2 maal gezien dat een puber een van die top-mannetjes aanviel, overigens zonder het conflict

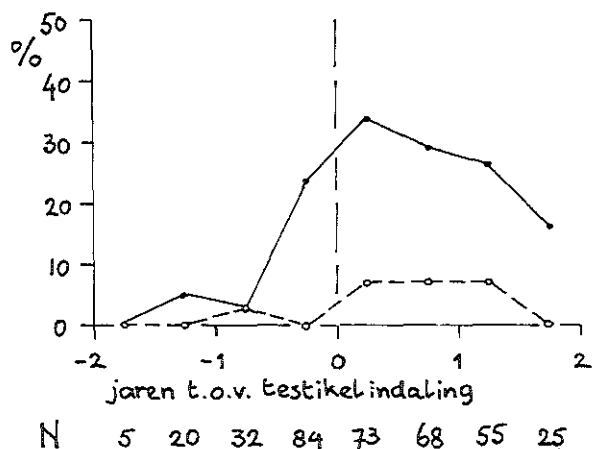


Figuur 5-11. Agressie-partner verdeling: percentage van de geobserveerde agressieve dyades waarin de opponent een jong dier was (M22 en jongeren). Boven: mannetjes; onder: vrouwtjes; K - kleintjes, < 1 jaar oud, gegevens verzameld door Els Broekhuizen; P - peri-puberale dieren, 1.5 - 4.5 jaar oud, gegevens verzameld door Mariëtte Jansen; JV - jong-volwassen, geboren tussen 1.1.72 en 1.3.77; V - volwassen, geboren voor 1.1.72; N - aantal geobserveerde agressieve dyades.



Figuur 5-12. Individuele agressie frequenties van puber-mannetjes per halfjaar; \bullet — \bullet = afgifte aan subtop-mannetjes (M253, 239, 403 en 378); \circ --- \circ = ontvangst van subtop-mannetjes; ---- = ontvangst van top-mannetjes (M300, 303, 410 en 416).

te winnen. De subtop-mannetjes (volwassen mannetjes met rangnr. 5 t/m 8) zijn als aparte categorie beschouwd omdat hun dominantie verhoudingen ten opzichte van de pubers gedurende de studie veranderden. Juveniele mannetjes (meer dan een halfjaar voor de testikel indaling) vielen zelden een subtop-mannetje aan. Rond de testikel indaling begon de agressie-afgifte aan subtop-mannetjes te stijgen, terwijl de agressie-ontvangst juist afnam: ten opzichte van de subtop veranderden de pubers van 'aangevallenen' in 'aanvallers'.



Figuur 5-13. Interventie percentage in agresieve dyades tussen een puber-mannetje en een subtop-mannetje. Gecombineerde data van de 7 oudste pubers (M22 - M41) per halfjaar; —●— = interventie tegen het subtop-mannetje; ○---○ = interventie tegen de puber; N = aantal geobserveerde agresieve dyades.

Interventies

In 25% van de 357 geobserveerde dyades tussen een peri-puberaal mannetje (1.5 - 5.5 jaar) en een subtop-mannetje werd er geïntervenieerd, dat wil zeggen dat een of meer andere dieren een van de opponenten aanviel(en). In de overige dyades waarbij een volwassen dier betrokken was werd slechts voor 15% geïntervenieerd (percentage gebaseerd op 729 willekeurig gekozen dyades: de agonistische dyades tijdens het eerste observatie uur van elke kalendermaand). Het verschil was statistisch significant ($\chi^2 = 16.87$, $df = 1$, $p < 0.001$).

In puber-subtop dyades werd relatief vaak geïntervenieerd ten gunste van de puber (24%) en zelden ten gunste van het subtop-mannetje (4%). Deze percentages bedragen samen meer dan de bovengenoemde 25% doordat in sommige dyades beide opponenten steun kregen. Interveniënten ten gunste van de puber waren, elk in ongeveer een kwart van de gevallen, de moeder van de puber, een andere puber, een subtop-mannetje of een top-mannetje. Niet-verwante volwassen vrouwtjes intervenueerden maar weinig (8% van de geïntervenieerde dyades), en ranglage volwassen mannetjes, jonge vrouwtjes en juvenielen helemaal niet. Interventies tegen de puber kwamen voor 60% voor rekening van M416, het 4e volwassen mannetje in de hiërarchie. Hij intervenueerde overigens ook vaak ten gunste van pubers.

Tot een halfjaar voor de testikel indaling ontvingen mannetjes maar weinig steun wanneer ze in een conflict met een subtop-mannetje verwickeld

waren. Rond en na de testikel indaling lagen de interventie percentages ten gunste van pubers beduidend hoger. De curve weergegeven in figuur 5-13 week significant af van een horizontale lijn ($\chi^2 = 19.75$, $df = 7$, $p < 0.01$). Dit kan verklaard worden door het verschil tussen de eerste 3 lage punten en de latere 5 hoge punten. Deze 5 laatste punten verschilden onderling niet significant van elkaar ($\chi^2 = 4.14$, $df = 4$, ns), wat aangaf dat vanaf een halfjaar voor tot 2 jaar na de testikel indaling het interventie percentage niet wezenlijk veranderde.

Concluderend kan gesteld worden dat mannetjes rond en na de testikel indaling vaker dan voorheen conflicten met subtop-mannetjes hadden, dat die conflicten steeds vaker door het puber-mannetje geïnitieerd werden, en dat er daarbij vaak door de moeder, door andere pubers of door ranghoge volwassen mannetjes steun werd verleend aan de betrokken puber. Dit alles had ingrijpende gevolgen voor de dominantie verhoudingen tussen pubers en subtop-mannetjes, zoals hieronder zal blijken.

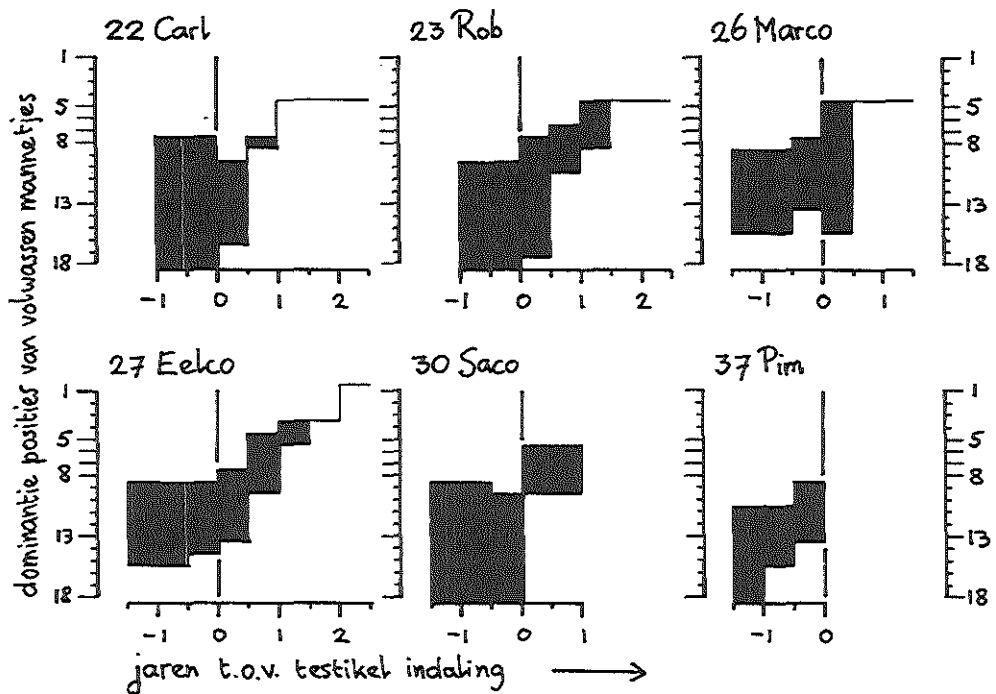
Dominantie verhoudingen tussen puberale en volwassen mannetjes

In figuur 5-14 zijn de dominantie posities van de 6 oudste puber-mannetjes ten opzichte van de 18 volwassen mannetjes weergegeven. In de periode voor de testikel indaling wonnen de pubers nooit en verloren zij wel conflicten met top- en subtop-mannetjes (behalve M22 en M26 die het ranglaagste subtop-mannetje weleens versloegen). Ten opzichte van de ranglage volwassen mannetjes (rangnrs. 9 t/m 18) was het beeld onduidelijk: van hen konden pubers voor de testikel indaling zowel winnen als verliezen. De pubers hadden daarom een rang 'ergens in de onderste helft van de hiërarchie'.

Na de testikel indaling begonnen de pubers conflicten met subtop-mannetjes te winnen. Vaak was die winst te danken aan de steun van andere dieren (zie boven), en zulke gevallen werden niet in figuur 5-14 verwerkt. Maar de pubers bleken nu ook zelfstandig subtop-mannetjes te kunnen verslaan, wat betekende dat zij in rang stegen naar posities 'ergens in de subtop'.

De dominantie posities van M22, M23 en M26 stabiliseerden zich 0.5 - 1.5 jaar na de testikel indaling: zij wonnen alleen nog maar en verloren niet meer van subtop en ranglagere volwassen mannetjes. Van de 4 top-mannetjes bleven ze verliezen, dus de pubers stonden nu in rang tussen de top en de subtop in. Tot aan het eind van de officiële studieperiode kwam hierin geen verandering meer. Nadien werden nog af en toe ad libitum observaties uitgevoerd waaruit geen aanwijzingen naar voren kwamen dat de dominantie posities van deze 3 mannetjes ten opzichte van de top en de subtop veranderd waren.

In figuur 5-14 is te zien dat M26 een relatief snelle en M23 een relatief langzame rangstijging doormaakte. Gedurende het jaar na de testikel indaling ontving M26 vrij veel steun tijdens conflicten met subtop-mannetjes (43%), terwijl het percentage van M23 (24%) beneden het gemiddelde lag (vgl. fig. 5-13). Dit geeft aan dat de mate waarin puber-



Figuur 5-14. Dominantierang van puber-mannetjes t.o.v. volwassen mannetjes per halfjaar. De zwarte vlakken of lijnen geven het 'dominantiebereik' van de pubers aan: zo stond M27, ruim 1 jaar voor zijn testikel indaling, in rang onder de volwassen mannetjes met rang 1 t/m 8 en boven nummer 16 t/m 18 terwijl hij van nummer 9 t/m 15 zowel kon winnen als verliezen; 3 jaar later stond M27 tussen nummer 3 en 4 en een halfjaar daarna boven alle volwassen mannetjes. Op de verticale assen zijn de subtop-mannetjes (rang 5 t/m 8) speciaal aangegeven. De figuur is gebaseerd op systematische en ad libitum observaties in de complete groep, van 1980 t/m 1982 en, alleen voor M27, 1983.

mannetjes tijdens conflicten gesteund worden van belang kan zijn voor de snelheid waarmee ze stijgen in de hiërarchie.

De jongere pubers M30 en M37 hadden op het eind van de studie nog geen duidelijke dominantie positie (zie fig. 5-14). De summierende gegevens die daarna verzameld werden wezen erop dat ook zij de subtop passeerden en in rang direct onder de top-mannetjes uitkwamen. De term 'subtop' kon toen eigenlijk niet meer gebruikt worden om de volwassen mannetjes aan te duiden die aanvankelijk de dominantie posities 5 t/m 8 innamen. Die posities waren nu overgenomen door pubers, en de oorspronkelijk subtop-mannetjes vormden nu het midden van de hiërarchie.

Rangstijgingen van pubers ten opzichte van volwassen mannetjes zijn ook bij makaken in het wild waargenomen (Koford 1963; Simonds 1965; Koyama 1967; 1970; Missakian 1972; van Noordwijk & van Schaik, in druk). Uit de gegevens van Bernstein (1969; 1980), Angst (1975) en Rostal & Eaton (1983) kan worden afgeleid dat dergelijke rangstijgingen eveneens in makakengroepen in buiten-gevangenschap optraden. Geen van de genoemde onderzoekers presenteerde echter gedetailleerde data over de rangontwikkeling van individuele mannetjes.

Eelco

Puber M27 Eelco had een buitengewone rangontwikkeling. Aanvankelijk was deze vergelijkbaar met die van de andere pubers: na zijn testikel indaling steeg Eelco uit boven de ranglage mannetjes en passeerde hij de subtop. Daarna volgde er echter niet zoals bij de andere mannetjes een rangstabilisatie: in de winter van 1982/83 (na de officiële studieperiode) passeerde Eelco het 4e volwassen mannetje in de hiërarchie, M416. Tijdens zijn conflicten met M416 ontving Eelco steun van M410, het 3e mannetje in de hiërarchie. In de zomer van 1983 bleek Eelco dominant te zijn over de (oorspronkelijke) nrs. 2 en 3 in de hiërarchie. Tijdens enkele van de conflicten van Eelco met deze 2 intervenieerde de alpha-man M300 James ten gunste van Eelco. Tenslotte werd, in september 1983, ook James door Eelco verslagen, waarmee Eelco de nieuwe alpha-man was geworden. In de conflicten tussen James en Eelco intervenieerde niemand, omdat geen enkele aap (behalve Eelco) het waagde om James aan te vallen.

Eelco bereikte de alpha-positie op een leeftijd van 5.5 jaar, 2 jaar na zijn testikel indaling (fig. 5-14). Dit was geen uitzonderlijk vroege leeftijd, want Bernstein (1980) beschreef een groep beermakaken in buiten-gevangenschap waarin een 5- of 6-jarig mannetje de alpha-positie overnam, en Koford (1963) en Drickamer & Vessey (1973) beschreven diverse groepen rhesusapen in het wild met 6- tot 8-jarige alpha-mannen.

Uit de vondst dat pubers in hun conflicten met subtop-mannetjes gesteund werden door andere subtop-mannetjes, en uiteindelijk alle subtop-mannetjes in rang passeerden, en uit het bovenstaande relaas komt naar voren dat ranghoge, volwassen mannetjes hun eigen 'ondergang' bewerkstelligden door de rangstijgingen van pubers te ondersteunen.

Samenhang tussen fysiologische ontwikkeling en agonistisch gedrag

Van de in figuur 5-10 weergegeven puber-mannetjes hadden de ouderen veel hogere testosteronspiegels dan de jongeren, maar er bestonden geen overeenkomstige verschillen in de agressie frequenties. Er was daarom geen reden om een verband te veronderstellen tussen testosteronspiegels en totale agressiviteit. Rose e.a. (1978) en Dixson (1980) kwamen tot dezelfde conclusie in hun studies aan puberale rhesusapen en nachtaapjes.

Agressief gedrag gericht tegen subtop-mannetjes kwam pas op gang rond de testikel indaling, en de stijging in de dominantie hiërarchie vond pas na de testikel indaling plaats. Deze veranderingen leken op het eerste

gezicht wel een effect van testosteron te weerspiegelen. Echter, in figuur 5-12 is te zien dat M37 (en andere mannetjes in mindere mate) al voor de testikel indaling, toen zijn testosteronspiegels nog laag waren (fig. 5-3), frequent subtop-mannetjes aanviel. M22 daarentegen vertoonde gedurende het jaar na zijn testikel indaling maar zelden agressie tegen de subtop, alhoewel zijn testosteronspiegels toen al duidelijk verhoogd waren (fig. 5-3). Bovendien blijkt uit de figuren 5-3 en 5-14 dat de testosteroncurven van M26 (snelle rangstijging) en M23 (langzame rangstijging) niet wezenlijk verschilden van elkaar of van de curven van andere pubers. De stijging in dominantierang leek dus niet direct in verband te staan met de hoogte van de testosteronspiegels. Dit bevestigt eerdere vondsten van Wilson & Vessey (1968): zij zagen dat vrijlevende rhesusapen die vlak na hun geboorte waren gecastreerd toch op 3- tot 5-jarige leeftijd in rang konden stijgen.

Mogelijk is testosteron indirect wel van invloed op de sociale positie van jonge mannetjes: de stijging in testosteronspiegels veroorzaakt de puberale groeispurt en daarmee een toename in fysieke kracht. De meest spectaculaire gewichtstoename (M27 Eelco: 2.3 kg in 2 maanden) ging onmiddellijk vooraf aan de meest spectaculaire rangstijging (overname alpha-positie). Bij Java apen en bavianen volgden rangstijgingen van jonge mannetjes eveneens op een periode van versnelde groei (van Noordwijk & van Schaik, in druk, en de door hen gerefereerde vondsten van R. Noë). In de eerder genoemde studies aan makaken stegen de mannetjes op 3 à 6-jarige leeftijd in rang; het is waarschijnlijk dat zij op die leeftijd een groeispurt doormaakten of juist achter de rug hadden. Overigens hoeft een gewichtstoename niet altijd te resulteren in een stijging in de dominantie hiërarchie (zie M15 in tabel 4-1).

Sociale factoren speelden in ieder geval een belangrijke rol bij rangstijgingen: puberale mannelijke beermakaken werden tijdens conflicten door anderen gesteund. Ook Wilson & Vessey (1968) en van Noordwijk & van Schaik (in druk) vonden aanwijzingen dat de aanwezigheid van familieleden of bekenden een gunstige invloed kon hebben op de rangontwikkeling van jonge mannetjes. Bij chimpansees spelen sociale relaties zelfs een allesbepalende rol: een mannetje kan de alpha-positie alleen dan bereiken en behouden wanneer hij met succes een coalitie weet te sluiten met een ander mannetje (de Waal 1982).

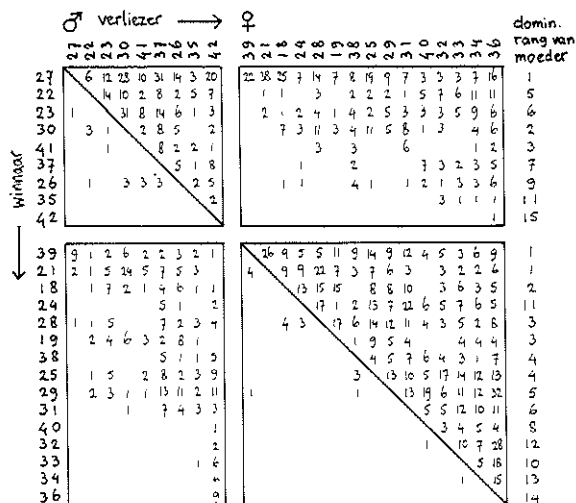
Dominantie verhoudingen tussen puber-mannetjes en volwassen vrouwtjes

De precieze dominantie verhoudingen ten opzichte van volwassen vrouwtjes waren voor de puberale mannetjes, net als voor de ranglage volwassen mannetjes (hoofdstuk 4), moeilijk aan te geven. Tot aan de testikel indaling wonnen mannetjes in elk geval nooit van hun moeder of van volwassen vrouwtjes met een hogere rang dan hun moeder, en verloren ze wel van die vrouwtjes. Van volwassen vrouwtjes met een lagere dominantierang dan hun moeder konden mannetjes tot aan hun testikel indaling zowel winnen als verliezen.

De 4 volwassen subtop-mannetjes waren dominant over vrijwel alle volwassen vrouwtjes in de groep (hoofdstuk 4). Het leek daarom logisch dat de pubers nadat ze de subtop in rang gepasseerd waren, ook dominant zouden zijn over al die vrouwtjes. Dit bleek echter niet het geval te zijn: in het jaar na hun testikel indaling bleven pubers verliezen van hun moeder en van ranghogere volwassen vrouwtjes. M22 en M23 konden ook in het 2e jaar na hun testikel indaling gevolgd worden en zij bleken toen wel in rang boven hun moeder uit te stijgen. Ze bleven echter verliezen van de allerhoogste vrouwtjes in de hiërarchie.

M27 Eelco moet hier wederom vermeld worden als een bijzonder individu. Vanaf het begin van de studie was er slechts 1 volwassen vrouwtje dominant over hem, nl. zijn moeder V291 (het ranghoogste vrouwtje in de groep). In 1982 werd V21 (dochter van V291 en zus van Eelco) het ranghoogste vrouwtje en zij was toen dominant over Eelco. Na de James-Eelco machtswisseling bleek Eelco dominant te zijn over zowel V291 als V21, en over alle andere dieren in de groep. Wanneer Eelco zijn moeder en zijn zus in rang passeerde kon niet worden vastgesteld.

Alhoewel de puberale mannetjes niet duidelijk dominant waren over de volwassen vrouwtjes midden en onder in de hiërarchie, vertoonden ze wel regelmatig agressie tegen die vrouwtjes. Hierin verschilden ze van 3- tot 4-jarige mannelijke Japanse makaken, die zelden of nooit volwassen vrouwtjes aanvielen (Enomoto 1981).



Figuur 5-15. Dominantiematrix van peri-puberale dieren: winst en verlies van puur dyadische agonistische interacties tijdens systematische en ad libitum observaties in de complete groep, 1980 t/m 1982.

Dominantie verhoudingen tussen puber-mannetjes onderling

De dominantie verhoudingen tussen puberale mannetjes onderling correleerden sterk met die van hun moeders ($\tau = 0.778$, $n = 9$, $p < 0.01$; zie fig. 5-15). Dit bevestigt de theorie van Kawamura (1958) over "matriarchal social ranks", die stelt dat de rang van een jong dier afhankelijk is van de rang van de moeder. Vele studies aan makaken en andere apensoorten, zowel in het wild als in gevangenschap, hebben aangetoond dat dit inderdaad een algemeen geldende regel is (o.a. Koyama 1967; Missakian 1972; Angst 1975; Eaton 1976; de Waal 1977; Walters 1980).

Agressie frequenties van puber-vrouwtjes

De agressie frequenties van vrouwtjes van 1.5 tot 4.5 jaar oud correleerden niet significant met hun leeftijden, ook niet nadat er werd gecorrigeerd voor verschillen in dominantierang (fig. 5-10). Dit gaf aan dat de agressie frequenties van vrouwtjes in de puberteit niet systematisch veranderden. Kraemer e.a. (1982) vonden geen duidelijke verschillen tussen de agressie frequenties van juveniele, puberale en volwassen chimpansee vrouwtjes.

De leeftijden van de opponenten in agressieve dyades veranderden wel: naarmate vrouwtjes ouder werden hadden ze steeds minder agressieve interacties met jonge opponenten, en steeds meer met oudere opponenten (fig. 5-11). Precies dezelfde verandering werd eerder voor de mannetjes beschreven (fig. 5-11).

Alle jonge vrouwtjes (1.5 tot 6.0 jaar) ontvingen agressie van hun moeder en van volwassen vrouwtjes die in rang boven hun moeder stonden maar omgekeerd vielen de jonge vrouwtjes deze volwassen dieren zelden aan. Slechts 4 jonge vrouwtjes vertoonden regelmatig agressie tegen hun moeder en/of volwassen vrouwtjes uit hogere families. V32 en V36 deden dit tenminste vanaf een leeftijd van 2 jaar, dus lang voor de eerste ovulatie (vgl. tabel 5-4). Deze aanvallen waren gericht op volwassen vrouwtjes die maximaal 3 plaatsen boven de moeder van V32 of V36 stonden in de hiërarchie. V24 begon op een leeftijd van 3.0 tot 3.5 jaar, dus kort voor haar eerste ovulatie (tabel 5-4), ranghoge volwassen vrouwtjes aan te vallen. Daarbij waren vrouwtjes die in rang ver (10 plaatsen) boven de moeder van V24 stonden. V21 tenslotte viel op de leeftijd van 5.3 jaar voor het eerst haar moeder aan. Dit gebeurde ruim een jaar na de eerst geobserveerde ovulatie van V21. De moeder van V21 (V291) was top-vrouw, dus kon V21 geen nog hoger vrouwtje aanvallen. Uit het bovenstaande blijkt geen vaste relatie tussen het moment van eerste ovulatie en het moment waarop jonge vrouwtjes agressief werden tegen hun moeder of tegen volwassen vrouwtjes uit ranghogere families.

Jonge vrouwtjes werden betrekkelijk weinig aangevallen door volwassen vrouwtjes uit ranglagere families. Van de agressieve dyades tussen een 1.5- tot 3-jarig vrouwtje en een volwassen vrouwtje uit een ranglagere familie bestond 17% uit aanvallen van het volwassen vrouwtje tegen het jonge vrouwtje, en 83% uit aanvallen in de omgekeerde richting. Op de

leeftijd van 3.0 tot 4.5 jaar (de periode waarin de eerste ovulaties optreden) was dit resp. 14 en 86%, en van 4.5 tot 6.0 jaar resp. 4 en 96%.

Deze geleidelijke veranderingen in agressieve relaties tussen peri-puberale en volwassen vrouwtjes hadden veranderingen in de dominantie verhoudingen tussen die vrouwtjes tot gevolg.

Dominantie verhoudingen tussen puberale en volwassen vrouwtjes

De dominantie verhoudingen tussen puber-vrouwtjes en de 28 oudste vrouwtjes in de groep zijn weergegeven in figuur 5-16 voor 6 puber-vrouwtjes waarvan de eerste ovulatie datum kon worden vastgesteld, en voor 6 puber-vrouwtjes waarvan die datum niet bekend was. V18, V19 en V21 zijn hier niet als volwassen beschouwd, en zij zitten niet in de verticale assen in de figuren, omdat hun dominantie posities aan het begin van de studie nog niet geheel stabiel waren.

Voor de eerste ovulatie of tot de leeftijd van 3.5 jaar hadden vrouwtjes een onduidelijke dominantie positie 'ergens onder hun moeder'. Alleen V24, V32 en V36 versloegen in die periode weleens vrouwtjes met een hogere rang dan hun moeder, maar zij konden door diezelfde vrouwtjes ook verslagen worden.

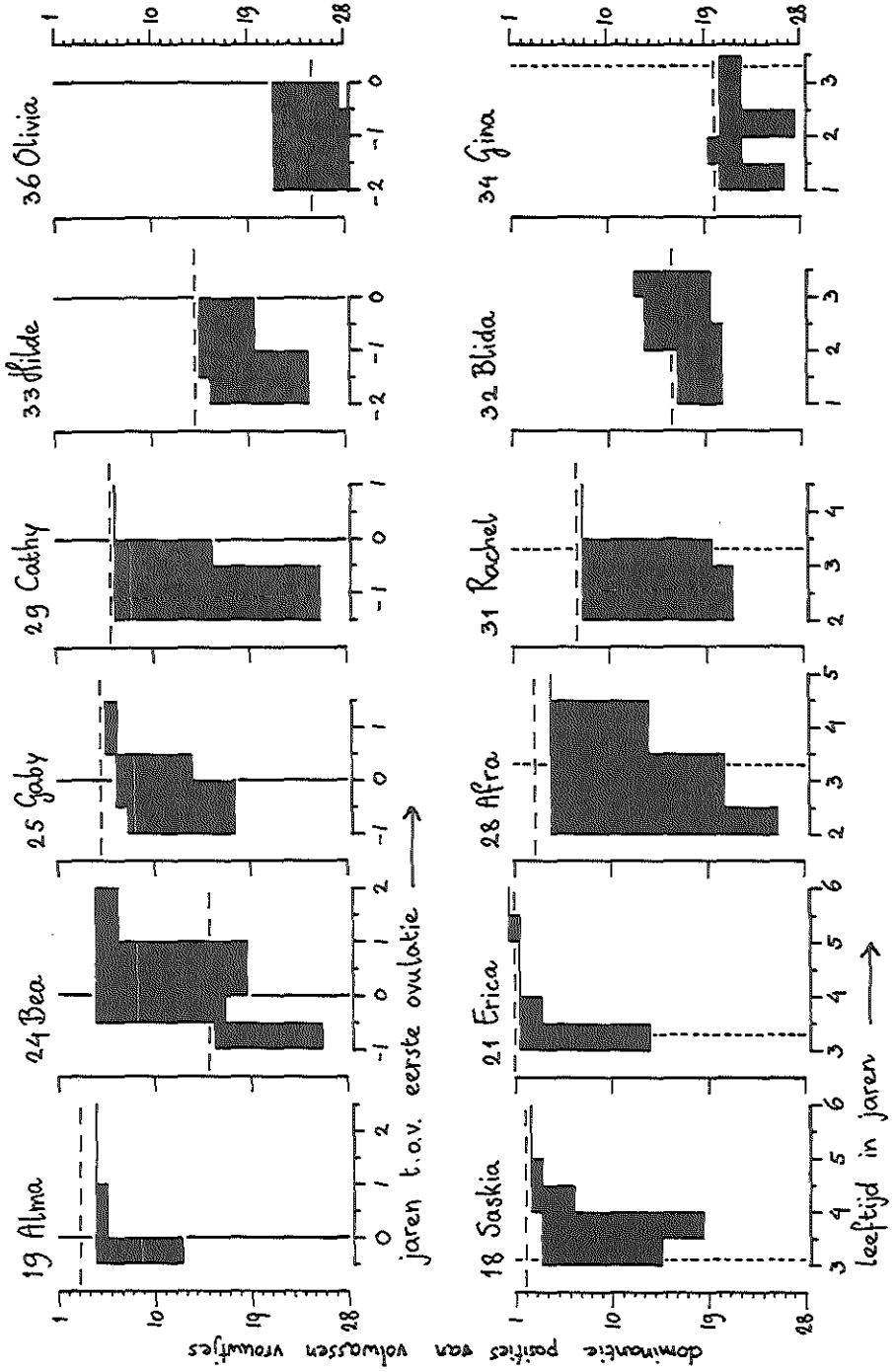
Enige tijd na hun eerste ovulatie of na de leeftijd van 3.5 jaar bereikten de vrouwtjes een duidelijke dominantie positie. Vijf vrouwtjes (V25, V29, V33, V18 en V31) stonden direct onder hun moeder. De 2 dochters van V406, de 3e moeder in de hiërarchie (V19 en V28) stonden 1 plaats lager. Direct onder hun moeder stond V13, een dochter van V350, de 2e moeder in de hiërarchie.

V24 had een uitzonderlijke rangontwikkeling: zij steeg tot een positie ver boven die van haar moeder. V21 Erica steeg ook boven haar moeder (top-vrouw V291 Els) uit, en kon toen niet meer verder stijgen in rang. De Els-Erica machtswisseling vond plaats op een moment dat Els fysiek verzwakt was: zij had juist een jong gekregen en was sterk afgefallen. Bovendien was Els gedurende een week niet in de groep aanwezig geweest (hoofdstuk 4). De uiteindelijke dominantie posities van V32 en V36 konden niet worden vastgesteld. Het was mogelijk dat deze 2 vrouwtjes een positie enkele plaatsen boven hun moeder zouden bereiken (fig. 5-16).

Bij V24 en V21 kon gesproken worden van een rangstijging omdat zij dominant werden over vrouwtjes die aanvankelijk dominant waren over hen. De andere jonge vrouwtjes werden slechts dominant over vrouwtjes ten opzichte waarvan de verhoudingen aanvankelijk 'onduidelijk' waren. Van een echte stijging was hier geen sprake, maar wel van een rangstabilisatie.

Rangstijgingen of -stabilisaties konden al voor de eerste ovulatie beginnen, maar eindigden altijd pas na de eerste ovulatie. Hoe lang na de eerste ovulatie de uiteindelijke dominantierang werd bereikt verschilde sterk van individu tot individu (fig. 5-16, zie met name V29, V18 en V28). Er leek daarom geen direct verband te bestaan tussen hormonale en dominantie veranderingen bij puberale vrouwtjes.

De vondst dat vrouwtjes pas op jong-volwassen leeftijd een gevestigde



dominantierang bereiken dicht bij die van de moeder bevestigd de vondsten aan tal van andere apengroepen in het wild en in gevangenschap. In een aantal studies werd gevonden dat volwassen dochters in rang direct onder hun moeder stonden en dat slechts bij hoge uitzondering een moeder door haar dochter werd gepasseerd (Japanse makaken: Kawamura 1958; Koyama 1967; Eaton 1976; Takahata 1982a; rhesusapen: Sade 1967; Missakian 1972; bavianen: Hausfater e.a. 1982; meerkatten: Cheney e.a. 1981; Bramblett e.a. 1982). Cheney e.a. namen slechts 2 moeder-dochter rangwisselingen waar, beide direct nadat de moeder was bevallen en dus vergelijkbaar met de Els-Erica rangwisseling in Oss. De enige rangwisseling in 58 moeder-dochter paren die door Missakian werd gezien betrof een 10-jarige dochter en een tijdelijk fysiek verzwakte moeder. Andere onderzoekers zagen dat ongeveer de helft van de volwassen dochters hun moeder in rang passeerden (Java apen: Angst 1975; bavianen: Walters 1980) of zelfs dat dit als regel gebeurde: (laponders: Bernstein 1972; rhesusapen: Chikazawa e.a. 1979; hoelman: Hrdy & Hrdy 1976). Deze verschillen in de vondsten konden niet verklaard worden aan de hand van verschillen in levensomstandigheden of groeps grootte.

Dominantie verhoudingen tussen puberale vrouwtjes en volwassen mannetjes

Alle puberale vrouwtjes stonden, net als de volwassen vrouwtjes, in rang onder de 4 ranghoogste volwassen mannetjes. Ook stonden de meeste jonge vrouwtjes in rang onder de 4 volwassen subtop-mannetjes. Alleen de oudere dochters van de ranghoogste moeders (V18, V19 en V21) wonnen wel eens van een subtop-mannetje. Omgekeerd werden zij ook wel eens verslagen door diezelfde mannetjes. Het aantal geobserveerde winst/verlies gevallen was te klein om de precieze dominantie verhoudingen vast te stellen. Conflicten tussen puberale vrouwtjes en ranglage volwassen mannetjes (rang 9 t/m 18) werden maar weinig gezien; tweederde deel van de geobserveerde dyades eindigde in winst voor het vrouwtje.

Dominantie verhoudingen tussen puber-vrouwtjes onderling

Figuur 5-15 laat zien dat er tussen de puber-vrouwtjes een lineaire dominantie hiërarchie bestond. De onderlinge rangverhoudingen correleerden significant met die van de moeders ($r = 0.800$, $n = 15$, $p < 0.001$). Hiermee werd evenals voor de mannetjes de theorie van Kawamura

Pagina hiernaast:

Figuur 5-16. Dominantierang van puber-vrouwtjes t.o.v. volwassen vrouwtjes per halfjaar. Zie fig. 5-14. Boven: eerste ovulatie datum bekend, gegevens uitgezet t.o.v. die datum; onder: eerste ovulatie datum niet bekend maar ruwweg geschat o.g.v. tabel 5-4 en fig. 5-7 (verticale stippellijn), gegevens uitgezet t.o.v. geboortedatum. Horizontale gebroken lijnen: dominantie posities moeders. In de verticale assen zijn V18, 19 en 21 niet opgenomen zodat er 28 volwassen vrouwtjes overbleven.

(1958) bevestigd. Alleen V24 had een, voor haar afkomst, uitzonderlijk hoge dominantie positie.

In de 3 zuster-paren in figuur 5-15 was steeds de jongere zuster dominant over de oudere. Eenzelfde relatie werd tussen oudere zusters gevonden (hoofdstuk 4), wat eerdere vondsten bij makaken in het wild bevestigt (Kawamura 1958; Missakian 1972). Echter, in 1982 werd V21 toen zij haar moeder in rang passeerde, ook dominant over haar jongere zuster V39.

Geslachtsverschillen in agonistisch gedrag

Bij de kleintjes werd een sterk verband tussen leeftijd en agressie frequenties vastgesteld. Aangezien de dieren gedurende verschillende fasen van hun 1e levensjaar werden bestudeerd, was het niet mogelijk om geslachtsverschillen statistisch te toetsen. Op het oog leken er geen systematische verschillen te bestaan tussen mannetjes en vrouwtjes van vergelijkbare leeftijd (fig. 5-9).

In de pubergroep hingen agressie frequenties niet samen met de leeftijd dus konden mannetjes en vrouwtjes wel direct met elkaar vergeleken worden. Er bestonden geen significante geslachtsverschillen in agressie-afgifte ($U = 35$, $n = 8$, $m = 11$, ns) of -ontvangst ($U = 39.5$, ns).

Het was niet mogelijk om voor de mannelijke en vrouwelijke pubers een gezamenlijke dominantie hiërarchie op te stellen omdat, evenals bij de volwassen dieren, de dominantierelaties tussen de sexen niet strikt lineair waren. In figuur 5-15 is te zien dat er ongeveer evenveel puber-paren waren waarin het mannetje domineerde over het vrouwtje als omgekeerd. Er was dus geen aanwijzing dat in deze leeftijdsklasse mannetjes in het algemeen dominant waren over vrouwtjes, of andersom. Ook bij volwassen beermakaken konden zulke verschillen niet worden aangetoond (hoofdstuk 4).

Goy & Resko (1972) vonden wel verschillen bij 1-jarige rhesusapen: mannetjes dreigden gemiddeld 4 maal zo vaak als vrouwtjes. Goy & Resko weten dit verschil aan androgenen die pre-nataal door de testikels worden geproduceerd en die een masculiniserende werking op het centrale zenuwstelsel zouden hebben. Vrouwtjes die pre-nataal met testosteron propionaat (TP) werden behandeld ('pseudohermafrodieten') hadden bijna even hoge agressie frequenties als mannetjes. Dit effect kon niet worden verkregen via post-natale behandeling met TP. In hoeverre de gevonden verschillen statistisch significant waren wordt uit de publikatie van Goy & Resko niet duidelijk. De bestudeerde rhesusapen leefden in groepjes met uitsluitend leeftijdgenootjes. In de huidige studie, in een volledige groep met een meer natuurlijke samenstelling, was er geen sprake van een geslachtsverschil in agressiviteit. De dominantierang van de moeder leek de agressie frequenties van jonge dieren te bepalen, ongeacht hun geslacht of hun leeftijd. Jongen van ranghoge moeders hadden relatief hoge agressie frequenties (zie M48 en V52 in fig. 5-9, M27 en V39 in fig. 5-10).

5.9 Sexueel gedrag

Eerste levensjaren

Vanaf de leeftijd van 6 maanden waren kleintjes regelmatig betrokken bij heterosexuele beklimmingen, waarbij ze bekkenstoten konden vertonen of ontvangen. Intromissies deden zich daarbij zelden voor. De vroegst geobserveerde copulatie (beklimming met intromissie) was er een van M46 (0.57 jaar) met V44 (0.66 jaar). Dat dit een incidenteel geval was, blijkt uit het feit dat de 2e geobserveerde copulatie voor M46 bijna 1 jaar later viel (1.55 jaar) en voor V44 ruim 1 jaar later (2.04 jaar). Voor 8 andere dieren die vanaf hun geboorte geobserveerd konden worden viel de eerst geobserveerde copulatie rond de 1e verjaardag of later op 1-jarige leeftijd (tabel 5-7).

Voor de dieren die tenminste vanaf hun 1e verjaardag geobserveerd konden worden (nrs. 34 t/m 43) viel de eerst geobserveerde copulatie rond of na de 2e verjaardag. Het is waarschijnlijk dat deze dieren al eerder copuleerden, maar dat dit niet genoteerd werd omdat de copulant(en) niet herkend werd(en): in het 1e studiejaar had ik moeite met het herkennen van de allerjongste dieren. Wanneer een copulant niet direct herkend werd, werd getracht het dier in het oog te houden totdat het tatoeagenummer zichtbaar was, maar dit lukte niet altijd.

Mannetjes konden al op 1-jarige leeftijd ejaculatie gedrag vertonen (tabel 5-7). Ejaculaat werd daarbij nog niet geproduceerd: dat werd pas rond de 4e verjaardag voor het eerst vastgesteld (tabel 5-2).

Bij copulaties met zeer jonge vrouwtjes vertoonde het mannetje nooit ejaculatie gedrag. Dit gebeurde op z'n vroegst als het vrouwtje 2.82 jaar oud was (V31) en bij 7 andere vrouwtjes op een leeftijd van 3.09 - 3.60 jaar ($\bar{X} = 3.28$, $n = 8$). Het betreft hier vrouwtjes die vanaf hun 1e à 2e verjaardag gevolgd konden worden (nrs. 24 t/m 36). In theorie is het mogelijk dat zij al voor het begin van de studie ejaculatie gedrag ontvingen. Dit lijkt echter onwaarschijnlijk aangezien geen van de vrouwtjes die voor hun 2e verjaardag gevolgd konden worden ooit ejaculatie gedrag ontving.

Bij de eerst geobserveerde copulatie van jonge vrouwtjes was de partner meestal een jonger mannetje dat nog geen ejaculaat kon produceren. Dit gold ook voor 7 van de 8 eerst geobserveerde copulaties met ejaculatie gedrag, waarbij dus sprake was van 'droge ejaculaties'. Pas rond de 3e verjaardag begonnen vrouwtjes te copuleren met mannetjes die in staat waren om ejaculaat te produceren. Gemiddeld 0.26 jaar later ($n = 8$) volgde de eerste copulatie met een echte ejaculatie. Dit laatste gebeurde, voor zover viel na te gaan, altijd enige tijd (gemiddeld 0.25 jaar, $n = 6$) voor de eerste ovulatie (tabel 5-8).

De jongste leeftijd waarop ooit een vrouwelijk orgasme gezicht werd waargenomen was 3.33 jaar: V29, 0.22 jaar voor haar eerste ovulatie, tijdens een copulatie met de 4-jarige M23.

In de bovenstaande data is V32 steeds buiten beschouwing gelaten. Op

Tabel 5-7. Eerst geobserveerde copulatie van jonge dieren die vanaf hun geboorte gevolgd konden worden. Leeftijden in jaren.

	COPULATIE			COPULATIE MET EJACULATIE GEDRAG		
	leeftijd	partner	leeftijd partner	leeftijd	partner	leeftijd partner
♂ 45	1.53	31	3.42	1.54	31	3.43
46	0.57	44	0.66	>2.08		
48	1.03	31	3.15	1.15	31	3.28
49	1.30	54	0.96	1.51	34	3.09
53	1.01	36	2.70	>1.62		
♀ 44	0.66	46	0.57	>2.17		
47	1.69	53	1.32	>1.99		
50	1.41	53	1.27	>1.76		
51	1.34	53	1.27	>1.68		
52	>1.67			>1.67		
54	0.96	49	1.30	>1.52		

Tabel 5-8. Eerst geobserveerde copulatie met volwassen partner (mannetje dat in staat is om ejaculaat te produceren) en fysiologische gegevens van vrouwtjes die tenminste vanaf een leeftijd van 2.5 jaar gevolgd konden worden. Leeftijden in jaren; kg = lichaamsgewicht in kg.

♀	COPULATIE		COPULATIE MET EJACULATIE		EERSTE OVULATIE	kg
	leeftijd	kg	leeftijd	kg	leeftijd	3 jaar
24	3.40	5.2	3.71	5.7	3.79	4.5
25	3.59	5.5	3.64	5.6	3.84	4.2
28	2.70	5.2	3.42	7.2	<3.54	5.8
29	3.06	5.2	3.27	5.6	3.55	5.0
31	2.74	5.0	2.82	5.32	<3.41	5.8
32	>4.00	>4.0	>4.00	>4.0	>4.48	3.2
33	3.62	5.2	3.79	5.2	4.23	4.0
34	2.68	3.8	3.30	5.5	<3.33	4.9
36	3.18	5.6	3.18	5.6	3.43	5.4
38	3.09	4.4	>3.24	>4.8	-	4.3
39	2.76	5.6	>3.12	>6.3	-	6.2
40	2.91	5.0	>3.07	>5.2	-	5.2
43	2.47	4.3	>2.62	>4.7	-	6.2
\bar{x}	3.02	5.0	3.39	5.7	3.73	5.0
N	12	12	8	8	6	13

het eind van de studie was zij 4.0 jaar oud en was er nog nooit een copulatie van haar waargenomen. Ook in fysiologisch opzicht ontwikkelde zij zich langzamer dan andere vrouwtjes (zie paragraaf 5.5).

Bij mannelijke beermakaken in het laboratorium zag Chevalier-Skolnikoff (1974a) de eerste intromissie op een leeftijd van 6 maanden, en Trollope & Blurton Jones (1975) meldden 0.32 jaar als vroegste leeftijd. In studies aan andere makaken (Goy e.a. 1974; Hanby & Brown 1974; Dixson 1977) en bavianen en chimpansees (literatuur gerefereerd door Chevalier-Skolnikoff 1974a, en Hanby & Brown 1974) werd, evenals in de huidige studie, gevonden dat 0-jarige mannetjes wel beklimmingen met bekkenstoten uitvoerden, maar dat zij daarbij zelden intromissies hadden. Geen van de genoemde onderzoekers vermeldde wanneer vrouwtjes voor het eerst intromissies ontvingen en vanaf welke leeftijd orgasme gedrag kon worden vertoond.

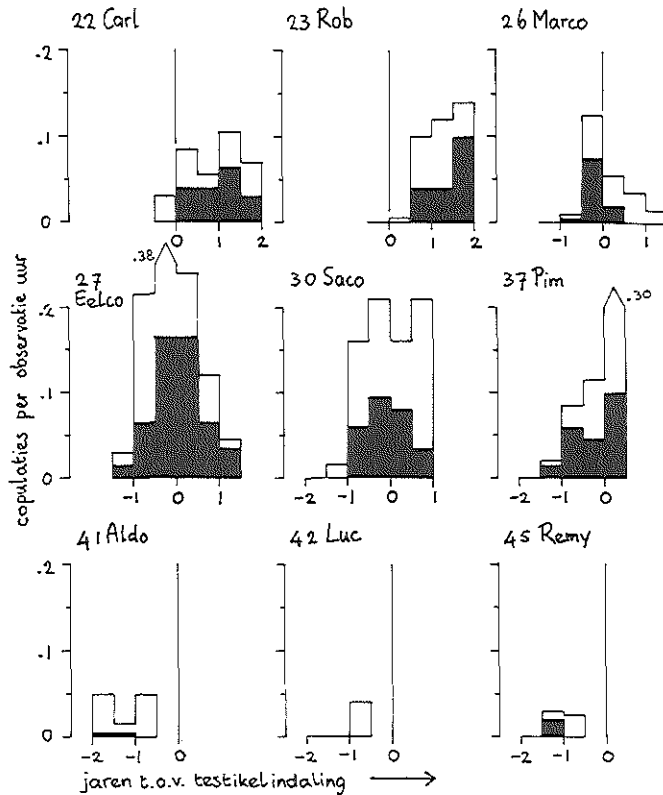
Copulatie frequenties van mannetjes

De individuele copulatiecurven van puberale mannetjes (fig. 5-17) hadden als enig algemeen kenmerk dat de frequenties laag waren tot een jaar voor de testikel indaling. Twee pubers (M26 en M27) hadden vlak voor de testikel indaling hun hoogste scores en toonden daarna een dalende lijn. Precies het omgekeerde was het geval met M22 en M23. Puber M30 had een hoge score vlak voor zijn testikel indaling en vervolgens ongeveer gelijkblijvende frequenties. Kortom, er was geen algemeen patroon te ontdekken in de copulatiecurven.

De dominantierang van de moeder leek van invloed te zijn op de copulatie activiteit van de pubers: M27, zoon van de ranghoogste moeder in de groep, had de hoogste copulatie scores en M30, zoon van de 2e moeder, kwam in dit opzicht op de 2e plaats (zie ook fig. 4-7). Een meer gedetailleerde analyse kon niet worden uitgevoerd omdat de pubers gedurende verschillende leeftijdsfasen gevolgd werden.

Er bestond geen systematisch verband tussen de hoogte van de testosteronspiegels en copulatie activiteit. Sommige mannetjes hadden al lang voor het begin van hun testosteron stijgingen hoge copulatie frequenties en in de periode waarin testosteron begon te stijgen lieten sommige mannetjes stijgende en andere dalende copulatiecurven zien.

Ook na de puberteit bestond er geen samenhang tussen leeftijd en copulatie frequentie. Weliswaar copuleerden relatief jonge volwassen mannetjes (geboren in 1972 t/m 1975) minder vaak dan oudere mannetjes ($U = 17$, $n = 9$, $m = 9$, $p < 0.05$), maar dit verschil was een gevolg van het feit dat de jong-volwassen mannetjes in rang onder de meeste ouderen stonden (hoofdstuk 4). M22, M23, M26 en M27 konden in 1982 ook als jong-volwassen beschouwd worden en hadden toen vrij hoge dominantie posities. Hun copulatie frequenties varieerden in dat jaar van 0.02 tot 0.11 per observatie uur, wat significant hoger was dan de frequenties van oudere mannetjes die lager in rang stonden ($0 - 0.03$) ($U = 1$, $n = 4$, $m = 13$, $p < 0.01$). In 1983 copuleerde M27 Eelco, als 5-jarige alpha-man, gemiddeld 0.93 maal per uur. Dit was beduidend vaker dan de circa 12-



Figuur 5-17. Individuele copulatie frequenties van puber-mannetjes per halfjaar; □ = zonder ejaculatie (gedrag): ■ = met ejaculatie (gedrag).

jarige James, toen deze nog alpha-man was (0.40 maal per uur). Het was dus niet zo dat jong-volwassen mannetjes (5 - 10 jaar oud) altijd weinig copuleerden. Niet zozeer de leeftijd van de mannetjes, maar eerder de dominantierang bepaalde hun copulatie activiteit.

In andere makakenstudies (Kaufmann 1965; Hanby & Brown 1974; Rose e.a. 1978; Glick 1980; Takahata 1980) werd ook gevonden dat de copulatie frequenties van juveniele mannetjes lager lagen dan die van peri-puberale mannetjes. De individuele gedrags- en hormooncurven van rhesusapen (Rose e.a. 1978) toonden geen systematisch verband tussen testosteronspiegels en seksuele activiteit. De vondst dat de copulatie frequenties van pubers niet systematisch hoger of lager lagen dan die van volwassen mannetjes bevestigt eerdere vondsten van Kaufmann (1965), Loy (1971), Hanby & Brown (1974), en Glick (1980). In dezelfde groep Japanse makaken die Hanby & Brown (1974) bestudeerden vonden Rostal & Eaton (1983) wel verschillen: 4.5-jarige

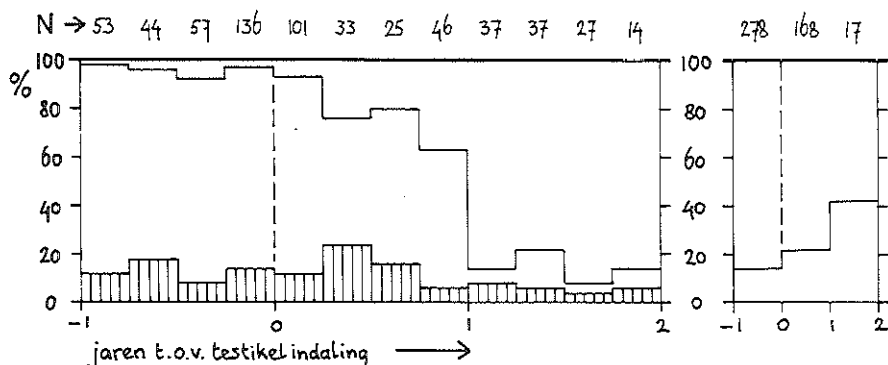
mannelijkes copuleerden minder vaak dan oudere mannetjes. Echter, de jonge mannetjes hadden ten tijde van de laatste studie relatief lage dominantie posities, wat hun lage copulatie activiteit zou kunnen verklaren.

Openlijke en stiekeme copulaties

Alhoewel er in de puberteit geen systematische veranderingen in de copulatie frequenties van de mannetjes optraden, waren er wel veranderingen in de manier waarop de mannetjes copuleerden. In hoofdstuk 4 werd beschreven dat volwassen mannetjes (behalve alpha-man James) gewoonlijk in of achter een schuilhok copuleerden, zodat ze niet door ranghogere mannetjes gezien en geïnterrupteerd konden worden. Juvenile mannetjes (1 of 2 jaar oud) copuleerden daarentegen meestal midden in de kooi, in het zicht van vele, ook hooggeplaatste dieren. Ze werden daarbij zelden geïnterrupteerd. Na de testikel indaling veranderde dit: het percentage 'openlijke' copulaties daalde, en vanaf een jaar na de testikel indaling werd er bijna uitsluitend 'stiekem' gecopuleerd (fig. 5-18).

Het interruptie percentage bleef laag, waarschijnlijk doordat er bij stiekeme copulaties minder kans op interruptie was. Wanneer alleen de openlijke copulaties werden beschouwd, bleek er wel een stijging in het interruptie percentage ($\chi^2 = 11.87$, $df = 2$, $p < 0.01$; fig. 5-18).

Bij bovenstaande analyses zijn gegevens van alle pubers gecombineerd, omdat de individuele getallen meestal klein waren. De beschreven trends werden door alle individuen vertoond. M27 copuleerde zeer vaak, en droeg dus veel bij aan de totalen, maar het buiten beschouwing laten van zijn



Figuur 5-18. Links, bovenste curve: percentage van de copulaties dat in het zicht van minstens 1 ranghogere mannetje plaatsvond. Links, gearceerd: percentage van de copulaties dat werd geïnterrupteerd door een ranghogere mannetje, per 3 maanden. Rechts: percentage van de openlijke copulaties dat werd geïnterrupteerd, per jaar. Gecombineerde data van 9 puber-mannelijkes (M22 - M45). N = aantal geobserveerde copulaties.

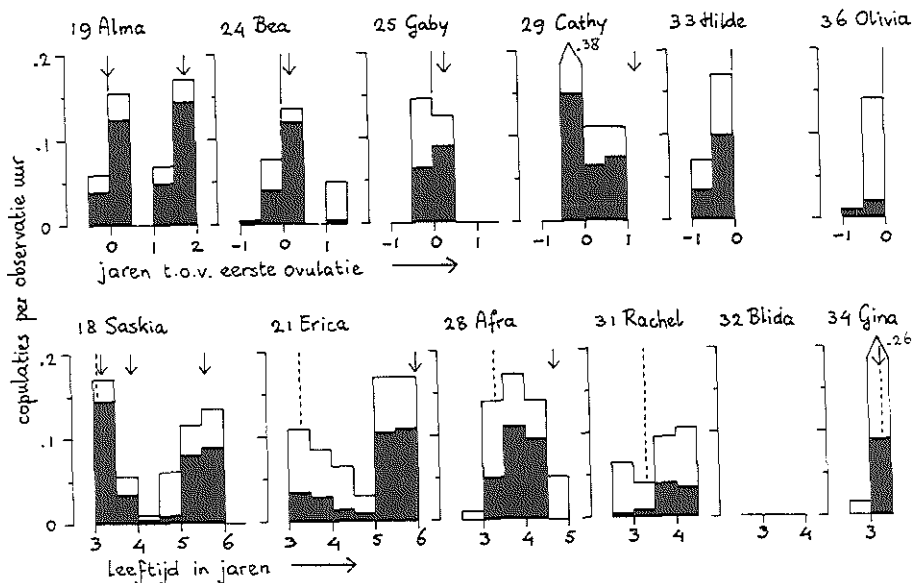
gegevens veranderde het beeld niet wezenlijk.

Copulatie frequenties van vrouwen

De vrouwen waarvan de eerste ovulatie datum bekend was hadden tot een halfjaar voor hun eerste ovulatie lage copulatie frequenties (fig. 5-19). In het halfjaar voor en het halfjaar na de eerste ovulatie copuleerden zij vaak. Daarna hingen de frequenties af van de reproductieve status: gedurende de laatste 4 maanden van de zwangerschap en tijdens de lactatie werd er niet of nauwelijks gecopuleerd (hoofdstuk 8). Dus bij vrouwen die zwanger werden daalde de copulatie activiteit.

De copulatie frequenties van jonge vrouwen waarvan de eerste ovulatie datum niet bekend was zijn uitgezet ten opzichte van de leeftijd (fig. 5-19). Deze vrouwen hadden voor hun 3e verjaardag (waarschijnlijk enkele maanden voor hun eerste ovulatie) lage copulatie frequenties. Daarna copuleerden deze vrouwen vaak, mits ze niet zwanger waren of lacteerden.

V32, die al eerder werd genoemd, copuleerde tot aan haar 4e verjaardag niet, dit in tegenstelling tot alle andere vrouwen. Haar eerste ovulatie viel in elk geval pas na de leeftijd van 4.5 jaar. Wanneer zij precies begon te copuleren en te ovuleren is niet bekend omdat de observaties in 1982 en het bloed afnemen in 1983 werden gestopt.



Figuur 5-19. Individuele copulatie frequenties van puber-vrouwtjes per halfjaar. Zie fig. 5-16 en 5-17. Pijlen: concepties.

Tabel 5-9. Copulaties (met en zonder ejaculatie) en ontvangst van gerichte masturbaties (met ejaculatie) per observatie uur gedurende cyclische periodes. Gegevens uit fig. 4-9 en 4-10. Hoge dominantierang: hoger dan V344; jonge vrouwtjes: < 7 jaar op 1.3.80 (V5 en jongeren).

	HOGE DOMINANTIERANG				MIDDEN/LAGE DOMINANTIERANG			
	jonge ♀♀, N=9		oudere ♀♀, N=6		jonge ♀♀, N=11		oudere ♀♀, N=11	
	\bar{x}	bereik	\bar{x}	bereik	\bar{x}	bereik	\bar{x}	bereik
copulaties M-W U test	0.13	.10-.26	0.18	.08-.26	0.05	.01-.20	0.03	0 -.12
	U=17, ns				U=34, ns			
ontvangst ger.mast. M-W U test	0.03	0 -.11	0.34	.16-.53	0.01	0- .05	0.04	0 -.17
	U=0, p<0.01				U=22, p<0.02			

De invloed van de dominantierang van de moeder op de copulatie activiteit van puber-vrouwtjes was moeilijk vast te stellen vanwege de verschillen in leeftijd en het optreden van zwangerschappen. Op het oog leken er geen grote verschillen te bestaan tussen de dochters van ranghoge moeders (V21 en V18) en de dochters van ranglage moeders (V34 en V36).

Na de eerste ovulatie waren er in elk geval 2 factoren van belang voor de copulatie activiteit van vrouwtjes: de reproductieve status en de dominantierang. Zwangere en lacterende vrouwtjes copuleerden weinig (hoofdstuk 8) en cyclerende vrouwtjes met een hoge dominantierang copuleerden vaker dan cyclerende vrouwtjes met een midden/lage dominantierang (hoofdstuk 4). Om de invloed van de leeftijd te onderzoeken werden daarom alleen gegevens van cyclerende vrouwtjes gebruikt, en werden hoge en midden/lage vrouwtjes gescheiden geanalyseerd. Tabel 5-9 laat zien dat de copulatie frequenties van relatief jonge vrouwtjes (geboren na 1971) niet significant verschilden van die van oudere vrouwtjes.

Evenals beermakaken copuleren 2-jarige en jongere vrouwelijke Japanse makaken en rhesusapen in het wild en in gevangenschap veel minder vaak dan oudere vrouwtjes (Kaufmann 1965; Hanby e.a. 1971; Loy 1971; Takahata 1980; Wilson e.a. 1984). De literatuur-gegevens over copulatie frequenties van 3-jarige en oudere vrouwelijke makaken laten geen uniform beeld zien. Kaufmann (1965) en Takahata (1980) vonden de hoogste copulatie frequenties bij oudere vrouwtjes (minstens 7 jaar), Hanby e.a. (1971) daarentegen bij jong-volwassen vrouwtjes (5 - 6 jaar) en Glick (1980) bij puberale vrouwtjes (3 - 4 jaar). Loy (1971) tenslotte vond geen verband tussen leeftijd en copulatie activiteit bij vrouwtjes van 3 jaar en ouder, wat overeenstemt met de vondsten uit de huidige studie. Deze ogenschijnlijk tegenstrijdige uitkomsten kunnen op toeval berusten. Alleen in de studie van Hanby e.a. werden de data statistisch getoetst, en bleken er voor beklimmingen wel, maar voor ontvangen ejaculaties geen significante verschillen te bestaan.

Fysiologische ontwikkeling en copulatie activiteit van vrouwtjes

Ongeveer een halfjaar voor de eerste ovulatie stegen de copulatie frequenties van de vrouwtjes (fig. 5-19). Bovendien begonnen de vrouwtjes in die periode te copuleren met volwassen mannetjes en ontvingen ze voor het eerst 'echte' ejaculaties (tabel 5-8). Vrouwtjes met een relatief vroege eerste ovulatie begonnen ook al vroeg te copuleren met volwassen mannetjes ($\tau = 0.800$, $n = 5$, $p = 0.05$).

Slechts bij een deel van de bestudeerde vrouwtjes was de eerste ovulatie datum bekend, en het is daarom niet zeker of de bovenbeschreven relatie voor alle individuen gold. Het lichaamsgewicht rond de 3e verjaardag was wel voor alle vrouwtjes bekend. Dit lichaamsgewicht bleek samen te hangen met de leeftijd van de eerste ovulatie: zware vrouwtjes hadden een relatief vroege eerste ovulatie (zie paragraaf 5.5). Vrouwtjes die rond hun 3e verjaardag relatief zwaar waren begonnen op jongere leeftijd te copuleren met volwassen mannetjes dan lichtere vrouwtjes ($\tau = -0.692$, $n = 13$, $p < 0.001$; copulaties met ejaculatie: $\tau = 0.750$, $n = 9$, $p < 0.01$; tabel 5-8). Dit duidt erop dat vrouwtjes met een relatief snelle fysiologische ontwikkeling -en vermoedelijk ook een vroege eerste ovulatie- al vroeg seksueel actief werden.

Oestrogeen metingen werden niet verricht, maar het lijkt aannemelijk dat bij de beermakaak, net als bij andere primatensoorten, de ovaria al meerdere maanden voor de eerste ovulatie verhoogde hoeveelheden oestrogeen produceren (paragraaf 5.5). De eerste copulaties met volwassen mannetjes vielen in een periode waarin de vrouwtjes nog niet ovuleerden, maar mogelijk al wel oestrogeenpieken hadden. Bij jonge rhesusapen vallen de eerste copulaties samen met het begin van de oestradiol stijging (Wilson e.a. 1984). Vrouwelijke Japanse makaken beginnen pas regelmatig te copuleren in het paringsseizoen waarin ze voor het eerst zwanger worden. Dan moeten de oestradiolspiegels -mogelijk voor het eerst- hoog zijn (Hanby e.a. 1971; Hanby & Brown 1974). Chimpanse vrouwtjes copuleren voor het eerst tijdens de eerste perineale zwellingsperiode (Coe e.a. 1979; Tutin 1980). Soortgelijke zwellingen bij bavianen weerspiegelen een hoge oestrogeen productie (Wildt e.a. 1977; Bielert & van der Walt 1982).

Mogelijk hebben hoge oestrogeenspiegels een attractiviteit bevorderend effect, b.v. via veranderingen in de samenstelling van het vagina slijmvlies, of veranderen ze via een invloed op het centrale zenuwstelsel het gedrag van de vrouwtjes (proceptiviteit en receptiviteit).

Naast hormonale factoren kan ook het lichaamsgewicht van de vrouwtjes een rol spelen bij het op gang komen van copulatie activiteit. De meeste vrouwtjes wogen ten tijde van hun eerst geobserveerde copulatie met een volwassen mannetje 5.0 kg of meer (tabel 5-8). V34 had op dat moment een uitzonderlijk laag lichaamsgewicht (3.8 kg), maar het duurde ruim 3 maanden voordat haar 2e copulatie met een volwassen mannetje werd gezien. Tegen die tijd woog zij 4.8 kg. Op het moment van de eerste copulatie met ejaculatie hadden de vrouwtjes altijd een lichaamsgewicht van meer dan 5.0 kg. Eenzelfde 'drempelgewicht' voor het optreden van volwassen seksueel

gedrag werd door Mori (1979) gevonden bij Japanse makaken.

Het leek alsof vrouwtjes die minder dan 5 kg wogen sexueel niet aantrekkelijk waren voor volwassen mannetjes. Er werden maar 9 copulaties van volwassen mannetjes met vrouwtjes lichter dan 5 kg gezien, en die werden steeds voor de ejaculatie 'vrijwillig' door het mannetje afgebroken, dat wil zeggen zonder negatieve reacties van het vrouwtje of een interruptie door een ranghoger mannetje. Dit zou ook kunnen verklaren waarom er nooit copulaties met V32 werden gezien: op het eind van de studie woog zij slechts 4.0 kg.

Copulatie-partners van mannetjes

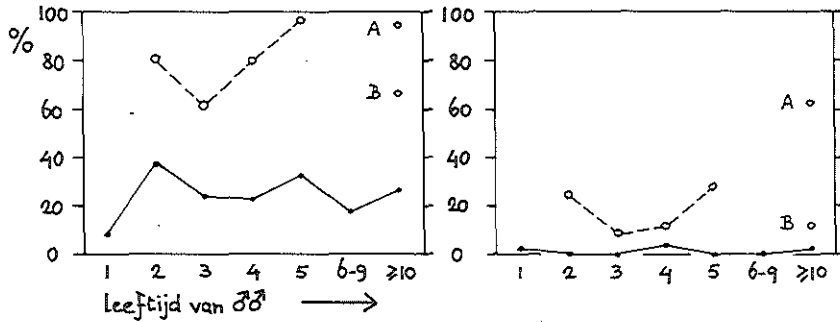
Figuur 5-20 laat zien met welke vrouwtjes er door mannetjes van verschillende leeftijden werd gecopuleerd. Nul-jarige mannetjes werden buiten beschouwing gelaten omdat zij zelden of nooit copuleerden. De gegevens van M27 zijn apart weergegeven omdat hij zeer vaak copuleerde en een andere partnerverdeling had dan zijn leeftijdgenoten.

De mannetjes met een midden/lage dominantierang (dat wil zeggen: niet M27 en niet de 4 top-mannetjes) copuleerden op 1-jarige leeftijd vrijwel uitsluitend met vrouwtjes van minder dan 5 jaar oud. Tweejarige en oudere midden/lage mannetjes toonden eveneens, maar in minder sterke mate, een voorkeur voor jonge partners. Deze partnerverdeling veranderde niet wezenlijk gedurende de puberteit of op latere leeftijd. Met de 6 ranghoogste vrouwtjes van 10 jaar en ouder werd door de midden/lage mannetjes, ongeacht hun leeftijd, zelden gecopuleerd.

De 4 top-mannetjes, en met name alpha-man James, copuleerden juist het meest met vrouwtjes van 5 jaar en ouder. James copuleerde daarbij vaak met de 6 ranghoogste vrouwtjes van 10 jaar en ouder. De 4 top-mannetjes waren allen betrekkelijk oud: 12-14 jaar op het eind van de studie. Hun afwijkende partnerverdeling kon echter niet het gevolg zijn van hun hoge leeftijd, want ranglagere mannetjes uit dezelfde leeftijdsklasse (de subtop-mannetjes) hadden eenzelfde partnerverdeling als puberale en jong-volwassen mannetjes.

M27 Eelco copuleerde al op 2-jarige leeftijd voornamelijk met vrouwtjes van 5 jaar en ouder en daarbij waren regelmatig hooggeplaatste vrouwtjes van minstens 10 jaar. Met zijn moeder (V291, het enige vrouwtje dat in rang boven hem stond) copuleerde hij nooit. Eelco's partnerverdeling leek meer op die van de volwassen top-mannetjes dan op die van zijn leeftijdgenoten. De resultaten van de observaties in 1983, toen Eelco alpha-man was, zijn (alleen voor Eelco) ook in figuur 5-20 uitgezet. In die periode was Eelco 5 jaar oud en copuleerde hij bijna uitsluitend met vrouwtjes van minstens 5 jaar. Daarmee vertoonde Eelco hetzelfde patroon als de veel oudere James, toen deze nog alpha-man was.

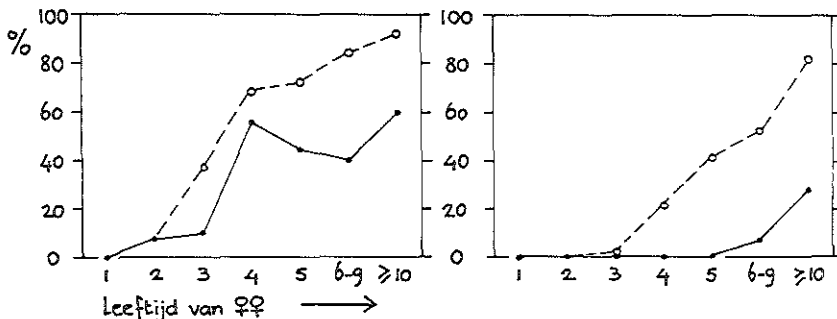
De dominantie positie van een mannetje leek, ongeacht zijn leeftijd, te bepalen hoe zijn copulatie-partners verdeeld waren. Mannetjes die niet in de top van de hiërarchie stonden copuleerden voornamelijk met jonge vrouwtjes, en top-mannetjes vertoonden het omgekeerde beeld. De alpha-man



Figuur 5-20. Copulatie-partners van mannetjes. Links: percentage van de copulaties waarbij het vrouwtje minstens 5 jaar oud was. Rechts: percentage van de copulaties waarbij het vrouwtje minstens 10 jaar oud was en bovendien een hoge dominantierang had (V291 t/m V503, N = 6, zie fig. 4-11). A = M300 (alpha-man); B = M303, 410 en 416 gecombineerd (top-mannetjes); $\circ \cdots \circ$ = M27 (ranghoogste puber); $\bullet \cdots \bullet$ = overige mannetjes gecombineerd. Gegevens uit 1050 systematische observatie uren (1.3.80 tot 1.11.82) en, alleen voor M27, 30 uren in 1983 (M27 werd op 5-jarige leeftijd alpha-man).

copuleerde bijna uitsluitend met oudere vrouwtjes.

Ook Hanby e.a. (1971), Loy (1971), Hanby & Brown (1974), Glick (1980), en Takahata (1980) vonden dat pre-puberale mannetjes voornamelijk met jonge (puberale) vrouwtjes copuleerden. In tegenstelling tot in de huidige



Figuur 5-21. Copulatie-partners van vrouwtjes. Links: percentage van de copulaties waarbij het mannetje minstens 6 jaar oud was. Rechts: copulaties met alpha-man M300. $\circ \cdots \circ$ = ranghoge vrouwtjes (V291 t/m V503 en V21 t/m V31, N = 15, zie fig. 4-11); $\bullet \cdots \bullet$ = overige vrouwtjes. Gegevens uit 1050 observatie uren (zie fig. 5-20).

studie vonden Loy (1971) en Glick (1980) dat de verdeling van copulatie-partners van mannelijke makaken wel met de leeftijd veranderde: volwassen mannetjes copuleerden vaker dan pubers met ranghoge, volwassen vrouwtjes (5 jaar of ouder). In de studiegroep van Loy namen de jongste mannetjes de laagste dominantie posities in. In de studie van Glick copuleerden de 2 ranghoogste pubers, evenals volwassen dieren maar in tegenstelling tot andere pubers, voornamelijk met ranghoge, oudere vrouwtjes. Dit wijst erop dat ook hier de dominantie posities van de mannetjes een belangrijke factor vormden bij de bepaling van hun verdeling van copulatie-partners.

Uit de samenkomst gegevens (hoofdstuk 4) bleek dat de ranghoogste vrouwtjes van 10 jaar en ouder vaker bij James in de buurt zaten dan ranglage vrouwtjes, wat de gevonden partnerverdeling zou kunnen verklaren. Echter, ook de jonge dochters van hooggeplaatste vrouwtjes zaten vaak in de buurt van James, maar copuleerden weinig met hem. Kennelijk waren oudere vrouwtjes voor James aantrekkelijker dan puberale en jong-volwassen vrouwtjes. Het is waarschijnlijk dat dit ook voor andere volwassen mannetjes dan James gold. In de complete groep situatie kon dit niet tot uiting komen in de verdeling van copulatie-partners van die mannetjes omdat hun copulatie activiteit door James gecontroleerd werd. Wel bleek dat masturbaties vaker op oudere dan op jongere vrouwtjes werden gericht (masturbatie gegevens komen later in dit hoofdstuk ter sprake). Bovendien copuleerde het hoogst geplaatste mannetje in de incomplete groep situatie altijd met vrouwtjes van minstens 5 jaar oud, die daarnaast meestal een hoge dominantierang hadden (hoofdstuk 4).

Mogelijk deden zich bij vrouwtjes nog jaren na de puberteit fysiologische veranderingen voor die hun aantrekkelijkheid verhoogden. Anderzijds zou de verhoogde aantrekkelijkheid op hogere leeftijd het gevolg kunnen zijn van subtiele gedragingen die de vrouwtjes pas in de loop van jaren leerden beheersen.

Copulatie-partners van vrouwtjes

Een- en 2-jarige vrouwtjes copuleerden vrijwel uitsluitend met mannetjes van 5 jaar en jonger (fig. 5-21). Naarmate ze ouder werden gingen de vrouwtjes steeds vaker copuleren met partners van 6 jaar en ouder, waaronder alpha-man James. In tegenstelling tot bij de mannetjes speelde bij de vrouwtjes de leeftijd wel een rol bij de verdeling van copulatie-partners. Daarnaast bleek ook de dominantierang van belang te zijn: vrouwtjes met een hoge rang copuleerden, ongeacht hun leeftijd, vaker met mannetjes van 6 jaar of ouder en met James, dan vrouwtjes met een midden/lage rang. De 1- en 2-jarige vrouwtjes zijn niet opgesplitst naar rang aangezien hun dominantie posities nog onduidelijk waren, en omdat het aantal geobserveerde copulaties voor deze vrouwtjes klein was.

Ook bij Japanse makaken copuleren puber-vrouwtjes vaker dan volwassen vrouwtjes met jonge partners (Hanby e.a. 1971; Takahata 1980). Loy (1971) vond dat rhesus vrouwtjes naarmate ze ouder waren relatief vaker copuleerden met ranghoge mannetjes. De ranghoge mannetjes in die studie

waren tevens de oudste mannetjes in de groep, dus dit gegeven stemt overeen met de vondsten uit de huidige studie.

Isosexueel gedrag van mannetjes

Isosexueel beklim- en presenteer gedrag van juveniele dieren (< 3 jaar oud) werd niet gedurende de gehele studieperiode systematisch gescoord. De stellige indruk bestond dat 2- en 3-jarige mannetjes onderling zulk gedrag veel vaker vertoonden dan volwassen mannetjes onderling. Alle mannetjes van 6 maanden en ouder waren weleens bij isosexuele beklimmingen betrokken.

Bij jonge mannetjes trad isosexueel gedrag vaak op als onderdeel van speelse interacties. Daarbij konden de interactanten van 'rol' wisselen: de beklimmer stapte af en werd vervolgens zelf door zijn partner beklommen. Isosexuele interacties tussen oudere mannetjes traden meestal op in agonistische context: tussen mannetjes die betrokken of belangstellend waren bij een conflict. Rolwisselingen werden bij de oudere mannetjes zelden gezien. Volwassen mannetjes met een hoge dominantierang lieten, als ze elkaar beklommen, soms een schel en opgewonden gekrijs horen. Bij beklimmingen tussen jonge mannetjes werd dat nooit gehoord.

Voor het overige verschilden de isosexuele activiteiten van jonge en van oudere mannetjes niet duidelijk van elkaar: voor beide waren er presents, onvolledige en volledige beklimmingen en soms bekkenstoten, terwijl ejaculatie gedrag nooit werd waargenomen. Evenals bij de volwassen mannetjes was bij jonge mannetjes de beklimmer lang niet altijd dominant over de beklommene.

Mannelijke Japanse makaken en rhesusapen vertonen gedurende hun jeugd een afname in het percentage isosexuele beklimmingen, en een toename in het percentage heterosexuele beklimmingen (Hanby & Brown 1974; Loy e.a. 1984). Bij gecastreerde mannetjes deed die verandering zich niet voor: zij bleven iso-sexueel georiënteerd (Loy e.a. 1984). De (relatief) afnemende isosexuele activiteit lijkt daarom een effect van testosteron te weerspiegelen. Echter, de castraten in de studie van Loy e.a. leefden samen met geovariectomeerde vrouwtjes, terwijl de intacte mannetjes intacte vrouwelijke groepsgenoten hadden. Alle dieren waren van ongeveer dezelfde leeftijd. Loy e.a. konden daarom niet met zekerheid zeggen of de omschakeling van een iso- of bisexuele naar een heterosexuele gerichtheid een effect van testosteron was of een effect van de stijgende oestradiolspiegels bij de vrouwelijke groepsgenoten.

Isosexueel gedrag van vrouwtjes

Er werden slechts 9 beklimmingen tussen vrouwtjes van 3 jaar en ouder gezien. Bij 5 daarvan was een 3- of 4-jarig vrouwtje betrokken. Tijdens de observaties van de kleintjes werd maar 1 maal een beklimming tussen vrouwtjes gezien, terwijl alle mannetjes van 6 tot 12 maanden andere mannetjes beklommen en door hen beklommen werden.

Masturbatie door mannetjes

Jonge mannetjes manipuleerden regelmatig hun penis, maar de geconcentreerde ritmische handbewegingen die typisch waren voor volwassen masturbanten begonnen pas op te treden rond de tijd dat er ejaculaat geproduceerd kon worden (circa 4.0 jaar). In 1982 waren er 4 pubers in staat om ejaculaat te produceren. Zij hadden masturbatie frequenties (met ejaculatie) die niet significant verschilden van die van de jong-volwassen mannetjes of de mannetjes van 10 jaar en ouder in 1982. Ook de jong-volwassen en oudere mannetjes verschilden in dit opzicht niet wezenlijk van elkaar (M-W U test).

Masturbatie door vrouwtjes

Het langdurig manipuleren van de eigen clitoris of het gebied daaromheen werd slechts 4 maal waargenomen: V29 (3 jaar), V5 (7 jaar), V332 en V409 (beiden ouder dan 10 jaar). Over de ontwikkeling van dit gedrag is voor de vrouwtjes dus weinig te zeggen.

Gericht masturberen

Het gericht masturberen, kijkend naar een vrouwtje of naar een copulerend paar, werd vrijwel uitsluitend vertoond door mannetjes van 9 jaar en ouder. Van de 1014 geobserveerde gerichte masturbaties waren er slechts 2 afkomstig van jongere mannetjes (hoofdstuk 4).

Vrouwtjes van 3 jaar en jonger ontvingen nooit gerichte masturbaties. Op latere leeftijd hing de ontvangst frequentie, net als de copulatie activiteit, samen met de reproductieve status en de dominantie positie. Vrouwtjes die meer dan 2 maanden zwanger waren of lacteerden ontvingen nooit gerichte masturbaties (hoofdstuk 8), en cyclerende vrouwtjes met een hoge rang hadden een hogere ontvangst dan cyclerende vrouwtjes met een lage rang (hoofdstuk 4). Wanneer cyclerende vrouwtjes van vergelijkbare rang met elkaar vergeleken werden, bleek dat relatief jonge vrouwtjes een lagere gerichte masturbatie-ontvangst hadden dan relatief oude vrouwtjes (tabel 5-9). Dit wees erop dat vrouwtjes naarmate ze ouder waren aantrekkelijker waren voor volwassen mannetjes (zie ook 'copulatie-partners').

Geslachtsverschillen in sexueel gedrag

Nul-jarige beermakaken copuleerden zelden of nooit: dit gold zowel voor mannetjes als vrouwtjes. De mannetjes die op 1-jarige leeftijd geobserveerd konden worden copuleerden gemiddeld 0.018 maal per uur (bereik 0 - 0.051, $n = 10$; er waren 7 mannetjes die wel eens copuleerden tijdens systematische observatie uren). Een-jarige vrouwtjes copuleerden gemiddeld 0.002 maal per uur (bereik 0 - 0.017, $n = 16$; slechts 3 vrouwtjes copuleerden weleens). Dit verschil was statistisch significant ($U = 19.5$, $p < 0.01$). Op latere leeftijden waren de verschillen niet significant. Dit geeft aan dat mannetjes eerder dan vrouwtjes heterosexueel actief werden. Aanvankelijk copuleerden de mannetjes vooral met vrouwtjes die ouder waren dan zichzelf.

In hoofdstuk 4 werd al beschreven dat mannelijke makaken regelmatig vrouwtjes of andere mannetjes beklimmen en ook door andere mannetjes beklommen worden, terwijl vrouwtjes wel regelmatig beklommen worden maar relatief weinig beklimmingen uitvoeren. In de huidige studie, bij Japanse makaken (Hanby & Brown 1974) en bij rhesusapen (Goy & Resko 1972) bleek dit verschil al op zeer jonge leeftijd aanwezig te zijn, en het kan daarom geen gevolg zijn van hormonale veranderingen in de puberteit. De eerder genoemde experimenten met 1-jarige rhesusapen van Goy & Resko (1972) toonden dat dit geslachtsverschil het gevolg was van pre-natale androgenen, die door mannetjes wel en door vrouwtjes niet geproduceerd worden. Vrouwtjes die pre-nataal met TP werden behandeld beklommen net zo vaak als mannetjes. Post-nataal behandelde en onbehandelde vrouwtjes beklommen echter niet. Goy & Resko verkregen hun resultaten met apen die uitsluitend met leeftijdgenootjes leefden. In volledige groepen deden zich dezelfde geslachtsverschillen in beklimmingsgedrag voor (Hanby & Brown 1974; huidige studie). Een masculiniserend effect van pre-natale androgenen op agressief gedrag, dat door Goy & Resko werd gesuggereerd, bleek in een volledige groep niet tot uiting te komen (zie paragraaf 5.8).

5.10 Migraties van jonge mannetjes

De levenssituatie van de apen in Oss was met name voor de jonge mannetjes onnatuurlijk omdat ze niet wanneer ze dat wilden de groep konden verlaten. Bij vrijlevende makaken is het gebruikelijk dat puber-mannetjes hun geboortegroep verlaten en zich aansluiten bij een andere groep. Ook oudere mannetjes kunnen van groep wisselen, maar zij doen dit minder vaak dan pubers en jong-volwassen dieren (referenties: hoofdstuk 2). Soms blijft een zoon van een hooggeplaatste moeder in zijn geboortegroep en bereikt daar een hoge dominantierang (Koford 1963; Koyama 1967).

Alhoewel migraties in Oss uitgesloten waren, werpen de hier gepresenteerde data wel enig licht op de mogelijke oorzaken van migraties in het wild.

Proximate factoren die tot migraties leiden

Welke proximate factoren ertoe leiden dat mannelijke makaken, als ze de puberteit bereiken, besluiten hun geboortegroep te verlaten, wordt uit de wild-studies niet geheel duidelijk. In elk geval lijken de stijgende testosteronspiegels hierbij geen doorslaggevende rol te spelen, want ook gecastreerde mannetjes verlaten op ongeveer 5-jarige leeftijd hun geboortegroep (Wilson & Vessey 1968).

In de huidige studie werd gevonden dat puber-mannetjes naarmate ze ouder werden steeds vaker werden aangevallen door volwassen top-mannetjes (fig. 5-12). Daarnaast werden na de testikel indaling copulaties van puber-mannetjes steeds vaker geïnterrumped door ranghogere mannetjes (fig. 5-18). Dat deze factoren een rol kunnen spelen in het migratie

proces lijkt aannemelijk op grond van het feit dat bij rhesusapen en Japanse makaken migraties vooral in het paringsseizoen optreden (Lindburg 1969; Boelkins & Wilson 1972; Drickamer & Vessey 1973; Kawanaka 1973). In die periode zijn ook de agressie frequenties hoger dan gedurende de rest van het jaar (zie hoofdstuk 4).

Koyama (1967) schreef dat "young males are driven out into the peripheral part by the central monkeys", maar vertelde daarbij niet hoe dat precies in z'n werk ging. Drickamer & Vessey (1973) vermoedden daarentegen dat jonge mannetjes niet actief door oudere top-mannetjes werden verdreven, maar vrijwillig vertrokken, want ook zoons van hooggeplaatste moeders migreerden. Echter, er werd in die studie niet aangetoond dat zoons van top-vrouwtjes minder vaak dan zoons van ranglage vrouwtjes werden aangevallen door top-mannetjes. In de huidige studie bleek juist dat M27, zoon van het ranghoogste vrouwtje, vaker dan andere pubers agressie ontving van de 4 top-mannetjes (fig. 5-12). In het wild zouden zoons van top-moeders dus net zo goed gestimuleerd kunnen worden om te vertrekken als zoons van ranglage moeders.

Het feit dat ze steeds vaker werden geïnterrumpeerd was waarschijnlijk de reden waarom puber-mannetjes steeds vaker 'stiekem' gingen copuleren (fig. 5-18). In de kooi in Oss waren de mogelijkheden voor 'stiekeme' copulaties beperkt. In het wild zouden pubers veel efficiënter 'stiekem' kunnen copuleren, door zich met hun partner een paar honderd meter van de kern van de groep te verwijderen. Dit zou de inleiding kunnen vormen van een periferalisatie proces dat uiteindelijk tot het definitieve vertrek van jonge mannetjes uit hun geboortegroep leidt.

Migraties van puberale mannetjes zijn waargenomen bij bavianen, Java apen, Ceylon kroonapen, rhesusapen en Japanse makaken (referenties: hoofdstuk 2). Bij al die soorten zijn ook copulatie-interrupties gezien (referenties: hoofdstuk 4). Daarentegen gebeurt het bij Indiase kroonapen (Simonds 1965) en Berber apen (Taub 1980) maar zelden dat een puber-mannetje zijn geboortegroep verlaat, en bovendien zijn de volwassen mannetjes van deze 2 soorten zeer tolerant tegenover andere volwassen of puberale mannetjes: copulatie-interrupties komen maar zelden voor (zie ook Rahaman & Parthasarathy 1969; Sugiyama 1971; Glick 1980). Dit ondersteunt de hypothese dat er een verband bestaat tussen copulatie-interrupties en migraties van jonge mannetjes.

In het wild kunnen ook volwassen mannetjes met een hoge dominantierang en soms zelfs alpha-mannen hun groep verlaten (Koyama 1967; Lindburg 1969; Loy 1971; Missakian 1972; Kawanaka 1973; van Noordwijk & van Schaik, in druk). Dit fenomeen kan niet verklaard worden op grond van de bovengenoemde factoren.

Reproductieve voordelen van migraties

Lindburg (1969), Hrdy (1974), Wheatley (1982), en van Noordwijk & van Schaik (in druk) zagen dat immigrerende mannetjes in hun nieuwe groep onmiddellijk de alpha-positie konden innemen. Als alpha-man hadden zij

goede kansen om veel nakomelingen te verwekken, en de reproductieve voordelen van hun migraties waren daarmee evident. In de genoemde studies waren de groepen vrij klein met maar 1 tot 4 volwassen mannetjes.

Drickamer & Vessey (1973) en Kawanaka (1973) vonden dat immigranten aanvankelijk een lage dominantierang hadden. In deze studies waren de (bijgevoederde) groepen vrij groot, met zo'n 10 à 15 volwassen mannetjes per groep. Het is niet erg aannemelijk dat een immigrant onmiddellijk al die mannetjes verslaat en zelf alpha-man wordt. Dit gaat waarschijnlijk gemakkelijker in groepen met maar enkele volwassen mannetjes. De immigranten in de studies van Drickamer & Vessey en Kawanaka stegen pas in de loop van jaren in rang, wanneer de oudere top-mannetjes overleden of vertrokken. De immigranten hadden aanvankelijk, met hun lage rang, maar weinig kansen om vrouwtjes te bevruchten. Het reproductieve voordeel van hun migraties was daarom niet direct duidelijk. De migranten hadden evengoed in hun geboortegroep het verdwijnen van de oudere top-mannetjes kunnen afwachten.

Packer (1979a) maakte duidelijk dat migraties ook onder de bovenbeschreven omstandigheden reproductief voordelig zijn, omdat hiermee inteelt wordt voorkomen. Migraties bevorderen de 'inclusive fitness' van de migrant (het reproductieve succes van hemzelf en zijn verwanten).

Er kleven overigens ook nadelen aan het migreren. Na het verlaten van hun geboortegroep leven mannetjes vaak enige tijd solitair. Ze vormen zo een gemakkelijker prooi voor roofdieren dan apen die omringd zijn door groepsgenoten. Het sterftecijfer onder jong-volwassen mannetjes ligt dan ook veel hoger dan onder vrouwtjes van dezelfde leeftijd (Dittus 1975; Fedigan e.a. 1983). Dit nadeel weegt kennelijk niet op tegen de voordelen, want migraties van jonge mannetjes vormen een zeer algemeen verschijnsel onder makaken en andere apensoorten (zie hoofdstuk 2).

HOOFDSTUK 6

VOORTPLANTINGSFYSIOLOGIE VAN VROUWELIJKE BEERMAKAKEN

6.1 Inleiding

De voortplantingsfysiologie van vrouwelijke beermakaken is, onder laboratorium-omstandigheden, uitvoerig bestudeerd door MacDonald (1971), Stenger (1972), Trollope & Blurton Jones (1975), Wilks (1977), Slob e.a. (1978a,b; 1979), Dukelow e.a. (1979) en Brüggemann & Dukelow (1980). Deze onderzoekers presenteerden gegevens over de lengte van de ovarium-cyclus, de lengte van de zwangerschap en seizoensfluctuaties in geboorten frequenties. Onder meer natuurlijke omstandigheden werden beermakaken bestudeerd door Estrada & Estrada (1976), Hadidian & Bernstein (1979) en Harvey & Rhine (1983) (groepen in buiten-gevangenschap) en Estrada & Estrada (1981) (een eilandgroep). Deze studies leverden informatie over de lengte van de periode tussen opeenvolgende bevallingen en seizoensfluctuaties in geboorten frequenties. Bovendien maakten Harvey & Rhine schattingen van de zwangerschapsduur. Gegevens over de hier genoemde voortplantingsvariabelen voor beermakaken in de natuur zijn niet voorhanden (McCann 1933; Bertrand 1969).

De in dit hoofdstuk gepresenteerde data vormen een aanvulling op de bovenstaande studies. Daarnaast worden er gegevens gepresenteerd over de lengte van het interval tussen een bevalling en de eerstvolgende ovulatie, en over het aantal ovulaties voorafgaand aan een conceptie. De data zullen worden vergeleken met de vondsten bij andere primatensoorten (met name makaken).

Er worden correlatie coëfficiënten berekend tussen enkele van de voortplantingsvariabelen en de dominantierang van de vrouwtjes om na te gaan of er een verband bestaat tussen de dominantierang en reproductief succes.

6.2 Materiaal

Van december 1979 tot mei 1983 werd er wekelijks bloed afgenomen voor progesteron bepaling, en konden ovulatie- en conceptie data geschat worden (hoofdstuk 3). Er werd per periode steeds maar van 10 à 20 vrouwtjes tegelijk bloed afgenomen (fig. 3-3). Er waren vrouwtjes die ovuleerden of zwanger werden in een periode waarin ze niet deelnamen aan het bloedafname programma. In die gevallen konden ovulatie- en conceptie data niet worden

geschat.

Sinds de oprichting van de kolonie werden door de dierverzorgers alle geboorten (inclusief miskramen) genoteerd. De gegevens tot aan 1 januari 1984 worden hier gepresenteerd.

De gegevens van vrouwtjes met een IUD zijn steeds buiten beschouwing gelaten, tenzij vermeld.

6.3 Fysiologische gegevens

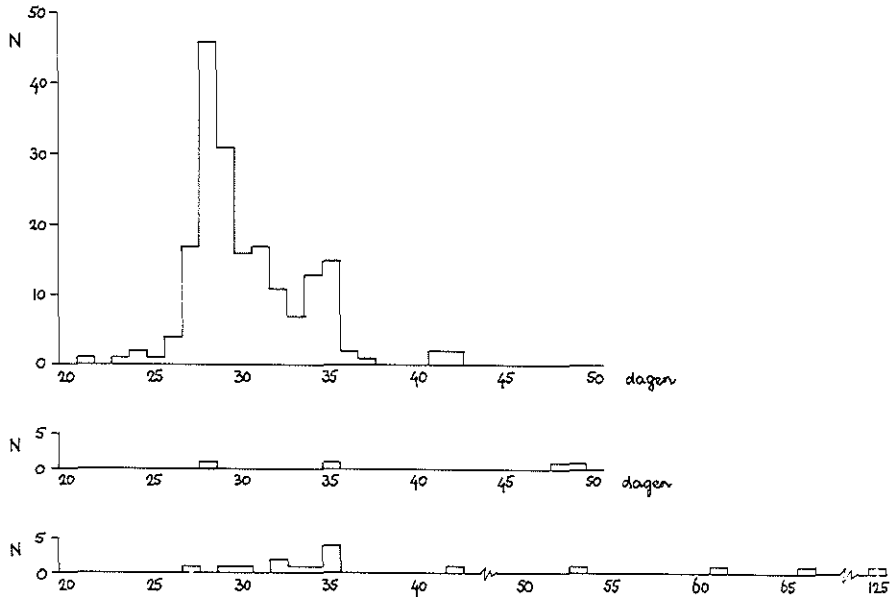
Inter Ovulatie Interval (IOI)

De periode tussen 2 opeenvolgende ovulaties werd gebruikt als maat voor de lengte van de menstruatiecyclus. Wanneer zich tussen 2 ovulatoire cycli in een anovulatoire cyclus voordeed (met een kort durende, lichte progesteron stijging) dan werd het IOI buiten beschouwing gelaten. Gegevens van IUD-vrouwtjes werden hier ook meegerekend. Er werden 3 soorten IOIn onderscheiden:

- eerste IOI bij puberale vrouwtjes;
- eerste IOI volgend op een bevalling;
- overige IOIn

De 'overige IOIn' vormden de grootste klasse (n = 189, data van 28 vrouwtjes). Ze varieerden in lengte van 21 tot 42 dagen en lieten een scheve verdeling zien (fig. 6-1): IOIn van 28 dagen kwamen het meest frequent voor, kortere IOIn relatief weinig en langere IOIn relatief vaak. De gemiddelde IOI-lengte bedroeg 30.2 dagen. Er waren vrouwtjes die maar weinig (1 of 2 IOIn) en vrouwtjes die zeer veel (10 of meer IOIn) aan dit gemiddelde bijdroegen. Een alternatieve methode om het gemiddelde te berekenen was alleen die vrouwtjes mee te rekenen waarvan minstens 3 IOIn konden worden gemeten (n = 18), vervolgens voor elk van hen een individueel gemiddelde te berekenen, en tenslotte een gemiddelde van deze gemiddelden te berekenen. Deze methode resulteerde ook in een gemiddelde IOI-lengte van 30.2 dagen. De individuele gemiddelden varieerden van 27.8 tot 33.6 dagen (n = 18).

Van de eerste IOIn bij puberale vrouwtjes (n = 4) waren er 2 langer dan alle bovenbeschreven IOIn (48 en 49 dagen), 1 was betrekkelijk lang (35 dagen) en 1 had een modale lengte (28 dagen) (fig. 6-1). Ook bij puberale rhesusapen (Foster 1977) en meisjes (Metcalf e.a. 1983) werd gevonden dat de eerste ovulatoire cycli gewoonlijk meer dan 35 dagen duurden, terwijl de cycluslengte bij volwassenen gewoonlijk 28 dagen bedraagt. Eenzelfde verschil werd bij makaken beschreven door Hartman (1932), Hadidian & Bernstein (1979), en Resko e.a. (1982). In deze laatste 3 studies werden slechts zwellings- of menstruatie intervallen gepresenteerd, zodat het niet zeker was of de cycli ovulatoir waren. In elk geval wijzen deze vondsten erop dat bij puberale vrouwtjes de (ovulatoire) cycliciteit 'langzaam op gang komt'.



Figuur 6-1. Verdeling van de lengten van inter ovulatie intervallen (IOIn). Boven: 'normale' IOIn (niet eerste IOIn); midden: eerste IOIn van puberale vrouwtjes; onder: eerste IOIn na bevalling.

De eerste IOIn na een bevalling waren gemiddeld 44.0 dagen lang (bereik 27 - 66 dagen, en één IOI van 125 dagen, $n = 16$; fig. 6-1). Voor statistische toetsing werden data gebruikt van vrouwtjes die zowel een eerste IOI na een bevalling als 'overige' IOIn hadden. Eerste IOIn waren significant langer dan overige IOIn ($T = 8.5$, $n = 11$, $p < 0.05$). Dit bevestigt eerdere vondsten van Howie e.a. (1982b) bij de mens en van Young & Yerkes (1943) bij chimpansees. In de laatste studie ging het om geobserveerde zwellingen en menstruaties, waarbij geen zekerheid omtrent de ovulaties bestond.

De eerste ovulaties bij puberale vrouwtjes of na een bevalling werden altijd gevolgd door 2 weken met hoge, en een 3e week met lage progesteronspiegels (tenzij er een conceptie was opgetreden). Dit duidt erop dat de luteale fase, volgend op een eerste ovulatie, een normale lengte had van ongeveer 17 dagen en dat afwijkende lengte van het eerste IOI werd veroorzaakt door een relatief lange folliculaire fase, voorafgaand aan de volgende ovulatie.

IOI : andere studies aan beermakaken

In alle voorgaande studies naar de lengte van de menstruatiecycclus bij de

beermakaak werd de cyclus gemeten van de 1e menstruatie dag tot de 1e dag van de volgende menstruatie. In de huidige studie was dat niet mogelijk omdat menstruatie gegevens niet dagelijks werden bijgehouden. Wilks (1977) en Slob e.a. (1978a) vonden dat bij beermakaken de lengte van de luteale fase weinig varieert: de menstruatie begint gewoonlijk op de 18de dag na de ovulatie dag. Daarom bestaat er waarschijnlijk weinig verschil tussen het inter ovulatie interval en het inter menstruatie interval, en kunnen de 2 maten voor de cycluslengte direct met elkaar vergeleken worden.

Het onderscheid tussen eerste cycli (bij puberale vrouwtjes of na een bevalling) en overige cycli werd in de voorgaande beermakakenstudies niet gemaakt. In de meeste van die studies werd er gewerkt met geheel volwassen vrouwtjes die zelden of nooit de gelegenheid hadden om zwanger te worden, dus van een storende invloed door (meestal vrij lange) eerste cycli was nauwelijks sprake.

De in de huidige studie gevonden 'overige IOI-lengten' stemden goed overeen met eerdere vondsten aan beermakaken in het laboratorium: Wilks (1977) en Slob e.a. (1978a,b) rapporteerden gemiddelden van 29 - 31 dagen en een totaal bereik van 25 - 44 dagen. Daarbij was het dankzij hormoongetallen zeker dat het om ovulatoire cycli ging. Kennelijk had de wijze waarop de apen gehuisvest waren (in het laboratorium of in een groep in de buitenlucht) geen invloed op de cycluslengte. In laboratorium-studies waarin alleen menstruatie intervallen werden gemeten zonder vast te stellen of deze ovulatoir waren, werden vergelijkbare gemiddelden gevonden (30 - 31 dagen), maar een groter bereik (20 - 50 dagen; MacDonald 1971; Brüggemann & Dukelow 1980; Fraser e.a. 1980).

De gegevens uit de huidige studie vertoonden een opvallende gelijkenis met die van Brüggemann & Dukelow (1980): een modus van 28 dagen, relatief weinig kortere cycli en relatief veel langere. Een dergelijke scheve verdeling werd ook gevonden bij rhesusapen en Java apen (Zuckerman 1937). Doordat de luteale fase een vrij constante lengte heeft, is er weinig 'ruimte' voor kortere cycli (korter dan 20 dagen is voor ovulatoire cycli bij de beermakaak waarschijnlijk onmogelijk). Maar de folliculaire fase kan wel sterk variëren in lengte en daardoor is er wel ruimte voor langere cycli.

IOI : andere makaken

Bij verschillende andere makakensoorten werden gemiddelde cycluslengten van 27 - 32 dagen gevonden, wat vergelijkbaar is met de waarden voor de beermakaak (baardaap: Shideler e.a. 1983; Indiase kroonaap: Lasley e.a. 1974; Kholkute e.a. 1981; Assam makaak: Wehrenberg e.a. 1980; Java aap: Goodman e.a. 1977; Shaikh e.a. 1978; rhesusaap: Wilks e.a. 1976; Walker e.a. 1983; Japanse makaak: Enomoto e.a. 1979). In al deze studies werden dagelijks menstruatie controles uitgevoerd en werd aan de hand van hormoongetallen vastgesteld dat het zeker-ovulatoire cycli betrof. Bij Formosa makaken duren menstruatie intervallen (niet zeker-ovulatoir) gemiddeld 29 dagen (Peng e.a. 1973).

Laponders hebben betrekkelijk lange ovulatoire cycli ($\bar{X} = 33 - 36$ dagen; Bullock e.a. 1972; Eaton & Resko 1974b); zij hebben in tegenstelling tot de eerder genoemde soorten grote perineale zwellingen. Het lijkt erop of er extra tijd nodig is om deze zwellingen op te bouwen, want vooral de folliculaire fase van de cyclus duurt bij laponders lang, terwijl de lengte van de luteale fase (14 - 17 dagen) vergelijkbaar is met die van andere makaken. Ook bavianen hebben vrij lange ovulatoire cycli ($\bar{X} = 36$ dagen) en grote zwellingen, terwijl de lengte van de luteale fase vergelijkbaar is met die van makaken ($\bar{X} = 16$ dagen; Wildt e.a. 1977). Moormakaken en kuifmakaken hebben eveneens grote zwellingen en een cyclusduur van ongeveer 5 weken (gemeten op grond van niet zeker-ovulatoire zwellings-intervallen; Dixon 1977; Hadidian & Bernstein 1979).

Menstruaties

Bij de vrouwtjes in het bloedafname programma werd wekelijks, met behulp van een wattenstaafje, gecontroleerd of ze menstrueerden. Het was te verwachten dat met deze methode lang niet alle menstruaties getroffen zouden worden, want de modale menstruatieduur bij de beermakak is slechts 2 dagen (Brüggemann & Dukelow 1980). Er werden 246 ovulaties zonder conceptie vastgesteld, waarna in theorie een menstruatie kon worden waargenomen. Op grond van de modale duur van 2 dagen mocht verwacht worden dat in 2/7 deel van de ovulatoire cycli (70 cycli) de menstruatie inderdaad zou worden getroffen. Het gevonden aantal (59 van de 246) week hier niet significant vanaf ($\chi^2 = 2.42$, $df = 1$, $p > 0.10$).

Naast menstruaties werden er ook nog 26 vaginale bloedingen vastgesteld bij vrouwtjes in een periode waarin ze niet ovuleerden, 6 bloedingen bij vrouwtjes in de 1e zwangerschapsmaand (mogelijk implantatie-bloedingen, zie MacDonald 1971), 12 bloedingen later in de zwangerschap en tenslotte 24 bloedingen die in de peri-ovulatoire of de mid-luteale fase van de cyclus vielen. Een deel hiervan was mogelijk het gevolg van intensief copuleren. Deze bloedingen konden niet worden aangemerkt als menstruaties, maar wanneer er geen progesterongetallen voorhanden waren geweest zouden ze daar wel voor zijn doorgegaan.

Op het eind van 1982 werd er bij 3 vrouwtjes dagelijks een menstruatie controle gedaan. Hun gegevens zijn hierboven niet meegerekend. Deze vrouwtjes hadden te zamen 8 ovulatoire cycli (vastgesteld op grond van progesterongetallen), maar in 1 daarvan werd geen menstruatie waargenomen.

Uit het bovenstaande blijkt dat aan de hand van uitsluitend 'menstruatie' gegevens er bloedings-intervallen kunnen worden vastgesteld die in feite geen ovulatoire ovariumcycli representeren. De op grond hiervan berekende gemiddelden, medianen of normale waarden kunnen wel goed vergelijkbaar zijn met de waarden voor zeker-ovulatoire cycli, nl. wanneer korte en lange niet-ovulatoire bloedings-intervallen ongeveer gelijk verdeeld zijn. De variatie in bloedings-intervallen is echter veel groter dan voor zeker-ovulatoire cycli (Valerio e.a. 1969; Peng e.a. 1973; Nigi 1975; Takahata 1980). In de eerdergenoemde beermakakenstudies werden wel

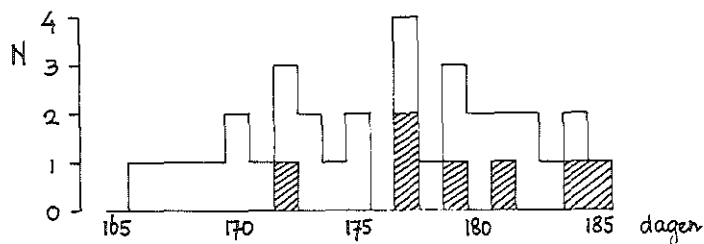
redelijk 'normale' bereiken gerapporteerd, doordat Brüggemann & Dukelow (1980) cycli korter dan 20 of langer dan 50 dagen buiten beschouwing lieten, terwijl Fraser e.a. (1980) alleen data van regelmatig cyclerende vrouwtjes gebruikten.

Zwangerschap

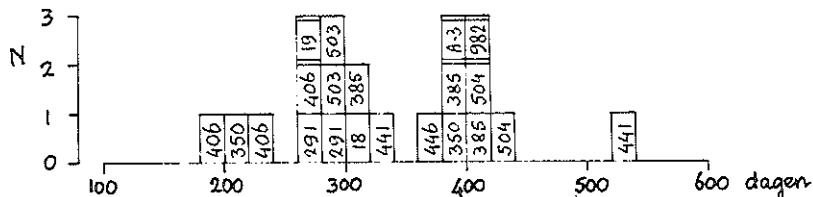
De gemiddelde lengte van 33 zwangerschappen, alle eindigend met de geboorte van een levend jong, bedroeg 176.1 dagen (bereik 166 - 185; fig. 6-2). Eerdere studies aan beermakaken in het laboratorium (MacDonald 1971; Stenger 1972; Trollope & Blurton-Jones 1975; Dukelow e.a. 1979) en in buiten-gevangenschap (Harvey & Rhine 1983) leverden gemiddelden van 175-180 dagen op (n = hoogstens 12 per studie). Het combineren van de eerdere data resulteerde in een gemiddelde zwangerschapsduur van 176.7 dagen (bereik 161 - 195, n = 44), wat goed overeenkomt met de vondsten in Oss.

Makakensoorten met ongeveer even lange zwangerschappen als de beermakaak zijn de laponder ($\bar{X} = 175$, Tokuda e.a. 1968; mediaan = 171, Hadidian & Bernstein 1979), de kuifmakaak (mediaan = 176, Hadidian & Bernstein 1979) en de Japanse makaak ($\bar{X} = 175$, Nigi 1976). Qua lichaamslengte en -gewicht behoren deze soorten, net als de beermakaak, tot de middelgrote makaken (Fooden 1980; zie ook referenties in paragraaf 5.3). Een kortere zwangerschapsduur werd gevonden bij 3 relatief kleine soorten: Indiase kroonapen ($\bar{X} = 162$, Valerio e.a. 1969), Java apen ($\bar{X} = 160$, Valerio e.a. 1969) en Formosa makaken ($\bar{X} = 162$, Peng e.a. 1973). De geboortegewichten bleken (voorzover ze bekend waren) te corresponderen met de zwangerschapsduur en de grootte van volwassen dieren (paragraaf 5.3). Echter, rhesusapen kunnen op grond van hun gewicht tot de middelgrote makaken gerekend worden, maar hebben toch vrij korte zwangerschappen ($\bar{X} = 166$, Hartman 1932; $\bar{X} = 164$, Valrio e.a. 1969; $\bar{X} = 167$, Bielert e.a. 1976).

Zwangerschappen van nullipare vrouwtjes ($\bar{X} = 179.3$, n = 7) waren wat langer dan die van primipare en multipare vrouwtjes ($\bar{X} = 175.3$, n = 26) (U = 53, p < 0.10). Hartman (1932) vond eenzelfde verschil (niet statistisch significant) bij rhesusapen. Ik heb hiervoor geen verklaring.



Figuur 6-2. Verdeling van de lengten van zwangerschappen. Gearceerd: zwangerschappen van nullipare vrouwtjes.



Figuur 6-3. Bevalling-eerstvolgende ovulatie interval (na geboorte van een levend jong). Getallen in de figuur: identificatienummers van vrouwtjes; = interval volgend op eerste bevalling.

Bevalling - eerstvolgende ovulatie interval

Na de geboorte van een levend jong bleef de moeder altijd lange tijd anovulatoir. Gemiddeld duurde het 340 dagen (bereik 181 - 540, n = 21; fig. 6-3) voor de eerstvolgende ovulatie optrad. Een soortgelijk verschijnsel, nl. het uitblijven van perineale zwellingen gedurende vele maanden na een bevalling werd gevonden bij laponders en kuifmakaken (Hadidian & Bernstein 1979), bavianen (Altmann e.a. 1978) en chimpansees (Tutin 1980).

Bij de mens is al lang bekend dat vrouwen nadat ze een kind hebben gekregen niet onmiddellijk weer zwanger kunnen worden (McNeilly 1979). Bij moeders die hun baby de borst gaven bleef de 1e ovulatie langer uit dan bij moeders die hun baby met de fles voedden (Howie e.a. 1982a,b). Door de zuigprikkel gaat de hypofyse prolactine produceren. Dit hormoon houdt de melkproduktie in stand en is mogelijk ook betrokken bij het onderdrukken van ovulaties (McNeilly e.a. 1982). Uit experimenten met ratten (Smith 1978) en rhesusapen (Schallenberger e.a. 1981) bleek dat ook de zuigprikkel alleen het optreden van ovulaties kan onderdrukken, wanneer prolactine-spiegels door behandeling met bromocriptine kunstmatig laag worden gehouden. Bij de experimentele rhesusapen bleven de ovulaties echter minder lang uit dan bij de onbehandelde apen. Schallenberger e.a. vermoeden daarom dat de ovulatie-onderdrukking berustte op een gezamenlijke werking van de zuigprikkel en prolactine.

Na een abortus trad de 1e ovulatie veel sneller op dan na de geboorte van een levend jong (n = 3: 18, 21 en 49 dagen). Dit werd ook gevonden bij laponders en kuifmakaken (Hadidian & Bernstein 1979) en chimpansees (Tutin 1980). Bavianen beginnen ongeveer 3 weken na het overlijden van hun jong weer te cycleren (Altmann e.a. 1978). Dit kan verklaard worden doordat er na een abortus geen zuigprikkel volgt, en daarmee ook geen prolactine produktie en ovulatie-onderdrukking, of doordat deze processen bij het overlijden van het jong stoppen.

Aantal ovulaties voorafgaand aan een conceptie (NCOs)

Vrouwtjes die zwanger werden hadden gewoonlijk voorafgaand aan de concep-

Tabel 6-1. Aantal ovulatoire ovariumcycli voorafgaand aan de conceptie; † = ruwe schatting; x = nog niet zwanger op het eind van de studie. Individuen in dominantie volgorde (V291 is top-vrouw). Alleen niet-IUD-vrouwtjes waarvoor data beschikbaar waren zijn weergegeven.

♀	EERSTE CONCEPTIE	TWEEDE CONCEPTIE	LATERE CONCEPTIES	\bar{x}
291			0, 1	0.5
21	30 †			30
350			1, 3	2
18	weinig	2	3	2.5
406			1, 2, 0	1
24	2			2
28	14 †			14
19	0	7		3.5
385			1, >10 x	1
25	3			3
309			3	3
29	14			14
503			2, 2	2
31	>15 x			-
344			6	6
307			>20 x	-
287			>20 x	-
388	>20 x			-
409			>20 x	-
441		1	3	2
504			1, 5	3
446			0, 0, 4	1.3
34	weinig			-
5		4 †		4
36	>2 x			-
981			2	2
A-3		3		3

tiencyclus een of meer cycli zonder conceptie. Het aantal niet-conceptieve ovulatoire cycli (NCOs) kon niet altijd precies worden vastgesteld: sommige vrouwtjes ovuleerden kort (< 1 maand) na het begin van de bloedafname, en dan was het niet zeker of er daarvoor NCOs waren geweest. Andere dieren waren op het eind van de studie nog niet zwanger, alhoewel ze wel regelmatig ovuleerden. In die gevallen kon er hooguit een ruwe schatting van het aantal NCOs worden gemaakt. Deze 'onzekere gevallen' zijn, met de 'zekere gevallen', weergegeven in tabel 6-1.

Tabel 6-1 bevat een aantal bijzondere vrouwtjes:

V291, V406, V19 en V446: vrouwtjes met concepties zonder NCOs. Zij werden direct bij hun 1e ovulatie, in de puberteit of na een bevalling, zwanger. Allen hadden ook conceptie(s) met een of meer NCOs.

V21, V28, V29 en V31: puberale vrouwtjes die minstens gedurende een jaar regelmatig ovuleerden zonder zwanger te worden.

V18, en V34: puberale vrouwtjes waarvan geen bloed werd afgenomen rond hun 1e conceptie tijdstip. Zij werden zwanger op een leeftijd van resp. 3.2 en 3.3 jaar (teruggerekend vanaf bevallingsdatum). Bij andere puberale vrouwtjes werd de vroegste 1e ovulatie vastgesteld op een leeftijd van 3.4 jaar (hoofdstuk 5). Daarom is het onwaarschijnlijk dat er aan de eerste concepties van V18 en V34 veel NCOs voorafgingen.

V388: geheel volwassen vrouwtje dat nog nooit zwanger is geweest. Zij ovuleerde regelmatig maar copuleerde zelden.

V385, V307, V287 en V409: geheel volwassen vrouwtjes die al minstens 3 maal zwanger zijn geweest. Gedurende het laatste studiejaar (of langer) ovuleerden zij regelmatig, maar werden zij niet zwanger. In die periode copuleerden V385 en V287 frequent, en V307 en V409 zelden.

NCOs bij nullipare, primipare en multipare vrouwtjes

Tutin (1980) vond bij chimpansees in het wild dat er bij primipare en nullipare vrouwtjes meer perineale zwellingscycli aan een conceptie voorafgingen dan bij multipare vrouwtjes.

Bij de beermakaken in Oss bestond er geen significant verschil in het aantal NCOs tussen enerzijds de 1e en 2e concepties gecombineerd ($\bar{X} = 4.0$, bereik 0 - 14, $n = 8$) en anderzijds de latere concepties ($\bar{X} = 1.9$, bereik 0 - 6, $n = 19$) ($U = 53.5$, ns). Bij deze analyse zijn alleen de zekere gevallen uit tabel 6-1 meegerekend. De onzekere gevallen bestonden uit een tweetal (waarschijnlijk) lage getallen in de eerstgenoemde categorie, en een aantal (zeer) hoge getallen in beide categorieën. De onzekere gevallen zouden dus de uitkomst van de analyse niet wezenlijk veranderen.

Nulli- en primipare beermakaken waren dus niet minder vruchtbaar dan multipare. Tutin (1980) vond zo'n verschil wel, maar suggereerde zelf al dat dit te wijten kon zijn aan de mogelijkheid dat de zwellingscycli van nulli- en primiparae vaker anovulatoir zijn dan die van multiparae. Dat zou betekenen dat er, ook bij Tutin's chimpansees, geen verschil in vruchtbaarheid hoeft te bestaan als de vrouwtjes eenmaal ovuleren.

NCOs bij rhesusapen

Wat betreft het optreden van een of enkele NCOs voorafgaand aan de meeste concepties, verschillen beermakaken van rhesusapen: Gordon (1981) en Wilson e.a. (1984) vonden dat rhesus vrouwtjes in buiten-gevangenschap bijna zonder uitzondering bij de 1e ovulatie na een vorige bevalling of in de puberteit zwanger werden.

Het is niet waarschijnlijk dat dit verschil tussen beermakaken en rhesusapen te wijten is aan externe factoren zoals klimaat, huisvesting en voeding, want bij de beermakaken die D.Q. Estep (persoonlijke mededeling) bestudeerde werd ook gevonden dat vrouwtjes die regelmatig ovuleerden en frequent copuleerden niet direct zwanger werden maar eerst enkele NCOs doormaakten. Deze beermakaken leefden in hetzelfde primatencentrum als de rhesusapen van Gordon en Wilson e.a. (Yerkes Regional Primate Center, Georgia, U.S.A.).

NCOs: mogelijke verklaringen

Op het eerste gezicht is het wonderlijk dat regelmatig ovulerende vrouwtjes die in het voortdurende gezelschap van volwassen mannetjes leven, niet onmiddellijk wanneer ze beginnen te ovuleren zwanger worden, maar gewoonlijk eerst een aantal NCOs doormaken.

Van 3 van de vrouwtjes met veel NCOs (V307, V388 en V409) werden zelden of nooit copulaties waargenomen in de periode waarin ze hun NCOs doormaakten. Het is daarom logisch dat ze niet zwanger werden. Echter, veruit de meeste vrouwtjes copuleerden frequent gedurende NCOs. De copulatie-partner was meestal een van de 3 ranghoogste volwassen mannetjes (M300, M303 en M410). Deze drie hadden tijdens het fokprogramma (voor 1978) bewezen dat ze fertiel waren. Zowel NCOs als concepties traden het hele jaar door op, en seizoensgebonden fluctuaties in de fertiliteit van volwassen mannetjes leken daarom uiterst onaannemelijk. Aan de hand van deze gegevens kon het optreden van NCOs dus niet verklaard worden.

Het is mogelijk dat er in sommige van de 'ovulatoire' cycli een zgn. LUF-syndroom optrad ("luteinized unruptured follicle syndrome"). Tijdens een LUF-cyclus is er geen ovulatie, maar vormt zich na de rijping van de follikel en de LH- en FSH-pieken wel een actief corpus luteum. Vrouwen met het LUF-syndroom hebben normale, regelmatige menstruaties en ook een normaal progesteron patroon. LUF-cycli kunnen daarom op grond van progesterongetallen niet worden onderscheiden van normale ovulatoire cycli. Het LUF-syndroom is door middel van laparoscopie vastgesteld bij mensen (Koninckx e.a. 1980; 1981) en Java apen (Schencken e.a. 1984). Als het ook bij beermakaken kan optreden zou dat betekenen dat het niet zeker is dat alle gevonden progesteron stijgingen vooraf zijn gegaan door een ovulatie, en dat concepties uitbleven omdat een deel van de NCOs in feite anovulatoire LUF-cycli waren.

Op de IOI-lengten heeft het mogelijke optreden van het LUF-syndroom geen invloed. want uit de studies van Koninckx e.a en Schencken e.a. bleek dat LUF-cycli even lang zijn als normale ovulatoire cycli. Bovendien hebben oestradiol-, progesteron-, FSH- en LH-spiegels in LUF- en in normale cycli precies hetzelfde verloop, dus mag niet verwacht worden dat de relatie tussen cyclusfase en sexueel gedrag (hoofdstuk 8) in LUF-cycli anders ligt dan in normale ovulatoire cycli.

Een andere verklaring voor het frequente optreden van NCOs wordt gevormd door de mogelijkheid dat er bij een deel van de ovulaties wel een conceptie optrad, maar dat de bevruchte eicel zich niet in de uterus innestelde, of dat er kort na de innesteling een abortus volgde. In dergelijke gevallen is het progesteronverloop (bij wekelijkse bloedafname) niet te onderscheiden van dat in ovulatoire cycli waarin werkelijk geen conceptie optrad. Schlesselman (1979) schatte dat bij de mens ongeveer de helft van de bevruchte eicellen al binnen 2 weken na de conceptie afsterft. Er treedt dan op het 'normale' tijdstip een menstruatie op, zodat het lijkt alsof er een cyclus zonder conceptie is geweest.

Inter bevallings interval (IBI)

Gegevens over de periode tussen 2 opeenvolgende bevallingen van eenzelfde vrouwtje (IBI) werden vanaf de 1e geboorte in de kolonie (1972) bijgehouden. De IBIn uit de binnenperiode werden apart beschouwd, omdat toen de concepties in een paar-situatie optraden en het aan het besluit van de dierverzorger was overgelaten wanneer een jong werd gespeend en wanneer de moeder weer bij een mannetje werd gezet. In de buitenkooi leefden de apen continu bij elkaar en kon het optreden van concepties niet meer door mensen worden beïnvloed.

IBIn die volgden op een abortus zijn apart beschouwd van IBIn volgend op de geboorte van een levend jong, en IBIn die eindigden in een abortus zijn helemaal buiten beschouwing gelaten.

De IBI-lengten zijn weergegeven in tabel 6-2. De gemiddelde lengte van IBIn die niet volgden op een abortus was tijdens de binnenperiode 523 dagen en tijdens de buitenperiode ongeveer 3 maanden langer: 618 dagen. Om dit verschil statistisch te toetsen werden (individuele gemiddelde) IBIn gebruikt van vrouwtjes die in beide periodes een of meer IBIn hadden. Voor deze vrouwtjes ($n = 7$) was het binnen-gemiddelde 492 dagen en het buiten-gemiddelde 625 dagen. Het verschil was niet statistisch significant, maar er was wel sprake van een trend ($T = 3$, $n = 7$, $p < 0.08$). Het verschil is te wijten aan het feit dat tijdens de binnenperiode jongen op een leeftijd van ongeveer 7 maanden bij de moeder werden weggehaald, waarna de moeder meestal direct weer met een mannetje werd gehuisvest. Eerder in dit hoofdstuk werd al opgemerkt dat de aanwezigheid van een zogend jong het op gang komen van ovulatoire cycli kan onderdrukken. In theorie was het mogelijk dat tijdens de binnenperiode vrouwtjes al 7 maanden na een bevalling opnieuw zwanger konden worden. In de buitenkooi werd de lactatie niet kunstmatig afgebroken. Trollope & Blurton Jones (1975) vonden dat bij beermakaken de melkproductie, als die niet kunstmatig wordt afgebroken door het jonge te spenen, gemiddeld 9.7 maanden na de bevalling stopt. Dat is ongeveer 3 maanden later dan het tijdstip waarop in Oss de jongen werden gespeend. Het is opmerkelijk dat het verschil tussen de gemiddelde binnen- en buiten-IBIn ook ongeveer 3 maanden bedroeg.

IBIn die volgden op een abortus ($\bar{X} = 292$ dagen, $n = 7$) waren significant korter dan IBIn volgend op een levende geboorte ($\bar{X} = 581$ dagen, $n = 44$) (binnen- en buitenperiode gecombineerd: $U = 11$, $p < 0.001$). Dit verschil is weer te verklaren aan de hand van het feit dat lactatie het optreden van ovulaties, en daarmee de mogelijkheid van een conceptie, onderdrukt. Als er geen zogend jong aanwezig is kan een vrouwtje weer zeer snel na de geboorte gaan cycleren en zwanger worden.

Bij Japanse makaken (Tanaka e.a. 1970), beermakaken (Harvey & Rhine 1983) verscheidene andere makakensoorten (Hadidian & Bernstein 1979), bavianen (Altmann e.a. 1978) en chimpansees (Tutin 1980) werd eveneens gevonden dat het IBI veel korter is na de geboorte van een dood jong of wanneer het jong snel na de geboorte sterft, dan na de geboorte van een levend jong dat ook nog minstens 6 maanden blijft leven. Echter, een

Tabel 6-2. Inter bevalling intervallen (IBIn) in dagen, 1972 t/m 1983. Binnenperiode: IBIn tussen levend-geboorten, waarbij de concepties tijdens de binnenperiode plaatsvonden; buitenperiode: IBIn tussen levend-geboorten, concepties in de buitenperiode; na abortus: IBIn volgend op een voldragen of onvoldragen dood-geboorte, binnen en buiten gecombineerd. Niet in de tabel opgenomen: IBIn eindigend in een dood-geboorte en 'overgang' (binnen/buiten) IBIn. Individuen in dominantie volgorde (V291 is top-vrouw); † = aan V265 kon geen dominantierang worden toegekend: zij overleed tijdens de binnenperiode; \bar{x}_a = gemiddelde van individuele gemiddelden; \bar{x}_b = totaal-gemiddelde.

♀	BINNENPERIODE		BUITENPERIODE		NA ABORTUS	
	N	\bar{x}	N	\bar{x}	N	\bar{x}
291	3	435.3	3	511.7	1	288
350	3	546.7	3	569.3		
18			1	586	1	292
406	1	538	4	476.2	1	274
19			1	642		
385	2	538.5	1	570		
309	1	465	2	762		
503	1	426	3	577.3		
344	1	497	1	910		
307	1	539				
409	2	555				
441			2	737.5		
504			2	757	1	212
446			2	584.5	1	188
5					1	308
740					1	481
981			1	642		
A-3			1	778		
265 †	2	597.5				
\bar{x}_a	10	513.8	14	650.2	7	291.9
\bar{x}_b	17	523.1	27	618.1	7	291.9
bereik	412 -	691	402 -	910	188 -	481

dergelijke sterke IBI afname werd niet gevonden bij rhesusapen (Drickamer 1974a; Hadidian & Bernstein 1979) en Indiase kroonapen (Silk e.a. 1981). Deze 2 soorten vertonen een duidelijk geboortenseizoen en de vrouwtjes krijgen gewoonlijk ieder jaar een jong. Het maakt weinig uit of dat een dood-geboren jong is, of een jong dat vroeg sterft, of een jong dat minstens een halfjaar in leven blijft, want een volgende conceptie kan en zal in de regel pas in het volgende paringsseizoen optreden. Japanse makaken kennen ook een duidelijk voortplantingsseizoen, maar daar duren de IBIn gewoonlijk 2 jaar. Daarom is er bij Japanse makaken wel ruimte voor

kortere IBIn na een abortus of het vroegtijdig sterven van een jong.

Bij Berber apen ligt de zaak wat ingewikkelder. Deze soort vertoont een duidelijk geboortenseizoen. De Berber apen in Gibraltar en in een semi-vrijlevende groep in West-Duitsland leken op de rhesusaap en de Indiase kroonaap met IBIn van gewoonlijk 1 jaar. Een abortus of vroege dood van een jong veranderde daar weinig aan (Burton & Sawchuk 1982; Paul & Thommen 1984). De Berber apen in de Washington Zoo daarentegen leken meer op de Japanse makaak met IBIn van 2 jaar. Hier resulteerde, net als bij de Japanse makaak, een abortus of vroege dood van een jong wel in een korter IBI, nl. een IBI van 1 jaar (Roberts 1978).

In de beermakakenkolonie in Oss kon de invloed van het overlijden van een jong op vroege leeftijd niet onderzocht worden, omdat alle levend geboren jongen minstens 6 maanden oud werden. De IBIn in de buitenkooi volgend op de geboorte van een levend jong, waren vergelijkbaar met de eerder gerapporteerde gegevens over beermakaken in buiten-gevangenschap (Hadidian & Bernstein 1979; Harvey & Rhine 1983) en een eilandgroep (Estrada & Estrada 1981).

6.4 Voortplantingsseizoen

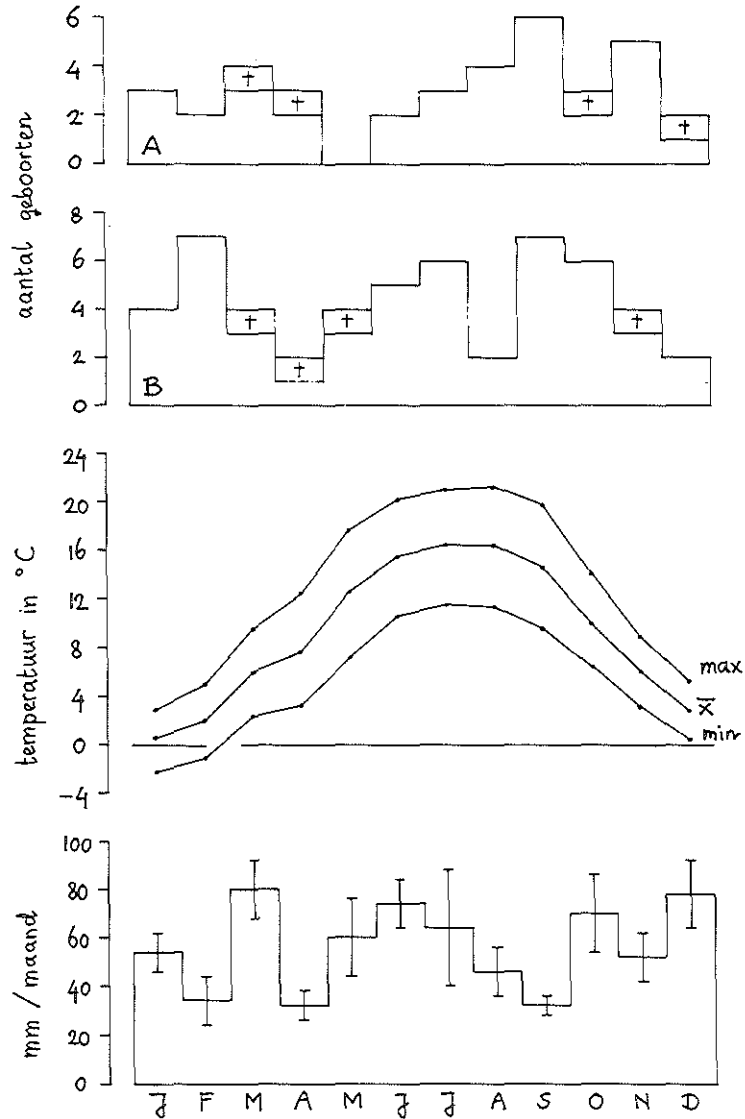
Seizoen: ovulaties en IOIn

Gedurende alle maanden van het jaar waren er vrouwtjes die ovuleerden. Bij de 6 puber-vrouwtjes waarvan de 1e ovulatie datum kon worden vastgesteld, bleken deze data gespreid over het jaar te liggen, en niet geconcentreerd in een bepaald seizoen (tabel 5-3).

De lengten van de IOIn vertoonden geen systematische fluctuaties over het jaar. Dit kon worden aangetoond aan de hand van de IOI-gegevens van 8 vrouwtjes die elk gedurende 1 jaar of langer ovulatoire cycli hadden,

Tabel 6-3. *seizoensfluctuaties in de lengten van inter ovulatie intervallen (IOIn): \bar{X} in dagen per 3 kalendermaanden. Gegevens van vrouwtjes die gedurende tenminste 12 maanden ovuleerden; x = IUD-vrouwtje.*

\bar{O} +	JFM	AMJ	JAS	OND
11x	29.5	30.5	29.7	31.3
12x	29.7	29.3	30.0	31.0
21	28.0	28.2	28.7	28.0
28	34.7	32.7	28.0	35.5
287	32.0	29.7	30.0	28.7
313x	31.0	30.0	31.0	29.3
388	32.7	33.0	32.3	31.5
409	29.3	27.3	27.8	29.3
\bar{X}	30.9	30.1	29.7	30.6



Figuur 6-4. Verdeling van geboorten en weersgesteldheid over het jaar. Van boven naar beneden: A = geboorten 1972 t/m 1978, concepties tijdens de binnenperiode; B = geboorten 1979 t/m 1983, concepties tijdens de buitenperiode; + = voldragen dood-geboorte (onvoldragen dood-geboorten zijn niet weergegeven, zie tabel 3-1d); \bar{x} = buitentemperatuur; gemiddelden van dagelijkse metingen; neerslag: $\bar{x} \pm SEM$. Meteorologische gegevens werden verzameld op de vliegbasis Volkel, 15 km ten zuidoosten van Oss.

zonder zwanger te worden (tabel 6-3; Friedman ANOVA per kwartaal: $\chi_r^2 = 0.49$, $df = 3$, ns).

Ook beermakaken in het laboratorium ovuleren het hele jaar door met gelijkblijvende cycluslengten (Dukelow e.a. 1979). Bij Japanse makaken en rhesusapen treden wel seizoensfluctuaties in de cycluslengte op: zomer-cycli zijn onregelmatig en meestal langer dan de gebruikelijke 4 weken in de winter (Rowell 1963; Valerio e.a. 1969; Nigi 1975; Resko e.a. 1982). Ovulatoire cycli zijn bij deze soorten beperkt tot de maanden november t/m april (Aso e.a. 1977; Walker e.a. 1983). Bij Java apen werd een klein zomer/winter verschil in de cycluslengte geconstateerd (Valerio e.a. 1969; Dukelow 1977), maar uit de geboorten gegevens voor deze soort blijkt dat ovulaties wel het hele jaar door optreden (tabel 2-1).

Seizoensverschillen in het optreden van ovulatoire cycli kunnen onder laboratorium-omstandigheden geleidelijk verdwijnen (Valerio e.a. 1969; Peng e.a. 1973).

Seizoen: geboorten

Bij de analyse van de verdeling van de geboorten over het jaar werden de gegevens t/m 1978 (conceptie in de binnensituatie) en de gegevens vanaf 1978 (conceptie in de buitenkooi) gescheiden behandeld. In de binnensituatie bepaalden de dierverzorgers wanneer een mannetje en een vrouwtje bij elkaar gehuisvest werden. Bovendien waren binnen, voor de apen, veranderingen in het weer en de daglengte moeilijk waarneembaar. De buitensituatie was veel natuurlijker: mensen konden het optreden van concepties niet beïnvloeden, en de apen konden veranderingen in het weer en de daglengte goed waarnemen.

Zowel tijdens de binnenperiode als in de buitenkooi werden er het hele jaar door jongen geboren (fig. 6-4). Er waren weliswaar maanden met relatief hoge, en maanden met relatief lage geboorten frequenties, maar de verdelingen weken niet significant af van een rechte lijn. Het samennemen van de binnen- en buiten-gegevens en het al dan niet meerekenen van de (voldragen) dood-geboorten veranderden het beeld niet wezenlijk (Kolmogorov-Smirnov one-sample test: in alle gevallen $D < 0.14$, $n = 12$, ns). Volgens de definities van Lancaster & Lee (1965, p. 488) was er dus geen sprake van een geboortenpiek ("de periode van het jaar waarin een groot deel van de geboorten, maar niet alle geboorten zijn geconcentreerd") en zeker niet van een geboortenseizoen ("een vast omlijnde periode van het jaar waarin alle geboorten plaatsvinden. Er moeten een paar maanden zijn waarin geen geboorten plaatsvinden.").

In hoofdstuk 4 werd al vermeld dat copulaties in alle maanden van het jaar werden waargenomen en dat de copulatie frequenties per observatie uur geen systematische seizoensfluctuaties vertoonden.

Concluderend kan gesteld worden dat geen van de hier genoemde voortplantingsvariabelen seizoensgebonden fluctuaties vertoonden. Deze bevinding is in overeenstemming met de vondsten uit eerder onderzoek aan beermakaken in het laboratorium (MacDonald 1971; Stenger 1972; Trollope &

Blurton Jones 1975; Dukelow e.a. 1979; Slob e.a. 1979), in groepen in buiten-gevangenschap (Estrada & Estrada 1976; Hadidian & Bernstein 1979; Harvey & Rhine 1983) en in een eilandkolonie (Estrada & Estrada 1981).

Seizoen: beermakaken in de natuur

Het is niet zeker of het ontbreken van een voortplantingsseizoen een soort-specifieke eigenschap is of slechts het gevolg van de onnatuurlijke omstandigheden, want over beermakaken in hun natuurlijke omgeving is op dit punt niets bekend. Toch kan daarover wel een voorspelling worden gedaan, op grond van de huidige gegevens en de literatuur-gegevens over beermakaken en andere makakensoorten. Uit tabel 2-1 blijkt dat de makakensoorten die zowel in hun natuurlijke omgeving bestudeerd zijn als ook op eilanden of in gevangenschap in een buitenverblijf, vrijwel altijd onder al die omstandigheden hetzelfde geboortenpatroon vertoonden. Vanuit dit gezichtspunt mag verondersteld worden dat er voor beermakaken ook in de natuur geen geboortenseizoen is.

Op bovengenoemde regel is slechts 1 uitzondering: Hadidian & Bernstein (1979) vonden dat Java apen in gevangenschap een duidelijk geboortenseizoen vertoonden, terwijl alle andere onderzoekers van Java apen (tabel 2-1) vonden dat er bij deze soort het hele jaar door jongen werden geboren.

Ten aanzien van het ontbreken van voortplantingsseizoenen zijn beermakaken vergelijkbaar met baardapen, laponders, kuifmakaken en Java apen. Duidelijke voortplantingsseizoenen zijn wel vastgesteld bij Berber apen, Ceylon- en Indiase kroonapen, Formosa makaken, rhesusapen en Japanse makaken (tabel 2-1).

Voortplantingsseizoenen: mogelijke verklaringen

Het feit dat verschillende makakensoorten in gevangenschap, met een over het jaar gelijkblijvend dieet, duidelijke seizoensfluctuaties vertoonden in het optreden van ovulatoire cycli en geboorten, geeft aan dat de hoeveelheid beschikbaar voedsel of de kwaliteit daarvan niet van doorslaggevende betekenis is voor het optreden van voortplantingsseizoenen.

Vandenbergh & Vessey (1968) vonden bij rhesusapen (een eilandgroep in de Caraïbische Zee) een duidelijk paringsseizoen en een halfjaar later een geboortenseizoen. Zij suggereerden dat het jaarlijkse regenseizoen, mogelijk via veranderingen in de vegetatie (= voedsel) en de hormonen-huishouding van de apen, de paringsactiviteit in gang zette. Echter, recentere data van Vandenbergh (1973) en een eerdere studie van MacRoberts & MacRoberts (1966) lieten geen systematisch verband tussen regenval en paringsactiviteit bij makaken zien. Bovendien vonden Hadidian & Bernstein (1979) wel voortplantingsseizoenen bij diverse primatengroepen die leefden in buiten-gevangenschap in een gebied waar de regenval over het jaar vrij constant was. Beermakaken in een eilandgroep in Mexico, waar wel een duidelijk droog en een nat seizoen kon worden onderscheiden, hadden juist geen voortplantingsseizoen (Estrada & Estrada 1981). In Nederland is de regenval over het jaar vrij constant (fig. 6-4) maar uit het bovenstaande

blijkt dat dit niet kan worden aangevoerd als een verklaring voor het ontbreken van een voortplantingsseizoen bij de beermakaken in Oss.

MacRoberts & MacRoberts (1966) en Vandenbergh (1973) suggereerden dat er een verband kan bestaan tussen de daglengte en (mogelijk via hormonale veranderingen) de paringsactiviteit. Bij de makakensoorten die een voortplantingsseizoen hebben valt het paringsseizoen inderdaad in het najaar en de winter, wanneer de dagen het kortst zijn. Rhesusapen in dierentuinen op het zuidelijk halfrond paren een halfjaar later (of vroeger) dan hun soortgenoten op het noordelijk halfrond (Sielert & Vandenbergh 1981). In de Organon beermakakenkolonie resulteerden seizoensverschillen in de daglengte echter niet in een seizoensgebonden parings- of geboortenpatroon. Dit is opmerkelijk, daar het verschil tussen de langste en de kortste dag van het jaar in Nederland relatief groot is: Oss ligt verder van de evenaar dan alle andere in dit hoofdstuk genoemde studieplaatsen (voor zover het studies aan apen in het wild of in buitengevangenschap betreft).

Concluderend kan gezegd worden dat het ontbreken van een voortplantingsseizoen bij beermakaken niet verklaard kan worden op grond van het ontbreken van seizoensfluctuaties in voedsel of regenval, en dat de relatie tussen daglengte en paringsactiviteit die in eerdere studies werd gesuggereerd, door de resultaten van de huidige studie in twijfel wordt getrokken.

6.5 Dominantierang en reproductief succes

Het reproductieve succes van een vrouwelijke aap kan worden uitgedrukt in het aantal overlevende jongen dat zij tijdens haar leven krijgt: jongen die de leeftijd bereiken waarop ze zich kunnen voortplanten. Vanwege de beperkte duur van de huidige studie was het onmogelijk individuen gedurende hun hele leven te volgen: de maximale levensduur van makaken is 20 à 30 jaar (Napier & Napier 1967).

De levensduur van een vrouwtje is een cruciale factor bij het bepalen van haar reproductieve succes. Over de samenhang tussen dominantierang en levensduur van de vrouwtjes in de kolonie kon niets gezegd worden omdat de geboortedata van de meeste volwassen vrouwtjes niet bekend waren en omdat er gedurende de studie slechts 1 vrouwtje overleed (V287, geschatte leeftijd 14 jaar, midden-dominantierang).

Een andere belangrijke factor voor het reproductieve succes, nl. de overlevingsratio van de jongen, kon ook niet onderzocht worden omdat er gedurende de studie maar 1 maal een jong overleed (M35, 2 jaar oud; moeder V504 had een midden-dominantierang). Studies aan vrijlevende, bijgevoederde makaken, waar 10 tot 25% van de levend-geboren jongen voor de 1e verjaardag overleed, lieten geen significante correlatie tussen dominantierang van de moeders en overlevingsratio van de jongen zien (Drickamer 1974a; Gouzoules e.a. 1982; Wolfe 1984). Bij in het wild

levende makaken die niet worden bijgevoerd bestaat zo'n correlatie wel: de jongen van ranghoge moeders hebben betere overlevingskansen dan de jongen van ranglage moeders (Dittus 1979; Mori 1979). Silk e.a. (1981) vonden eenzelfde verband in een groep Indiase kroonmakaken in gevangenschap, waar maar de helft van de jongen meer dan 6 maanden oud werd. Ook Wilson e.a. (1978) vonden bij rhesusapen in buiten-gevangenschap een relatief hoge sterfte onder de jongen van ranglage vrouwtjes, maar deze trend was niet statistisch significant (Gouzoules e.a. 1982).

Hieronder worden enkele factoren besproken die van invloed konden zijn op het reproductieve succes van de vrouwtjes, en waarvoor in Oss wel voldoende materiaal verzameld kon worden.

Dominantierang, eerste ovulatie en eerste bevalling

De eerste ovulatie-, conceptie- en bevallingsdata en de lichaamsgewichten van puberale vrouwtjes werden in hoofdstuk 5 gepresenteerd. Slechts bij 6 vrouwtjes kon de leeftijd waarop de 1e ovulatie plaats vond bepaald worden. Deze leeftijd correleerde niet met de dominantierang van de vrouwtjes of die van hun moeder (in beide gevallen $\tau = -0.067$, $n = 6$, ns). Het lichaamsgewicht rond de 3e verjaardag kon bij veel meer vrouwtjes worden bepaald, en correleerde wel significant met moeder's dominantierang ($\tau = 0.464$, $n = 18$, $p < 0.01$): dochters van ranghoge moeders waren het zwaarst. Er bestond een verband tussen het lichaamsgewicht rond de 3e verjaardag en de leeftijd waarop vrouwtjes voor het eerst ovuleerden. Dit zou kunnen betekenen dat, wanneer er meer eerste ovulatie data voorhanden waren geweest, er wel een verband tussen moeder's dominantierang en eerste ovulatie tijdstip zou zijn gevonden. Daaruit mag echter niet geconcludeerd worden dat dochters van ranghoge moeders een hoog reproductief succes zouden behalen: zodra ze ovuleerden konden ze in theorie zwanger worden, maar in de praktijk gingen er vaak vele NCOs aan concepties vooraf (tabel 6-1). Het aantal NCOs voorafgaand aan de 1e conceptie was zeer variabel en correleerde niet significant met de dominantierang van de vrouwtjes ($\tau = -0.143$, $n = 8$, ns) of die van hun moeder ($\tau = 0.286$, $n = 8$, ns).

Tengevolge van de grote variatie in het aantal NCOs was er ook een grote variatie in de leeftijd waarop vrouwtjes hun 1e levend-geboren jong kregen. Deze leeftijd correleerde niet met de rang van de vrouwtjes ($\tau = -0.089$, $n = 10$, ns) of met die van hun moeders ($\tau = -0.044$, $n = 10$, ns).

Drickamer (1974a) en Paul & Thonmen (1984) vonden bij rhesusapen en Berber apen dat dochters van ranghoge moeders significant eerder hun 1e jong kregen dan dochters van ranglage moeders. Zo'n verband werd echter niet gevonden door Silk e.a. (1981, Indiase kroonapen) en Gouzoules e.a. (1982, Japanse makaken), terwijl Wolfe (1984) bij Japanse makaken juist vond dat dochters van ranglage moeders op jeugdiger leeftijd hun 1e jong kregen dan dochters van ranghoge moeders ($p = 0.05$).

Dominantierang en bevalling - eerstvolgende ovulatie interval

De lengten van bevalling - eerstvolgende ovulatie intervallen varieerden sterk, van 181 tot 540 dagen, en correleerden significant met de dominantieposities van de vrouwtjes (individuele gemiddelden: $\tau = 0.462$, $n = 13$, $p < 0.05$; fig. 6-1): ranghoge vrouwtjes begonnen na een bevalling sneller weer te ovuleren dan ranglage vrouwtjes.

Het is mogelijk dat de stress die ranghoge vrouwtjes ondervonden doordat ze relatief vaak werden aangevallen een remmende invloed had op het weer op gang komen van de ovarium activiteit na een bevalling. In dat geval zou er een significante correlatie moeten bestaan tussen de hoeveelheid ontvangen agressie en de lengte van het bevalling - eerstvolgende ovulatie interval. Daarvan was echter geen sprake ($\tau = 0.179$, $n = 13$, ns).

Een andere verklaring voor de gevonden correlatie zou kunnen zijn dat jongen van ranglage vrouwtjes tijdens het voederen zich niet zo goed tussen de andere apen durfden te begeven om voedselbrokjes uit de bakken te halen. Als dit inderdaad het geval was dan zouden deze jongen langer aangewezen blijven op de moedermelk, en dus langer aan de borst blijven dan jongen van ranghoge moeders. Eerder in dit hoofdstuk werd al opgemerkt dat bij de mens borstvoeding (in tegenstelling tot flesvoeding) het weer op gang komen van ovulatoire cycli na de bevalling kan onderdrukken. Jongen van ranglage moeders zouden dus het weer cyclisch worden van hun moeder langdurig kunnen onderdrukken door langdurig aan de borst te blijven.

Dat de -mogelijk rang-afhankelijke- duur of intensiteit van de lactatie niet de enige factor is die rang-afhankelijke verschillen in het optreden van ovulaties kan verklaren, werd aangetoond in onderzoek aan kleine groepen marmosets (Abbott & Hearn 1978; Abbott e.a. 1981). De vrouwtjes in deze groepen lacteerden geen van alle, maar alleen het ranghoogste vrouwtje in een groep ovuleerde. De andere vrouwtjes begonnen te ovuleren zodra ze uit hun oorspronkelijke groep werden gehaald.

Dominantierang en NCOs

Het aantal ovulatoire cycli zonder conceptie (NCOs) voorafgaand aan een conceptie varieerde sterk, van 0 tot circa 30 (ofte wel een periode van 2.5 jaar), maar correleerde niet met de dominantierang van de vrouwtjes (individuele gemiddelden: $\tau = 0.074$, $n = 20$, ns; tabel 6-1): als ze eenmaal ovuleerden, werden ranghoge vrouwtjes niet sneller zwanger dan ranglage vrouwtjes.

Dominantierang en IBI

Dankzij de grote variatie in het bevalling - eerstvolgende ovulatie interval en in het aantal NCOs was er een grote variatie in de lengte van het inter bevalling interval (IBI; tabel 6-2). De zwangerschapsduur, die ook bijdroeg aan de totale IBI-lengte, was betrekkelijk constant (166-185 dagen; fig. 6-2) en correleerde niet met de dominantierang (individuele gemiddelden: $\tau = 0.190$, $n = 21$, ns).

Voor de analyse van de IBIn werden gegevens van 1979 t/m 1983 gebruikt,

inclusief IBIn waarbij de duur van de bovengenoemde afzonderlijke delen niet kon worden bepaald omdat er geen ovulatie data voorhanden waren. Individueel gemiddelde IBI-lengten correleerden significant met de dominantierang ($r = 0.505$, $n = 14$, $p < 0.02$): hooggeplaatste vrouwtjes kregen sneller achter elkaar jongen dan laaggeplaatste vrouwtjes. Hieruit mag echter niet direct geconcludeerd worden dat ranghoge vrouwtjes in de regel een hoog reproductief succes hadden, want de IBIn gaven geen volledig beeld van het reproductieve gebeuren in de groep, zoals blijkt uit de volgende voorbeelden:

Het IBI van V385 was vrij kort: 570 dagen (tabel 6-2). Echter, vanaf februari 1981 tot het eind van de studie kreeg zij geen jong meer, een periode van ruim 1000 dagen. Dit laatste gegeven kon niet in haar IBI verwerkt worden.

V19 had voor haar 6e verjaardag al 2 levende jongen, en kon daarom 'reproductief zeer succesvol' genoemd worden, maar op grond van haar IBI (642 dagen) was zij slechts 'gemiddeld'.

Er waren 18 vrouwtjes waarvoor geen IBI berekend kon worden omdat ze slechts 1 of geen jong kregen, ondanks het feit dat ze ouder dan 4 jaar waren en geen IUD hadden. Een van hen was V21, die in 1982 top-vrouw werd. Verder zaten deze vrouwtjes verspreid over alle delen van de dominantie hiërarchie.

Harvey & Rhine (1983) vonden in een groep beermakaken eveneens een statistisch significante correlatie tussen IBIn en dominantierang, maar merkten daarbij op dat een hoge dominantie positie op de lange duur niet altijd tot een hoog reproductief succes behoeft te leiden. De 2 ranghoogste vrouwtjes (moeder en dochter) in de groep van Harvey & Rhine werden niet meer zwanger nadat hun zoon resp. broer alpha-man was geworden. Uit de gegevens van Harvey (1983) blijkt dat deze situatie minstens 4 jaar duurde. Dit gegeven kon niet worden meegerekend in de IBIn, net als bij de bovengenoemde V385 in Oss.

In een groep Indiase kroonapen in buiten-gevangenschap werd geen correlatie tussen IBI en dominantierang gevonden (Silk e.a. 1981).

Dominantierang en jongenproductie

De meest directe methode om de samenhang tussen dominantierang en reproductief succes te analyseren was via het berekenen van het aantal levend-geboren jongen per vrouwjaar. Hierbij konden ook vrouwtjes die 1 of geen jong kregen meegerekend worden. Evenals bij de IBI-analyse werden gegevens van 1979 t/m 1983 gebruikt. Voor elk vrouwtje werd het aantal jaren geteld waarin ze, theoretisch, jongen kon krijgen. IUD-vrouwtjes werden meegerekend vanaf een halfjaar na het moment waarop ze hun IUD verloren, en puberale vrouwtjes vanaf hun 4e verjaardag.

De 32 vrouwtjes die theoretisch een jong konden krijgen werden arbitrair verdeeld in 8 dominantieklassen met elk 4 individuen. Hooggeplaatste vrouwtjes kregen relatief veel jongen per vrouwjaar, laaggeplaatste vrouwtjes wat minder, en midden-vrouwtjes zeer weinig. De correlatie

Tabel 6-4. Dominantierang en jongenproductie, 1979 t/m 1983. Potentiële reproductieve jaren: zie tekst.

VROUWTJES IN DOMINANTIE VOLGORDE POTENTIEEL REPRODUKTIEVE JAREN LEVEND-GEBOREN JONGEN			ZONDER DE NIET-BEVALLENDE VROUWTJES	
291	4	3	9 / 15.3 = 0.59	9 / 15.3 = 0.59
21	3	1		
350	5	3	8 / 12.4 = 0.65	10 / 17.4 = 0.57
18	3.3	2		
406	5	4	6 / 13.7 = 0.44	7 / 13.7 = 0.51
24	2.3	1		
28	1.8	1	6 / 15.2 = 0.39	6 / 16.3 = 0.37
19	3.3	2		
385	5	2	8 / 15.2 = 0.53	10 / 18.8 = 0.53
25	2.2	1		
309	5	2	4 / 10.8 = 0.37	6 / 11.8 = 0.51
29	1.5	1		
503	5	3	6 / 11.8 = 0.51	6 / 11.8 = 0.51
31	1.2	0		
344	5	2	48 / 111.7 = 0.43	48 / 93.3 = 0.51
287	4	1		
307	5	0		
388	4	0		
409	5	0		
17	3.3	1		
441	4	2		
504	5	3		
446	5	3		
32	1.2	0		
11	1.3	1		
12	4	2		
5	3.5	1		
637	2	0		
740	1	1		
982	3	1		
981	4.8	2		
A-3	3	2		
Σ	111.7	48	48 / 111.7 = 0.43	48 / 93.3 = 0.51

coëfficiënt tussen jongenproductie en dominantierang was weliswaar positief, maar niet statistisch significant ($\tau = 0.357$, $n = 8$, ns; tabel 6-4). Wanneer de 6 vrouwtjes die van 1979 t/m 1983 helemaal geen jong kregen buiten beschouwing werden gelaten was er sprake van een zwakke trend ($\tau = 0.600$, $n = 6$, $p = 0.09$; tabel 6-4). Het op een andere manier indelen van de individuen, b.v. in 4 of 16 dominantieklassen, veranderde de uitkomst van de analyses niet wezenlijk.

De literatuur-gegevens over dominantierang en jongenproductie laten een gedifferentieerd beeld zien. Abbott e.a. (1981) onderzochten 10 groepen

marmosets in het laboratorium, elk bestaand uit 3 mannetjes en 2 of 3 vrouwtjes. In elk van die groepen werd alleen het ranghoogste vrouwtje zwanger, terwijl de ranglagere vrouwtjes niet eens ovuleerden. Een minder absoluut, maar wel statistisch significant verband tussen dominantierang en jongenproductie troffen Dunbar & Dunbar (1977) aan bij gelada's onder natuurlijke omstandigheden. Soortgelijke trends werden beschreven voor Ceylon kroonapen in de natuur (Dittus 1979) en voor rhesusapen in een eilandgroep (Drickamer 1974a) en in buiten-gevangenschap (Wilson e.a. 1978). In de laatste 2 studies waren de trends niet statistisch significant (Gouzoules e.a. 1982). Bij bijgevoederde Japanse makaken (Takakata 1980; Wolfe 1984) en Berber apen (Paul & Thommen 1984), en bij meerkatten in de natuur (Cheney e.a. 1981) werden geen significante correlaties tussen dominantierang en jongen productie gevonden.

Gouzoules e.a. (1982) bestudeerden gedurende 8 jaar een groep bijgevoederde Japanse makaken en namen verschillende rangwisselingen tussen volwassen vrouwtjes waar. Vrouwtjes kregen relatief veel jongen wanneer ze een hoge dominantie positie innamen ($p < 0.05$), maar wanneer voor de individuen de gemiddelde dominantierang over de hele studieduur werd berekend, bleek er geen verband met jongenproductie ($p > 0.05$).

Dominantierang en reproductief succes - conclusies

Uit de bovenstaande gegevens blijkt dat er in de beermakakenkolonie in Oss geen overduidelijk verband tussen dominantierang en reproductief succes van de vrouwtjes bestond: de leeftijd waarop vrouwtjes hun 1e jong kregen en het aantal NCOs correleerden totaal niet met de dominantierang, voor de jongenproductie per vrouwjaar was er hooguit sprake van een zwakke trend, en voor de IBIn en het bevalling - eerstvolgende ovulatie interval werden wel statistisch significante correlaties gevonden, maar die waren biologisch van weinig betekenis.

Het is echter mogelijk dat bij een langere studieduur, over meerdere generaties, de kleine verschillen in jongenproductie wel significante waarden zouden bereiken. Anderzijds is het denkbaar dat onder artificiële levensomstandigheden -zonder predatoren, met medische verzorging en volop voedsel- het effect van de dominantierang niet goed tot uiting kon komen.

Onder minder optimale omstandigheden werden wel rang-afhankelijke verschillen in reproductief succes aangetoond, alhoewel die van heel verschillende aard konden zijn: de leeftijd waarop vrouwtjes hun 1e jong krijgen (Drickamer 1974a), het optreden van ovulatoire cycli (Abbott & Hearn 1978; Abbott e.a. 1981) de jongenproductie per vrouwjaar (Dunbar & Dunbar 1977; Gouzoules e.a. 1982) en de overlevingskansen van de jongen (Dittus 1979; Mori 1979; Silk e.a. 1981). De eventuele reproductieve voordelen van een hoge dominantie positie vormen echter een controversieel onderwerp, aangezien de dominantie verhoudingen tussen volwassen vrouwtjes zich kunnen wijzigen (Gouzoules e.a. 1982), terwijl Cheney e.a. (1981) en Wolfe (1984) geen enkel verband tussen dominantierang en reproductief succes konden vinden.

HOOFDSTUK 7

SAMENHANG TUSSEN FYSIOLOGIE EN GEDRAG VAN VOLWASSEN MANNETJES

7.1 Inleiding

Een van de centrale vragen van dit onderzoek betreft de samenhang tussen fysiologie en gedrag. Voor de mannelijke dieren betreft dit onder meer de vraag in hoeverre er correlaties bestaan tussen inter- of intra-individuele verschillen in geslachtshormoonspiegels en verschillen in gedragsfrequenties.

Bij makakensoorten met een duidelijk voortplantingsseizoen (Indiase kroonaap, rhesusaap en Japanse makaak) werden seizoensfluctuaties in testosteronspiegels en testikelmaten vastgesteld met maximale waarden tijdens het geboortenseizoen (tabel 7-1). Buiten het paringsseizoen was er nauwelijks sprake van spermaproductie (Zamboni e.a. 1974; Nigi e.a. 1980; Wickings & Nieschlag 1980; Matsubayashi & Enomoto 1983). De lichaamsgewichten van volwassen mannetjes lagen in het paringsseizoen wat hoger dan in het geboortenseizoen (Glick 1979; Matsubayashi & Enomoto 1983). De agressie frequenties van volwassen mannetjes en de copulatie activiteit lagen bij deze soorten tijdens de testosteronpiek hoger dan in de rest van het jaar (zie hoofdstuk 4). Dit suggereert dat er een samenhang bestaat tussen testosteron enerzijds en sexueel en agressief gedrag anderzijds. Studies waarin inter-individuele verschillen in testosteronspiegels werden vergeleken met inter-individuele verschillen in gedrag lieten echter geen eenduidig beeld zien. Sommige onderzoekers vonden wel verbanden, maar anderen niet (tabel 7-2; overzichtsartikelen: Dixson 1980; Bancroft 1981). Bij deze studies lag de nadruk op dominantierang, agressie en heterosexueel gedrag.

Testosteronspiegels van beermakaken zijn alleen in het laboratorium bestudeerd (Goldfoot e.a. 1975; Slob e.a. 1979; Slob & Schenck 1981). In die studies werd geen samenhang tussen testosteron en copulatie activiteit gevonden.

In de huidige studie was het mogelijk om gedurende ruim 2 jaar maandelijks bloedsamples van volwassen mannetjes te verzamelen, zodat zowel inter- als intra-individuele variaties in testosteron in beeld konden worden gebracht. Daarnaast konden testikelvolume en -lengte en lichaamsgewichten worden gemeten. In dit hoofdstuk zal worden nagegaan of de fysiologische parameters seizoensfluctuaties vertoonden, en of de testosteronspiegels correleerden met frequenties van agonistisch, sexueel en ander sociaal gedrag. Omdat testosteronspiegels in korte tijd sterk

Tabel 7-1. Literatuur overzicht: seizoensfluctuaties in testosteronspiegels en testikelmaten bij makaken en de mens. LO = levensomstandigheden; W = wild; BG = buiten-gevangenschap; L = laboratorium. N = aantal bestudeerde individuen; mnd = studieduur in maanden; S = aantal metingen per individu; ratio = verhouding tussen hoogste en laagste kalendermaand-gemiddelde; T = testosteron; t = testikelmaten; x = statistisch significante fluctuaties over het jaar. Maximum scores: periode alleen weergegeven indien er significante seizoensfluctuaties bestonden. a = transversale studie; b = 4 testikelmetingen.

soort	studie	LO	N	mnd	S	maximum scores	ratio T	t
beermakaak	huidige studie	BG	13	28	27	-	2 ns	1.1 ns
	Slob ea 79	L	6	25	21	juni	2 x	
laponder	Bernstein ea 78	BG	4	16	16	-	2 ns	
Ind.kroonaap	Glick 79	BG	6	19	7	oktober	3 x	1.4 x
Java aap	Dang & M-D 81	L	6	13	13	aug-okt	2 x	
rhesusaap	Sade 64	W	19a	23	23	sept-nov		2 x
	Gordon ea 76	BG	7	30	28	sept-dec	13 x	
	Plant ea 74	L	8	12	40	september	4 x	
	Beck & W 79	L	6	14	180	juni-sept	5 x	
	Wickings & N 80	L	16	48	48	okt-dec	3 x	2 x
Japanse mak.	Nigi ea 80	W	27a	12	4	aug-feb	13 x	2 x
	Matsubayashi & E 83	L	4	14	14b	okt-jan	9 x	2 x
mens	Smals ea 76	W	15	13	5	oktober	1.2 x	
	Reinberg ea 78	W	5	14	7	november	1.4 x	

kunnen fluctueren (Plant 1981) wordt eerst onderzocht in hoeverre er voor individuen of maanden van het jaar karakteristieke testosteronspiegels gegeven kunnen worden.

7.2 Materiaal en methoden

Dertien volwassen mannetjes werden maandelijks gewogen. Er werd bovendien bloed van hen afgenomen (testosteron) en hun testikels werden gemeten met schuifmaat (lengte) en testikelsnoer (volume). Tijdens de metingen waren de mannetjes licht verdoofd. De metingen en bloedafnames vonden op een vaste tijd plaats (08.30 - 10.00 uur), omdat testosteronspiegels in de loop van de dag kunnen fluctueren (Resko & Eik-Nes 1966; Faiman & Winter 1971; Michael e.a. 1974; Perachio e.a. 1977; Plant 1981). De mannetjes werden 24 uur voor de bloedafname gevangen en in individuele kooien gezet. Deze methode werd gehanteerd omdat het vangen -waarbij de apen werden 'verslagen' door de dierverzorgers- van invloed zou kunnen zijn op de

testosteronspiegels (Rose e.a. 1972; Bernstein e.a. 1979b). Testosteronspiegels werden bepaald volgens de methode van Verjans e.a. (1973). In een aantal samples (de eerste van 12 van M2 en M300) werd tevens bepaald hoeveel van het testosteron gebonden was aan een bindingseiwit, met behulp van een ultracentrifugetechniek (MPS-1, Amicon Co, Danvers, Mass., U.S.A.).

Tabel 7-2. Literatuur overzicht: testosteron en gedrag bij makaken en dwergmeerkatten. Studies zonder castratie of toediening van hormonen. A = groepen in buiten-gevangenschap met een 'natuurlijke' samenstelling; B = groepen in gevangenschap met onnatuurlijke sex/leeftijd verhoudingen; C = individueel gehuisveste mannetjes die in korte paartests met vrouwtjes werden geobserveerd. S = aantal bloedmonsters per individu; N = aantal dieren in de studiegroep; a = de groep bevatte nog meer volwassen mannetjes waarvan echter geen bloed werd afgenomen; b = circa 40 juvenielen en volwassen vrouwtjes; correl. = correlatie tussen individuele testosteronspiegels en dominantierang (D), agressie-afgifte (A) en copulatie frequentie (C): + = significante positieve correlatie; - = niet-significante correlatie.

soort	studie	S	N			correl.			
			♂♂	♀♀	juv	D	A	C	
A beermakaak	huidige studie	23	13a	31	21	-	-	-	
	laponder	Bernstein ea 79b	1	6a		b	-		
	Ind.kroonaap	Glick 79,80	4	6	21	37	-	-	
	rhesusaap	Gordon ea 76	28	7	40	14	-	-	
	Japanse mak.	Eaton & R 74a	2	21	36	21	-	-	
	Eaton 76	1	21	36	21	-	-		
B laponder	Bernstein ea 79b	1	4	4	1	+			
	rhesusaap	Rose ea 71	1	34	0	0	+	+	
		Phoenix 80	8	22	8	0	-	-	
		Phoenix 80	8	18	14	0	-	-	
		Phoenix 80	4	14	12	0	+	-	
	dwergmeerkat	Eberhart ea 80	7	4	4	0	+	-	
		Eberhart ea 80	14	4	4	0	-	-	
	Yodyingyuad ea 82	8	3	4	0	+	-		
	Yodyingyuad ea 82	8	3	4	0	+	+		
C beermakaak	Goldfoot ea 75	2	4	X				-	
	Slob ea 79	12	4					-	
	Java aap	Dang & M-D 81	13					6	-
	rhesusaap	Robinson ea 75	21					12	-
		Phoenix 77	4					8	-
		Chambers ea 81	5					18	-
		Herndon ea 81	4					11	+

Meer details over de gehanteerde methoden zijn in hoofdstuk 3 te vinden.

In juli 1980 werden de apen pas op de ochtend van bloedafname zelf gevangen, in plaats van 24 uur tevoren. Bij 7 van de 13 mannetjes bleken op die dag de testosteronspiegels een factor 2 lager te liggen dan in de omliggende maanden. De testosterongetallen van juli 1980 zijn daarom buiten beschouwing gelaten.

Testikelmaten worden gepresenteerd als gemiddelden van 2 metingen (van de linker en rechter testikel). De grootste bal aan het testikelsnoer had een volume van 40 ml. Soms was een testikel groter dan deze grootste bal, zodat het volume niet precies gemeten kon worden. Voor de analyses werd dan een volume van 42 ml aangehouden.

7.3 Betrouwbaarheid van de testosterongetallen

Methode van bloed afnemen

Aan het begin van de studie was het niet duidelijk in hoeverre de testosteronspiegels op het moment van bloedafname verschilden van die op momenten dat de dieren in de buitenkooi in de groep zaten. De 24 uur in een individuele kooi zouden voor sommige mannetjes een stressvolle ervaring kunnen zijn, waardoor hun testosteronspiegels zouden kunnen veranderen. Herndon e.a. (1981) vonden verlaagde testosteronspiegels bij rhesusapen die een uur in een individuele kooi hadden doorgebracht. Bernstein e.a. (1979b) vonden bij laponders zulke dalingen echter niet, en bij de rhesus-

Tabel 7-3. Testosteronspiegels in ng/ml in directe (A) en morning after (B) samples. Zie tekst voor verklaring. A en B samples uit dezelfde maand werden steeds in dezelfde assay bepaald. RTT = rangtekentoets.

σ^2	februari		maart		mei		\bar{x}	
	A	B	A	B	A	B	A	B
300	8.1	5.8	16.9	10.6	18.5	7.3	14.5	7.9
303	8.5	8.0	10.4	11.4	23.2	20.3	14.0	13.2
410	12.1	12.1	21.2	25.3	22.9	15.4	18.7	17.6
416	14.6	22.7	15.2	27.4	28.1	21.6	19.3	23.9
253	9.9	15.1	26.9	30.1	32.5	42.6	23.1	29.3
239	6.8	11.1	19.0	14.1	22.2	13.1	16.0	12.8
403	26.8	17.4	31.5	10.0	20.2	6.4	26.2	11.3
378	8.2	4.5	17.3	8.0	25.6	28.8	17.0	13.8
15	11.7	12.2	30.7	11.9	24.1	35.6	22.2	19.9
4	7.1	23.9	25.6	24.4	19.4	8.6	17.4	19.0
2	13.4	21.4	30.3	32.2	24.7	30.6	22.8	28.1
7	10.3	23.6	29.3	21.1	31.5	9.4	23.7	18.0
502	4.0	2.4	17.7	4.7	20.7	10.2	14.1	5.8
\bar{x}	10.9	13.9	22.5	17.9	24.1	19.2	19.2	17.0
RTT	T=29, ns		T=23, ns		T=23, ns		T=35, ns	

apen van Phoenix (1980) daalden de waarden pas enige weken nadat de mannetjes vanuit een buitengroep waren overgebracht naar individuele kooien.

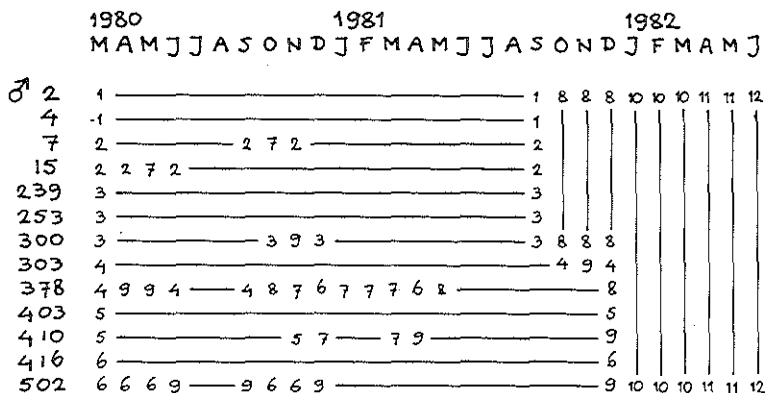
Om na te gaan welke veranderingen zich in de testosteronspiegels van beermakaken voordeden, werden in 1982 3 maal dubbele samples afgenomen. De mannetjes werden 's ochtends direct na het vangen verdoofd en gebleed (directe samples), vervolgens in individuele kooien geplaatst en de volgende ochtend opnieuw verdoofd en gebleed (morning after samples). Er werd aangenomen dat de testosteronspiegels niet wezenlijk veranderden gedurende het vangen, verdoven en bloed afnemen (dat alles bij elkaar hooguit 15 minuten per dier duurde). Uit recent onderzoek van Herndon e.a. (1984) bleek dat dit een juiste aanname was. Herndon e.a. rustten hun rhesusapen uit met een soort rugzak, waarin zich bloedafname apparatuur bevond, die door de onderzoekers vanaf een afstand bediend kon worden. Met deze apparatuur werden om de 10 minuten bloedsamples verzameld van dieren die in een grote kooi zaten. Vervolgens werden de dieren gevangen en werd er, onmiddellijk daarna, met de hand bloed afgenomen uit de kuit. De testosteronspiegels in de verschillende samples bleken nauwelijks van elkaar te verschillen. De mannetjes in Oss werden, in tegenstelling tot de rhesusapen van Herndon e.a., licht verdoofd voor de bloedafname. Verdoving met Vetalar (= ketamine) heeft bij rhesusapen geen verandering van de testosteronspiegels tot gevolg (Puri e.a. 1981; Zaidi e.a. 1982).

De testosteronspiegels in de directe en morning after samples bleken niet significant van elkaar te verschillen, hoewel de variatie in de spiegels groot kon zijn (tabel 7-3). De individuele gemiddelden van de 3 directe samples correleerden daarentegen wel significant met die van de 3 morning after samples (tabel 7-3, kolom \bar{X}_A en \bar{X}_B : $r = 0.462$, $n = 13$, $p < 0.03$). Dat wil zeggen dat de morning after samples een redelijke weerspiegeling gaven van de testosteronspiegels in het bloed van de mannetjes in de buitenkooi.

Radio immuno assay

Wanneer het testosteronergehalte in een bloedsample 2 maal wordt bepaald volgens dezelfde methode maar in 2 afzonderlijke radio immuno assays, dan kunnen de uitkomsten enigszins van elkaar verschillen: de ene assay kan over het geheel wat hogere getallen geven dan de andere (J.T.M. Vreeburg, persoonlijke mededeling; zie ook tabel 7-4). Testosterongetallen die uit verschillende assays afkomstig zijn mogen daarom niet direct met elkaar vergeleken worden.

Het was technisch niet mogelijk om alle verzamelde samples ($n = 364$: 13 mannetjes x 28 maanden) in 1 assay te bepalen. De samples werden verdeeld over 12 afzonderlijke assays, die aanvankelijk longitudinaal geprogrammeerd waren (alle samples van een individu in dezelfde assay) en later transversaal (alle samples van een datum in dezelfde assay) (zie fig. 7-1). Voor een analyse van seizoensfluctuaties mochten alleen data uit longitudinale assays worden gebruikt, en voor verschillen tussen individuen alleen data uit transversale assays.



Figuur 7-1. Schema van de 12 radio immuno assays waarin testosteronspiegels werden bepaald. Dik geschreven: kalendermaanden en identificatienummers van mannetjes; dun geschreven: volgnummers assays.

Tabel 7-4. Testosteronspiegels in ng/ml in 6 bloedmonsters van M300 die in 2 verschillende assays werden bepaald. In assay 4 lagen de waarden gemiddeld 26% hoger dan in assay 3; de onderlinge verhoudingen tussen de 6 samples bleven gelijk. Voor de analyses werden de waarden uit assay 3 gebruikt.

maand	assay 3	assay 4
sep 1980	21.1	28.3
okt "	17.8	20.5
dec "	11.5	14.4
jan 1981	13.2	18.2
feb "	26.8	32.0
mrt "	12.3	15.7
\bar{x}	17.1	21.5

7.4 Resultaten en discussie

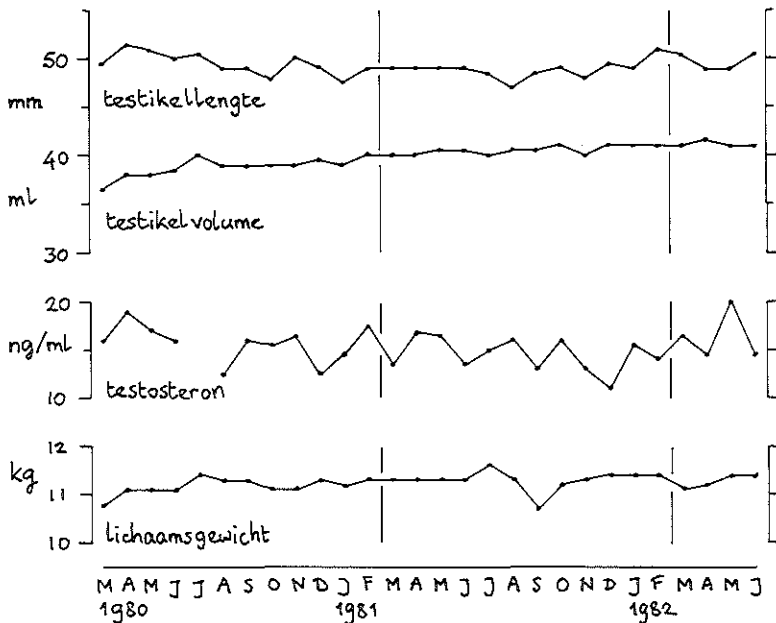
Seizoensfluctuaties

Voor de analyse van seizoensfluctuaties in testikelmaten en lichaamsgewichten werden de data van 8 van de 13 mannetjes gebruikt. De data van M403 werden niet meegerekend omdat een van zijn testikels sterk geatrofieerd was (lengte circa 25 mm, volume 2 à 3 ml). De data van de 4 jong-volwassenen (M2, M4, M7 en M15) werden niet meegerekend omdat deze mannetjes niet geheel volgroeid bleken te zijn. Gedurende de studie namen

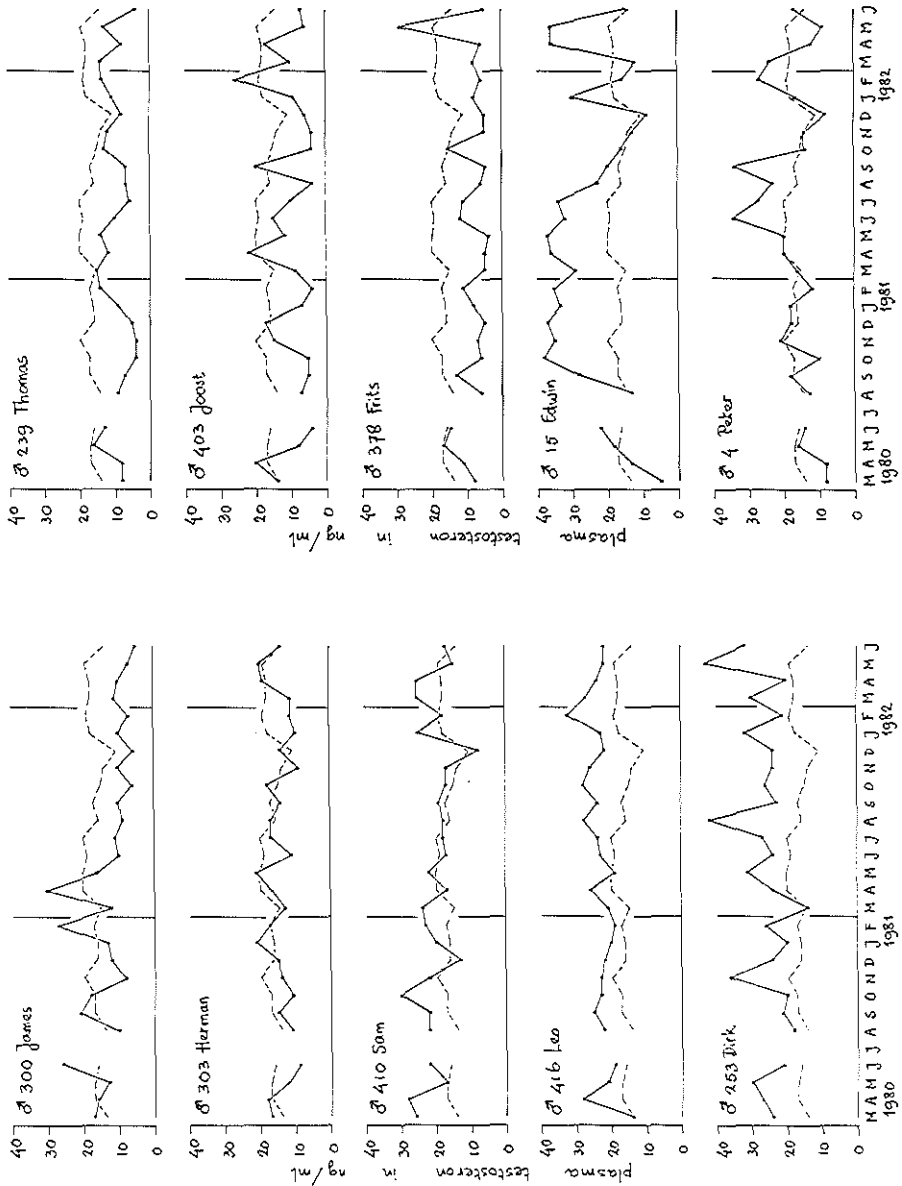
hun testikels gemiddeld 12% in lengte en 28% in volume toe, en stegen hun lichaamsgewichten met 24%. Deze toenames verliepen geleidelijk, zonder seizoensgebonden groeispurt.

De gemiddelde testikelmaten van de 8 geheel volgroeide mannetjes varieerden maar weinig en toonden geen cyclisch, seizoensgebonden patroon (fig. 7-2). Het patroon dat de gemiddelde testikellengten in jaar 1 volgden, werd in jaar 2 niet herhaald ($r = -0.212$, $n = 12$, ns). De gemiddelde volumepatronen in de 2 jaren stemden wel enigszins met elkaar overeen ($r = 0.364$, $n = 12$, $p < 0.10$): in beide jaren toonden de gemiddelden een lichte stijging. Deze trend deed zich bij alle 8 individuen voor (\bar{X} eerste 4 metingen $<$ \bar{X} middelste 4 metingen $<$ \bar{X} laatste 4 metingen). Wellicht veranderde de manier van meten in de loop van de studie: het op het gevoel schatten van volumina is een nogal subjectieve methode. Het lijkt niet waarschijnlijk dat de testikels van de 8 volwassen mannetjes nog groeiden, want dan had ook de lengtecurve een stijging moeten vertonen.

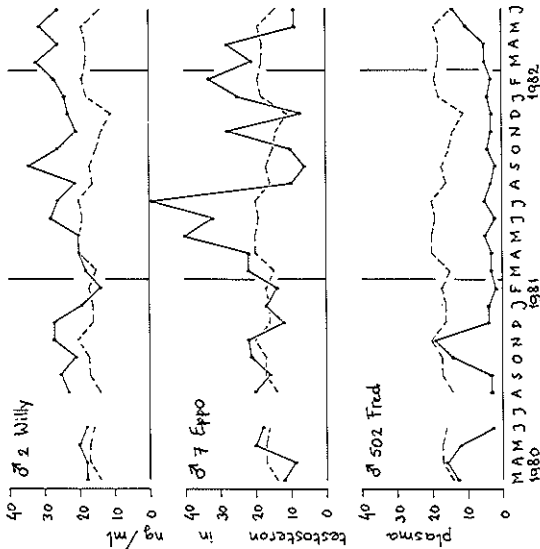
Het verschil tussen het hoogste en het laagste gemiddelde bedroeg voor beide testikelmaten een factor 1.1. Dat is veel minder dan de verschillen die bij andere makakensoorten werden gevonden (tabel 7-1).



Figuur 7-2. Seizoensfluctuaties in fysiologische parameters van mannetjes. Gemiddelden per kalendermaand van de waarden van de 8 oudste mannetjes: M300, 303, 410, 416, 253, 239, 378 en 502.



Figuur 7-3. Individuele testosteroncurven van 13 volwassen mannetjes. Bij elke individuele curve is de gemiddelde curve van de 13 mannetjes weergegeven (gebroken lijn). Individuen in dominantie volgorde: M300 is alpha-man, M502 heeft de laagste rang.



Figuur 7-3, vervolg.

Ook de lichaamsgewichten van de oudste 8 mannetjes toonden geen seizoensgebonden fluctuaties (fig. 7-2). Het patroon in jaar 1 correleerde niet met dat in jaar 2 ($r = 0.167$, $n = 12$, ns). Het verschil tussen het hoogste en het laagste gemiddelde bedroeg een factor 1.07, wat vergelijkbaar was met de vondsten van Glick (1979) bij Indiase kroonapen (1.10) en van Matsubayashi & Enomoto (1983) bij Japanse makaken (1.06). In deze 2 studies bleken de (kleine) verschillen wel met het seizoen samen te hangen: tijdens het voortplantingsseizoen waren de mannetjes zwaarder dan tijdens het geboortenseizoen.

In elk van de 13 individuele testosteroncurven zijn grote fluctuaties te zien, maar op het oog is daarin geen systematisch seizoenspatroon te ontdekken (fig. 7-3). Van maart 1980 t/m september 1981 werden (vrijwel) alle samples van 10 van de 13 mannetjes, per individu, in dezelfde assay bepaald (fig. 7-1), zodat deze data gebruikt mochten worden voor statistische analyse. De maanden bleken niet significant van elkaar te verschillen ($\chi^2 = 24.31$, $df = 17$, ns).

Samenvattend kan gesteld worden dat er in geen van de onderzochte fysiologische parameters van mannelijke beermakaken seizoensfluctuaties werden gevonden. Ook bij vrouwelijke beermakaken waren zulke fluctuaties er niet (hoofdstuk 6). Beermakaken lijken in dit opzicht op laponders (tabel 2-1 en 7-1). Indiase kroonapen, rhesusapen en Japanse makaken kennen daarentegen duidelijke voortplantingsseizoenen (tabel 2-1) en die weerspiegelen zich ook in de mannelijke fysiologische parameters (tabel 7-1). Java apen hebben volgens de meeste auteurs geen voortplantingsseizoen (tabel 2-1 en hoofdstuk 6) maar bleken in het laboratorium wel een 'testosteron seizoen' te vertonen (tabel 7-1). Uit de data van Dang &

Meusy-Dessolle (1981) bleek dat de fluctuaties over het jaar relatief klein waren, dat de individuele patronen nogal varieerden en dat copulatie frequenties over het jaar gelijk bleven.

Slob e.a. (1979) vonden bij beermakaken in het laboratorium wel significante testosteron fluctuaties over het jaar: in juni lagen de waarden significant hoger dan in september. Van een echt 'testosteron seizoen', zoals bij andere soorten werd gevonden, was hier echter geen sprake: in januari en februari konden de gemiddelden ongeveer even hoog zijn als in juni. De patronen in de 2 afzonderlijke studiejaar van Slob e.a. correleerden niet significant met elkaar ($r = 0.333$, $n = 9$, ns).

Fluctuaties in testosteronspiegels, vergelijkbaar met die bij rhesusapen, Japanse makaken en Indiase kroonapen, werden vastgesteld bij mannen in Nederland (Smals e.a. 1976) en Frankrijk (Reinberg e.a. 1978): de hoogste waarden in de herfst en de laagste waarden in de lente. De verschillen over het jaar waren in deze studies wel statistisch significant, maar niet zo groot als bij de genoemde makakensoorten (zie tabel 7-1).

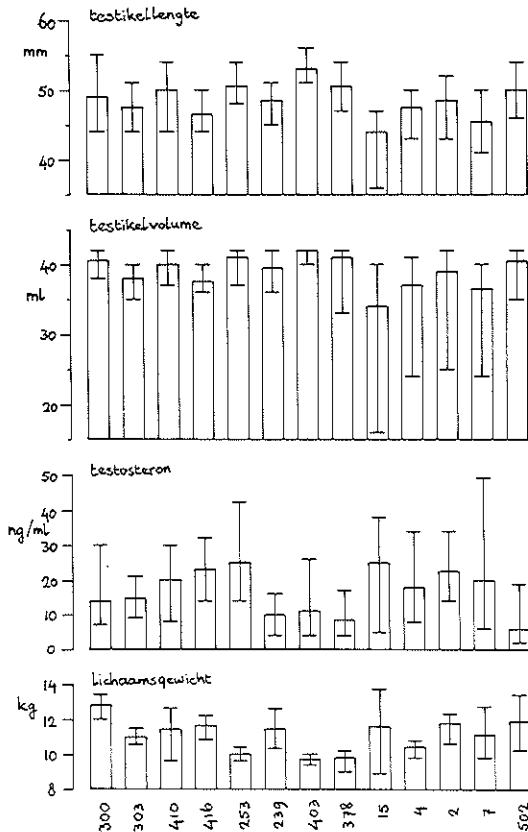
Burger e.a. (geciteerd door Smals e.a. 1976) vonden dat bij mannen in Australië de testosteronspiegels eenzelfde patroon vertoonden als bij mannen in West-Europa, dat wil zeggen: de maximale waarden in de laatste maanden van het jaar. In die maanden worden in Europa de dagen korter, terwijl ze in Australië juist langer worden. Studies aan rhesusapen en Japanse makaken lieten zien dat in het laboratorium (constant licht/donker ritme) eenzelfde testosteronseizoen optrad als in de open lucht (tabel 7-1). Deze observaties geven aan dat veranderingen in de daglengte waarschijnlijk geen directe invloed hebben op de testosteronspiegels van mannelijke primaten.

Experimenten met rhesusapen wijzen erop dat de seizoensgebonden testikel activiteit berust op de aanwezigheid van attractieve vrouwtjes (dat wil zeggen vrouwtjes met hoge oestrogeenspiegels). Onder normale omstandigheden beginnen rhesus vrouwtjes te cycleren in het najaar. Tegelijkertijd zijn er fysiologische en gedragsveranderingen bij de mannetjes waar te nemen: hun testikels worden groter, de kleur van hun "sex skin" (scrotum, zitvlak en dijen) verandert van bleek- in helderrood, wat duidt op een verhoogde testosteron productie, en ze beginnen te copuleren en frequent met vrouwtjes te vlooiën. Vandenbergh (1969) en Vandenbergh & Drickamer (1974) behandelden enige maanden voor het paringsseizoen (nl. in de zomer) enkele geovariectomeerde vrouwtjes met oestradiol. Deze vrouwtjes werden daardoor op een abnormaal vroeg tijdstip attractief. Mannetjes die met deze vrouwtjes in contact kwamen vertoonden kort daarop de bovenbeschreven fysiologische en gedragsveranderingen, in een periode waarin ze normaal gesproken sexueel inactief zouden zijn.

In de groep in Oss waren het hele jaar door cyclerende vrouwtjes aanwezig. Het is daarom gezien het bovenstaande niet verwonderlijk dat er in testosteronspiegels en testikelmaten geen seizoensfluctuaties werden gevonden.

Inter-individuele verschillen

Ten aanzien van de testikelmaten bestonden er tussen de oudste 8 mannetjes significante verschillen (eerste 24 metingen: lengte $X_r^2 = 85.70$, $df = 7$, $p < 0.001$; volume $X_r^2 = 106.35$, $df = 7$, $p < 0.001$). Alhoewel de verschillen statistisch zeer significant waren, stelden ze biologisch niet veel voor (hooguit een factor 1.1, zie fig. 7-4). Bij deze analyse is M403 niet meegeteld. Zijn ene 'normale' testikel kwam bij elke meting als (een van) de grootste uit de bus. De jong-volwassen mannetjes M2, M4, M7 en M15 hadden aan het begin van de studie relatief kleine testikels (< 47 mm en < 36 ml), maar in 1982 waren zij vergelijkbaar met de oudste 8 mannetjes,



Figuur 7-4. Fysiologische parameters van volwassen mannetjes: Individuele gemiddelden en bereiken op grond van 24 maandelijkse metingen (maart 1980 t/m februari 1982; testosteron: 23 metingen (juli 1980 niet meegerekend). Voor M403 zijn de maten van zijn niet-geatrofieerde testikel weergegeven. Individuen in dominantie volgorde (M300 is alpha-man).

met lengten van 48 - 50 mm en volumina van 39 - 42 ml.

De lichaamsgewichten van de oudste 9 mannetjes (inclusief M403) waren minder constant dan de testikelmaten, maar vertoonden desalniettemin duidelijke inter-individuele verschillen ($\chi^2 = 149.64$, $df = 8$, $p < 0.001$; fig. 7-4). De jong-volwassen mannetjes hadden aanvankelijk betrekkelijk lage lichaamsgewichten (9 à 10 kg), maar bereikten in de loop van de studie waarden die vergelijkbaar waren met die van de oudere mannetjes. M15 werd in 1982 met een lichaamsgewicht van 15 kg zelfs het zwaarste dier in de kolonie.

Voor de analyse van inter-individuele verschillen in testosteronspiegels konden alleen de laatste 6 samples gebruikt worden omdat daarbij steeds alle individuen (per maand) in dezelfde assay werden bepaald (fig. 7-1). In die periode bestonden er inderdaad significante verschillen tussen de 13 mannetjes ($\chi^2 = 44.19$, $df = 12$, $p < 0.001$). De individuele gemiddelden uit de laatste 6 samples correleerden sterk met de gemiddelden uit de 21 voorgaande samples ($r = 0.846$, $n = 13$, $p < 0.0001$). Alhoewel de laatstgenoemde getallen uit verschillende assays afkomstig waren, gaven ze dus toch een goede weerspiegeling van de verschillen tussen individuen.

Inter-individuele verschillen in testosteronspiegels die in de tijd weinig veranderden, werden ook gevonden in studies aan rhesusapen (Gordon e.a. 1976), Indiase kroonapen (Glick 1979) en mensen (Resko & Eik-Nes 1966; Faiman & Winter 1971; Smals e.a. 1976). Daarentegen vonden Eaton & Resko (1974a) geen enkel verband tussen 2 metingen die met een tussenpoos van 1 jaar werden uitgevoerd. Wellicht is dit te wijten aan het feit dat in die studie de apen (Japanse makaken) maar eens per jaar werden gevangen voor medische controle en bloedafname: ze waren hier niet zo aan gewend als de apen in Oss, en hun testosteronspiegels werden daarom misschien sterker en minder voorspelbaar beïnvloed door het vangen.

Samenhang tussen fysiologische maten

Vanzelfsprekend bestond er een sterke correlatie tussen testikellengte en testikelvolume. De testikelmaten correleerden echter niet significant met testosteronspiegels of met lichaamsgewichten, en de laatste parameters ver-

Tabel 7-5. Correlaties tussen fysiologische parameters o.g.v. individuele gemiddelden in fig. 7-4. Boven de diagonaal: Kendall's τ ; onder de diagonaal: p waarden. N = aantal individuen; de testikelmaten van M403 (één geatrofieerde testikel) zijn niet meegerekend.

	N	testosteron	testikel lengte	testikel volume	lichaams gewicht
testosteron	13		-0.273	-0.318	0.077
testikellengte	12	ns		0.864	-0.091
testikelvolume	12	ns	$p < 0.001$		-0.045
lichaamsgewicht	13	ns	ns	ns	

toonden onderling ook geen samenhang (tabel 7-5). Relatief zware mannetjes hadden dus niet altijd ook grote testikels en hoge testosteronspiegels.

Bij de pubers (hoofdstuk 5) werd wel een verband tussen testikelmaten, lichaamsgewicht en testosteron gevonden: in de maanden na de testikel indaling vertoonden al deze parameters simultaan een sterke stijging. Op latere leeftijd ging dit verband verloren. Vanaf ongeveer 1 jaar na de testikel indaling vertoonden de testosteronspiegels geen verdere stijging, terwijl de testikelmaten en het lichaamsgewicht nog wel gedurende enkele jaren langzaam toenamen.

Persky e.a. (1971) vonden bij mannen van 17 tot 28 jaar gemiddeld 2 maal zo hoge testosteronspiegels als bij mannen van 31 tot 66 jaar. In Oss hadden 6 jong-volwassen mannetjes een gemiddelde testosteronspiegel van 20.9 ng/ml (M2, M4, M7 en, vanaf hun 5e verjaardag, M15, M22 en M23). Het gemiddelde van de oudste 9 mannetjes bedroeg 14.6 ng/ml. Het verschil was niet statistisch significant ($U = 13$, $p = 0.10$). Twee van de oudere mannetjes (M416 en M253) behoorden tot de individuen met de hoogste testosteronspiegels (zie fig. 7-4). Geen van de mannetjes in Oss kon als bejaard (20 jaar of ouder) worden beschouwd en er kon daarom niet worden onderzocht of de testosteronspiegels op hoge leeftijd daalden. Chambers e.a. (1981) vonden bij rhesusapen in het laboratorium geen statistisch significant verschil tussen de testosteronspiegels van relatief jonge (circa 10 jaar) en oude (20 jaar of ouder) mannetjes.

Testosteron en gedrag: resultaten

Voor elk van de 13 individuen werden over de periode van maart 1980 t/m februari 1982 de gemiddelde testosteronspiegel en de gemiddelde frequenties van sociale gedragingen berekend. Er werden correlatie coëfficiënten over de individuen berekend tussen testosteron-gemiddelden enerzijds en gedragsfrequenties anderzijds. In geen enkel geval was de correlatie significant (tabel 7-6). Figuur 7-4 illustreert het ontbreken van enig verband tussen dominantie positie en testosteron.

Om de samenhang tussen testosteron en gedrag nader te analyseren werd nagegaan of binnen een individu fluctuaties in testosteron samenhangen met fluctuaties in gedrag. Voor elk individu werden 'hoge T' en 'lage T' maanden onderscheiden. Een kalendermaand werd als hoog (resp. laag) beschouwd wanneer de testosteronspiegel aan het begin van die maand en aan het begin van de volgende maand hoger (resp. lager) dan de individuele mediaan lag. Maanden waarbij de ene waarde hoger en de andere lager dan de mediaan lag, of waarbij een waarde gelijk aan de mediaan was, werden buiten beschouwing gelaten. Voor elk mannetje werden gedragsfrequenties per observatie uur berekend, voor al zijn 'hoge T' maanden te zamen en voor al zijn 'lage T' maanden te zamen. Er werden 5 gedragingen geanalyseerd: agressie-afgifte, agressie-ontvangst, bluf, copulaties en totaal ejaculaties. De T-waarden (rangtekentoets) bedroegen resp. 40, 29, 25, 44 en 33 (in alle gevallen $n = 13$, ns). Er bleek dus ook volgens deze methode geen verband tussen testosteron en gedrag.

Tabel 7-6. Correlatie coëfficiënten (Kendall's τ) tussen enerzijds individuele testosteronspiegels (gemiddelde van 23 metingen) en anderzijds dominantierang en gedragsfrequenties (o.g.v. systematische observaties, zie hoofdstuk 4). In alle gevallen: $N = 13$, $p > 0.10$.

dominantierang	0.077
agressie Σ afgifte	-0.026
afgifte aan volwassen $\sigma\sigma^{\uparrow}$	-0.128
Σ ontvangst	-0.128
ontvangst van volwassen $\sigma\sigma^{\uparrow}$	-0.128
vlooiën afgifte	0.205
ontvangst	0.128
samenzitten met volwassen $\sigma\sigma^{\uparrow}$	-0.167
met volwassen $\sigma\sigma$	-0.103
solozitten	0.038
bluf	-0.077
copulaties	0.218
copulaties met ejaculatie	0.244
masturbatie met ejaculatie	-0.333
totaal ejaculaties	-0.154
isosexueel presenteren afgifte	0.103
ontvangst	0.231

Ook bij de puber-mannetjes werd geen correlatie gevonden tussen sexuele en agonistische activiteit enerzijds en testosteronspiegels anderzijds (zie hoofdstuk 5). Van alle vrouwtjes mag aangenomen worden dat zij veel lagere testosteronspiegels hadden dan alle volwassen mannetjes, maar toch hadden sommige volwassen vrouwtjes een hogere dominantie positie en agressie-afgifte dan sommige volwassen mannetjes.

Testosteron en gedrag: discussie

De resultaten uit de huidige studie toonden geen correlatie tussen testosteronspiegels en agressie frequenties of dominantierang. Dit is in overeenstemming met eerdere vondsten aan makakengroepen in buiten-gevangenschap (tabel 7-2a). Naast de in de tabel vermelde studies werden er een aantal experimenten met rhesusapen uitgevoerd (castratie en/of toediening van hormonen) waaruit eveneens bleek dat hoge (resp. lage) testosteronspiegels niet altijd samengaan met een hoge (resp. lage) agressiviteit en dominantierang (Wilson & Vessey 1968; Phoenix e.a. 1973; Gordon e.a. 1979). Bernstein e.a. (1979a) beschreven een groep rhesusapen in buiten-gevangenschap waarin de alpha-positie werd ingenomen door een "a-gonadaal" volwassen mannetje. Het was niet zeker of dit mannetje gecastreerd was of sterk geatrofieerde testikels had. Zijn testosteronspiegels waren in ieder geval zeer laag (< 0.3 ng/ml) in vergelijking met die van de 3 andere volwassen mannetjes in de groep (geboortenseizoen: $\bar{X} = 4.1$ ng/ml; paringsseizoen: $\bar{X} = 13.6$ ng/ml).

In tegenstelling tot de hierboven genoemde onderzoekers vonden Rose e.a. (1971) wel een significante positieve correlatie tussen individuele

testosteronspiegels, agressie-afgifte en dominantierang. Rose e.a. bestudeerden een groep rhesusapen die uitsluitend uit volwassen mannetjes bestond. Significante positieve correlaties werden in nog enkele andere studies gevonden (tabel 7-2b), maar het betrof hier steeds, net als bij Rose e.a., studies aan groepen met een onnatuurlijke samenstelling: het aantal volwassen vrouwtjes was niet groter dan het aantal volwassen mannetjes, en de groepen bevatten weinig of geen jonge dieren. In laboratorium-experimenten met rhesusapen (Cochran & Perachio 1977) en dwergmeerkatten (Dixson & Herbert 1977) werd in tegenstelling tot in de eerdergenoemde experimenten, wel een agressiviteits-verhogend effect van testosteron gevonden. Een samenhang tussen testosteron en agressief gedrag wordt bovendien gesuggereerd door het feit dat bij verschillende soorten primaten en andere zoogdieren de jaarlijkse pieken in testosteronspiegels en agressie frequenties samenvallen (Dixson 1980; zie ook hoofdstuk 4).

Uit de gerefereerde literatuur blijkt dat testosteron wel van invloed kan zijn op agressiviteit, maar dat in groepen met een 'natuurlijke' samenstelling deze invloed niet duidelijk tot uiting komt. In zulke groepen lijken inter-individuele verschillen in agressie frequenties en dominantierang eerder te berusten op historische factoren en familie-relaties (zie hoofdstuk 4 en hoofdstuk 5) dan op hormonale verschillen.

Onderzoek aan mensen leverde, net als de apenstudies, tegenstrijdige resultaten op. Persky e.a. (1971) en Ehrenkranz e.a. (1974) vonden significante positieve correlaties tussen testosteronspiegels en scores behaald in een psychologische test (Buss-Durkee Hostility Inventory), maar Kreuz & Rose (1972) en Meyer-Bahlburg e.a. (1973) vonden, met dezelfde test, geen significant verband. Kennelijk bestaat er bij mensen mogelijk ook een verband tussen testosteron en agonistisch gedrag, maar komt dit verband niet onder alle omstandigheden tot uiting. Overigens konden de verschillende uitkomsten niet verklaard worden aan de hand van verschillen in sociale omstandigheden: Ehrenkranz e.a., en Kreuz & Rose onderzochten mannen in de gevangenis, terwijl Persky e.a. en Meyer-Bahlburg e.a. 'vrijlevende' mannen bestudeerden.

Testosteronspiegels kunnen in negatieve zin beïnvloed worden door het ontvangen van veel agressie of verslagen worden (Rose e.a. 1972; Bernstein e.a. 1979b; Mazur & Lamb 1980) of door andere vormen van stress (Mason e.a. 1968; Goldfoot e.a. 1975; Coe e.a. 1978; Puri e.a. 1981). In de huidige studie bleken testosteronspiegels en agressie-ontvangst echter niet significant negatief met elkaar te correleren. De 4 volwassen mannetjes die door de pubers in rang werden gepasseerd vertoonden geen dalende testosteronspiegels (fig. 7-3: M253, M239, M403 en M378). Het is wel opmerkelijk dat het ranglaagste mannetje, M502, extreem vaak werd aangevallen (zie hoofdstuk 4) en tevens lagere testosteronspiegels had dan de andere volwassen mannetjes (fig. 7-3 en 7-4).

Inter-individuele verschillen in seksuele activiteit bleken bij de mannetjes in de huidige studie niet te corresponderen met verschillen in testosteronspiegels. In een groot aantal studies aan makaken en dwerg-

meerkatten, onder uiteenlopende omstandigheden, werd eveneens gevonden dat copulatie frequenties en testosteronspiegels niet met elkaar correleerden (tabel 7-2). Masturbatie frequenties werden in die eerdere studies niet bij de analyses betrokken. In één studie (Herndon e.a. 1981) werd wel een significant verschil gevonden: rhesus mannetjes die in paartests ejaculeerden hadden hogere testosteronspiegels dan mannetjes die in paartests niet ejaculeerden. In deze studie bleek tevens dat testosteronspiegels na een test met ejaculatie stegen, en er kon daarom niet worden aangegeven wat bij het gevonden verschil oorzaak en gevolg was.

Bij de makakensoorten met een voortplantingsseizoen blijkt de periode waarin de copulatie frequenties het hoogst zijn (het najaar, zie hoofdstuk 4) samen te vallen met de periode waarin testosteronspiegels hun maximale waarden bereiken (tabel 7-1). Dit suggereert een samenhang tussen testosteronspiegels en copulatie activiteit. Echter, bij rhesusapen en Java apen in het laboratorium vallen de 2 pieken niet altijd samen (Michael e.a. 1975b; Michael & Zumpe 1976; Dang & Meusy-Dessolle 1981).

Castratie leidt bij rhesusapen (Wilson & Vessey 1968; Resko & Phoenix 1972; Phoenix e.a. 1973) en lagere diersoorten (Young 1961) tot een daling in de copulatie frequenties, alhoewel sommige individuen nog maanden of jaren na de castratie sexueel gedrag (inclusief intromissie en ejaculatie) kunnen vertonen. Phoenix (1977) gaf rhesusapen met lage copulatie frequenties in paartests dagelijks (gedurende 4 weken) testosteron injecties, maar hierdoor steeg hun copulatie activiteit niet. Slob & Schenck (1981) behandelden beermakaken met cyproteron acetaat (CA) waardoor de testosteronspiegels sterk daalden maar de copulatie activiteit in paartests juist toenam.

Verschillende onderzoekers hebben geopperd dat voor het tot uiting komen van sexueel gedrag de testosteronspiegels boven een bepaalde drempelwaarde moeten liggen. Na castratie of buiten het paringsseizoen dalen de testosteronspiegels tot onder de drempelwaarde en wordt er gewoonlijk niet gecopuleerd. Mannetjes met een actieve testosteron productie copuleren wel, maar daarbij maakt het niet uit of hun testosteronspiegels veel of weinig boven het drempelniveau liggen. Chambers e.a. (1982) vergeleken deze situatie met een motor die met een lege brandstoftank niet kan functioneren, maar met een volle tank evenveel presteert als met een halfvolle tank.

De drempelwaarde hypothese werd recentelijk getoetst door Michael e.a. (1984) met rhesusapen in laboratorium paartests. De 8 mannetjes waren gecastreerd en kregen na een controle periode testosteron propionaat (TP) toegediend. De doses liepen in de loop van het experiment (1 jaar) op van 0.025 tot 12.8 mg/dag. Doses van 0.2 tot 0.8 mg resulteerden in plasma testosteronspiegels van 3 tot 12 ng/ml, vergelijkbaar met de waarden van onbehandelde intacte mannetjes. Vijf mannetjes begonnen regelmatig te ejaculeren bij TP doses van 0.05 - 0.2 mg (circa 1 - 4 ng testosteron/ml plasma). Echter, 1 mannetje ejaculeerde tijdens de controle periode al regelmatig, 1 ging pas ejaculeren bij zeer hoge TP doses (3.2 mg) en 1

reageerde helemaal niet op de behandeling. Er bestonden dus grote inter-individuele verschillen ten aanzien van de hoogte van de drempelwaarde. Bij 4 mannetjes had een extra verhoging van de TP dosis boven de drempelwaarde geen verdere verhoging van de ejaculatie frequentie tot gevolg, maar bij de 4 anderen stegen de ejaculatie frequenties wel enigszins bij toenemende doses. Helaas hadden Michael e.a. geen controle groep van mannetjes die aflopende doses of helemaal geen TP ontvingen. Er kon daarom niet worden nagegaan of het laatstgenoemde patroon hormonaal bepaald was, of berustte op het feit dat de test-partners in de loop van het experiment steeds beter aan elkaar gewend raakten.

Mannelijke beermakaken konden in laboratorium paartests zeer frequent ejaculeren (gewoonlijk 2 tot 7 maal/30 minuten; 2 tests per week), ondanks het feit dat hun testosteronspiegels, door CA-behandeling, betrekkelijk laag waren (\bar{X} = 3.7 ng/ml; Slob & Schenck 1981). Er zou daarom verwacht mogen worden dat de volwassen mannetjes in Oss ook in staat waren om zeer frequent te ejaculeren, want hun testosteronspiegels bedroegen vrijwel altijd veel meer dan 3.7 ng/ml. Dit bleek inderdaad het geval te zijn in afwezigheid van ranghogere mannetjes (incomplete groep in de buitenkooi of 1 mannetje met 1 of meer cyclerende vrouwtjes in een binnenkooi). Tijdens de eerste 30 minuten van zo'n test ejaculeerde het tijdelijk ranghoogste mannetje 4 tot 7 maal. Alleen M502 ejaculeerde tijdens zijn tests ($n = 3$) maar weinig: 2 of 3 maal per 30 minuten. M502 had tevens lage testosteronspiegels in vergelijking met andere volwassen mannetjes. In de complete groep kwam de hoge seksuele potentie lang niet bij alle mannetjes tot uiting, als gevolg van de sociale controle.

De samenhang tussen isosexueel gedrag en testosteronspiegels werd bij mannelijke rhesusapen bestudeerd door Gordon e.a. (1979) en Loy e.a. (1984). De eersten vonden bij een verhoogde testosteron productie (t.g.v. behandeling met humaan chorion gonadotropine) een verhoging van de isosexuele activiteit (isosexueel presenteren en beklimmen, zowel ontvangst als afgifte). Daarentegen vonden Loy e.a. juist bij een verminderde testosteron productie (door castratie) een verhoogde isosexuele activiteit. In deze laatste studie was het onduidelijk in hoeverre testosteronspiegels een rol speelden: de castraten leefden samen met geovariectomeerde vrouwtjes en de intacten met intacte vrouwtjes. In beide studies hadden de groepen een onnatuurlijke sex/leeftijd opbouw: de groep van Gordon e.a. bestond uitsluitend uit volwassen mannetjes, en de groepen van Loy e.a. uit dieren die aan het begin van de studie allemaal 1 of 2 jaar oud waren. In de Organon beermakakenkolonie, met een meer natuurlijke samenstelling, bleek geen verband tussen testosteron en isosexueel gedrag (tabel 7-6).

In de huidige studie werd geen verband tussen testosteronspiegels en vlooi frequenties gevonden (tabel 7-6). Bij laboratorium beermakaken die met CA werden behandeld daalden de testosteronspiegels en stegen de vlooi frequenties in heterosexuele paartests (Slob & Schenck 1981). Vandenbergh & Drickamer (1974) vonden bij vrijlevende rhesusapen juist hoge vlooi

frequenties in het seizoen waarin de testosteronspiegels het hoogst waren. Beide vondsten kunnen samenhangen met de verhoogde heterosexuele activiteit, bij beermakaken na CA-behandeling, en bij rhesusapen in het paringsseizoen.

Studies waarin het verband tussen individuele bluf frequenties en testosteronspiegels werd onderzocht zijn mij niet bekend. In de studie van Bernstein e.a. (1979a) over de a-gonadale alpha-man en in de diverse castratie-studies werd bluf niet genoemd. Wel bleek in hoofdstuk 4 al dat bluf een typisch mannelijk gedrag is en dat Japanse makaken het vaakst bluffen in het paringsseizoen, wanneer hun testosteronspiegels het hoogst zijn. Van een correlatie tussen testosteron en bluf was in de huidige studie echter geen sprake (tabel 7-6). Wellicht bestaat er voor bluf, net als voor copulaties, een bepaalde testosteron drempelwaarde. Dat zou kunnen verklaren waarom M502 (zeer lage testosteronspiegels) nooit blufte, en vrouwtjes en pre-puberale mannetjes maar zelden.

Vrij en gebonden testosteron

In vrijwel alle tot nu toe gerefereerde studies werd uitsluitend de totale hoeveelheid testosteron in het bloed gemeten. Bij de mens is het merendeel van het in het bloed aanwezige testosteron gebonden aan een bindingseiwit: 30% aan testosteron-bindend globuline (TeBG) en 68% aan albumine. Slechts 1.8% circuleert vrij in het bloed (Nisula & Dunn 1979). Bij chimpansees bedraagt de vrije fractie 1.5 tot 3.4% (McCormack 1971).

Rosenfield (1971) en Vermeulen e.a. (1971) suggereerden dat alleen de vrije fractie biologisch actief zou zijn. Andere onderzoekers hebben deze visie echter in twijfel getrokken: mogelijk kan ook de gebonden fractie de doelwitcellen bereiken en daar gemetaboliseerd worden (Bardin & Paulsen 1981).

Bij de 2 beermakaken waarvoor dit werd onderzocht varieerden de ongebonden percentages van 1.9 tot 2.5 (M300) en van 1.5 tot 2.1 (M2), wat goed overeenstemt met de bovengenoemde percentages voor mens en chimpansee. Het is opmerkelijk dat deze percentages veel minder fluctueerden dan de totale testosteronspiegels (fig. 7-3). De vrije fracties varieerden van 0.22 tot 0.63 ng/ml (M300) en van 0.31 tot 0.54 ng/ml (M2). De 2 individuen verschilden in dit opzicht niet wezenlijk van elkaar ($T = 36.5$, $n = 12$, ns), alhoewel zij onderling wel sterk verschilden in dominantierang (M300: alpha; M2: 5e van onder) en copulatie-, agressie-, bluf- en vlooi activiteit (zie hoofdstuk 4). Doordat de percentages vrij constant waren, correleerde de hoogte van de vrije fractie sterk met die van het totaal aan testosteron (M300: $r = 0.758$; M2: $r = 0.788$; beiden: $n = 12$, $p < 0.001$). Uit de vrije fractie-curven kwam net zo min een seizoenspatroon naar voren als uit de totaal testosteroncurven. Er bestond dus geen reden om de oorspronkelijke conclusies (geen correlatie met gedrag, geen seizoen) te herzien naar aanleiding van de gegevens over vrij en gebonden testosteron.

Chambers e.a. (1981) vonden bij rhesusapen wel een significante correlatie tussen bindingspercentage en sexuele activiteit in paartests:

mannetjes met een hoog bindingspercentage copuleerden en ejaculeerden relatief weinig. De hoeveelheid vrij testosteron (ng/ml) correleerde echter niet significant met gedragsparameters. Wanneer alleen de vrije fractie biologisch van belang zou zijn, dan zou verwacht worden dat niet zozeer het percentage, maar wel de absolute hoeveelheid vrij testosteron maatgevend zou zijn voor sexuele activiteit.

De bindingspercentages lagen bij de rhesusapen van Chambers e.a. relatief laag: 4% van het testosteron was gebonden aan albumine, en 67% (oude mannetjes) of 57% (jong-volwassen mannetjes) aan TeBG. De vrije fractie bedroeg dus ongeveer een derde van het totaal, wat aanmerkelijk meer is dan de 1.5 - 3.4% bij beermakaken, chimpansees en de mens.

soort	studie	LO	N _♀	N _♂	Meth	gedrag	FO	PO	LU	
beermakaak	huidige studie	BG	18	18	P	F copul	84	100	56	ns
	Slob ea 78a	L	7	5	O,P	F ejac	83	100	99	ns
	Slob ea 78b	3L	15	5	M-	F ejac	71	100	71	ns
	Harvey 83	BG	7	2	M+	F copul	32	100	15	x
laponder	Goldfoot 71	3L	15	6	Z	F ejac	0	100	0	x
	Bullock ea 72	L	8	6	Z,P	% ejac	75	100	5	
	Eaton 73	L	5	7	Z	% ejac	35	100	0	x
kuifmakaak	Dixson 77	BG	15	1	Z	F copul	17	100	7	
Java aap	Zumpe & M 83	L	4	4	M-	F ejac	93	100	53	
rhesusaap	Michael & Z 70a	L	16	16	M-	F ejac	89	100	85	x
	Goy & R 72	L	11	11	M-	% ejac	71	100	39	
	Johnson & P 78	L	10	10	O,P	F ejac	83	100	74	ns
	Goy 79	L	18	18	O	% ejac	69	100	61	
	Wallen & W 84	L	5	4	O,P	F ejac	100	100	33	x
	Gordon 81	BG	5	5	P	F copul	45	100	0	
	Gordon 81	BG	11	?	O,P	F copul	25	100	0	
	Wilson ea 82a	BG	16	8	O,P	% ejac	95	100	0	
	Wallen & W 84	BG	5	4	O,P	F ejac	21	100	0	x
Japanse mak.	Enomoto ea 79	L	6	2	O,P	F ejac	47	100	23	x
baviaan	Bielert 82	L	8	8	Z	% ejac	33	100	3	
	Saayman 70	W	31	18	Z	F ejac	33	100	6	x
orang-oetang	Nadler 77	L	4	4	M3	% ejac	96	100	84	ns
gorilla	Nadler 75	L	9	4	LT	% ejac	38	100	0	x
	Nadler ea 83	L	5	2	O,P	% ejac	23	100	0	
chimpansee	Yerkes 39	L	12	3	Z	F ejac	100		0	
	Young & O 44	L	8	3	Z	F copul	80	100	1	
	Tutin & McG 73	BG	4	3	Z	F copul	100		20	
	Wallis 82	BG	15	?	Z	F copul	100		2	
	Tutin 79	W	9	?	Z	F copul	100		12	
bonobo	Savage-R & W 78	BG	2	1	Z	F copul	100		35	
mens	Udry & M 77	W	34	?	LH	% coitus	83	100	104	
	Udry & M 77	W	155	?	temp	% coitus	103	100	97	
	Udry & M 77	W	273	?	M-	% coitus	106	100	94	
	Bancroft ea 83	W	40	40	O,P	F sex	142	100	105	x

HOOPDSTUK 8

REPRODUKTIEVE STATUS EN SEXUEEL GEDRAG VAN VROUWTJES

8.1 Inleiding

De studie van relaties tussen reproductieve of hormonale status en sexueel gedrag vormt een belangrijk onderwerp in de primatologie. Veel onderzoekers hebben zich geconcentreerd op hormonale en gedragsveranderingen tijdens de ovariumcyclus (zie tabel 8-1), terwijl zwangerschap en lactatie betrekkelijk weinig bestudeerd zijn.

Tabel 8-1 laat zien dat bij de meeste onderzochte apensoorten copulatie frequenties over de ovariumcyclus fluctueren. Rond het ovulatie tijdstip wordt het vaakst gecopuleerd, in de folliculaire fase minder, en in de luteale fase nog minder. Dit patroon werd zowel in laboratorium-tests als onder meer natuurlijke omstandigheden aangetroffen, en lijkt verband te houden met hormonale veranderingen gedurende de cyclus: oestradiol bevordert, en progesteron remt de copulatie activiteit. Beermaakken vormen

Pagina hiernaast:

Tabel 8-1. Literatuur overzicht: fluctuaties in sexuele activiteit gedurende de ovariumcyclus bij primaten.

LO = Levensomstandigheden: W = wild; BG = buiten-gevangenschap; L = laboratorium paartests; 3L = Laboratorium-tests: 1 mannetje met 3 vrouwtjes. $N\bar{O}$ ($N\bar{O}$) = aantal copulerende mannetjes (vrouwtjes).

Meth = methode om ovulatie moment vast te stellen: O = oestradiolspiegels; P = progesteronspiegels; LH = luteïniserend hormoon-spiegels; M- = terug tellen vanaf begin menstruatie; M+ = vooruit tellen vanaf begin menstruatie; M3 = menstruatie interval in 3 gelijke delen verdeeld; \bar{Z} = zwelling perineum; LT = labiaal tumescence = zwelling schaamlippen; temp = lichaamstemperatuur. Bij de M, Z en LT methodes is het niet zeker of de cycli ovulatoir zijn.

Gedrag: F = frequentie per test, uur of dag; % = percentage van de tests waarin of van de individuen waardoor het gedrag minstens 1 maal werd vertoond; sex = niet nader omschreven heterosexuele interacties.

FO = mid-folliculaire fase; dag 6 t/m 10 voor ovulatie (huidige studie: gemiddelde van F1 en F2); PO = peri-ovulatoire fase: ovulatie dag \pm 2 dagen; LU = mid-luteale fase: dag 8 t/m 12 na ovulatie. Frequenties of percentages in FO en LU zijn berekend in verhouding tot de score in PO, die steeds op 100 is gesteld. x = significante fluctuaties over de cyclus.

in dit opzicht een uitzondering: in laboratorium-tests copuleren zij tijdens alle fasen van de ovariumcyclus ongeveer even vaak. In Oss bestond de gelegenheid om na te gaan of dit ook in een grote groep continu samenlevende dieren het geval was.

Veranderingen in de seksuele activiteit van zwangere vrouwen en hun echtgenoten zijn veelvuldig beschreven (overzichtsartikel: White & Reamy 1982). Alle studies rapporteerden een daling van de coitus frequentie in de loop van de zwangerschap, maar de gegevens waren weinig gedetailleerd. Een soortgelijke daling werd, wel gedetailleerd, in beeld gebracht door Bielert e.a. (1976) voor rhesusapen in het laboratorium. Op het eind van de zwangerschap copuleerden de rhesusapen helemaal niet meer. Bij laboratorium-beermakaken werd ook een ophouden van de copulatie activiteit in de loop van de zwangerschap gevonden (Slob & Nieuwenhuijsen 1980; Linnankoski e.a. 1981). In deze studies werden slechts 2 vrouwtjes gedurende een deel van de zwangerschap geobserveerd.

Gedragsveranderingen tijdens de lactatie zijn voor zover mij bekend alleen voor de mens en de chimpansee beschreven. Gewoonlijk zijn de coitus frequenties gedurende de eerste maanden na de bevalling laag (Falicov 1973; Lemmon & Allen 1978; Christensen & Hertoft 1980; Herms e.a. 1980).

8.2 Materiaal en methoden

Er werden hormonale en gedragsgegevens gebruikt uit de periode van maart 1980 t/m oktober 1982. Gedurende 1050 systematische observatie uren werden, volgens de all occurrences methode, copulaties (met en zonder ejaculatie) en gerichte masturbaties (uitsluitend met ejaculatie) gescoord. Tijdens 927 van die uren werden bovendien andere seksuele gedragingen gescoord, zoals presents, beklimmingsen zonder intromissie en negatieve reacties. In dit hoofdstuk komen alleen heteroseksuele interacties ter sprake, waarbij vrouwtjes vanaf hun eerste ovulatoire cyclus (na de puberteit) en mannetjes vanaf het testikel indalingsmoment werden meegerekend.

In hoofdstuk 3 werd beschreven hoe ovulatie- en conceptie data werden geschat. Op grond van deze data werden de ovulatoire cycli onderverdeeld in 6 fasen van elk 5 dagen, uitgaande van de O-fase:

- F1 = vroeg-folliculair. De 5 dagen voor F2; progesteron laag, oestradiol laag.
- F2 = laat-folliculair. De 5 dagen voor O; progesteron laag, oestradiol stijgend.
- O = peri-ovulatoir. De ovulatie dag, de 2 dagen ervoor en de 2 dagen erna. Progesteronspiegels laag, oestradiolspiegels vertonen een piek.
- L1 = vroeg-luteaal. De 5 dagen na O; progesteron stijgend, oestradiol laag.
- L2 = mid-luteaal. De 5 dagen na L1; progesteron hoog, oestradiol licht verhoogd.
- L3 = laat-luteaal. De 5 dagen na L2; progesteron dalend, oestradiol laag.

De hormoon-gegevens zijn gebaseerd op de gedetailleerde hormooncurven van Wilks (1977) en Slob e.a. (1978a).

Lang niet alle cycli (of inter ovulatie intervallen) duurden precies 30 dagen. Wanneer een IOI langer duurde, werden de overblijvende dagen (tussen L3 en F1) buiten beschouwing gelaten. Bij een kortere IOI overlaptten de L3- en F1-fase. De overlap-dagen werden bij de L3-fase gerekend. Hiertoe werd besloten omdat de luteale fase bij de beermakaak een vrij constante lengte heeft ($\bar{X} = 17$ dagen), terwijl de lengte van de folliculaire fase nogal varieert (Slob e.a. 1978a). In een aantal cycli bestond de F1-fase dus uit minder dan 5 dagen. Dit had geen invloed op de gedragsfrequenties, want die werden per observatie uur berekend (zie hieronder).

Alle in dit hoofdstuk beschreven vrouwtjes werden gedurende meerdere cycli geobserveerd. Individuele gedragsfrequenties per cyclusfase werden berekend door het aantal malen dat een gedrag in een bepaalde cyclusfase werd gezien over alle cycli te sommeren, en vervolgens te delen door het aantal observatie uren voor die fase, gesommeerd over alle cycli. Met behulp van een Friedman variantie analyse (χ^2) werd nagegaan of gedragsfrequenties over de 6 cyclusfasen fluctueerden. Daarnaast werd met behulp van een rangtekentoeft (T) een vergelijking gemaakt tussen enerzijds de gecombineerde F2- en O-fase en anderzijds de gecombineerde L1-, L2- en L3-fase. Deze laatste methode had als voordeel dat de gedragsfrequenties berustten op een groter aantal observatie uren dan in elk van de 6 fasen afzonderlijk, en dus betrouwbaarder waren. De 2 periodes verschilden in hormonaal opzicht fundamenteel van elkaar (F2 - O: laag progesteron, hoog oestradiol; L1 - 3: hoog progesteron, laag oestradiol). Daarom zou een eventuele invloed van geslachtshormonen op gedrag in deze vergelijking het sterkst tot uiting moeten komen.

Bij de analyses van gedragsfluctuaties over de ovariumcyclus werden vrouwtjes met zeer lage gedragsfrequenties buiten beschouwing gelaten. Zij zouden een eventueel cyclisch patroon kunnen vertroebelen. Voor copulaties, spontaan presenteren en de ontvangst van gerichte masturbaties werd arbitrair een grens getrokken: vrouwtjes die het gedrag gedurende de observatie uren tijdens hun cycli minder dan 6 maal vertoonden, werden niet meegerekend. Het aantal van 6 was gebaseerd op het aantal fasen waarin de cyclus was verdeeld.

Zwangerschappen werden verdeeld in 12 blokken van 15 dagen. Het eerste blok kwam overeen met de luteale fase (L1, L2 en L3) van de conceptiecyclus. Het 12e blok duurde niet altijd precies 15 dagen, doordat de zwangerschappen in lengte verschilden. Bij de statische analyses werd ook het 'F/C-blok' betrokken: de F1-, F2- en O-fase van de conceptiecyclus. Bij vrouwtjes die gedurende meerdere zwangerschappen of gedeelten daarvan gevolgd konden worden, werden de gedragsfrequenties net zo berekend als bij vrouwtjes met meerdere cycli.

De periode volgend op de bevalling van een levend jong (post-partum periode) werd verdeeld in blokken van 30 dagen. Gegevens over de eerste 8

blokken van 30 dagen post-partum worden hier gepresenteerd. Er wordt een nadere analyse gegeven van de gegevens van vrouwtjes die, behalve gedurende de post-partum periode, ook gevolgd konden worden gedurende tenminste een volledige zwangerschap en ovulatoire cyclus.

8.3 Proceptiviteit, receptiviteit en attractiviteit

Beach (1976) onderscheidde in de context van seksuele activiteit van zoogdieren de begrippen proceptiviteit, receptiviteit en attractiviteit. Vrouwtjes worden proceptief genoemd wanneer ze gedragingen vertonen die seksuele gedragingen van mannetjes lijken te induceren. Zulke gedragingen van vrouwtjes kunnen worden geïnterpreteerd als seksuele uitnodigingen. Vrouwtjes worden receptief (of 'ontvankelijk') genoemd wanneer ze zich in reactie op mannelijke gedragingen zodanig gedragen, dat er een volledige copulatie kan plaatsvinden. Attractiviteit of aantrekkelijkheid heeft betrekking op de stimuluswaarde van een vrouwtje voor een mannelijke soortgenoot: een attractief vrouwtje zet een mannetje aan tot seksueel gedrag.

De 3 begrippen kunnen ook in een isoseksuele context worden gehanteerd. In dit hoofdstuk zullen uitsluitend heteroseksuele interacties ter sprake komen.

Proceptiviteit

Vrouwelijke rhesusapen nodigen mannetjes uit tot paren door middel van zgn. "hand-reaches, head-ducks and head-bobs" (Michael & Zumpfe 1970b). Zulke gedragingen worden ook vertoond door vrouwelijke Japanse makaken (Enomoto 1974). Bijzondere hand- of hoofdbewegingen voorafgaand aan een copulatie werden bij de beermakaken in Oss nooit gezien, en ze werden ook niet beschreven voor beermakaken in het laboratorium (Goldfoot e.a. 1975; Trollope & Blurton-Jones 1975; Slob e.a. 1978a,b) en in buitengroepen (Bertrand 1969). Chevalier-Skolnikoff (1974a, pp. 132 - 134) noemde wel de gedrags-elementen "bob head" en "present hand", maar die traden alleen in agonistische, en niet in seksuele context op.

Het spontaan aannemen van de presenteerhouding (zie hoofdstuk 3) is een gedrag dat bij alle apensoorten voorkomt. In de huidige studie werd spontaan presenteren als maat voor proceptiviteit gehanteerd. Vrouwelijke beermakaken kunnen door middel van een present een mannetje uitnodigen tot copuleren (Bertrand 1969; Chevalier-Skolnikoff 1974a). Presenteren kan echter ook in een niet-seksuele context optreden (Wickler 1967; Bertrand 1969). In dit hoofdstuk worden alleen spontane heteroseksuele presents beschouwd: vertoond door een vrouwtje, gericht op een niet-actief mannetje (dat wil zeggen: een mannetje dat niet naderde of sex contact maakte voorafgaand aan de present) en in een niet-agonistische context (dat wil zeggen dat het vrouwtje en het mannetje niet bij een conflict betrokken waren).

Receptiviteit

Beach (1976) definieerde receptiviteit als het aannemen en handhaven van de lichaamshouding geschikt voor copulatie. Voor het huidige onderzoek betekende dit dat een vrouwtje receptief was wanneer ze presenteerde als een mannetje sex contact bij haar maakte, en in presenteerhouding bleef staan gedurende de rest van de seksuele interactie.

Baum e.a. (1978) merkten op dat vrouwelijke beermakaken in het laboratorium verschillend konden reageren op sex contacten en beklimningen. Een vrouwtje kon, na een sex contact, heel welwillend presenteren, maar negatief reageren (in elkaar duiken of wegspringen) zodra het mannetje haar beklom. Daarom onderscheidde Baum e.a. 3 afzonderlijke receptiviteitsmaten: het accepteren van sex contact (d.w.z.: presenteren in reactie daarop), het accepteren van beklimningen zonder intromissie (d.w.z.: geen negatieve respons), en het accepteren van beklimningen met bekkenstoten en intromissie (d.w.z.: geen negatieve respons).

In de huidige studie was het vaak moeilijk om vast te stellen wanneer tijdens een copulatie bekkenstoten en intromissies begonnen. De dieren konden niet altijd, zoals in het laboratorium, van dichtbij bekeken worden en bovendien moest de observator ook de overige dieren in de gaten houden. Daarom kon er geen onderscheid gemaakt worden tussen het accepteren van beklimningen met en van beklimningen zonder bekkenstoten en intromissie.

In navolging van Beach (1976) en Baum e.a. (1978) werden de volgende 3 maten voor receptiviteit gehanteerd:

- acceptatie van sex contact - het aannemen van de presenteerhouding als een mannetje sex contact maakt;
- acceptatie van beklimming - het handhaven van de presenteerhouding gedurende een beklimming (dat wil zeggen: geen negatieve respons);
- totaal acceptatie - het aannemen van de presenteerhouding na een sex contact, en geen negatieve respons vertonen gedurende het verdere verloop van de seksuele interactie.

Sommige seksuele interacties omvatten meerdere sex contacten. Er werd dan maar 1 contact gescoord. Wanneer het vrouwtje op een van de contacten niet presenteerde werd de interactie gescoord als een niet-geaccepteerd contact. Hetzelfde gold voor interacties die meerdere beklimningen omvatten. Seksuele interacties waarbij geen contact, sex exploratie of beklimming optrad, werden buiten beschouwing gelaten, omdat vrouwtjes daarbij niet negatief konden reageren. Ook seksuele interacties die ontstonden in een agonistische context werden niet meegeteld voor het berekenen van acceptatie-ratio's. Deze ratio's werden alleen berekend als ze gebaseerd konden worden op minstens 5 geobserveerde sex contacten, beklimningen of totaal seksuele interacties.

Attractiviteit

De attractiviteit van een vrouwelijk dier kan gemeten worden aan de hand van het gedrag van mannelijke soortgenoten ten opzichte van haar. Een mogelijke maat voor attractiviteit is het optreden van copulaties (Beach

1976).

Bij de beermakaken in Oss stonden copulaties bloot aan sociale controle. Een mannetje kon niet copuleren met een vrouwtje dat in het zicht van ranghoge mannetjes zat, ook al zou hij haar wel attractief vinden. Bovendien kon een niet-receptief vrouwtje krijsend bij haar partner vandaan vluchten, waarmee ze de aandacht van de alpha-man zou trekken, zodat de kans op een copulatie vrijwel zeker verkeken zou zijn. Het niet optreden van copulaties hoefde dus niet noodzakelijkerwijs te betekenen dat een vrouwtje niet attractief zou zijn. Evenals copulaties traden sex contacten, sex exploraties en beklimmingen meestal op buiten het zicht van ranghogere mannetjes, en leken deze gedragingen ook aan sociale controle onderhevig te zijn. Al deze gedragingen konden daarom niet als attractiviteitsmaat gehanteerd worden.

De bovengenoemde restricties golden niet voor de alpha-man en de (jongere) puber-mannetjes. Zij konden ongeïnterrumpeerd copuleren, zodat copulaties met deze mannetjes wel als attractiviteitsmaat konden dienen. Ook in laboratorium-tests konden copulatie frequenties als zodanig gehanteerd worden: daar werd altijd maar 1 mannetje tegelijk geobserveerd, met een of meer vrouwtjes.

Diverse vrouwtjes in de groep in Oss bleken mannetjes aan te kunnen zetten tot het vertonen van gerichte masturbaties. Gericht masturberen stond niet bloot aan sociale controle: het gebeurde soms vlak voor de neus van de alpha-man. Eventuele negatieve reacties van het ontvangende vrouwtje waren niet van invloed op het al dan niet optreden van een masturbatie-ejaculatie: het vrouwtje kon weglopen, maar dan kon de masturbant haar volgen of vanaf een afstand verder masturberen. Gerichte masturbaties vormden daarom een ideale attractiviteitsmaat. Het gedrag werd niet vertoond door de alpha-man en nauwelijks door de pubers, maar voor hen konden copulaties als attractiviteitsmaat worden gehanteerd.

8.4 De ovariumcyclus

Copulaties

Achttien vrouwtjes hadden tijdens hun ovariumcycli elk tenminste 6 geobserveerde copulaties ($\Sigma = 473$ copulaties tijdens 140 cycli). Gedurende alle 6 fasen van de cyclus werd er gecopuleerd. In geen van de fasen lagen de copulatie frequenties systematisch hoger of lager dan in andere fasen ($\chi^2 = 6.99$, $df = 5$, ns; fig. 8-1 en tabel 8-2). Wanneer de gecombineerde F2- en O-fase (hoog oestradiol, laag progesteron) werden vergeleken met de gecombineerde L1-, L2- en L3-fase (laag oestradiol, hoog progesteron) bleek er wel een zwak significant verschil te bestaan ($T = 50.5$, $n = 18$, $p < 0.07$, eenzijdig; fig. 8-1).

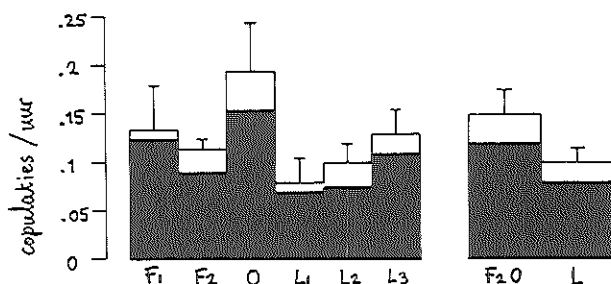
Tabel 8-2 toont de copulatie frequenties opgesplitst over 3 partnerklassen: de alpha-man M300 James, de overige volwassen mannetjes (M16 en ouderen, $n = 17$, waarvan er 12 copuleerden) en de puber-mannetjes (M22 -

M30, $n = 5$). Een 2-weg variantie analyse (block design, Kirk 1968) liet zien dat de copulatie frequenties over de 6 cyclusfasen niet significant fluctueerden ($F = 0.989$, $df = 5, 288$, ns; dit bleek ook al uit de bovengenoemde X^2) en bovendien dat er geen significante interactie bestond tussen partnerklasse en cyclusfase ($F = 0.474$, $df = 10, 288$, ns). Dit laatste betekent dat er voor geen der 3 partnerklassen sprake was van significante cyclische fluctuaties in copulatie frequenties. Toch valt bij de overige volwassen mannetjes het hoge gemiddelde in de O-fase op (tabel 8-2). Deze hoge score kwam voornamelijk voor rekening van V406 en weerspiegelde geen algemene trend.

Voor wat de copulaties met James en met de pubers betrof was er nauwelijks enig verschil tussen de gecombineerde F2- en O-fase enerzijds en de gecombineerde L-fasen anderzijds. Wel bleek er een significant verschil te bestaan in de copulatie frequenties met de overige volwassen mannetjes, wanneer alleen die vrouwtjes werden beschouwd die tenminste 6 maal met hen copuleerden (\bar{X} F2/O = 0.102/uur; \bar{X} L = 0.044/uur; $T = 15.5$, $n = 12$, $p < 0.05$, eenzijdig).

In tabel 8-3 zijn de geobserveerde copulaties (niet per observatie uur) van de individuele mannetjes uitgezet over de cyclusfasen van hun partner. Alle fasen duurden 5 dagen, zodat mag worden aangenomen dat het aantal beschikbare partner-uren (of copulatie gelegenheden) voor alle fasen ongeveer gelijk was, behalve voor de F1-fase: in relatief korte cycli telde de F1-fase minder dan 5 dagen. James en de pubers copuleerden in alle cyclusfasen ongeveer even vaak, zoals ook al bleek uit tabel 8-2. De overige volwassen mannetjes copuleerden met F2/O-partners gemiddeld 2 maal vaker dan met L-partners ($T = 9.5$, $n = 12$, $p < 0.01$, eenzijdig).

De data in tabel 8-2 en 8-3 hebben betrekking op alle cycli (met en zonder conceptie) en alle copulaties (met en zonder ejaculatie). Het op-



Figuur 8-1. Copulatie frequenties gedurende de ovulatoire cyclus; $\bar{X} \pm$ SEM van 18 vrouwtjes (zie tabel 8-2); ■ = met ejaculatie; □ = zonder ejaculatie. Links: cyclus verdeeld in 6 fasen van elk 5 dagen (zie tekst). Rechts: F2O = gecombineerde F2- en O-fase; L = gecombineerde L1-, L2- en L3-fase.

partner			alpha-man 300 James						overige volwassen mannetjes						puber-mannetjes						totaal					
Q	Cy	Co	F1	F2	O	L1	L2	L3	F1	F2	O	L1	L2	L3	F1	F2	O	L1	L2	L3	F1	F2	O	L1	L2	L3
291	3	31	36	40	52			24													36	40	52			24
21	21	60	2	11	6	11	1	4		7	5	2	4	3					1	1	2	18	11	12	6	8
350	6	23	6		17	3	17	26													6		17	3	20	26
18	7	20							8	3		4	6	15	4	8	15	4	3		11	11	11	8	9	15
406	5	25		4	5		30				82		4									4	88		35	
24	3	8									27	8		10								11	27	8		10
28	13	42	5	1	6	2			7	6	9	3	9		17		6	5	3		29	7	20	10	12	
19	9	48		4		9	12	16	3	16	21	11	2	2	3					4	6	20	21	20	14	23
385	9	16	17	2	7				3				2		7				3	3	27	2	7		5	3
25	4	15										6			6	8	6	12	9	22	6	8	6	19	9	22
309	7	43	11	6	6	39	15	27		3				2			2				11	10	8	39	15	29
29	9	25							9	8	4	8	5	16	6		4			2	15	8	7	8	13	18
503	5	35	68	10	21	5	4	31	11		4	5	4	5							79	10	25	9	8	36
31	9	6								2		3	2			2				3		5		3	5	3
287	14	42							5	9	11	2	4			11	6		2		5	21	17	2	6	
441	6	9							4	11	10						3				4	11	13			
11	7	15		5						3			3	9	10	8			6		10	16			9	9
981	3	10								4	20		12	4			5		6			4	25		18	4
\bar{x} (N = 18)			8	5	7	4	4	7	3	4	11	3	3	4	3	3	3	1	2	2	14	11	20	8	10	13
344	7	2								3			2									3				2
388	12	1			1																		1			
409	16	2													4							4				
504	5	2						5		4												4				5
446	2	4	17	6					17	6											33	12				
12	12	2							2			3									2			3		
637	4	1															5							5		
A-3	3	1									6													6		

Pagina hiernaast:

Tabel 8-2. *Individuele copulatie frequenties van vrouwtjes gedurende hun ovulatoire cycli: copulaties (met of zonder ejaculatie van de partner) per 100 systematische observatie uren. Nullen zijn weggelaten. Cy = aantal ovulatoire cycli; Co = aantal geobserveerde copulaties tijdens deze cycli. Ovulatoire cycli zijn verdeeld in 6 fasen van elk 5 dagen (zie tekst); puber-mannetjes = M22, 23, 26, 27 en 30, gerekend vanaf hun testikel indaling. Vrouwtjes in dominantie volgorde (V291 is top-vrouw). Onderaan in de tabel staan 8 vrouwtjes die zelden copuleerden.*

Tabel 8-3. *Copulatie frequenties van mannetjes gedurende ovulatoire cycli van hun partners: ruwe aantallen (niet gedeeld door aantal partner-uren) per individu. N = aantal copulaties met cyclerende partner tijdens systematische observatie uren. F20 = gecombineerde F2- en O-fase; L = gecombineerde L1-, L2- en L3-fase. Mannetjes in dominantie volgorde (M300 is alpha-man). Onderaan in de tabel staan 5 pubers, gerekend vanaf hun testikel indaling. Niet-copulerende mannetjes zijn niet uergegeven.*

♂	N	CYCLUSFASE PARTNER						\bar{x} F20	\bar{x} L
		F1	F2	O	L1	L2	L3		
300	207	36	31	36	33	28	43	33.5	34.7
303	22		3	6	3	7	3	4.5	4.3
410	44	5	2	20	2	4	11	11.0	5.7
416	73	9	24	18	8	8	6	21.0	7.3
253	10	2	1	5		1	1	3.0	0.7
403	6		4			2		2.0	0.7
378	9	1	4	2	1	1		3.0	0.7
16	6	1	1	1	1	2		1.0	1.0
15	10		2	3	2	2	1	2.5	1.7
983	2				2			0	0.7
970	4		1	2	1			1.5	0.3
4	2		1		1			0.5	0.3
2	2					1	1	0	0.7
\bar{x} (N = 12)		1.5	3.6	4.8	1.8	2.3	1.9	4.2	2.0
27	39	5	17	9		4	4	13.0	2.7
22	13	4	3	2	2	1	1	2.5	2.0
23	26	3		5	5	8	5	2.5	6.0
30	8	3	2	2			1	2.0	0.3
26	5	2	1			1	1	0.5	0.7
\bar{x} (N = 5)		3.4	4.6	3.6	1.4	2.8	2.4	4.1	2.2

splitsen in cycli met of zonder conceptie of in copulaties met of zonder ejaculatie veranderde de vondsten niet wezenlijk.

Bij de analyses vanuit de vrouwtjes zijn individuen met minder dan 6 geobserveerde copulaties buiten beschouwing gelaten. Tabel 8-2 laat zien dat hun copulaties verspreid lagen over alle fasen van de cyclus, en beslist niet geconcentreerd waren in de O-fase.

De dominantie positie van een vrouwtje leek niet van invloed te zijn op de verdeling van copulaties over de cyclus. Vrouwtjes met relatief hoge scores in de O-fase kwamen zowel boven als onder in de hiërarchie voor (V291, V406, V441 en V981) en hetzelfde gold voor vrouwtjes met relatief lage scores in de O-fase (V21, V350, V31 en V11; tabel 8-2).

Samenvattend bleek dat slechts uit een deel van het data-bestand aanwijzingen naar voren kwamen voor cycliciteit in copulatie activiteit, nl. in de copulaties met de overige volwassen mannetjes, wanneer alleen de relatief frequent copulerende vrouwtjes werden beschouwd en de gecombineerde P2- en O-fase werden vergeleken met de gecombineerde L-fasen. Er bleek geen cycliciteit in de copulaties met de alpha-man en met de pubers, of wanneer ook minder frequent copulerende vrouwtjes werden meegerekend, of wanneer de 6 afzonderlijke cyclusfasen met elkaar werden vergeleken.

Andere studies aan beermakaken

In laboratorium-tests met beermakaken werd geen enkele aanwijzing gevonden voor systematische fluctuaties in copulatie frequenties gedurende de ovariumcyclus (Slob e.a. 1978a,b; Slob & Nieuwenhuijsen 1980; Linnankoski e.a. 1981). Op grond van de rhesus-experimenten van Wallen (1982) en Wallen & Winston (1984) zou verwacht mogen worden dat onder meer natuurlijke omstandigheden (meerdere dieren in een groot buitenverblijf) cycliciteit in gedrag duidelijker zou blijken dan onder artificiele omstandigheden (een paar in een kleine kooi). Uit de huidige studie kwamen inderdaad enige aanwijzingen naar voren dat copulatie frequenties een cyclisch patroon konden vertonen.

Studies aan beermakaken in buiten-gevangenschap werden recentelijk uitgevoerd door Harvey (1983), Estep e.a. (1982) en Sour e.a. (1983). Harvey rapporteerde een copulatiepiek rond het vermoedelijke ovulatie moment en zag nauwelijks copulaties in de luteale fase. Aangezien er in Harvey's studie geen hormoongetallen voorhanden waren was het niet zeker of alle cycli ovulatoir waren. De 11 - 15 dagen na het begin van de menstruatie werden als de peri-ovulatoire fase beschouwd. In hoofdstuk 6 werd al opgemerkt dat bij beermakaken vaginale bloedingen op allerlei momenten tijdens en buiten de cyclus kunnen optreden. Bovendien is de lengte van de folliculaire fase nogal variabel (Slob e.a. 1978a): de vrouwtjes ovuleren niet altijd precies 11 tot 15 dagen na het begin van de menstruatie. Aangezien Harvey maar 2 maal per week menstruaties controleerde, kon zelfs het begin daarvan niet exact worden vastgesteld. Al met al was de manier waarop Harvey ovulatie data schatte dubieus, en

haar resultaten moeten dan ook met enige terughoudendheid worden bekeken.

In de huidige studie konden ovulatie data ook niet met 100% nauwkeurigheid worden geschat, maar het is niet erg waarschijnlijk dat de geschatte ovulatie data veel afweken van de werkelijke ovulatie data. Van augustus 1982 t/m januari 1983 werd er 2 maal per week bloed afgenomen van de vrouwtjes (maandag en donderdag). Aanvankelijk werden de ovulatie dagen geschat door alleen naar de progesterongetallen van donderdagen te kijken. Naderhand werden er controle schattingen gemaakt door ook de maandaggetallen te bekijken. Deze schattingen, gebaseerd op 2 maal zoveel progesterongetallen, waren betrouwbaarder dan de oorspronkelijke schattingen. De ovulatie data volgens de 2 schattingsmethoden bleken zelden meer dan 1 en nooit meer dan 2 dagen te verschillen. Dit geeft aan dat ook aan de hand van 1 progesteronmeting per week redelijk betrouwbare schattingen gemaakt kunnen worden. Voor de analyses werden de oorspronkelijke schattingen gebruikt, verkregen op dezelfde wijze als voor augustus 1982.

De buiten-gevangenschap-studies van Estep e.a. (1982) en Bour e.a. (1983) zijn slechts in de vorm van abstracts gepubliceerd. In beide studies werd een significante copulatiepiek rond de ovulatie gevonden. Estep e.a. werkten met het "restricted male paradigm": de groep bestond uit volwassen vrouwtjes en juvenielen, en gedurende de observaties (4 uur/dag) werden 2 volwassen mannetjes aan de groep toegevoegd. Het ranghoogste mannetje nam alle ejaculaties en 75% van de copulaties voor zijn rekening en toonde een voorkeur voor peri-ovulatoire partners. Bij het tweede mannetje bleek zo'n voorkeur niet (D.Q. Estep, persoonlijke mededeling; zie ook Estep e.a. 1984). Over de studie van Bour e.a. zijn mij geen details bekend.

De vondsten van Harvey en Estep e.a. zijn gebaseerd op gegevens van een beperkt aantal dieren. In de studie van Harvey kwam 98% van de copulaties voor rekening van de 2 ranghoogste mannetjes, en waren er 7 vrouwtjes die copuleerden (een van hen copuleerde even vaak als de andere 6 te zamen). Estep e.a. gebruikten maar 2 mannetjes, en 83% van de geobserveerde ejaculaties kwamen voor rekening van 3 (van de 11) vrouwtjes (Estep e.a. 1984). In de huidige studie waren er veel meer mannetjes en vrouwtjes die regelmatig copuleerden. Tabel 8-2 en 8-3 laten zien dat sommigen van hen het door Harvey en Estep e.a. geschetste patroon vertoonden (bv. V291, V406 en M410) maar dat er daarnaast ook heel andere patronen vertegenwoordigd waren.

Vergelijking met andere soorten

In de meeste laboratorium-tests met rhesusapen werd de hoogste (gemiddelde) copulatie activiteit gevonden in de peri-ovulatoire fase, een lagere activiteit in de folliculaire fase, en een nog lagere activiteit in de luteale fase (tabel 8-1). Dit patroon werd overigens niet door alle rhesusapen in het laboratorium vertoond: sommige paren copuleerden in de luteale fase net zo vaak als rond de ovulatie (Michael e.a. 1972; Johnson & Phoenix 1978; Goy 1979).

Bij rhesusapen in buiten-gevangenschap blijkt de cycliciteit veel duidelijker dan in het laboratorium: zij copuleren in het midden van de luteale fase in het geheel niet (tabel 8-1). Chapais (1983) vond bij rhesusapen in het wild periodes van 1 - 2 weken met een voortdurend hoge seksuele activiteit, die werden gevolgd door periodes van 2-3 weken waarin niet werd gecopuleerd. Chapais vermoedde dat dit patroon samenhangt met de ovariumcyclus, alhoewel hij geen hormoongetallen had om dit te toetsen. In tegenstelling tot rhesusapen copuleren beermakaken in buiten-gevangenschap wel in de luteale fase (huidige studie; Estep, persoonlijke mededeling).

De meeste andere onderzochte apensoorten vertonen eenzelfde cycliciteit als de rhesusaap (tabel 8-1). Een soortgelijk beeld werd tevens gevonden bij dwergmeerkatten (Herbert 1970), gelada's (Dunbar 1978) en huzaarapen (Rowell 1978). Deze soorten zijn niet in tabel 8-1 opgenomen omdat de gepresenteerde data te summier waren om relatieve frequenties in de verschillende cyclusfasen te berekenen.

De resultaten van de eerste studie van Nadler (1977) aan orang-oetangs wezen erop dat deze soort, evenals de beermaakak, een uitzondering vormde op het algemene patroon (zie tabel 8-1). Echter, een recente studie aan orang-oetangs liet zien dat er wel een cyclisch patroon optrad wanneer het vrouwtje kon bepalen wanneer ze naar het mannetje toe ging. De experimenten werden uitgevoerd in 2 kooien met een tussendeurtje dat groot genoeg was om het vrouwtje door te laten, maar te nauw voor het 2 maal zo grote mannetje. Rond de ovulatie zochten de vrouwtjes het gezelschap van hun partner op en copuleerden met hem, maar gedurende andere cyclusfasen bleven de vrouwtjes meestal in hun eigen kooi (Nadler 1982).

Williams & Williams (1982) gaven een gedetailleerd overzicht van de studies naar de relatie tussen de cyclusfase en seksueel gedrag bij mensen. Opvallend waren de lage coitus frequenties tijdens de menstruatie, en de hoge frequenties direct na en soms ook vlak voor de menstruatie. Ford & Beach (1951) noemden dit fenomeen ook en brachten het in verband met het feit dat in vele culturen seksueel contact of zelfs iedere omgang met menstruerende vrouwen taboe is. Ook in de westerse samenleving wordt coitus tijdens de menstruatie vermeden. De post-menstruele piek zou een compensatie-effect kunnen weerspiegelen.

In een aantal van de door Williams & Williams geciteerde studies werd halverwege de cyclus een piek in coitus frequentie gerapporteerd. In al die studies werd de cyclus ingedeeld op grond van menstruatie data door vooruit te tellen, terug te tellen, of de middelste dag(en) tussen 2 menstruaties als de peri-ovulatoire fase te beschouwen. Udry & Morris (1977) waren van mening dat conclusies omtrent gedragsveranderingen rond het ovulatie moment niet gebaseerd mogen worden op dergelijke methodes. Zij deelden dezelfde data op verschillende manieren in, en bleken volgens de ene methode wel en volgens de andere methode geen coituspiek in de 'peri-ovulatoire' fase te verkrijgen. Door een willekeurige indelingsmethode te kiezen zou elke gewenste hypothese kunnen worden ondersteund. Volgens Udry & Morris zijn "menstrual markers ... outdated for research in

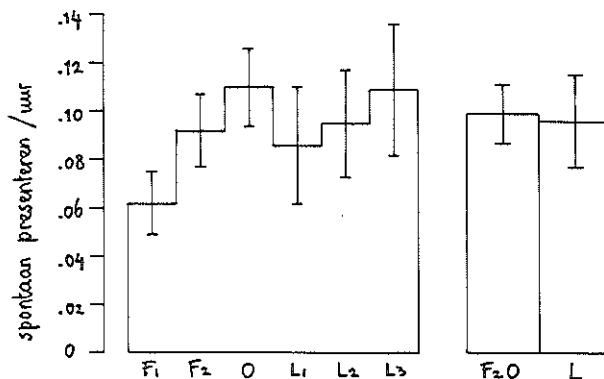
this area". Ovulatie data kunnen veel nauwkeuriger worden geschat op grond van veranderingen in de lichaamstemperatuur of in hormoongetallen. In studies waarin die methodes werden gehanteerd werd geen peri-ovulatoire piek in heterosexuele activiteit gevonden (Udry & Morris 1977; Bancroft e.a. 1983; tabel 8-1).

Proceptiviteit

Er waren 19 vrouwtjes die gedurende hun ovariumcycli elk tenminste 6 maal spontaan presenteerden naar een mannetje ($\Sigma = 371$ presents tijdens 164 cycli). Van de spontane presents waren er 89 gericht op James, 266 op een der overige volwassen mannetjes en 16 op pubers. Deze verdeling week sterk af van de 1:17:5 verdeling die op grond van het aantal mannetjes per klasse werd verwacht ($\chi^2 = 382.11$, $df = 2$, $p < 0.001$): James ontving relatief veel en de pubers relatief weinig spontane presents.

De spontane-presenteer frequenties vertoonden over de 6 cyclusfasen geen significante fluctuaties ($\chi^2 = 6.02$, $df = 5$, ns; fig. 8-2). Ook een vergelijking van F2/O-fase met de L-fase leverde geen significant verschil op ($T = 75$, $n = 19$, ns; fig. 8-2). Voor geen der 3 partnerklassen was er sprake van systematisch hoge scores in de F2- en/of O-fase.

Slechts 9% van de spontane presents werd gevolgd door een copulatie, en slechts 8% van de copulaties werd voorafgegaan door een spontane present (presents en copulaties tijdens ovariumcycli). Vrouw-geinitieerde copulaties lagen evenredig verspreid over alle fasen van de cyclus. Bij een belangrijk deel van de copulaties werd het initiatief niet gezien (36%, verspreid over alle cyclusfasen). Daarbij zaten ongetwijfeld ook vrouw-geinitieerde copulaties, maar er is geen reden om aan te nemen dat dit in de O-fase vaker werd gemist dan in de andere fasen. Aangezien vrouwtjes maar weinig copulaties initieerden, en zij dit gedurende alle cyclusfasen



Figuur 8-2. spontaan presenteren gedurende de ovulatoire cyclus; $\bar{X} \pm$ SEM van 19 vrouwtjes. Zie fig. 8-1.

in ongeveer gelijke mate deden, lijkt spontaan presenteren geen belangrijke factor te zijn bij het bepalen van het patroon van copulatie activiteit over de cyclus.

Bij beermakaken werd in laboratorium-tests, evenals in Oss, geen cycliciteit in spontaan presenteren gevonden (Slob e.a. 1978a,b), maar Harvey (1983) vond in buiten-gevangenschap wel relatief hoge scores rond het vermoedelijke ovulatie tijdstip. Ook bij andere soorten zijn in dit opzicht tegenstrijdige vondsten gerapporteerd. Hoge frequenties in de (folliculaire en) peri-ovulatoire fase werden gevonden bij rhesusapen (Wallen & Winston 1984), laponders (Goldfoot 1971; Bullock e.a. 1972), Java apen (Zumpe & Michael 1983), kuifmakaken (Dixon 1977), bavianen (Saayman 1970), gorilla's (Nadler e.a. 1983) en chimpansees (Young & Orbison 1944; Wallis 1982). Daarentegen werden er geen significante fluctuaties over de cyclus aangetroffen door Johnson & Phoenix (1978, rhesusapen), Eaton (1973, laponders) en Enomoto e.a. (1979, Japanse makaken).

Een cyclisch patroon in spontane presents kan gemaskeerd worden wanneer een mannetje voortdurend sexuele interacties initieert, zodat het vrouwtje alleen maar geïnduceerde presents kan vertonen (Baum e.a. 1977; Goldfoot 1977). Daarnaast kunnen presents bedoeld zijn om een partner 'gunstig te stemmen' of om een aanval te voorkomen, en hoeven ze niet altijd de wens tot copuleren te weerspiegelen. Spontaan presenteren is daarom geen ideale proceptiviteitsmaat, maar is gebruikt bij gebrek aan beter (zie ook Czaja & Bielert 1975). Uit de gevonden afwezigheid van een cyclisch patroon in spontane presents mag dus niet worden geconcludeerd dat er geen cycliciteit in proceptiviteit zou bestaan.

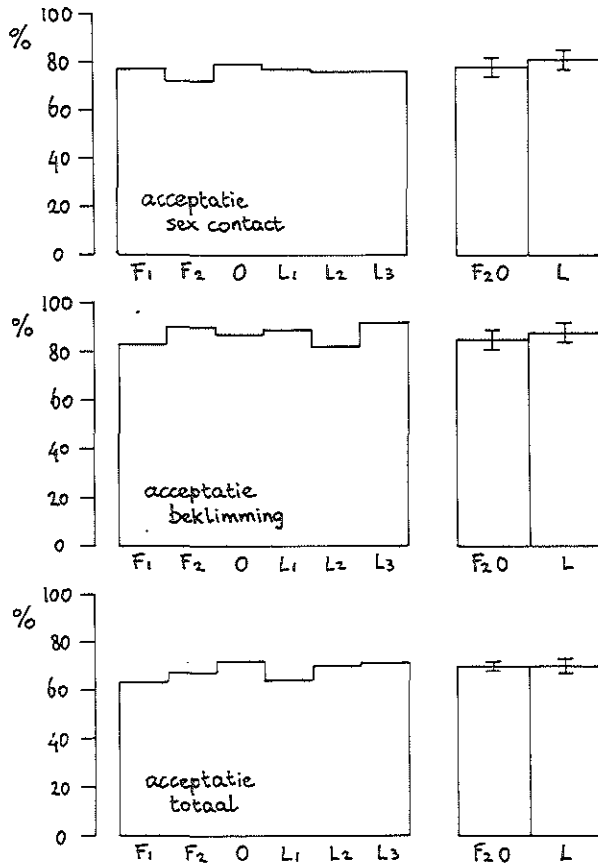
Een cycliciteit in "hand-reaches, head-ducks and head-bobs" werd gevonden bij rhesusapen (Czaja & Bielert 1975; Bonsall e.a. 1978; Wallen & Winston 1984) en Java apen (Zumpe & Michael 1983). Beermakaken vertonen deze gedragselementen niet, maar het is mogelijk dat zij wel andere subtiele proceptieve gedragingen in hun repertoire hebben maar dat die door de observatoren niet werden opgemerkt.

In een aantal laboratorium-studies werd proceptiviteit gemeten door het vrouwtje te laten bepalen wanneer ze in dezelfde kooi met een mannetje wilde zijn: de partners zaten aan het begin van elke test in afzonderlijke kooien, met een tussendeur die alleen door het vrouwtje geopend kon worden. Bonsall e.a. (1978, rhesusapen) en Nadler (1982, orang-oetang) zagen dat vrouwtjes in de peri-ovulatoire fase het vaakst het gezelschap van een mannetje opzochten, maar Johnson & Phoenix (1978, rhesusapen) en Eaton (1973, laponders) vonden geen fluctuaties over de cyclus.

Bij de mens werd proceptiviteit gemeten aan de hand van gerapporteerde vrouw-geïnitieerde sexuele interacties. Diverse onderzoekers vonden, net als voor coitus frequenties, lage scores tijdens de menstruatie, hoge scores vlak daarna, en weinig fluctuaties gedurende de rest van de cyclus (Hart 1960; Spitz e.a. 1975; Udry & Morris 1977; Bancroft e.a. 1983). In één studie werd bovendien een peri-ovulatoire piek in proceptiviteit

gevonden (Adams e.a. 1978). In een recent onderzoek aan lesbische vrouwen (Matteo & Rissman 1984) werd geen menstruele dip of post-menstruele piek in seksuele activiteit aangetroffen, maar wel een toename in de frequentie van seksuele initiatieven op het eind van de folliculaire fase.

Veel van de bovengenoemde studies toonden een verhoogde proceptiviteit in de (folliculaire en) peri-ovulatoire fase van de cyclus. Dit patroon kwam echter niet onder alle omstandigheden tot uiting, en het is nog onduidelijk of het ook bij de beermakaak optreedt. Aangezien in de huidige studie copulaties meestal door de mannelijke partner werden geïnitieerd, lijken eventuele fluctuaties in proceptiviteit van het vrouwtje van ondergeschikt belang te zijn voor de verdeling van copulaties over de ovariumcyclus.



Figuur 8-3. Receptiviteit (acceptatie-ratio's) gedurende de ovulatoire cyclus. Links: totalen van 26 vrouwtjes; rechts: $\bar{X} \pm SEM$ van de individuele scores van (van boven naar beneden) 16, 9 en 23 vrouwtjes. Zie fig. 8-1.

Receptiviteit

De contact-acceptatie-ratio's gedurende ovariumcycli lagen ten opzichte van James vrij hoog (91%), ten opzichte van de overige volwassen mannetjes lager (67%) en ten opzichte van de puber-mannetjes nog lager (59%). Deze verschillen waren statistisch significant ($\chi^2 = 81.49$, $df = 2$, $p < 0.001$). Soortgelijke verschillen bestonden ten aanzien van de totaal-acceptatie-ratio's (resp. 80%, 65% en 53%; $\chi^2 = 61.57$, $df = 2$, $p < 0.001$). De beklimmings-acceptatie-ratio's lagen voor alle partnerklassen ongeveer even hoog (resp. 90%, 85% en 86%; $\chi^2 = 2.57$, $df = 2$, ns).

Bij veel vrouwtjes was het aantal geobserveerde contacten, beklimmingen en totaal sexuele interacties per cyclusfase klein (< 5), zodat het weinig zin had om per individu en per fase acceptatie-ratio's te berekenen. Daarom werden de F2- en O-fasen gecombineerd en vergeleken met de gecombineerde L1-, L2- en L3-fasen. Alleen vrouwtjes met in beide blokken tenminste 5 geobserveerde contacten, beklimmingen of totaal sexuele interacties werden voor de analyse gebruikt. Bij geen van de 3 receptiviteitsmaten was er een significant verschil (contact: $T = 61.5$, $n = 16$, ns; beklimming: $T = 14$, $n = 9$, ns; totaal: $T = 137$, $n = 23$, ns; zie fig. 8-3). De acceptatie-ratio's voor alle vrouwtjes te zamen bleven gedurende de 6 cyclusfasen vrijwel constant, ook wanneer de 3 partnerklassen afzonderlijk werden beschouwd. Er was dus geen enkele aanwijzing dat receptiviteit varieerde over de ovariumcyclus.

In laboratorium-tests werden, evenals in de huidige studie, gedurende alle fasen van de cyclus hoge acceptatie-ratio's gevonden (beermakaak: Slob e.a. 1978a,b; rhesusaap: Johnson & Phoenix 1978; laponder: Eaton 1973; Japanse makaak: Enomoto e.a. 1979; gorilla: Nadler e.a. 1983). Bij deze soorten lijkt receptiviteit van weinig belang voor het optreden van cycliciteit in copulatie frequenties. Young & Orbison (1944) vonden bij chimpansees wel significante verschillen in receptiviteit scores: deze lagen in de luteale fase gemiddeld 17% lager dan in de folliculaire fase. Dit verschil kon het veel grotere verschil in copulatie frequenties echter niet volledig verklaren (vgl. tabel 8-1). Bij half-apen zijn de vrouwtjes alleen in de laat-folliculaire en peri-ovulatoire fase receptief (Evans & Goy 1968; Eaton e.a. 1973).

Attractiviteit

Voor de alpha-man James en voor de puber-mannetjes konden copulatie frequenties als attractiviteitsmaat worden gehanteerd. James en de pubers copuleerden met partners in alle fasen van de cyclus en toonden geen voorkeur voor peri-ovulatoire vrouwtjes (tabel 8-2 en 8-3). Beklimmings-frequenties van deze mannetjes lieten hetzelfde beeld zien. Kennelijk waren de vrouwtjes voor hen in alle fasen van de ovariumcyclus even attractief. Dit stemt overeen met eerdere vondsten aan de beermakaak in laboratorium-tests (Slob 1978a,b).

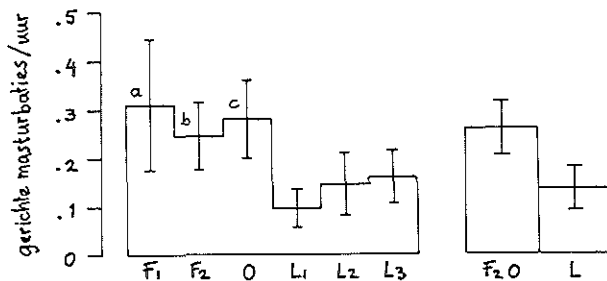
De overige volwassen mannetjes copuleerden wat vaker met F2/O-partners dan met L-partners, maar het is niet zeker of dit een cycliciteit in

attractiviteit weerspiegelde, want de copulatie activiteit van deze mannetjes was onderhevig aan sociale controle. Hetzelfde gold voor hun beklimmingsen, die relatief vaak met partners in de F2/O-fase optraden.

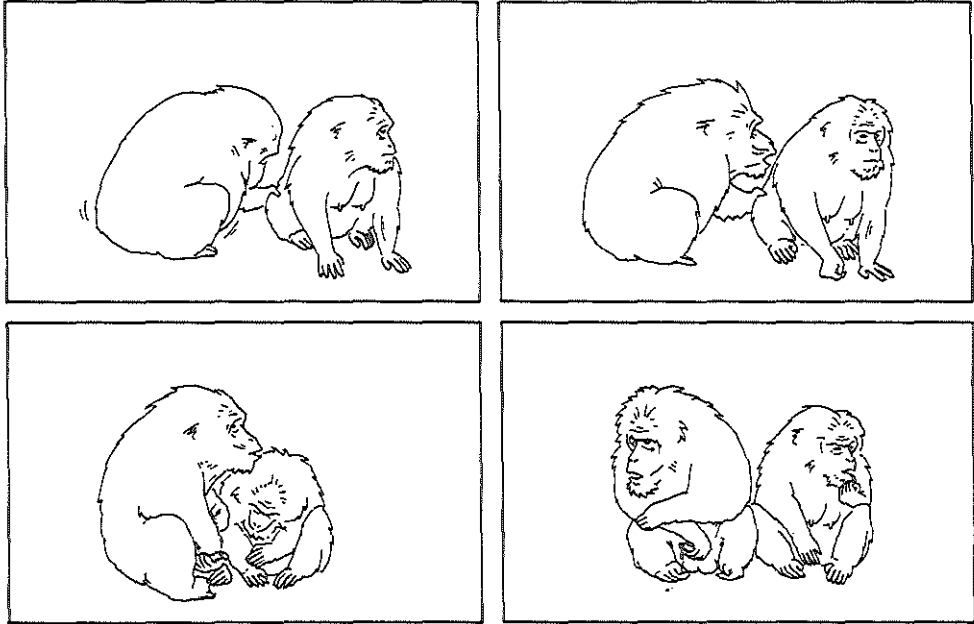
Gericht masturberen was een ideale attractiviteitsmaat (zie paragraaf 8.3). Dit gedrag werd niet vertoond door James en slechts 1 maal door een der pubers. Dertien cycliserende vrouwtjes ontvingen elk tenminste 6 en in totaal 509 gerichte masturbaties met ejaculatie. De frequenties fluctueerden over de cyclus ($\chi^2 = 10.67$, $df = 5$, $p < 0.10$; fig. 8-4). Vrouwtjes ontvingen in de F2- en O-fase meer gerichte masturbaties dan in de L-fasen. Ook in de F1-fase was de gemiddelde ontvangst hoog, maar dat kwam doordat 2 vrouwtjes (V446 en V503) in die fase uitzonderlijk hoog scoorden (> 1.0 /uur). Zonder hun data bedroeg het F1-gemiddelde 0.13/uur, wat vergelijkbaar was met de luteale gemiddelden. Een vergelijking van de gecombineerde F2- en O-fasen met de gecombineerde L-fasen leverde een significant verschil op ($T = 15$, $n = 13$, $p < 0.02$, eenzijdig).

Masturbaties konden gericht zijn op copulaties, maar dat was niet van belang voor de verdeling ervan over de cyclus: alle copulatie-gerichte masturbaties werden gericht op copulaties met James. Zijn copulaties waren ongeveer gelijk verdeeld over de 6 cyclusfasen. Bovendien maakten de copulatie-gerichte masturbaties maar een klein deel (12%) uit van het totaal. Copulatie-gerichte masturbaties traden op in alle cyclusfasen van het copulerende vrouwtje, met betrekkelijk hoge scores in de O-fase.

Het patroon in figuur 8-4 werd grotendeels bepaald door M303 en M403, die resp. 55 en 35% van de gerichte masturbaties voor hun rekening namen. Daarnaast waren er nog 6 mannetjes die weleens gericht op een cycliserend vrouwtje masturbeerden. Vier van hen hadden, net als M303 en M403, hun hoogste scores met partners in de F2- of O-fase (M4, M239, M378 en M502).



Figuur 8-4. Ontvangst van gerichte masturbatie met ejaculatie gedurende de ovulatoire cyclus; $\bar{X} \pm SEM$ van 18 vrouwtjes. Zie fig. 8-1. Statistische analyse van de data in de linker grafiek: $\chi^2 = 10.67$, $df = 5$, $p < 0.10$. Vervolg analyse (rangtekentoeft, eenzijdig): $a > L1$, $p < 0.10$; $b > L1$ en $L3$, $p < 0.05$ en $> L2$, $p < 0.10$; $c > L1$ en $L2$, $p < 0.05$ en $> L3$, $p > 0.10$.



Gerichte masturbatie. Het orgasme gezicht van het mannetje verschijnt op het 2e plaatje; op het 3e plaatje is ejaculaat te zien; op het laatste plaatje eet het vrouwtje een deel van het ejaculaat op.

M410 verdeelde zijn 8 gerichte masturbaties over alle 6 de cyclusfasen, en puber M23 masturbeerde 1 maal gericht op een partner in de L2-fase.

Bovenstaande gegevens wijzen erop dat, althans voor de genoemde mannetjes, de vrouwtjes in de laat-folliculaire en peri-ovulatoire fase attractiever waren dan in de luteale fase. Als dit voor alle 'overige volwassen mannetjes' zou gelden, zou dit de oorzaak kunnen zijn van de wat verhoogde copulatie frequenties met deze partnerklasse in de F2- en O-fase. Overigens waren de vrouwtjes tijdens de luteale fase zeker niet volledig onattractief, zoals in sommige van de studies in tabel 8-1 het geval leek te zijn. Elf van de 13 vrouwtjes ontvingen in de luteale fase gerichte masturbaties, en 11 van de 12 vrouwtjes die regelmatig met overige volwassen mannetjes copuleerden, deden dit zowel in de F2/O-fase als in de L-fase.

Mannelijke bavianen in het laboratorium vertoonden het frequentst gerichte masturbaties wanneer het stimulus vrouwtje een maximaal gezwollen perineum had. In tegenstelling tot beermakaken richtten zij maar zelden masturbaties op vrouwtjes in de luteale fase van de cyclus (Bielert & van der Walt 1982).

In eerdere primatenstudies (tabel 8-1) werden beklimmingen, copulaties

of copulatie-pogingen als attractiviteitsmaat gehanteerd. De frequenties daarvan bereikten maximale waarden in de (folliculaire en) peri-ovulatoire fase, behalve bij de orang-oetang (Nadler 1977) en de rhesusapen van Johnson & Phoenix (1978) waar de vrouwtjes gedurende alle cyclusfasen even attractief waren.

Spitz e.a. (1975), Adams e.a. (1978) en Bancroft e.a. (1983) presenteerden gegevens over man-geïnitieerde seksuele interacties bij de mens. Afgezien van relatief lage waarden tijdens de menstruatie, fluctueerde deze attractiviteitsmaat niet systematisch over de cyclus.

Oestradiol, progesteron en seksueel gedrag

De ovariumhormonen oestradiol en progesteron lijken met betrekking tot het optreden van copulaties elkaars antagonisten te zijn. Bij de meeste onderzochte primatensoorten vertonen de copulatie frequenties in de folliculaire fase een stijging (parallel met de oestradiolspiegels) en zijn ze het laagst in de mid-luteale fase (wanneer de progesteronspiegels het hoogst zijn). Bij rhesusapen leidt ovariectomie (het wegnemen van de ovaria die oestradiol produceren) tot een daling van de copulatie activiteit. Geovariectomeerde vrouwtjes gaan weer vaker copuleren als ze met oestradiol worden behandeld, en weer minder als ze bovendien progesteron krijgen toegediend (tabel 8-4; zie ook Michael e.a. 1982). Experimenten met chimpansees (Young & Orbison 1944) en bavianen (Saayman 1973) leidden tot dezelfde conclusies.

Oestradiol en progesteron kunnen de copulatie activiteit beïnvloeden via effecten op de fysiologie van de vrouwtjes (attractiviteit) of via effecten op het centrale zenuwstelsel, waardoor het gedrag verandert (proceptiviteit en receptiviteit) of een combinatie van beide.

Er zijn verschillende aanwijzingen dat oestradiol een positieve en progesteron een negatieve invloed heeft op de attractiviteit van vrouwelijke primaten (tabel 8-4). Nadat bavian vrouwtjes met oestradiol waren behandeld worden zwol hun perineum en ontvingen zij veel gerichte masturbaties van mannetjes. Een vrouwtje met een maximaal gezwollen perineum dat door de mannetjes wel gehoord en geroken maar niet gezien kon worden, wekte echter nauwelijks masturbatie gedrag op (Bielert & van der Walt 1982). Visuele factoren (de grote perineale zwelling) leken hier de attractiviteit van de vrouwtjes te bepalen. Waarschijnlijk geldt dit ook voor andere soorten met perineale zwellingen (Dixson 1983). Het is mogelijk dat ook bij rhesusapen visuele factoren een rol spelen: onder invloed van oestradiol kleurt de "sex skin" (dijen en perineum) diep rood, en onder invloed van progesteron wordt de sex skin bleek van kleur (Czaja e.a. 1977)

Naast uitwendig zichtbare veranderingen treden er bij rhesusapen ook in de vagina veranderingen op onder invloed van ovariumhormonen. Oestradiol of progesteron dat direct in de vagina werd aangebracht, bleek dezelfde effecten op attractiviteit te hebben als intra-musculair ingespoten hormoon (Herbert 1970; Baum e.a. 1976). Bacteriën die in de vagina aanwezig zijn

Tabel 3-4. Literatuur overzicht: hormonale experimenten met vrouwelijke primaten. Bestudeerde gedragsaspecten: P = proceptiviteit; A = attractiviteit; R = receptiviteit. Effecten: + = positief; = = geen effect; - = negatief; ± = bij een deel der individuen een positief effect; x = lage doses +, hoge doses -. Alle hier vermelde studies aan apen werden in het laboratorium verricht, behalve die van Saayman (vrijlevende bavianen: enkele dieren werden gevangen, behandeld, en weer losgelaten). Everitt (X) = Everitt & Herbert 1971, 1975 en Everitt e.a. 1972.

soort	studie	ovariectomie			toedienen oestradiol			toedienen progesteron			onderdrukken androgeen productie			toedienen androgeen			behandeling met "copuline"			
		P	R	A	P	R	A	P	R	A	P	R	A	P	R	A	P	R	A	
beermakaak	Baum ea 78				=	=	=				=	=	=	=	+	=				
	Goldfoot ea 78										=	=	=							
	Slob ea 78a	=	=	-																
	Slob ea 78b							=	=	=										
rhesusaap	Michael & W 68	+	=	-	+	=	+													+
	Michael ea 72	-	-	-	+	+	+	-	-	-					+	=				
	Herbert 70				=	=	+													
	Everitt (X)									-		=			+	+	=			
	Baum ea 76							+	=	-										
	Goldfoot ea 76																			=
	Johnson & P 76				+	±	+				±				+	=	x			
	Johnson & P 78										=	=	=							
Goldfoot 81				+	+	+														
Michael & Z 82																	=		±	=
baviaan	Saayman 73				+	=	+	-	=	-										
	Bielert & vdW 82						+													
dwerfmeerkat	Keverne ea 78				+		+													
chimpansee	Young & O 44	-	-	-																
mens	Morris & U 78																			±
	Bancroft 81														±					

produceren onder invloed van oestradiol vluchtige vetzuren. Michael e.a. (1972) suggereerden dat deze verbindingen ("copulines") als pheromoon zouden fungeren: zij worden door mannetjes geroken en zouden hen aanzetten tot copulatie gedrag. Copulines zijn aangetroffen in het vaginaslijm van rhesusapen, beermakaken, mensen en andere primatensoorten (Michael e.a. 1975a,c). In hoeverre deze reukstoffen werkelijk het seksuele gedrag van primaten reguleren is nog de vraag. Michael e.a. (1972) en Michael & Zumpe (1982) vonden maar bij een deel van hun proefdieren (rhesusapen) positieve effecten van copulines op copulatie frequenties. Goldfoot e.a.

(1976) herhaalden de experimenten van Michael e.a. en vonden geen duidelijk effect. Bovendien bleek de hoeveelheid vluchtige vetzuren in de vagina het hoogst te zijn in de mid-luteale fase, dus juist wanneer er weinig wordt gecopuleerd. Goldfoot (1981) achtte het niet uitgesloten dat geurstoffen mede een rol spelen bij het seksuele gedrag van primaten, maar betwijfelde of daarbij alleen aan vluchtige vetzuren gedacht moet worden. Volgens Goldfoot kon de term 'pheromoon' in ieder geval niet gehanteerd worden om de vaginale vetzuren aan te duiden: deze stoffen zijn niet soort-specifiek, en hebben niet altijd het optreden van volledige copulaties tot gevolg. Bovendien kan seksueel gedrag worden opgewekt door andere geurstoffen dan uit de vagina afkomstige vluchtige vetzuren. Het is nog onduidelijk of reukstoffen een rol spelen bij het seksuele gedrag van mensen (Morris & Udry 1982).

De bovengenoemde studies geven aan dat zuiver fysiologische eigenschappen van het vrouwtje van belang kunnen zijn voor het optreden van copulaties, maar dat hoeft niet uit te sluiten dat ook hormoon-afhankelijke gedragsaspecten kunnen meespelen. Experimenten waarbij veranderingen in proceptiviteit en receptiviteit werden gemeten leverden uiteenlopende resultaten op (tabel 8-4). In een aantal studies hadden ovariectomie, oestradiol of progesteron dezelfde effecten ten aanzien van proceptief en receptief gedrag als ten aanzien van attractiviteit. Er waren echter ook studies waarin geen effecten op het gedrag van de vrouwtjes werd gevonden. Overigens is het niet zeker of de gevonden gedragsveranderingen een direct effect van hormonen op het centrale zenuwstelsel weerspiegelen (Baum e.a. 1977). Mogelijk verandert onder invloed van ovariectomie of progesteron het vagina epitheel, waardoor copulaties voor de vrouwtjes pijnlijk worden. Daarom zouden zij minder vaak mannetjes tot copuleren kunnen uitnodigen, en vaker negatief kunnen reageren op de avances van hun partners.

Bij beermakaken is er niet zo'n duidelijke samenhang tussen ovariumhormonen en gedrag. Ovariectomie resulteerde wel in een verminderde attractiviteit, maar toch werd er in de studie van Slob e.a. (1978a) met alle geovariectomeerde vrouwtjes gecopuleerd. Toediening van oestradiol of progesteron had geen effect op attractiviteit, proceptiviteit of receptiviteit (tabel 8-4). De eerdergenoemde laboratorium-studies aan intacte, onbehandelde beermakaken toonden geen cycliciteit in seksueel gedrag (tabel 8-1). Beermakaken lijken in het laboratorium voor hun seksuele gedrag minder hormoon-afhankelijk te zijn dan andere apensoorten.

Verskillende auteurs hebben gesuggereerd dat de effecten van ovariumhormonen op gedrag beter tot uiting komen in grote groepen continu samenlevende dieren dan in korte laboratorium-tests (Johnson & Phoenix 1978; Steklis e.a. 1982; Wallen 1982; Wallen & Winston 1984). De resultaten van de huidige studie lijken dit te bevestigen: hoge progesteronspiegels gingen samen met een enigszins verlaagde attractiviteit en copulatie activiteit. Aanwijzingen voor een effect van hormonen op proceptiviteit of receptiviteit werden echter niet gevonden. Steklis e.a. (1982) vonden dat medroxyprogesteronacetaat (MPA) in een eilandkolonie

beermakaken de attractiviteit van de vrouwtjes onderdrukte, maar geen invloed had op proceptief of receptief gedrag. Alhoewel er in buitengroepen beermakaken wel aanwijzingen werden gevonden voor een samenhang tussen ovariumhormonen en sexueel gedrag (via de attractiviteit) was deze samenhang toch minder sterk dan bij andere apensoorten in buitengroepen.

In tabel 8-1 valt het op dat rhesusapen in buiten-gevangenschap, in tegenstelling tot beermakaken, in de mid-luteale fase helemaal niet copuleerden: de vrouwtjes leken in die fase totaal niet attractief te zijn. Wellicht hebben mannelijke rhesusapen en 'betere neus' voor peri-ovulatoire vrouwtjes dan mannelijke beermakaken. Voor mannelijke rhesusapen zou het reproductief voordelig zijn om vruchtbare (peri-ovulatoire) van niet-vruchtbare vrouwtjes te kunnen onderscheiden: rhesusapen hebben een voortplantingsseizoen van enkele maanden, en alleen in die korte periode ovuleren de vrouwtjes. Een mannetje dat frequent met niet-peri-ovulatoire vrouwtjes copuleert, mist de kans om andere vrouwtjes te bevruchten. Er zou een selectiedruk kunnen bestaan ten gunste van de eigenschap 'het kunnen herkennen van peri-ovulatoire vrouwtjes'. Bij beermakaken telt dit waarschijnlijk minder zwaar daar de vrouwtjes verspreid over het jaar ovuleren. Ook het feit dat beermakaken een veel grotere seksuele potentie hebben dan rhesusapen (zie hoofdstuk 9), draagt ertoe bij dat de eersten hun copulaties minder selectief behoeven te verdelen.

Yerkes (1939) en Beach (1947) formuleerden de hypothese dat naarmate de hersenen van een dier verder ontwikkeld zijn het minder afhankelijk zou zijn van hormonen voor de regulatie van sexueel gedrag. In grote lijnen lijkt deze theorie te kloppen: bij half-apen (Evans & Goy 1968; Eaton e.a. 1973) en bij lagere zoogdieren (Young 1961) is sexueel gedrag beperkt tot een korte peri-ovulatoire periode, hogere primaten kunnen gedurende alle fasen van de ovariumcyclus copuleren maar vertonen meestal een peri-ovulatoire copulatiepiek en bij de mens is zelfs deze piek niet duidelijk aanwezig. Echter, wanneer de hogere primaten nader worden bekeken blijkt de theorie niet op te gaan. Chimpansees en gorilla's staan qua ontwikkeling van de hersenen op een zeer hoog niveau, maar hun seksuele gedrag is in veel sterkere mate van hormonen afhankelijk dan dat van de beermakaken.

Androgenen en sexueel gedrag van vrouwtjes

Naast oestradiol en progesteron kunnen ook androgenen, die door de bijniere en de ovaria worden geproduceerd, van belang zijn voor het optreden van sexueel gedrag. Androgeenspiegels zijn rond het ovulatie tijdstip hoger dan in andere fasen van de cyclus (rhesusaap: Bonsall e.a. 1978; Johnson & Phoenix 1978; Wilson e.a. 1982a; gorilla: Nadler e.a. 1983; mens: Bancroft e.a. 1983).

Bij rhesusapen hebben androgenen een proceptiviteits-verhogend effect. De vondsten met betrekking tot receptiviteit en attractiviteit zijn in dit opzicht niet eensluidend (tabel 8-4). In tegenstelling tot rhesusapen

toonden beermakaken geen veranderingen in proceptiviteit wanneer hun androgeen productie geheel of gedeeltelijk werd onderdrukt of wanneer zij androgenen kregen toegediend (tabel 8-4). Ook ten aanzien van androgenen lijken beermakaken minder van hormonen afhankelijk te zijn dan rhesusapen. In hoeverre androgenen bij vrouwen een rol spelen is nog onduidelijk (Bancroft e.a. 1980; 1983).

8.5 De zwangerschap

Hormonen

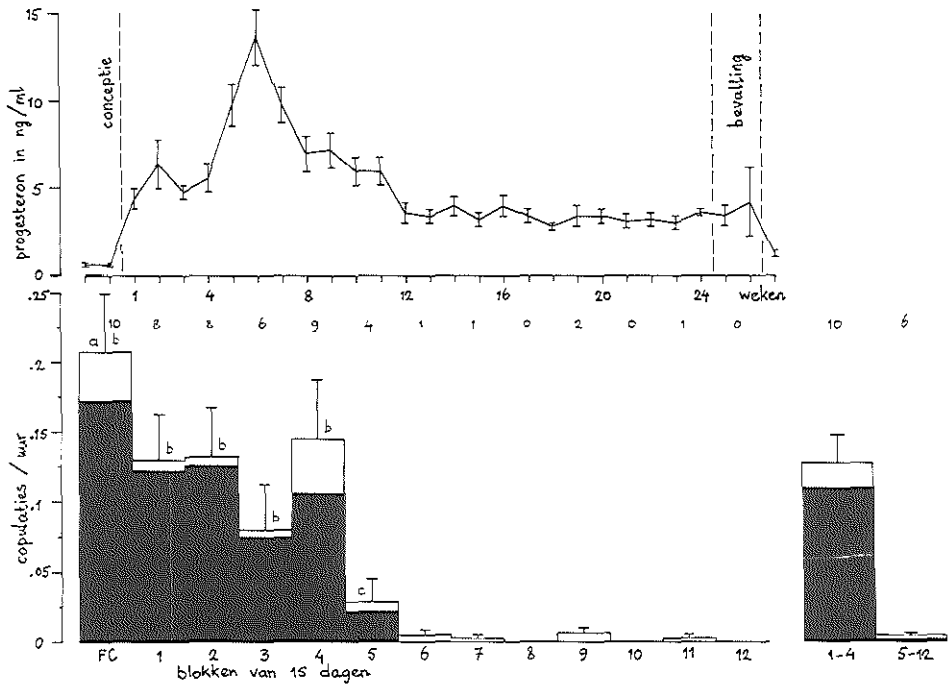
Er werd van 12 vrouwtjes gedurende een volledige zwangerschap wekelijks bloed afgenomen. De progesterongetallen gedurende deze 12 zwangerschappen zijn weergegeven in figuur 8-5. Direct na de conceptie stegen de progesteronspiegels. In de 3e zwangerschapsweek vertoonde het gemiddelde een lichte daling. Deze trend (week 3 < week 2) werd in 7 van de 12 zwangerschappen gevonden. In week 5, 6 en 7 lagen de gemiddelden aanmerkelijk hoger dan in de overige weken. Elf van de 12 vrouwtjes hadden in week 6 hun hoogste of op een na hoogste progesterongetal. Na deze piek volgde een langzame daling en vanaf week 12 (halverwege de zwangerschap) bleven de gemiddelden vrijwel constant (3 tot 4 ng/ml). In de week voor de bevalling stegen de progesteronspiegels bij 9 van de 12 vrouwtjes tot waarden die hoger lagen dan in de 3 voorafgaande weken (\bar{X} laatste week = 5.8 ng/ml; \bar{X} 3 voorafgaande weken = 3.1 - 3.6 ng/ml). Direct na de bevalling waren de waarden altijd laag (\bar{X} = 1.2 ng/ml). Het verloop op het eind van de zwangerschap komt in figuur 8-5 niet goed tot uiting, doordat niet alle zwangerschappen even lang duurden. Week 26 na de conceptie viel voor sommige vrouwtjes voor en voor anderen na de bevalling.

Het bovenbeschreven progesteron patroon komt in grote lijnen overeen met de vondsten van Hodgen e.a. (1972), Bielert e.a. (1976) en Wilson e.a. (1982b) bij de rhesusaap. Er waren echter ook enkele verschillen. Bij rhesusapen daalden de progesteronspiegels in week 3 duidelijk (een factor 2 tot 4) t.o.v. week 2. De hoogste waarden werden bereikt in week 5, een week eerder dan bij de beermakaak. De daling na deze piek verliep bij rhesusapen zeer abrupt, en al vanaf week 6 lagen de waarden op een tamelijk constant niveau. Dit niveau lag, evenals bij beermakaken, iets lager dan in week 1 en 2. Bielert e.a. en Hodgen e.a. vonden eveneens een lichte stijging van de gemiddelde progesteronspiegels vlak voor de bevalling.

Ook bij andere primatensoorten zijn verhoogde progesteronspiegels gedurende de zwangerschap vastgesteld (marmoset: Chambers & Hearn 1979; Indiase kroonaap: Stabenfeldt & Hendrickx 1972; baviaan: Albrecht & Townsley 1976; chimpansee: Reyes e.a. 1975; mens: Tulchinsky e.a. 1972; Mishell e.a. 1973; Tulchinski & Hobel 1973). Het corpus luteum is verantwoordelijk voor de progesteron stijging in het begin van de zwangerschap. Daarna (bij rhesusapen vanaf 2 weken na de conceptie) gaat ook de placenta progesteron produceren en draagt het corpus luteum nauwe-

lijks meer bij aan de verhoogde progesteronspiegels (Atkinson e.a. 1975; Williams e.a. 1978; Hodges e.a. 1983).

In de huidige studie werden geen oestradiolmetingen verricht. Bielert e.a. (1976) vonden bij de rhesusaap in de eerste 2 zwangerschapsweken relatief lage oestradiolspiegels, wat hogere spiegels in de 3e en 4e week en zeer lage spiegels in week 5. Daarna vertoonden de oestradiolspiegels een geleidelijke stijging, en gedurende de 2e helft van de zwangerschap bleven ze hoog, boven het niveau van de peri-ovulatoire piek. In de eerder genoemde hormoonstudies aan marmosets, rhesusapen, chimpansees en de mens



Figuur 8-5. Progesteron en copulaties gedurende de zwangerschap. Boven: progesteronspiegels, $\bar{X} \pm SEM$ van 12 vrouwtjes waarvan wekelijks bloed werd afgenomen. Onder: copulatie frequenties, $\bar{X} \pm SEM$ van 10 vrouwtjes per blok van 15 dagen; FC = folliculaire + peri-ovulatoire fase van de conceptiecyclus; ■ = met ejaculatie; □ = zonder ejaculatie; bovenaan: het aantal vrouwtjes (van de 10) dat tijdens systematische observatie uren minstens 1 maal copuleerde.

Statistische analyse copulatie data: $\chi_r^2 = 59.13$, $df = 12$, $p < 0.001$. Vervolg analyse (rangtekentoes, eenzijdig): a > blok 3, $p < 0.02$; b > blok 5, $p < 0.05$ en > blok 6 t/m 12, $p < 0.01$; c > blok 8, 10, 11 en 12, $p < 0.05$.

werden eveneens tijdens de zwangerschap stijgende oestradiol- (en andere oestrogeen-)spiegels gevonden. Aanvankelijk worden de oestrogenen door de ovaria geproduceerd. De oestrogeen productie door de placenta komt bij de rhesusaap rond week 6 op gang.

Challis e.a. (1975) maten bij de rhesusaap tijdens de 4 laatste zwangerschapsweken testosteronspiegels van circa 400 pg/ml, wat overeenkwam met de waarden tijdens de ovariumcyclus (Bonsall e.a. 1978; Johnson & Phoenix 1978; Wilson e.a. 1982a). Challis e.a. presenteerden geen data over eerdere zwangerschapsweken. Gegevens over androgeenspiegels tijdens eerder fasen van de zwangerschap bij makaken zijn mij niet bekend.

Copulaties

Tien vrouwtjes konden elk gedurende tenminste een volledige zwangerschap worden geobserveerd, en copuleerden tenminste 6 maal tijdens de zwangerschap, inclusief het voorafgaande F/C-blok (de folliculaire en peri-ovulatoire fase van de conceptiecyclus). Er werden in totaal 220 copulaties gezien.

De copulatie frequenties tijdens de zwangerschap fluctueerden significant ($\chi^2 = 59.13$, $df = 12$, $p < 0.001$). Tijdens het F/C-blok en de eerste 4 zwangerschapsblokken werd er vaker gecopuleerd dan tijdens de 8 laatste blokken (fig. 8-5). Alle vrouwtjes copuleerden tijdens blok 1 t/m 4, en 6 vrouwtjes copuleerden (sporadisch) tijdens blok 5 t/m 12. Zowel in blok 1 t/m 4, als in blok 5 t/m 12 waren mannetjes uit alle 3 de partnerklassen bij de copulaties betrokken. Na blok 5 werden er geen copulaties met ejaculatie meer gezien. Enkele vrouwtjes werden niet bij de analyses betrokken omdat zij maar weinig copuleerden (V344, V981, V24 en V25) of omdat er geen bloed van hen werd afgenomen, zodat de conceptie data slechts ruwweg geschat konden worden (V5, V17, V982 en VA-3). Van deze vrouwtjes werden geen copulaties in de (geschatte) 2e helft van de zwangerschap gezien.

Het patroon in figuur 8-5 stemt goed overeen met de vondsten van Bielert e.a. (1976) aan rhesusapen in laboratorium paartests. Bielert e.a. vonden ook de hoogste copulatie frequenties tijdens het F/C-blok, en relatief lage frequenties ten tijde van de progesteronpiek (rhesusapen: week 5; beermakaken: week 6). Daarna stegen de copulatie frequenties weer, maar vanaf week 10 (fig. 8-5: blok 5) copuleerden rhesusapen nog maar zelden. Bielert e.a. vonden nog wel incidentele ejaculaties in de 2e helft van de zwangerschap, tot 16 weken na de conceptie (fig. 8-5: blok 7 à 8).

Rhesusapen in buiten-gevangenschap copuleerden frequent in de folliculaire fase en tot een paar dagen na de ovulatie in hun conceptiecyclus, maar daarna volgde een periode van 2 à 3 weken zonder copulaties. Een deel van de vrouwtjes copuleerde wel in en rond week 4, maar in week 5 en 6 werd geen enkele copulatie gezien (Wilson e.a. 1982b). Gegevens over het verdere verloop van de zwangerschap werden door Wilson e.a. niet gepresenteerd.

Uit de gegevens over rhesusapen in een eilandkolonie (Loy 1971; Chapais

1983) en Japanse makaken in buiten-gevangenschap (Hanby e.a. 1971; Eaton 1972) en in het wild (Takahata 1980) is eveneens af te leiden dat de copulatie activiteit gedurende de zwangerschap afneemt en ophoudt. De meeste vrouwtjes copuleerden wel tijdens de eerste weken na de vermoedelijke conceptie datum, maar na gemiddeld 4 tot 7 weken (bereik 0 - 14) werden er geen copulaties meer gezien. In deze studies viel het vorderen van de zwangerschap samen met het aflopen van het paringsseizoen: ook niet-zwangere vrouwtjes gingen minder copuleren. De meeste niet-zwangere vrouwtjes bleven echter langer sexueel actief (dat wil zeggen: tot later in het paringsseizoen) dan zwangere vrouwtjes. Conceptie data konden in deze studies niet nauwkeurig worden geschat en daarom was het niet mogelijk gedetailleerde copulatiecurven te construeren.

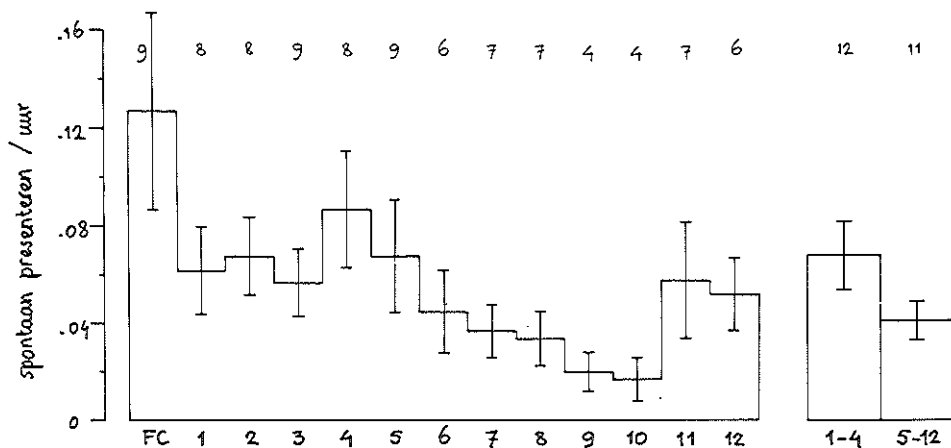
De afnemende coitus activiteit tijdens de zwangerschap bij de mens is door vele onderzoekers vastgesteld (overzichtsartikel: White & Reamy 1982). De afname is het sterkst in het laatste trimester. Falicov (1973) vond dat 88% van de geïnterviewde vrouwen in het laatste trimester helemaal geen geslachtsgemeenschap meer hadden, maar in de studies van Solberg e.a. (1973) en Christensen & Hertoft (1980) was dit slechts 31%. Er is in dit opzicht bij de mens veel individuele variatie. Over het geheel genomen lijken de effecten van zwangerschap op de coitus frequentie bij mensen minder sterk te zijn dan bij makaken.

Proceptiviteit

Er waren 12 vrouwtjes met gedurende het F/C-blok en de zwangerschap tenminste 6 geobserveerde spontane presents. In totaal presenteerden zij 199 maal. De gemiddelde frequenties toonden een daling in de loop van de zwangerschap en een lichte stijging vlak voor de bevalling (fig. 8-6). De fluctuaties waren echter niet statistisch significant ($\chi^2 = 14.38$, $df = 12$, ns). Wanneer er een vergelijking werd gemaakt tussen blok 1 t/m 4 (hoge copulatie frequenties) en blok 5 t/m 12 (lage copulatie frequenties) bleek er wel een significante daling te zijn ($T = 12$, $n = 12$, $p < 0.05$).

Het gevonden verschil kon niet worden aangevoerd als verklaring voor de dalende copulatie frequenties, want die daalden veel sterker dan de presenteer frequenties. In blok 5 werd er nog vrij veel gepresenteerd, maar zeer weinig gecopuleerd, en de verhoogde presenteer activiteit in blok 11 en 12 (vertoond door 8 van de 12 vrouwtjes) leidde niet tot copulaties.

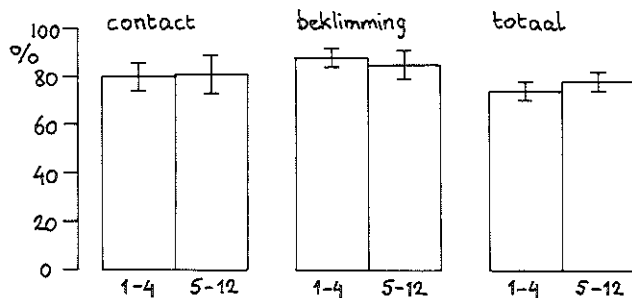
Slob & Nieuwenhuijsen (1980) beschreven de spontane-presenteer frequenties van een beermakaak-vrouwtje in het laboratorium. Haar curve vertoonde ook gedurende de zwangerschap een langzame daling, en een stijging 3 weken voor de bevalling. Chambers & Phoenix (1982) vonden bij zwangere rhesus-ape in het laboratorium geen significante veranderingen in spontaan presenteren en andere proceptieve gebaren. Wel daalden de "threat-away" frequenties significant. Dit gedrag werd door Chambers & Phoenix als een vorm van proceptiviteit beschouwd, alhoewel het vooral optrad als reactie op een nadering van een mannetje.



Figuur 8-6. Spontaan presenteren gedurende de zwangerschap; $\bar{X} \pm SEM$ van 12 vrouwjes. Zie fig. 8-5.

Receptiviteit

De acceptatie-ratio's werden berekend op grond van seksuele gedragingen die werden vertoond door mannetjes, gericht op vrouwjes. Aangezien die gedragingen in het latere deel van de zwangerschap maar weinig optraden, was het niet mogelijk om voor elk vrouwje en voor elk zwangerschapsblok van 15 dagen een ratio te berekenen. Daarom werden de data van blok 1 t/m 4 samengevoegd en vergeleken met de data van blok 5 t/m 12. Alleen vrouwjes met in beide periodes tenminste 5 geobserveerde contacten, beklimmingen of totaal seksuele interacties werden meegerekend in de analyse.



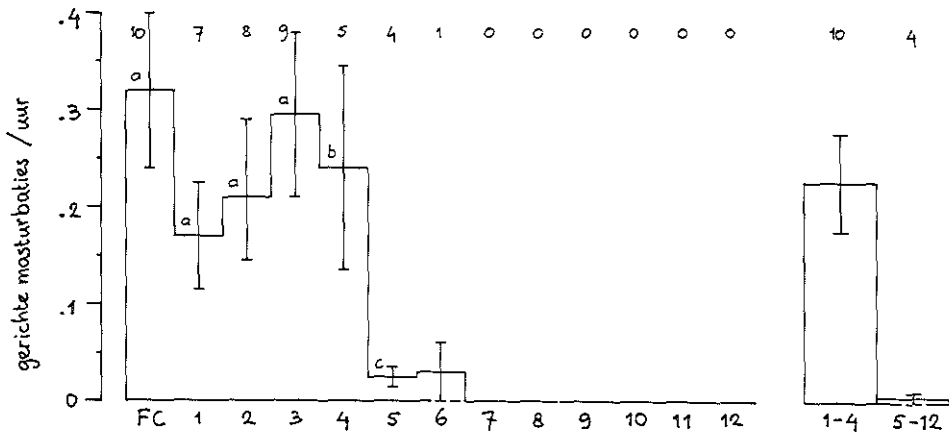
Figuur 8-7. Receptiviteit (acceptatie-ratio's) gedurende de zwangerschap; 1 - 4 = vroege zwangerschap; 5 - 12 = late zwangerschap (vgl. fig. 8-5); $\bar{X} \pm SEM$ van, v.l.n.r., 12, 9 en 12 vrouwjes.

Figuur 8-7 toont dat de acceptatie-ratio's gedurende de zwangerschap nauwelijks veranderden (contacten: $T = 25.5$, $n = 12$, ns; beklimmings: $T = 18.5$, $n = 9$, ns; totaal: $T = 31$, $n = 12$, ns). Van een verminderde receptiviteit was dus geen sprake en dit kon dan ook niet de verklaring zijn voor de dalende copulatie activiteit in de loop van de zwangerschap. Chambers & Phoenix (1982) stelden bij zwangere rhesusapen in paartests wel een afname vast in de receptiviteit (contact acceptatie-ratio). De meeste mannetjes in die studie bleven proberen hun partner te beklimmen, ook als zij al lang zwanger was. Het is mogelijk dat beklimmingspogingen bij zwangere vrouwtjes, wanneer ze frequent optreden, relatief minder vaak geaccepteerd worden dan de incidentele sex contacten en beklimmingspogingen die de zwangere vrouwtjes in Oss ontvingen.

Attractiviteit

De copulaties met alpha-man James en met de puber-mannetjes konden als attractiviteitsmaat gehanteerd worden. Deze copulaties volgden het totaal-patroon uit figuur 8-5, met hoge frequenties in de blokken F/C, 1, 2 en 4, wat lagere frequenties in blok 3, en zeer lage frequenties in blok 5 t/m 12. Blok 3 verschilde niet significant van blok F/C, 1, 2 of 4. Er was dus geen significant lagere attractiviteit ten tijde van de progesteronpiek. Wel was de attractiviteit van de vrouwtjes duidelijk verminderd vanaf het 5e zwangerschapsblok.

De ontvangst van gerichte masturbaties die de attractiviteit ten



Figuur 8-8. Ontvangst van gerichte masturbatie met ejaculatie gedurende de zwangerschap; $\bar{X} \pm SEM$ van 10 vrouwtjes. Zie fig. 8-5. Statistische analyse: $\chi_r^2 = 53.56$, $df = 12$, $p < 0.001$. Vervolg analyse (rangteken-toets, eenzijdig): $a > \text{blok } 6$, $p < 0.05$ en $> \text{blok } 5$ en 7 t/m 12 , $p < 0.01$; $b > \text{blok } 6$ t/m 12 , $p < 0.05$; $c > \text{blok } 7$ t/m 12 , $p < 0.05$.

opzichte van de overige volwassen mannetjes weerspiegelde, is uitgezet in figuur 8-8. Er waren 10 vrouwtjes die tijdens het F/C-blok en de zwangerschap minstens 6 gerichte masturbaties ontvingen (totaal 339 masturbaties). De frequenties fluctueerden sterk in de loop van de zwangerschap ($\chi^2 = 53.56$, $df = 12$, $p < 0.001$). Gedurende blok F/C en 1 t/m 4 waren er veel gerichte masturbaties, slechts 4 vrouwtjes ontvingen gerichte masturbaties in blok 5 of 6, en geen enkel vrouwtje in blok 7 t/m 12 ontving gerichte masturbaties. Het is opmerkelijk dat tijdens de progesteronpiek in blok 3 de gemiddelde ontvangst hoger lag (niet significant) dan in de blokken 1, 2 en 4.

De ontvangst van sex contacten en beklimmingen daalde eveneens sterk na blok 4, alhoewel de gemiddelden nergens in de zwangerschap nul bedroegen. Sex contacten en beklimmingen vormden geen ideale attractiviteitsmaat aangezien deze gedragingen blootstonden aan sociale controle. Toch gaven de sterk dalende gemiddelden eens te meer aan dat de attractiviteit in de loop van de zwangerschap, en met name na blok 4, afnam. Dit verklaart de dalende copulatie activiteit tijdens de zwangerschap.

De rhesusmannetjes uit de studie van Chambers & Phoenix (1982) deden wel beklimmingspogingen bij laat-zwangere vrouwtjes, wat aangaf dat die vrouwtjes nog wel attractief waren. Chambers & Phoenix voerden slechts elf 30-minuten tests per paar uit: 3 rond het conceptie moment, 4 in het begin van de zwangerschap (week 5 - 8) en 4 op het eind (week 21 - 24). De mannetjes hadden dus maar zelden de gelegenheid tot seksuele interacties (ervan uitgaande dat zij niet voor andere tests werden gebruikt), en waren daarom waarschijnlijk sterk seksueel gemotiveerd, ongeacht de reproductieve toestand van hun partner. In de grote groep in Oss, waar de mannetjes konden kiezen uit verschillende partners, bleek dat laat-zwangere vrouwtjes een lage attractiviteit hadden.

Veertig % van de aanstaande vaders uit het onderzoek van Masters & Johnson (1966) gaf te kennen dat hun seksuele interesse voor hun zwangere echtgenote verminderde. Ook Christensen & Hertoft (1980) rapporteerden een afname in "sexual desire" in het 3e zwangerschapstrimester, maar die trad veel vaker op bij vrouwen (66%) dan bij mannen (22%). Het is moeilijk aan te geven in hoeverre de kennelijke daling in attractiviteit van zwangere vrouwen een gevolg is van fysiologische veranderingen of van veranderingen in het gedrag van die vrouwen.

Geslachtshormonen en seksueel gedrag tijdens de zwangerschap

De gemiddelde copulatie frequenties lieten gedurende de eerste zwangerschapsweken een patroon zien dat grofweg het spiegelbeeld was van de progesteroncurve: hoge (resp. lage) copulatie frequenties vielen samen met lage (resp. hoge) progesteronspiegels (fig. 8-5). Na blok 4 verdween deze relatie: de progesteronspiegels daalden, maar er werd nauwelijks meer gecopuleerd. Bielert e.a. (1976) beschreven hetzelfde patroon bij de rhesusaap. Wilson e.a. (1982b) vonden dat rond week 4 van de zwangerschap rhesus vrouwtjes met relatief lage progesteronspiegels wel copuleerden, en

vrouwjes met hogere progesteronspiegels niet.

Het bovenstaande bevestigt de suggestie die in de vorige paragraaf werd gedaan, nl. dat progesteron (via de attractiviteit) copulatie-remmend werkt. Toch blijkt hier, evenals in de vorige paragraaf, dat de copulatie-remmende werking van progesteron bij beermakaken minder sterk is dan bij rhesusapen. De extreem hoge progesteronspiegels in week 5 tot 7 leidden niet, zoals bij rhesusapen, tot een volledige onderdrukking van de copulatie activiteit (fig. 8-5; Bielert e.a. 1976; Wilson e.a. 1982b) of tot een daling van de ontvangst van gerichte masturbaties (fig. 8-8). De copulatie- en gerichte masturbatie frequenties daalden wel nadat de progesteronspiegels lange tijd verhoogd waren geweest. In het laboratorium leidden langdurig verhoogde progesteronspiegels (d.m.v. silastic implants) bij beermakaken niet tot verlaagde copulatie frequenties (Slob e.a. 1978b). De progesteronbehandeling in het experiment van Slob e.a. duurde 8 weken. In de huidige studie werden gedurende de eerste 8 zwangerschapsweken ook geen veranderingen in de copulatie frequenties gevonden. Bovendien resulteerden de silastic implants van Slob e.a. in serum progesteronspiegels van gemiddeld 6 ng/ml, wat beduidend minder is dan in week 5 t/m7 van de zwangerschap (fig. 8-5). De progesterongetallen uit de 2 studies mogen direct met elkaar worden vergeleken omdat ze in hetzelfde laboratorium en volgens dezelfde methode werden bepaald.

Het is aannemelijk dat oestradiolspiegels bij beermakaken, net als bij andere primatensoorten, gedurende de zwangerschap sterk stijgen. Er zou verwacht worden dat de hoge oestradiolspiegels in de 2e helft van de zwangerschap, in combinatie met de matig verhoogde progesteronspiegels, zouden resulteren in hoge copulatie frequenties. In de huidige studie, en in alle hier gerefereerde gedragsstudies, werd echter het tegendeel gevonden. De daling van copulatie frequenties tijdens de zwangerschap berustte op een afname van de attractiviteit. Welke factoren het attractiviteit-bevorderend effect van oestradiol blokkeren is niet duidelijk.

Over het verloop van androgeenspiegels bij zwangere makaken is weinig bekend. Er kan daarom niets gezegd worden over de effecten van androgenen op seksueel gedrag tijdens de zwangerschap. Wellicht correleren de lage spontane-present frequenties in de 2e helft van de zwangerschap met lage androgeenspiegels. Het is echter ook mogelijk dat vrouwjes in de loop van de zwangerschap minder gaan presenteren doordat zij over het geheel minder actief worden.

De veranderingen in seksueel gedrag tijdens de zwangerschap zijn bij de mens, alhoewel minder uitgesproken, in principe dezelfde als bij makaken. Ook de hormonale veranderingen zijn bij de mens dezelfde als bij lagere primatensoorten. Naast (eventueel) hormonen speelt bij de mens echter nog een complex van andere factoren een rol bij het tot uiting komen van seksuele activiteit. Veel aanstaande ouders zijn bang dat geslachts-gemeenschap schadelijk kan zijn voor de foetus, sommigen hebben tijdens de zwangerschap relationele problemen en een klein deel van de onderzochte paren stopte met coitus op advies van de arts (Falicov 1973; Solberg e.a.

1973; Charbonnier 1980; Christensen & Hertoft 1980). De bij de mens gevonden gedragsveranderingen kunnen daarom niet uitsluitend worden toegeschreven aan fluctuaties in hormoonspiegels.

8.6 Sexueel gedrag post-partum

Copulaties

Lacterende vrouwtjes copuleerden weinig of helemaal niet. Gedurende de eerste 3 maanden na de bevalling (van een levend jong!) werden geen copulaties gezien. Daarna werden wel incidentele copulaties waargenomen, maar de meeste vrouwtjes copuleerden gedurende de eerste 8 maanden niet (met 'maanden' worden hier periodes van 30 dagen bedoeld).

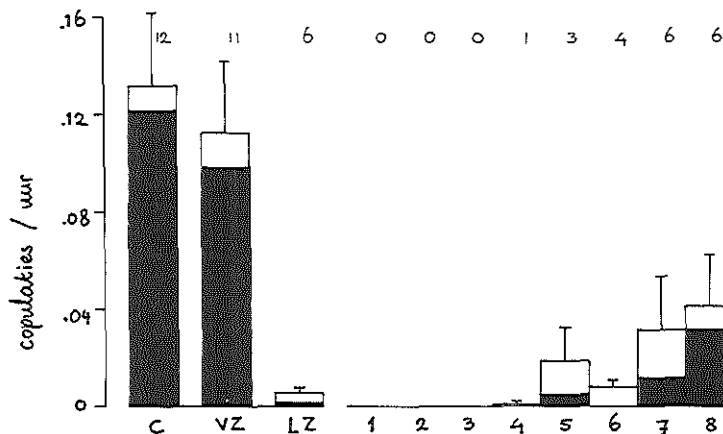
Twaalf vrouwtjes konden gevolgd worden gedurende tenminste een ovulatoire cyclus, een zwangerschap en de 8 maanden na een bevalling (fig. 8-9). Voor al die vrouwtjes lagen de copulatie frequenties in de 6 maanden na de bevalling beduidend lager dan tijdens ovariumcycli en de vroege zwangerschap. In de maanden 7 en 8 had slechts 1 vrouwtje (V406) copulatie frequenties die vergelijkbaar waren met haar frequenties tijdens ovariumcycli en de vroege zwangerschap. Dat is niet verwonderlijk, want V406 was in die maanden alweer cyclisch: haar bevalling - eerstvolgende ovulatie interval was uitzonderlijk kort (zie hoofdstuk 6).

De eerst geobserveerde copulatie vond gemiddeld 7 maanden na de bevalling plaats, en de eerst geobserveerde copulatie met ejaculatie nog 1 maand later. De bevalling - copulatie intervallen varieerden zeer sterk (102 - 523 dagen). Ook de bevalling - eerstvolgende ovulatie intervallen varieerden sterk (zie hoofdstuk 6). Er bestond echter geen verband tussen lengten van de 2 intervallen ($\tau = -0.066$, $n = 17$, ns; copulaties met ejaculatie: $\tau = -0.099$, $n = 14$, ns). Sommige vrouwtjes copuleerden al 7 of 8 maanden voor hun eerste ovulatie en anderen pas 1 maand na hun eerste ovulatie.

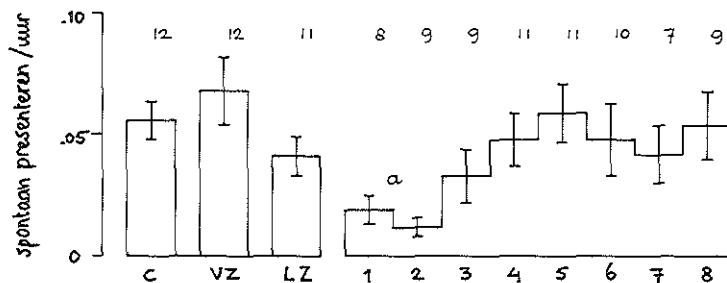
Vier vrouwtjes konden gevolgd worden na de bevalling van een dood jong. Bij 3 van hen (V18, V409 en V446) kon worden vastgesteld dat ze al snel na die bevalling weer ovuleerden (zie hoofdstuk 6), en bovendien dat ze 7 tot 13 dagen na de bevalling alweer copuleerden. De eerste copulaties met ejaculatie werden 9 tot 18 dagen na de bevalling gezien. Het 4e vrouwtje (V5) copuleerde pas 110 dagen (met ejaculatie: 129 dagen) na haar abortus. Wanneer zij weer begon te ovuleren was niet bekend. V5 copuleerde sowieso erg weinig (zie hoofdstuk 4).

Uit de voorhanden zijde gegevens over rhesusapen en Japanse makaken (zie hoofdstuk 4 en hoofdstuk 6) kan worden afgeleid dat ook bij deze soorten de copulatie frequenties tijdens de lactatie laag zijn. Vanaf het geboortenseizoen tot aan het paringsseizoen, een halfjaar later, copuleren deze dieren nauwelijks. Dit geldt echter ook voor niet-lacterende rhesusapen en Japanse makaken.

Bij de mens vonden Falicov (1973) en Herms e.a. (1980) gedurende de



Figuur 8-9. Copulatie frequenties post-partum; $\bar{X} \pm SEM$ van 12 vrouwtjes met levend-geboren jongen; ■ = met ejaculatie; □ = zonder ejaculatie. V.l.n.r.: C = cyclisch (ovulatoire cycli, zonder de luteale fasen van conceptiecycli); VZ = vroeg-zwanger (blok 1-4); LZ = laat-zwanger (blok 5-12); de post-partum periode in blokken van 30 dagen. Boven de curve staat, per blok, het aantal vrouwtjes (van de 12) dat tijdens systematische observatie uren minstens 1 maal copuleerde.



Figuur 8-10. Spontaan presenteren post-partum; $\bar{X} \pm SEM$ van 12 vrouwtjes. Zie fig. 8-9. Statistische analyse: er werden 7 periodes onderling vergeleken: C, VZ, LZ en 4 post-partum periodes van elk 60 dagen. $\chi_r^2 = 19.12$, $df = 6$, $p < 0.01$. Vervolg analyse (rangtekentoeft, tweezijdig): a = lactatie 1 + 2 < alle andere periodes, $p < 0.01$.

lactatie lage coitus frequenties. In de studie van Christensen & Hertoft (1980) waren de frequenties het laagst in de eerste 5 tot 6 weken: 16 van de 32 paren hadden in die periode helemaal geen geslachtsgemeenschap. Zes maanden na de bevalling was de coitus activiteit bij alle paren teruggekeerd, alhoewel de frequenties bij 24 paren lager waren dan voor de zwangerschap. De helft van de vrouwen klaagde over pijn tijdens de coitus. Het is niet bekend of de vrouwen in deze studies hun baby de borst of de fles gaven.

Proceptiviteit

De spontane-presenteer frequenties van de 12 vrouwtjes die gedurende ovulatoire cycli, zwangerschap en 8 maanden post-partum gevolgd konden worden, zijn weergegeven in fig. 8-10. De frequenties fluctueerden significant: er werd een vergelijking gemaakt tussen de cyclische periode, vroege zwangerschap, late zwangerschap en 4 post-partum blokken van elk 60 dagen ($\chi^2 = 19.12$, $df = 6$, $p < 0.01$). In de eerste 2 maanden na de bevalling lagen de presenteer frequenties significant lager dan in alle overige periodes. De 3e en latere maanden verschilden niet wezenlijk van de cyclische periode en de vroege zwangerschap. De lage copulatie frequenties tijdens de lactatie konden dus niet worden toegeschreven aan een lage proceptiviteit.

Door vrouwen werd in de eerste 6 maanden na de bevalling een lage "sexual desire" gerapporteerd (Falicov 1973; Herms e.a. 1980; Christensen & Hertoft 1980). Wellicht hing dit samen met de bovengenoemde pijn tijdens de coitus.

Receptiviteit

Lacterende vrouwtjes hadden maar weinig seksuele interacties, zodat het lang niet altijd mogelijk was om per maand individuele acceptatie-ratio's te berekenen. Daarom werden de data van de eerste 6 maanden na de bevalling gecombineerd en per individu vergeleken met de data tijdens ovulatoire cycli. Geen van de vrouwtjes ovuleerde tijdens de 6 maanden na de bevalling, en er werd aangenomen dat alle vrouwtjes gedurende die periode lacteerden. Alleen vrouwtjes met tenminste 5 geobserveerde contacten, beklimmings of totaal seksuele interacties werden beschouwd.

De contact acceptatie-ratio tijdens de lactatie was hoog ($\bar{X} = 91.4\%$) in vergelijking met die tijdens de cycli ($\bar{X} = 77.4\%$; $T = 6$, $n = 9$, $p < 0.05$). Hetzelfde gold voor de totaal acceptatie-ratio (resp $\bar{X} = 80.3\%$, en $\bar{X} = 66.7\%$; $T = 7$, $n = 10$, $p < 0.05$). De beklimmings acceptatie-ratio kon slechts voor 3 lacterende vrouwtjes worden berekend, dus daarover kan niets gezegd worden. Uit de 2 andere maten blijkt dat er tijdens de lactatie zeker geen sprake was van een lage receptiviteit, en dat kon dan ook niet de oorzaak zijn van de lage copulatie frequenties.

Er zijn mij geen andere studies bekend waarin de receptiviteit van lacterende vrouwtjes werd gemeten.

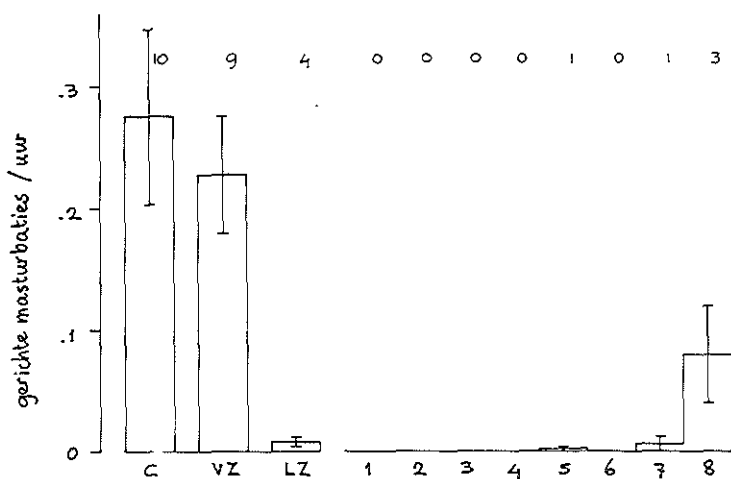
Attractiviteit

Uit het lage aantal copulaties en andere sexuele interacties kan worden afgeleid dat lacterende vrouwtjes niet erg attractief waren. Dit bleek nog duidelijker uit de ontvangst van gerichte masturbaties. In de eerste 4 maanden na de bevalling werden er geen gerichte masturbaties gezien, en in de volgende 4 maanden traden ze slechts incidenteel op, gericht op V291, V406 of V503.

Van de 12 vrouwtjes die gedurende ovulatoire cycli, zwangerschap en 8 maanden post-partum gevolgd konden worden, ontvingen er 10 weleens gerichte masturbaties. Hun gemiddelde scores zijn in fig. 8-11 uitgezet. Voor elk individu lagen de scores tijdens de 8 lactatiemaanden beduidend lager dan tijdens de cycli en vroege zwangerschap, behalve voor V406 die in maand 8 (toen zij al cycleerde) ongeveer evenveel gerichte masturbaties ontving als tijdens al haar cycli gecombineerd.

De eerst geobserveerde ontvangen gerichte masturbatie vond gemiddeld 10 maanden (bereik 129 - 439 dagen) na de bevalling plaats, en 3 - 4 weken voor de eerstvolgende ovulatie (bereik 128 dagen voor - 65 dagen na). Er bestond een significante correlatie tussen het bevalling - eerste masturbatie interval, en het bevalling - eerstvolgende ovulatie interval ($r = 0.486$, $n = 15$, $p < 0.02$). Vrouwtjes werden kennelijk attractief wanneer ze cycleerden of spoedig zouden gaan cycleren. De lage attractiviteit tijdens de lactatie verklaart de lage copulatie activiteit in die periode.

Van de 32 echtgenoten die door Christensen & Hertoft (1980) werden ondervraagd, gaven er 12 te kennen dan hun "sexual desire" laag was in de eerste weken nadat hun vrouw was bevallen. Het is niet duidelijk of deze



Figur 8-11. Ontvangst van gerichte masturbatie met ejaculatie post-partum; $\bar{x} \pm SEM$ van 10 vrouwtjes. Zie fig. 8-9.

echtgenoten hun partner onattractief vonden of dat zij bang waren haar pijn te doen.

Geslachtshormonen en sexueel gedrag post-partum

Uit studies aan rhesusapen (Butler e.a. 1975), marmosets (McNeilly e.a. 1981) en de mens (Rolland e.a. 1975; Howie & McNeilly 1982; Howie e.a. 1982b) is gebleken dat prolactinespiegels tijdens de lactatie verhoogd zijn. Het is aannemelijk dat dit ook voor beermakaken geldt. Het hormoon prolactine wordt door de hypofyse geproduceerd en houdt de melkproductie in stand. De prolactine productie wordt mede opgewekt door de zuigprikkel, want bij moeders die hun baby de fles (en niet de borst) geven, dalen de prolactinespiegels kort na de bevalling (Howie e.a. 1982b).

De beermakaken in Oss hadden na een bevalling altijd maandenlang lage progesteronspiegels. Hetzelfde werd gevonden bij lacterende rhesusapen (Weiss e.a. 1973) en mensen (Rolland e.a. 1975; McNeilly 1979; Howie & McNeilly 1982; Howie e.a. 1982b), en in deze studies werden bovendien lage oestrogeenspiegels tijdens de lactatie gevonden. Bij laponders, kuifmakaken, bavianen en chimpansees blijven de perineale zwellingen vele maanden na de bevalling uit (zie hoofdstuk 6). Dit wijst erop dat ook bij deze soorten de oestrogeenspiegels tijdens de lactatie laag zijn, en vermoedelijk geldt dit ook voor de beermakakaak. Het is mogelijk dat de hoge prolactinespiegels de ovarium activiteit onderdrukken (McNeilly e.a. 1982). Dit geldt overigens niet voor marmosets, die tijdens de lactatie wel kunnen ovuleren (McNeilly e.a. 1981).

Bij de mens bleken de eerste ovariumcycli na de bevalling meestal anovulatoir te zijn: er waren wel oestrogeenpieken en menstruaties, maar geen progesteronpieken (Howie & McNeilly 1982; Howie e.a. 1982b). Iets dergelijks zou zich ook bij de beermakakaak kunnen voordoen, wat zou betekenen dat de oestrogeenspiegels al enige maanden voor de eerste ovulatie verhoogd kunnen zijn.

Het opmerkelijkste gedragsaspect van lacterende beermakaken was hun lage copulatie activiteit. Dit kon onmogelijk een attractiviteits-remmend effect van progesteron weerspiegelen, aangezien de progesteronspiegels tijdens de lactatie laag waren. Wellicht heeft prolactine eenzelfde of nog sterkere attractiviteits-remmende werking als progesteron. De lage attractiviteit zou ook een gevolg kunnen zijn van het ontbreken van hoge oestradiolspiegels. Grafeille e.a. (1983) vonden dat bij de mens (zowel bij vrouwen als bij mannen) hoge prolactinespiegels kunnen samengaan met een verminderde zin in vrijen.

Veel vrouwtjes bleken al maanden voordat ze ovuleerden sexueel attractief te zijn: ze copuleerden en ontvingen gerichte masturbaties. Wellicht traden bij deze vrouwtjes de eerder beschreven anovulatoire cycli op, met oestradiol stijgingen maar zonder progesteronpieken. Bij de mens treden zulke cycli op nadat de prolactinespiegels zijn gedaald (Howie & McNeilly 1982), zodat de eventuele attractiviteits-remming door prolactine ook niet meer aanwezig is.

8.7 Sexueel gedrag gedurende verschillende reproductieve stadia

Figuur 8-12 geeft sexuele gedragsfrequenties van 6 willekeurig gekozen vrouwjes waarvoor alle ovulatie- en conceptie data bekend waren. De figuur illustreert enkele van de bovenbeschreven relaties tussen reproductieve status en sexueel gedrag. Doordat de gedragsfrequenties per 2 kalendermaanden zijn berekend zijn fluctuaties op korte termijn (binnen een ovariumcyclus) niet zichtbaar.

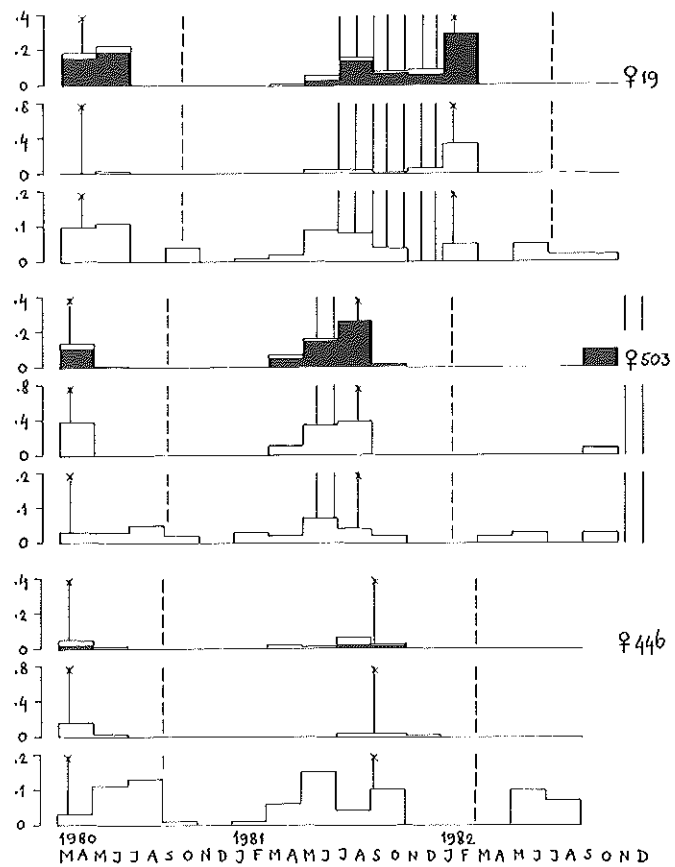
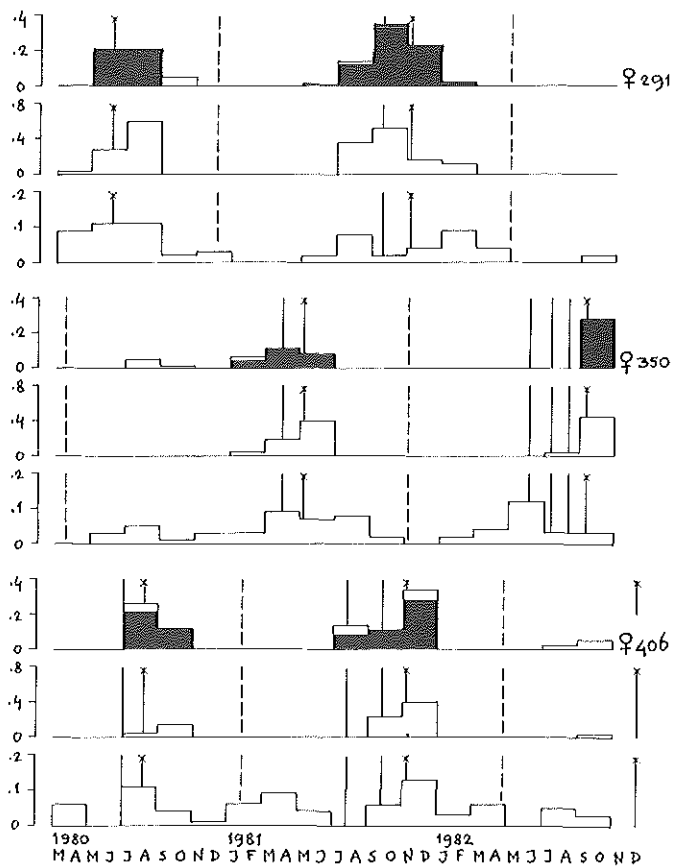
Tijdens ovariumcycli lagen de copulatie frequenties gewoonlijk relatief hoog. Bij alle individuen is te zien dat de copulatie activiteit in de loop van de zwangerschap afnam en totaal stopte, en bovendien dat er in de eerste maanden na de bevalling niet werd gecopuleerd. Ten aanzien van het weer op gang komen van copulaties na een bevalling was er nogal wat variatie tussen individuen en ook binnen het individu (zie V350). De vrouwjes bleken maar gedurende een beperkt deel van hun leven te copuleren.

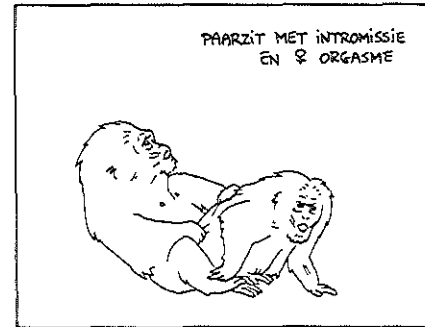
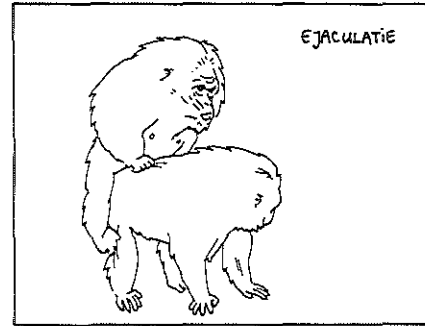
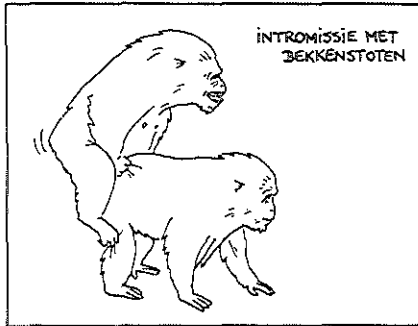
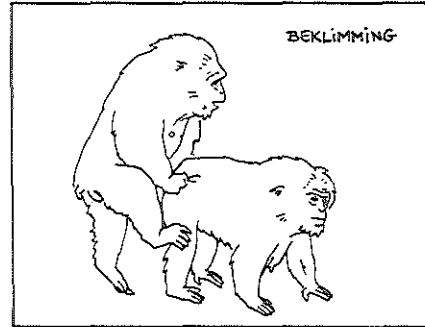
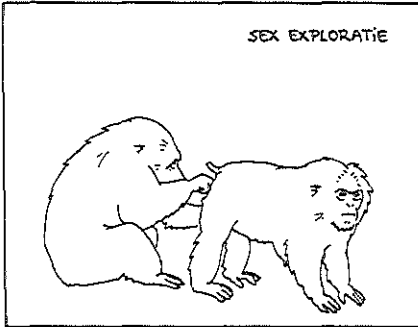
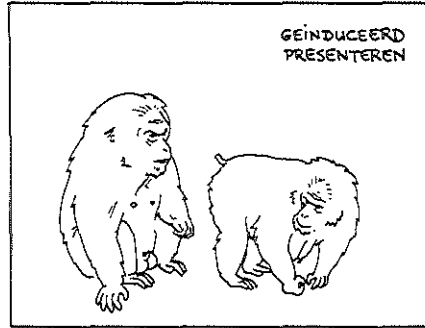
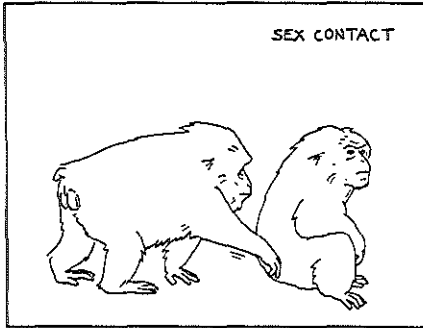
Voor de ontvangst van gerichte masturbaties geldt in grote lijnen hetzelfde als voor copulaties. Bij V19 valt het op dat zij ten tijde van haar eerste conceptie nauwelijks gerichte masturbaties ontving. Zij was toen nog vrij jong (3.5 jaar). Rond en tijdens haar 2e ovulatie en conceptie periode ontving zij wel regelmatig gerichte masturbaties.

Spontane presents werden tijdens alle reproductieve stadia vertoond. Meestal daalden de frequenties in de loop van de zwangerschap (uitzonderingen: V19 2e zwangerschap, V446 1e zwangerschap) en waren ze minimaal vlak na de bevalling (uitzondering: V406 1e bevalling).

Pagina hiernaast:

Figuur 8-12. Sexuele activiteit gedurende verschillende reproductieve stadia van de vrouwjes. Gedragsfrequenties per systematisch observatie uur, per 2 kalendermaanden. Per individu, van boven naar beneden: copulaties (■ = met ejaculatie, □ = zonder ejaculatie); ontvangst van gerichte masturbatie met ejaculatie; spontaan presenteren. Verticale lijn = ovulatie; verticale lijn met X = conceptie; gebroken verticale lijn = bevalling. Individuen gerangschikt in dominantie volgorde (V291 is top-vrouw). In november en december 1982 werden er wel hormoon gegevens verzameld maar geen systematische gedragsobservaties uitgevoerd.





HOOFDSTUK 9

BIJZONDERHEDEN VAN HET COPULATIE GEDRAG VAN BEERMAKAKEN

9.1 Inleiding

Het copulatie gedrag van beermakaken omvat, in vergelijking met dat van andere primatensoorten, enkele unieke elementen.

Copulaties bestaan bij beermakaken gewoonlijk uit slechts 1 beklimming met intromissie, een relatief groot aantal bekkenstoten (10 tot 150, \bar{X} = circa 35) en een ejaculatie waarbij het mannetje het orgasme gezicht vertoont. Hierna volgt een post-ejaculatoire fase die enkele minuten kan duren en waarin de intromissie voortduurt. Tijdens een copulatie kan ook het vrouwtje het orgasme gezicht vertonen.

Beermakaken hebben een uitzonderlijk hoge sexuele potentie. In paartests in het laboratorium werd eenmaal een serie van 38 copulaties met ejaculatie gezien, in een tijdsbestek van 10 uur (Slob & Nieuwenhuijsen 1980).

In een groep beermakaken kunnen derden zich met een copulerend stel bemoeien: ranghoge mannetjes kunnen copulaties interrumperen en andere dieren kunnen geagiteerd gedrag vertonen.

In dit hoofdstuk worden de bovengenoemde aspecten van het copulatie gedrag in detail beschreven en vergeleken met observaties aan andere primatensoorten (met name makaken). Bij enkele bijzondere aspecten van het gedrag zal getracht worden de oorzaken ervan aan te wijzen (proximate verklaringen: factoren die het gedrag in gang zetten of 'triggeren') en zullen de mogelijke functies ervan ter sprake komen (ultimate verklaringen: factoren die ertoe leiden dat een gedrag reproductief voordelig is, zodat het in de populatie blijft bestaan).

9.2 Materiaal en methoden

Er wordt gebruik gemaakt van gegevens uit alle in hoofdstuk 3 genoemde observatie typen. Met name de continue observaties, de paartests en de afvaltests zullen hier ter sprake komen.

Pagina hiernaast:

Fasen van de copulatie. Teruggrijpen, terugkijken en het vrouwelijk orgasme gezicht kunnen ook in een andere volgorde optreden of ontbreken.

9.3 Gedrag van het mannetje tijdens copulaties

Kwalitatieve beschrijving van het copulatie gedrag

De copulaties van beermakaken kunnen worden geïnitieerd door het vrouwtje via een spontane present of door het mannetje via een nadering en/of sex contact. Wanneer het vrouwtje in presenteerhouding staat ruikt en likt het mannetje gewoonlijk aan haar vagina of steekt hij een vinger in de vagina en ruikt daar vervolgens aan (sex exploratie). Hierna volgt de beklimming: het mannetje omklemt met zijn voeten de achterpoten van het vrouwtje en steunt met zijn handen op haar rug of heupen. Een beklimming kan direct of na enkele 'zoekende' bekkenstoten resulteren in een intromissie. Tijdens de intromissie (bekkenstoot- of BS-fase) maakt het mannetje regelmatige diepe stoten. Gewoonlijk resulteert de eerste beklimming in een intromissie en een ejaculatie: er wordt dan gesproken van een 'single mount ejaculation' (SME) of een 'single intromission ejaculation' (SIE). Het is ook mogelijk dat de eerste beklimming van een copulatie voor het ejaculatie moment wordt beëindigd en dat het mannetje, eventueel na een sex exploratie, opnieuw beklimt. Volgt er na 2 of meer beklimmingsmomenten nog een ejaculatie dan wordt gesproken van een 'multiple mount ejaculation' (MME); omvatten de niet-ejaculatoire beklimmingsmomenten 1 of meer intromissies dan is er sprake van een 'multiple intromission ejaculation' (MIE). Het ejaculatie moment is bij mannelijke beermakaken duidelijk herkenbaar aan het plotselinge ophouden van de bekkenstoten, een verkramping van het lichaam en het verschijnen van een specifieke gezichtsuitdrukking: het orgasme gezicht. Daarbij kan het mannetje gehijg, gegrom of luide rauwe kreten laten horen. Na de ejaculatie volgt de post-ejaculatoire of PE-fase waarin de intromissie voortduurt en het mannetje nog herhaalde malen het orgasme gezicht kan vertonen. Meestal verdwijnt tijdens de PE-fase de presenteerhouding van het vrouwtje: zij zakt door haar achterpoten of het mannetje zakt achterwaarts van haar af en trekt haar mee in zijn schoot, zodat er een 'paarzit met intromissie' volgt. Na enige tijd wordt deze paarzit door een van beide copulanten afgebroken en is de copulatie beëindigd.

Bij alle onderzochte makakensoorten is sex exploratie waargenomen en is de beklimmingshouding dezelfde als bij de beermakaak (referenties: volgende paragrafen). Bij andere makaken treden niet, zoals bij de beermakaak, het orgasme gezicht en de lange (circa 1 minuut durende) PE-fase op: de ejaculatie is alleen herkenbaar aan het stoppen van de bekkenstoten en schokjes of een verkramping van het lichaam, en binnen enkele seconden daarna stapt het mannetje af (Chevalier-Skolnikoff 1975).

Lemmon & Oakes (1967) suggereerden dat de lange PE-fase bij beermakaken een 'genitaal slot' zou weerspiegelen, zoals ook bij hondachtigen bestaat: tijdens de copulatie zwelt de penis op zodat de reu in de teef vast blijft zitten. Lemmon & Oakes zagen dat een mannelijke beermakaak tijdens de PE-fase "behaved as if it were in extreme pain" en Niemeyer & Chamove (1983, p. 303) schreven over beermakaken: "Premature separation appears to be uncomfortable and is often accompanied by bleeding in the female".

Goldfoot e.a. (1975), Bernstein (1980) en Linnankoski e.a. (1981) zagen echter dat beermakaken vroeg in de PE-fase gemakkelijk van elkaar gescheiden konden worden en ook in Oss waren er geen aanwijzingen dat een snelle beëindiging van de PE-fase voor de copulanten pijnlijk was. Een ander argument tegen de 'genitaal slot hypothese' is het feit dat mannelijke beermakaken na een masturbatie-ejaculatie hun penis altijd enige tijd omklemd houden. Linnankoski e.a. (1981) zagen hierin een aanwijzing dat een mannetje na een copulatie-ejaculatie de intromissie uit vrije wil voortzet, en niet omdat hij daartoe door een 'genitaal slot' gedwongen zou

Tabel 9-1. Beklimmingen en intromissies per ejaculatie. CE = aantal copulaties met ejaculatie (gedrag); CG = complete groep; ICG = incomplete groep; PT = paartest; alpha = M300; top = M303, 410 en 416; overige volw. = overige mannetjes ouder dan M22; jong A = M22 t/m M30 vanaf eerst geobserveerde ejaculaat productie; jong B = mannetjes die nog geen ejaculaat produceren; 'alpha' = tijdelijk ranghoogste mannetje in ICG. Individuele percentages alleen weergegeven indien N minstens 10 bedraagt.

		N ♂	N CES	BEKLIMMINGEN PER EJACULATIE							MIE %	
				1	2	3	4	5	6	7-10	Σ	indiv.
CG	alpha	1	490	329	121	26	8	3	2	1	67	67
	top	3	219	201	12	5	1				92	82- 95
	overige volw.	9	112	91	16	4		1			81	47-100
	jong A	5	121	86	20	9	4	1	1		71	44- 85
	jong B	10	203	118	51	21	7	4	1	1	58	47- 71
ICG	'alpha'	6	563	430	89	25	18	1	3	2	76	68- 88
	overige volw.	8	161	127	24	4	5	1			79	62-100
	jong A	4	46	36	6	4					78	25-100
	jong B	6	69	32	23	8	2	1	1	2	46	11- 87
PT	volwassen	8	49	31	10	1	4	1	1	1	63	
totaal		25	2033	1481	372	107	44	13	9	7	73	11-100
				INTROMISSIES PER EJACULATIE							SIE %	
				1	2	3	4	5	6	7-10	Σ	indiv.
CG	alpha	1	490	388	80	17	2	3			79	79
	top	3	219	210	9						96	86- 98
	overige volw.	9	112	103	9						92	80-100
	jong A	5	121	100	16	5					83	71- 89
	jong B	10	203	148	39	12	3	1			73	65- 85
ICG	'alpha'	6	563	503	50	7	1		1	1	89	72- 91
	overige volw.	8	161	143	14	4					89	75-100
	jong A	4	46	41	3	2					89	62-100
	jong B	6	69	48	14	4	1	2			70	44- 87
PT	volwassen	8	49	44	4		1				90	
totaal		25	2033	1728	238	51	8	6	1	1	85	44-100

Tabel 9-2. Onderbrekingen en hervattingen van copulaties. A = aantal copulaties waarbij de eerste intromissie niet tot ejaculatie leidde; hervat = na onderbreking volgt binnen 2 minuten opnieuw een intromissie. Zie ook tabel 9-1.

		N		niet hervat	hervat - ejac	hervat + ejac	hervat %	
		♂	A				Σ	indiv.
CG	alpha	1	194	75	17	102	61	61
	top	3	133	117	7	9	12	9- 16
	overige volw.	10	98	82	7	9	16	0- 27
	jong A	5	108	66	21	21	39	21- 50
	jong B	14	323	195	73	55	40	31- 54
ICG	'alpha'	6	92	25	7	60	73	17-100
	overige volw.	10	61	41	2	18	33	0- 62
	jong A	4	15	8	2	5	47	
	jong B	8	126	73	32	21	42	26- 71
PT	volwassen	8	9	2	2	5	78	
totaal		30	1159	684	170	305	41	0-100

zijn. Dit wordt bevestigd door observaties van A.K. Slob (pers. med.) aan beermakaken in het laboratorium: soms volgde na een vroeg beëindigde PE-fase onmiddellijk een nieuwe beklimming, en alsnog een paarzit met intromissie.

Aantal beklimmingen en intromissies per ejaculatie

Van de 2033 in detail geobserveerde copulaties met ejaculatie bestond 68% uit 1 beklimming (SME en SIE), 17% uit meerdere beklimmingen waarvan alleen de laatste met intromissie (MME en SIE) en 15% uit meerdere beklimmingen met intromissie (MME en MIE; tabel 9-1). Dit bevestigt de conclusies uit eerdere laboratorium-studies dat beermakaken typische 'single mount' en 'single intromission ejaculators' zijn (Chevalier-Skolnikoff 1975; Goldfoot e.a. 1975; Slob e.a. 1978a; Linnankoski e.a. 1981).

De mate waarin een mannetje MIES vertoonde hing samen met zijn sociale positie. Volwassen mannetjes hadden in aanwezigheid van ranghogere mannetjes maar zelden MIEs. Als zij een intromissie hadden die voor de ejaculatie werd onderbroken (b.v. om een agitatie-vertoner weg te jagen, door een interruptie van een ranghoger mannetje of door een negatieve reactie van het vrouwtje) dan volgde er maar zelden een nieuwe intromissie (tabel 9-2). Veruit het merendeel (94%) van de copulaties van volwassen niet-alpha-mannen bestond uit slechts 1 intromissie, met of zonder ejaculatie. Deze mannetjes liepen tijdens hun copulaties het risico hardhandig geïnterrumped te worden. Het leek of zij, na een intromissie zonder ejaculatie, niet onmiddellijk opnieuw dat risico durfden te lopen. Het gevaar voor interrupties bestond niet voor de alpha-man James, voor de 'tijdelijke alpha-man' in de incomplete groep en voor mannetjes in paar-

tests: zij hervatten hun onderbroken copulaties relatief vaak en hadden dientengevolge relatief veel MIES (tabel 9-1 en 9-2). Hetzelfde gold voor de puber-mannetjes die, ook in aanwezigheid van volwassen top-mannetjes, maar weinig geïnterrupteerd werden (zie hoofdstuk 5).

Van de 9 onderzochte makakensoorten behoren er 3 tot het SME-type en 5 tot het MME-type terwijl de Java aap beide patronen kan vertonen (literatuur overzicht: Shively e.a. 1982, zie tabel 2-1). Bij de MME soorten bedraagt het aantal beklimmingen per ejaculatie meestal 10 tot 20. In de meeste door Shively e.a. gerefereerde studies werd geen onderscheid gemaakt tussen beklimmingen met en zonder intromissie. Bij rhesusapen (Bielert & Goy 1973) en laponders (Nadler & Rosenblum 1973) gaan aan een ejaculatie in elk geval 3 tot 11 intromissies vooraf, plus mogelijk nog enkele niet-intromittieve beklimmingen. Bij Japanse makaken komen beklimmingen zonder intromissie alleen in het begin van een ejaculatoire beklimmingsserie voor (Enomoto 1974). Deze 3 soorten kunnen dus, behalve als MME, ook als MIE-soorten worden aangemerkt.

Bij Indiase kroonapen in paartests werden de eerste 2 ejaculaties meestal voorafgegaan door 1 beklimming en latere ejaculaties door 2 tot 4 beklimmingen (Nadler & Rosenblum 1971, 1973). Soortgelijke trends werden gevonden bij rhesusapen (Bielert & Goy 1973) en Java apen (Glick e.a. 1982; Zumpe & Michael 1983) maar niet bij laponders (Nadler & Rosenblum 1973). In de paartests in Oss bleek geen toename in het aantal beklimmingen of intromissies in de loop van copulatie series (tabel 9-3). Ook tijdens langere series in de buitenkooi traden MIES en MME in het begin en tegen het eind ongeveer even frequent op.

Fasen van de copulatie - paartests

Tijdens de paartests waren er 15 paren die 1 of meer malen copuleerden (totaal 61 intromissies) en 13 paren met 1 of meer copulaties met ejaculatie (totaal 44 SIES en 5 MIES).

Wanneer een beklimming resulteerde in een intromissie gebeurde dit meestal onmiddellijk na het moment van opstappen (71%) of ongeveer 5 seconden daarna (16%). Bij 13% van de intromissies verstreek meer tijd (10 - 20 sec en 1 maal zelfs 50 sec).

Bij SIES duurden de BS-fasen (begin intromissie tot ejaculatie moment) 9 - 51 seconden ($\bar{X} = 25.2$, $n = 44$) en werden 1 - 74 intromittieve bekkenstoten gemaakt ($\bar{X} = 38.0$). De gemiddelde stoot frequentie was 1.51 per seconde. De 5 MIES omvatten in totaal 7 niet-ejaculatoire intromissies. Deze duurden 5 - 35 seconden ($\bar{X} = 19.6$) met 1 - 41 bekkenstoten ($\bar{X} = 15.4$) en gemiddeld 0.79 stoten/seconde. De ejaculatoire BS-fasen van MIES duurden 6 - 45 seconden ($\bar{X} = 27.0$) met 11 - 72 bekkenstoten ($\bar{X} = 44.8$) en gemiddeld 1.66 stoten/seconde. Deze laatste getallen zijn vergelijkbaar met die van SIES: het al dan niet optreden van eerdere intromissies leek niet van invloed te zijn op het verloop van de uiteindelijke ejaculatoire BS-fase.

Tabel 9-3. Aspecten van ejaculatoire copulaties tijdens paartests: gemiddelde waarden. RTT = vervolg analyse, rangtekentoets: significante vergelijkingen.

	EJACULATIE NUMMER:					Friedman			RTT
	1	2	3	4	5	χ^2_r	df	p<	p<0.05
TESTS MET MINSTENS 4 EJACULATIES, N = 9									
beklimmingen	2.3	1.1	1.8	1.3		2.23	3	ns	
intromissies	1.2	1.1	1.0	1.0		0.73	3	ns	
BS-fase, sec	20.9	22.1	26.2	29.8		9.73	3	0.05	1<4;2<4
bekkenstoten	36.7	39.6	44.7	48.2		6.77	3	ns	
PE-fase, sec	70.1	54.2	72.2	76.9		3.83	3	ns	
IEI, min	5.1	6.9	8.4			16.22	2	0.001	1<2<3
TESTS MET MINSTENS 5 EJACULATIES, N = 5									
beklimmingen	2.0	1.2	2.2	1.4	1.6	0.72	4	ns	
intromissies	1.0	1.2	1.0	1.0	1.2	0.60	4	ns	
BS-fase, sec	17.0	19.2	21.8	28.0	31.2	12.20	4	0.02	1<5;2<5
bekkenstoten	20.8	41.2	40.2	48.4	52.8	11.56	4	0.05	1<3,4,5
PE-fase, sec	62.4	48.0	69.4	64.2	57.4	3.72	4	ns	
IEI, min	4.0	5.8	7.5	7.7		12.12	3	0.01	1<2,3,4;2<3

In tests met 4 of 5 ejaculaties steeg de duur van en het aantal bekkenstoten tijdens de ejaculatoire BS-fase (tabel 9-3): bij latere copulaties duurde het langer voordat het mannetje ejaculeerde. Dezelfde trend werd gevonden bij Indiase kroonapen (Nadler & Rosenblum 1971). Bielert & Goy (1973) en Zumpe & Michael (1983) vonden bij resp. rhesusapen en Java apen een toename in het totaal aantal bekkenstoten bij latere ejaculaties, maar dit was toe te schrijven aan een toename in het aantal beklimmingen per ejaculatie en niet aan een stijging van het aantal stoten per beklimming.

De duur van de PE-fase was gemiddeld 63.9 seconden (bereik 15 - 169, n = 49) en veranderde niet systematisch in de loop van ejaculatie series (tabel 9-3). De paarzit verscheen in 40 van de 49 PE-fasen, gemiddeld 17.4 seconden na het ejaculatie moment (n = 40): op z'n vroegst tijdens de ejaculatie en op z'n laatst 58 seconden daarna. Bij 9 ejaculaties werd de intromissie beëindigd terwijl het vrouwtje nog in presenteerhouding stond.

Fasen van de copulatie - buitenkooi

Tijdens de observaties in de buitenkooi werd getracht details van copulaties te noteren, maar dit kon niet zo nauwkeurig gebeuren als in de paartests, omdat ook het gedrag van niet-copulerende dieren gescoord moest worden. Zo werd in de buitenkooi niet genoteerd wanneer tijdens een beklimming de intromissie begon, hoeveel bekkenstoten er waren en wanneer de paarzit begon.

SIEs duurden vanaf het begin van de beklimming tot aan het ejaculatie

moment 10 - 70 seconden ($\bar{X} = 27.1$, $n = 120$: 10 systematisch gespreide SIEs van 12 regelmatig copulerende volwassen mannetjes). De feitelijke BS-fasen waren gemiddeld waarschijnlijk iets korter dan 27 seconden maar leken qua duur niet te verschillen van die in de paartests. De ejacatoire beklimmingen van James duurden gemiddeld 24.5 seconden en de individuele gemiddelden van de 11 andere mannetjes bedroegen 20.5 - 33.5 seconden. Alhoewel deze andere mannetjes tijdens hun copulaties het risico liepen geïnterrupteerd te worden leken zij dit niet te (kunnen?) ondervangen door snel te ejaculeren.

De duur van de PE-fase werd bij 68 copulaties in de buitenkooi gemeten. Voor James duurden de PE-fasen 30 - 155 seconden ($\bar{X} = 85.9$, $n = 17$) en voor 'tijdelijke alpha-mannen' in de incomplete groep 50 - 150 seconden ($\bar{X} = 76.5$, $n = 10$). Deze waarden verschilden niet significant van elkaar of van die in de paartests ($\bar{X} = 63.9$ sec; M-W U test). Aanmerkelijk kortere PE-fasen traden op bij volwassen mannetjes in aanwezigheid van ranghogere mannetjes ($\bar{X} = 27.2$ sec, bereik 0 - 130, $n = 41$; verschil t.o.v. paartests: $U = 236$, $n = 41$, $m = 49$, $p < 0.001$): de intromissies werden vaak al snel na de ejaculatie beëindigd (de helft binnen 10 sec) doordat een ranghoger mannetje interrumpeerde of doordat het vrouwtje wegrende. In de paartests leken de mannetjes hun partner na de ejaculatie stevig vast te houden zodat zij de intromissie niet kon beëindigen (zie ook Niemeyer & Chamove 1983) maar wellicht durfden zij dit in de complete groep niet altijd te doen, omdat ze met het verlengen van de PE-fase de kans op een interruptie verhoogden. Ook in de groep beermakaken die door Niemeyer & Chamove bestudeerd werd had het ranghoogste mannetje langere PE-fasen dan de andere mannetjes (gemiddeld resp. 76 en 44 sec).

Uit de bovenstaande getallen kan worden opgemaakt dat SIE-copulaties gemiddeld bijna 1 minuut duurden voor niet-alpha-mannen en 1.5 à 2 minuten voor de (tijdelijke) alpha-man en in paartests. MIE-copulaties konden langer duren maar namen zelden meer dan 3 minuten in beslag. De langste copulatie die ooit werd gezien omvatte 10 beklimmingen (waarvan 5 met intromissie) en duurde vanaf de eerste intromissie tot en met de PE-fase 7 minuten. Deze copulatie (James met top-vrouw V291) duurde zolang doordat het vrouwtje steeds negatief reageerde.

In eerdere studies aan beermakaken in het laboratorium (Goldfoot e.a. 1975; Slob e.a. 1978a; Slob & Schenck 1981) en in buiten-gevangenschap (Estep e.a. 1984) werden gemiddeld 30 - 41 intromittieve bekkenstoten per ejaculatie geteld, wat goed vergelijkbaar is met het in Oss gevonden gemiddelde van 38. Chevalier-Skolnikoff (1975) zag gemiddeld 64 stoten (inclusief niet-intromittieve). In de zojuist genoemde studies en in die van Linnankoski e.a. (1981) en Niemeyer & Chamove (1983) werden, steeds in afwezigheid van ranghogere mannetjes, PE-fasen van gemiddeld 1 tot 2 minuten gemeten.

Fasen van de copulatie - andere makakensoorten

Bij beermakaken komt het grootste deel van de copulatieduur voor rekening

van de lange PE-fase. Bij andere makaken duurt deze fase maar 1 of enkele seconden. De hieronder gegeven getallen hebben steeds betrekking op het pre-ejaculatoire deel van de copulatie: vanaf het begin van de eerste beklimming tot aan het ejaculatie moment.

Indiase kroonapen behoren net als beermakaken tot het SME-type maar hebben veel kortere copulaties: gemiddeld 10 seconden met 17 stoten (Nadler & Rosenblum 1971, 1973; Shively e.a. 1982). Berber apen (ook SME) hebben nog kortere copulaties: gemiddeld 6 seconden met 9 stoten (Taub 1980).

Bij MME-soorten omvatten de copulaties vele beklimmings met tussenpozen van een halve minuut of langer en een totale duur van enkele minuten tot 1 uur (\bar{X} = ongeveer 1 kwartier). Rhesusapen hebben beklimmings van 3 - 4 seconden met 2 - 7 stoten en in totaal 30 à 40 intromittieve stoten per ejaculatie (Southwick e.a. 1965; Bielert & Goy 1973; Michael & Wilson 1973). Japanse makaken hebben net zulke korte beklimmings als rhesusapen (Tokuda 1961; Harby e.a. 1971; Enomoto 1974; Enomoto e.a. 1979); Tokuda telde gemiddeld 63 en Enomoto 30 stoten per ejaculatie (inclusief niet-intromittieve stoten). Laponders hebben beklimmings die gemiddeld 10 seconden duren en 14 stoten omvatten; aan een ejaculatie gaan in totaal ruim 100 intromittieve stoten vooraf (Tokuda e.a. 1968; Bullock e.a. 1973; Nadler & Rosenblum 1973; Eaton & Resko 1974b).

Java apen kunnen SME-copulaties vertonen (\bar{X} = 8 sec met 17 stoten) maar ook MME-copulaties (\bar{X} = 3 beklimmings, elk met 13 stoten, totale duur 41 min; Shively e.a. 1982). Zumpe & Michael (1983) telden bij Java apen 3 - 5 bekkenstoten per seconde. Bij de andere onderzochte makakensoorten variëren de gemiddelden van 1 tot 3 stoten per seconde.

9.4 De sexuele capaciteiten van mannetjes

Studies aan beermakaken

In paartests in het laboratorium kunnen beermakaken in korte tijd meerdere malen ejaculeren (tabel 9-4). Wanneer de tests maar lang genoeg duren kunnen er zelfs series van 10 of meer ejaculaties worden gezien (Goldfoot e.a. 1975; Slob & Nieuwenhuijsen 1980). Deze hoge aantallen werden gevonden in introductie-tests, met dieren die voorheen maandenlang in een individuele kooi hadden geleefd. Daarentegen kunnen er bij continu samenlevende beermakaken dagen zonder een enkele ejaculatie voorbijgaan, en vormen dagen met 10 of meer ejaculaties een zeldzaamheid (Slob & Nieuwenhuijsen 1980; Estep e.a. 1984; beide studies met slechts 1 copulerend mannetje).

Ook in Oss bleek, althans in de complete groep, de ejaculatie activiteit beduidend lager te liggen dan in de introductie-tests. De 18 volwassen mannetjes uit fig. 4-10 en 4-11 ejaculeerden gemiddeld 0.12 maal per uur (bereik 0.01 - 0.52, 1050 observatie uren in 32 maanden). Hierbij zijn copulatie-ejaculaties (CES) en masturbatie-ejaculaties (MES) samen genomen.

Tabel 9-4. Literatuur overzicht: seksuele capaciteiten van mannelijke primaten. LO = levensomstandigheden; BG = buiten-gevangenschap; PT = laboratorium-paartests; W = wild; huidige studie: CO = continue observaties; ICG = incomplete groep; PT = paartest; AT = afvaltests.

max = hoogste score die ooit werd gemeten; a = tests werden beëindigd nadat een uitputtingscriterium was bereikt, d.v. 1 uur zonder copulaties; b = scores met peri-ovulatoire of oestradiol-behandelde partner.

Door Kinsey e.a. en in de huidige studie werden copulaties en masturbaties beschouwd, in de overige studies uitsluitend copulaties.

soort	studie	LO	N ♂	OBSERVATIES N duur	PER OBSERVATIE x̄	max
EJACULATIES						
beermakaak	huidige studie	CO	19	7 1 dag	1.9	14
	huidige studie	ICG	6	52 1-5½ uur	8.4/uur	59
	huidige studie	PT	12	26 30 min	2.2	7
	huidige studie	AT	19	20 ± 1 uur	5.0	9
	Chevalier-S 75	BG	3	? 1 uur	?	8
	Goldfoot ea 75	PT	4	4 3 uur	14.5	19
	Slob & N 80	PT	7	11 24 uur	18.5	38
	Linnankoski ea 81	PT	3	536 20 min	2.4	5
	Slob & S 81	PT	7	392 30 min	2.1	7
Estep ea 84	BG	1	59 4 uur	2.5	16	
laponder	Nadler & R 73	PT	4	8 3-7 uur	5.2	9 ab
Ind.kroonaap	Nadler & R 73	PT	4	8 1-4 uur	2.5	5 ab
Java aap	Glick ea 82	PT	3	72 20 min	1.8	3 b
rhesusaap	Bielert & G 73	PT	15	15 1-2 uur	2.9	5 ab
	Zumpe & M 83	PT	4	203 1 uur	2.7	? b
Japane mak.	Enomoto ea 79	PT	2	? 30 min	1.1	? b
doodshoofdaap	Wilson 77	PT	4	1493 30 min	0.03	1
gorilla	Nadler 76	PT	4	1991 ½-3 uur	< 1	4 ab
mens	Kinsey ea 48	W	14083	? 1 week	2.7	38
COPULATIES (MET OF ZONDER EJACULATIE)						
Berber aap	Taub 80	W	11	? ± 6 uur	0.2	6 b
baviaan	Hall & DeV 65	W	3	5 1 dag	6.1	21
orang-oetang	Nadler 77	PT	3	76 5½ uur	± 1	2
gorilla	Harcourt ea 80	W	3	? ?	0.3/uur	? b
chimpansee	Tutin 79	W	17	? ?	0.5/uur	? b
	de Waal 82	BG	4	? ?	1.5/dag	? b
bonobo	Savage-R & W 78	BG	1	? ?	0.9/uur	? b

Series van 10 of meer ejaculaties op 1 dag werden vertoond door M300 (8 maal, maximum 14 CE's), M303 (10 maal, maximum 14 CE's + ME's), M403 (7 maal, maximum 16 ME's), M410 (1 maal 14 CE's) en M239 (1 maal 11 ME's). Deze laatste gegevens berusten op systematische en ad libitum observaties zodat op grond daarvan geen frequenties per uur of per dag berekend konden worden (ad libitum observaties werden vaak ingelast wanneer er veel ejaculaties

werden gezien). In elk geval bleken lange ejaculatie series in de complete groep wel op te treden, maar leken ze beperkt te zijn tot slechts enkele mannetjes.

Aan de hand van de continue observaties kon wel berekend worden hoe frequent lange ejaculatie series optraden. In 1982 werd er 7 maal een 'dag' (14 à 17 uur) onafgebroken geobserveerd waarbij 19 mannetjes in de groep aanwezig waren: 4 pubers die reeds ejaculeerden en 15 oudere mannetjes. Zij ejaculeerden gemiddeld 0.13 maal per uur (bereik 0.01 - 0.51) wat nauwelijks verschilt van het bovengenoemde gemiddelde op grond van 1050 observatie uren. De 7 continu dagen gaven dus een goede weerspiegeling van de ejaculatoire activiteit tijdens de volledige studieperiode. Copulaties en ejaculaties bleken gelijkmatig over de uren van de dag verdeeld te zijn en waren niet, zoals bij Japanse makaken, geconcentreerd in de ochtend uren (Hanby e.a. 1971).

De gemiddelde ejaculatie frequentie per mannetje per continu dag was 1.9

Tabel 9-5. Ejaculaties tijdens de continue observaties: individuele gegevens. M239 en M502 waren op dag 7 niet in de groep aanwezig en zijn bij de analyses buiten beschouwing gelaten. Observatie dagen: 22.1, 26.2, 22.3, 23.4, 27.5, 25.6 en 28.9 (alle dagen in 1982).

♂	COPULATIE-EJACULATIES							MASTURBATIE-EJACULATIES							TOTAAL EJAC'S
	observatie dag							observatie dag							
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	
300	12		5	5	5	1									28
303	10				1		1	2		11	14	8	4	3	54
410	3		1												4
416		2	3	2	1	2									10
253		1								3		2		3	9
403								10	3	7	9	1		3	33
378								1			1	1	1	1	5
16	1		1	4	1					1		1	1	2	12
15				1	3	1									5
970	1	1							2	3	3	1		2	13
4								1	3		3		3	1	11
2								2	2		3	1	3		11
7								1	1	2	4	1	1	1	11
8								3		1		1	1		6
6								3	3	1		2		2	11
27					8										8
22	2	1	1	1	1	2									8
23		2	3	2	3	1	1	1	1			1	1	2	18
26														1	1
Σ	29	7	14	15	23	7	2	24	15	29	37	20	15	21	258
239							X	2	1	3	3	5	6	X	20
502							X			1		1	1	X	3

(bereik 0.14 - 7.7, mediaan = 2, n = 19, tabel 9-5). De meeste mannetjes ejaculeerden weleens 2 maal of vaker op een dag. Slechts enkele mannetjes ejaculeerden op elk van de 7 continu dagen. Series van 10 of meer ejaculaties van eenzelfde mannetje op 1 dag kwamen maar zelden voor (5 maal tijdens $7 \times 19 = 133$ mandagen) en waren beperkt tot M300, M303 en M403. Er zou geopperd kunnen worden dat ook andere mannetjes zulke lange series hadden maar dat die zich 's nachts voordeden. Echter, uit incidentele nachtelijke observaties in Oss en de 24 uurs-observaties van Slob & Nieuwenhuijsen (1980) bleek dat beermakaken wanneer het donker is voornamelijk slapen en maar hoogst zelden ejaculeren.

Tijdens de paartests en afvaltests bedroegen de gemiddelde ejaculatie frequenties resp. 2.2 per half uur en 5.0 gedurende ongeveer 1 uur (tabel 9-4). Het betrof hier voornamelijk CES: dankzij het wegvallen van de sociale controle kon er ongestoord gecopuleerd worden en waren de ejaculatie frequenties beduidend hoger dan in de complete groep (0.12/uur). Het was opmerkelijk dat M300 James slechts tijdens 1 van zijn tests (n = 5) copuleerde en ejaculeerde, en M27 Eelco tijdens geen van zijn tests (n = 3). James en Eelco copuleerden in de complete groep erg vaak en waarschijnlijk vormde de test-situatie voor hen niet zo'n buitenkansje als voor de andere mannetjes. Het viel op dat James tijdens zijn tests onrustig heen en weer liep voor de deur van de kooi, alsof hij graag terug wilde gaan naar de buitenkooi waar de rest van de groep zich bevond.

Tijdens de incomplete groep observaties in de buitenkooi ejaculeerde de 'tijdelijke alpha-man' altijd zeer frequent: gemiddeld 8.5 maal per uur. De observaties werden meestal na 1 of 2 uur gestopt of de top-mannetjes werden na 1 of 2 uur weer terug gezet. In geen geval waren er aanwijzingen dat de 'tijdelijke alpha-man' op dat moment al uitgeput was. Wanneer de observaties lang genoeg duurden konden zeer lange series gezien worden: M416 had eenmaal 22 CES in 3 uur en M410 meermalen 30 à 40 CES in 3 à 5 uur. De langste serie omvatte 59 CES in 5.5 uur en was afkomstig van M410 Sam: in het eerste uur 7 CES met V309 (M303 was toen nog aanwezig en copuleerde met V291) en daarna 52 CES met V291 (in afwezigheid van M303 en de andere mannetjes uit het bloedafname programma). Het laatst geobserveerde inter ejaculatie interval (IEI) in die serie duurde 15 minuten wat er niet op duidde dat Sam al uitgeput was (zie Slob & Nieuwenhuijsen 1980).

Van alle volwassen mannetjes (n = 18) en oudere pubers (n = 4) werden weleens 5 ejaculaties op een dag gezien, hetzij in de complete groep of onder experimentele omstandigheden. Alle mannetjes die gedurende ten minste 2 uur als 'tijdelijke alpha-man' werden geobserveerd hadden in die situatie weleens 10 of meer ejaculaties (M303, M410, M416, M239). Dit wijst erop dat alle mannelijke beermakaken van 4 jaar en ouder in staat zijn om minstens 5 maal en waarschijnlijk zelfs 10 maal op 1 dag te ejaculeren. Echter, dergelijke hoge scores deden zich onder 'natuurlijke' omstandigheden maar zelden voor.

Sexuele capaciteiten - vergelijking met andere soorten

Series van 10 of meer ejaculaties lijken voor beermakaken, onder bepaalde omstandigheden, niets bijzonders te zijn, maar zijn bij geen enkele andere primatensoort aangetroffen (tabel 9-4). Hall & DeVore (1965) zagen bij vrijlevende bavianen wel hoge aantallen copulaties (4 mandagen met 11 - 21 copulaties) maar meldden daarbij niet of er ook werd geëjaculeerd. Het zou voorbarig zijn om uit het bovenstaande te concluderen dat beermakaken de meest potente makaken zijn, want er is maar een beperkt aantal soorten bestudeerd in langdurige uitputtingstests.

Naast de beermakaak zijn er 5 primatensoorten onderzocht in langdurige paartests: de laponder, Indiase kroonaap, rhesus aap, orang-oetang en gorilla (tabel 9-4). Bij al deze soorten lagen de gemiddelden en maximale scores ver beneden die van beermakaken in soortgelijke tests. Japanse makaken en doodshoofdapen zijn onderzocht in korte laboratorium-tests en bleken daarin minder frequent te ejaculeren dan beermakaken. Java apen hadden in tests van 20 minuten bijna net zulke hoge scores als beermakaken (Linnankoski e.a. 1981; Glick e.a. 1982). Echter, in tests van 1 uur met een peri-ovulatoir vrouwtje ejaculeerden Java apen gemiddeld maar 2.7 maal (Zumpe & Michael 1983) terwijl beermakaken gedurende het eerste uur van langdurige paartests, ongeacht de hormonale status van hun partner, veel hoger scoorden ($\bar{X} = 6.7$, bereik 4 - 11 ejaculaties; gecombineerde data van Goldfoot e.a. 1975 en Slob & Nieuwenhuijsen 1980; 15 tests met 11 mannetjes). De resterende 4 apensoorten in tabel 9-4 werden in continu samenlevende groepen bestudeerd: Berber aap, baviaan, chimpansee en bonobo. Uit de gepresenteerde frequenties kan worden afgeleid dat de mannetjes van deze soorten in staat zijn om meermalen (mogelijk zelfs > 10) op een dag te copuleren. Daarbij is het echter niet zeker of er elke keer een ejaculatie optreedt. Taub (1980) meldde wel dat 94% van de geobserveerde copulaties in een ejaculatie resulteerden, wat zou kunnen betekenen dat een Berber aap 12 maal op een dag kan ejaculeren (zie tabel 9-4). Of de 4 laatstgenoemde soorten inderdaad net zo'n hoge ejaculatoire capaciteit hebben als de beermakaak zou moeten blijken uit langdurige paartests of incomplete groep experimenten.

Kinsey e.a. (1948) deden een uitgebreid onderzoek naar de seksuele activiteiten van Amerikaanse mannen: zij interviewden ruim 14000 vrijwilligers en vonden bij hen een gemiddelde ejaculatie frequentie van 2.7 per week (mediaan = 2; beermakaken hadden een mediane score van 11 per 7 continu dagen). Jongens van 16 à 17 jaar hadden een relatief hoog gemiddelde: 3.2 ejaculaties per week voor ongehuwden (meest MES) en 4.8 voor gehuwden (meest CES). Op latere leeftijd daalde dit geleidelijk tot ongeveer 1 ejaculatie per week voor 60 à 70-jarigen. In de studiegroep zaten relatief veel jonge mannen waardoor het gemiddelde vrij hoog lag. Kinsey e.a. berekenden dat de ejaculatie frequentie voor de totale volwassen mannelijke Amerikaanse bevolking 2.3 per week zou bedragen. Er werd benadrukt dat hierin een grote individuele variatie bestond: sommige mannen ejaculeerden maandenlang niet en anderen wel 4 keer per dag. Mannen

met tenminste 7 ejaculaties per week maakten 8.4% van de studiegroep (7.6% van de bevolking) uit. Zulke hoge scores kwamen bij streng religieuze mannen maar weinig voor en bij mannen uit de "underworld" (criminelen, souteneurs etc.) juist vrij veel. Kinsey e.a. vermoedden dat veruit de meeste mannen wel in staat zouden zijn om elke dag te ejaculeren, maar dat dit vermogen door sociale restricties niet volledig tot uiting zou komen.

Hoge seksuele capaciteiten - mogelijke oorzaken en functies

Bertrand (1969) suggereerde dat seksueel gedrag bij makaken kan optreden als onderdeel van begroetingen. Volgens Slob e.a. (1978a) zou dit in het bijzonder voor beermakaken gelden. Wanneer een mannelijke en een vrouwelijke beermakak voor het eerst of na een onderbreking van enkele dagen (weer) aan elkaar geïntroduceerd worden (= in dezelfde ruimte gebracht worden) copuleren ze zeer vaak: 4 tot 11 CE's gedurende het eerste uur (zie boven). Ook bij introducties van meerdere dieren wordt frequent gecopuleerd (Bertrand 1969; Slob e.a. 1978b; Bernstein 1980). Wanneer de dieren tussen opeenvolgende introducties in in verschillende kooien verblijven maar elkaar wel kunnen zien, horen en ruiken, treden er bij introducties niet altijd copulaties op (Linnankoski e.a. 1981; Estep e.a. 1984). Mannelijke beermakaken kunnen relatief hoge copulatie frequenties vertonen wanneer ze na een periode van 1 jaar met regelmatige paartests met steeds hetzelfde vrouwtje, getest worden met een nieuwe partner (Slob & Schenck 1985). Bij andere makakensoorten resulteren introducties van 'onbekende' partners ook in relatief hoge copulatie frequenties (Michael & Zumpe 1978) maar daarbij zijn de scores niet zo hoog als bij beermakaken in vergelijkbare tests (tabel 9-4: Bielert & Goy 1973; Nadler & Rosenblum 1973).

In de huidige studie bleek het wegvallen van sociale restricties (incomplete groep) een sterke stimulans te zijn voor het optreden van copulaties. Daarbij waren de copulanten voorheen niet van elkaar gescheiden geweest maar was het voor hen wel onmogelijk geweest frequent met elkaar te copuleren: de alpha-man tolereerde dit niet. Lange CE-series behoeven daarom niet uitsluitend begroetingsgedrag te weer- spiegelen: ze zouden tevens een compensatie kunnen vormen voor een tekort aan seksuele interacties in de voorafgaande periode.

Bij continu samenlevende beermakaken kunnen zich soms 'spontaan' lange ejaculatie series voordoen (zie ook Slob & Nieuwenhuijsen 1980; Estep e.a. 1984). De directe oorzaak daarvan is onduidelijk: ze kunnen niet worden toegeschreven aan een introductie of abstinentie effect.

Over het uiteindelijke nut (de reproductieve voordelen) van de hoge ejaculatoire capaciteiten van beermakaken kan slechts gespeculeerd worden. Dit vermogen wordt door de mannetjes in elk geval niet aangewend om in korte tijd veel vrouwtjes te bevruchten: lange CE- (en ook gerichte ME-) series speelden zich bijna altijd met maar 1 vrouwtje af. Dit werd ook door Estep e.a. (1984) gevonden. Bovendien kennen beermakaken geen paringsseizoen waarin, in betrekkelijk korte tijd, alle vrouwtjes ovuleren.

Er zou geopperd kunnen worden dat spermacompetitie ten grondslag ligt aan de hoge ejaculatoire capaciteiten van beermakaken: het mannetje dat de grootste hoeveelheid spermatozoa in een vrouwtje deponeert (door het vaakst met haar te copuleren) maakt de grootste kans haar te bevruchten. Daartoe zouden alle ejaculaten sperma moeten bevatten. Uit een onderzoek aan M239 Thomas bleek dat dit laatste inderdaad het geval was. Wanneer Thomas in een individuele kooi werd geplaatst kon het gebeuren dat hij frequent ging masturberen. Tijdens 2 van zulke series (22 en 32 MEs) werden regelmatig gecoaguleerde ejaculaten opgevangen, die door de traliebodem van de kooi vielen. De spermatozoa concentratie vertoonde in de loop van de series geen systematische afname: de eerste 10 ejaculaten bevatten 1 - 42 miljoen (en 1 maal 612 miljoen) spermatozoa per ml, en de laatste 10 ejaculaten 3 - 47 miljoen. Toch leek spermacompetitie geen belangrijke rol te spelen, aangezien James en de 'tijdelijke alpha-mannen' in staat waren om een vrouwtje gedurende vele uren te monopoliseren: tijdens hun CE-series copuleerde het vrouwtje met geen enkel ander mannetje.

Bij Berber apen zou spermacompetitie wel een rol kunnen spelen: een peri-ovulatoire vrouwelijke Berber aap copuleert op 1 dag met soms wel 10 verschillende partners (Taub 1980). Bij Indiase kroonapen (Simonds 1965), rhesusapen (Southwick e.a. 1965) en Japanse makaken (Hanby e.a. 1971) werd eveneens gezien dat een vrouwtje op 1 dag met meerdere mannetjes kon copuleren, maar bij die soorten werd juist geen hoge ejaculatoire capaciteit aangetroffen.

Katachtigen, verscheidene knaagdieren en vele andere zoogdieren hebben reflex-ovulaties: het vrouwtje ovuleert pas nadat ze heeft gecopuleerd (Jöchle 1975). Primaten kennen geen reflex-ovulatie in de strikte zin van het woord: vrouwtjes die zelden of nooit copuleren kunnen toch regelmatig ovuleren. Toch blijkt uit het literatuur overzicht van Jöchle dat het niet is uitgesloten dat ook bij rhesusapen en de mens copulaties kunnen leiden tot een vervroegde ovulatie en dat ovariumcycli met copulatie(s) vaker ovulatoir zijn dan cycli waarin niet wordt gecopuleerd. Wanneer copuleren ook bij beermakaken een ovulatie-vervroegend effect zou hebben zou verwacht worden dat frequent copulerende vrouwtjes kortere inter-ovulatie intervallen (IOIn) hebben dan vrouwtjes die maar weinig copuleren. Dit bleek niet zo te zijn: bij frequent copulerende vrouwtjes (score in fig. 4-9 > 0.06/uur) duurden de IOIn gemiddeld 29.9 dagen en bij minder frequent copulerende vrouwtjes 30.5 dagen ($U = 30.5$, $n = 9$, $m = 9$, ns; vrouwtjes met minstens 3 gemeten IOIn waarvan per individu \bar{X} werd berekend; eerste IOIn na lactatie of puberteit niet meegerekend). Wanneer copuleren bij beermakaken het al dan niet optreden van ovulaties zou beïnvloeden mag verwacht worden dat frequent copulerende vrouwtjes relatief weinig anovulatoire cycli hebben. In de huidige studie waren er geen gedetailleerde menstruatie gegevens voorhanden zodat niet kon worden vastgesteld of zich anovulatoire cycli voordeden (= menstruatie intervallen zonder progesteron stijging). Wel bleek dat alle volwassen vrouwtjes, of ze nu veel of weinig copuleerden, regelmatige series ovulatoire cycli

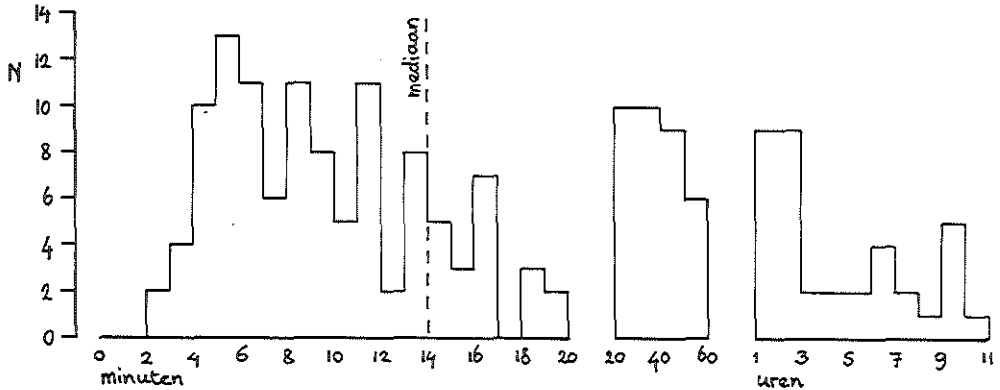
hadden (d.w.z.: progesteron stijgingen met tussenpozen van ca. 30 dagen). Copulatie activiteit leek daarom niet van invloed te zijn op het al dan niet optreden van ovulaties.

Bij runderen en schapen kan het succes van kunstmatige inseminatie (d.w.z. de conceptie-ratio) worden verhoogd wanneer bij de vrouwtjes in de peri-ovulatoire periode de cervix wordt gestimuleerd, door rectale stimulatie (koeien) of copulatie met een gevasectomeerde ram (Jöchle 1975). Goldfoot e.a. (1975) suggereerden dat ook bij beermakaken herhaalde cervix stimulatie de kans op een zwangerschap kan verhogen (via een invloed op de LH-spiegels en daarmee op het functioneren van het corpus luteum) en dat hierin de ultimate verklaring voor de hoge copulatie activiteit van deze soort zou kunnen liggen. Bij beermakaken is het, gezien de bijzondere structuur van de genitaliën, zeer waarschijnlijk dat tijdens copulaties directe cervix stimulatie plaatsvindt (zie ook fig. 2-2). De lange PE-fase zou nog voor extra stimulatie kunnen zorgen. Om de hypothese van Goldfoot e.a. te toetsen zou een vergelijking gemaakt moeten worden tussen de conceptie-ratio's op enerzijds peri-ovulatoire dagen met maar 1 of enkele CEs en anderzijds peri-ovulatoire dagen met lange CE-series. Zo'n vergelijking kan niet aan de hand van de hier gepresenteerde data gemaakt worden, omdat lang niet alle copulaties die plaatsvonden ook gescoord werden. Wel blijkt uit fig. 4-9 en tabel 6-1 dat een hoge copulatie activiteit en een hoge conceptie kans (laag aantal niet-conceptieve ovulaties, NCOs) niet altijd samengingen. Wanneer cervix stimulatie bij makaken inderdaad een belangrijke rol speelt zou verwacht worden dat beermakaken hogere conceptie-ratio's hebben dan rhesusapen omdat er bij de laatste soort geen PE-fase is en waarschijnlijk geen directe cervix stimulatie tijdens copulaties (fig. 2-2). In hoofdstuk 6 bleek echter het omgekeerde: beermakaken hebben veel, en rhesusapen weinig NCOs.

Samenvattend kan gezegd worden dat geen van de bovengenoemde ultimate hypothesen een afdoende verklaring geeft voor de hoge ejaculatoire capaciteiten van beermakaken.

Inter ejaculatie intervallen

Een inter ejaculatie interval (IEI) kon gemeten worden wanneer een mannetje 2 maal achter elkaar ejaculeerde (CE of ME) en in de tussentijd onafgebroken werd geobserveerd. Gedurende de gehele studie (alle buiten- en binnenkooi observaties) werden 2520 IEIn gemeten. Daarvan duurden er slechts 32 (1.3%) korter dan 3 minuten. Deze korte IEIn kwamen voornamelijk voor rekening van M300, M303 en M410 (allen ranghoog en betrekkelijk oud) en van M403. Jongere en ranglagere mannetjes vertoonden ook wel eens zo'n kort IEI. Van elk van de ejaculaat-producerende mannetjes (n = 23) werd meermalen een IEI van 3.0 - 7.0 minuten gemeten, wat aangaf dat zij allen in staat waren om met vrij korte tussenpozen te ejaculeren. IEIn van meer dan 1 uur vormden slechts 1.9% van het totaal maar de kans op het scoren daarvan was dan ook gering: dat kon alleen als enkele observatie uren op elkaar aansloten.



Figuur 9-1. Verdeling van de lengten van inter ejaculatie intervallen (IEIn) tijdens de continue observaties.

Tijdens de continue observaties hadden lange IEIn net zo'n grote kans om gescoord te worden als korte IEIn. Zestig % van de IEIn duurden minder dan 20 minuten, 20% duurden 20 minuten tot 1 uur en 20% langer dan 1 uur (maximaal 10.8 uur; fig. 9-1). Ranghoge en ranglage, jonge en oude en masturberende en copulerende mannetjes droegen allen in ongeveer gelijke mate bij aan deze verdeling: er werd meestal in series geëjaculeerd (IEIn < 20 min) maar er waren daarnaast ook 'losse' ejaculaties. Ook uit eerdere studies bleek dat continu samenlevende beermakaken veelal in series ejaculeren (Chevalier-Skolnikoff 1975; Slob & Nieuwenhuijsen 1980; Estep e.a. 1984).

Tabel 9-6 en 9-7 tonen het verloop van IEIn gedurende ejaculatie series. Voor tabel 9-6 werden series van minstens 5 ejaculaties gebruikt waarbij het begin was gezien, dat wil zeggen dat het betrokken mannetje in de 30 minuten voor de eerst geobserveerde ejaculatie niet had geëjaculeerd. Tabel 9-7 is gebaseerd op series van minstens 9 ejaculaties waarbij het er niet toe deed of het begin was gezien. In de tabellen zijn tevens de resultaten samengevat van eerdere introductie-tests met beermakaken.

In afwezigheid van ranghogere mannetjes (James, 'tijdelijke alfa-mannen', paartests) vertoonden de copulatie-IEIn een stijging: het eerste IEI van een serie was gewoonlijk korter dan latere IEIn, en in het verloop van lange series namen de IEIn verder toe. Dezelfde trend deed zich voor in ME-series, zowel in de complete als in de incomplete groep. In afwezigheid van ranghogere mannetjes kon een mannetje zonder gevaar voor interrupties copuleren, met als beperkende factor zijn eigen fysieke capaciteiten en motivatie: naarmate een CE-serie vorderde raakte hij vermoeid en/of minder gemotiveerd waardoor de IEIn langer duurden. Hetzelfde gold voor ME-series, waarop ook geen sociale controle bestond. Daarentegen leken de copulatie-IEIn in aanwezigheid van ranghogere manne-

tjes bepaald te worden door sociale in plaats van fysieke of motivationele factoren: in die situatie moest een mannetje steeds wachten tot zich een gunstige gelegenheid tot copuleren voordeed, dat wil zeggen tot dat geen enkel ranghoger mannetje hem in de gaten had. Dergelijke gelegenheden deden zich met onregelmatige tussenpozen voor, en de IEIn vertoonden dan ook geen geleidelijke stijging.

Estep e.a. (1984) maten bij beermakaken in buiten-gevangenschap voor de alpha-man IEIn van gemiddeld 12 minuten (begin CE-serie) tot 17 minuten (eind CE-serie). Bij andere makaken duren IEIn gewoonlijk een half uur of meer, dus aanmerkelijk langer dan bij de beermakaak (paartests: Bielert &

Tabel 9-6. Gemiddelde IEIn in minuten aan het begin van ejaculatie series (zie tekst voor uitleg). ES = ejaculatie series; CE = copulatie-ejaculaties; ME = masturbatie-ejaculaties; G, S & N = gecombineerde data van Goldfoot (1975) en Slob & Nieuwenhuijsen (1980 en ongepubliceerde data). Friedman ANOVA: $df = 3$; RTT = vervolg analyse, rangtekentoets: significante vergelijkingen. Zie ook tabel 9-1.

		N	N	IEI NUMMER:				Friedman		RTT	
				1	2	3	4	χ_r^2	p<	p<0.05	
CG	alpha	CE	1	17	7.7	8.4	10.3	15.1	9.92	0.02	1,2<3,4
	overigen	CE	3	4	14.6	10.8	16.7	19.7	3.75	ns	
	overigen	ME	5	15	6.3	7.1	8.7	12.2	11.76	0.01	1,2,3<4
ICG	'alpha'	CE	5	26	4.6	6.7	5.5	6.6	22.66	0.001	1<2,3,4
	overigen	CE	6	15	15.1	12.1	22.5	14.0	1.48	ns	
	allen	ME	4	17	6.3	7.7	8.9	8.0	12.32	0.01	1<2,3,4
PT	Oss	CE	5	5	4.0	5.8	7.5	7.7	12.12	0.01	1<2<3,4
	G, S & N	CE	10	14	7.2	9.1	11.3	12.5	22.78	0.001	1<2<3,4

Tabel 9-7. Gemiddelde IEIn in minuten gedurende series van minstens 9 ejaculaties. B = begin (\bar{X} eerste 3 IEIn); M = midden (\bar{X} middelste 2 of 3 IEIn); E = eind (\bar{X} laatste 3 IEIn). Friedman ANOVA: $df = 2$. Zie ook tabel 9-1 en 9-6.

		N	N	IEI:			Friedman		RTT	
				B	M	E	χ_r^2	p<	p<0.05	
CG	alpha	CE	1	10	6.7	8.6	12.0	12.80	0.01	B<M<E
	overigen	CE	2	2	8.8	7.2	12.4	1.00	ns	
	overigen	ME	3	20	8.9	8.0	10.5	5.20	0.10	M < E
ICG	'alpha'	CE	3	27	5.0	5.7	9.1	32.89	0.001	B<M<E
	'alpha'	ME	2	6	6.6	6.4	7.5	5.33	0.10	M < E
PT	G, S & N	CE	8	11	8.6	11.1	33.3	10.77	0.01	B<M<E

Goy 1973; Nadler & Rosenblum 1973; Zumpe & Michael 1983). In de 2 eerst genoemde studies werd ook gevonden dat het eerste IEI in een serie gewoonlijk korter was dan latere IEIn. Nadler (1976) zag in een klein gedeelte van zijn paartests met gorilla's 2 ejaculaties optreden. Daarbij duurde het IEI 4 - 42 minuten (mediaan = 15): 2 tot 4 maal langer dan het eerste IEI van beermakaken in paartests (tabel 9-6).

9.5 Gedrag van vrouwtjes tijdens copulaties

Vrouwelijk orgasme gezicht

Vrouwelijke beermakaken kunnen, net als mannetjes, het orgasme gezicht vertonen. Uit laboratorium-onderzoek is gebleken dat het vertonen van deze gelaatsuitdrukking samengaat met krachtige uterus contractie en een verhoogde hartslag (Goldfoot e.a. 1980). Daarmee is de beermakaak de enige apensoort waarvoor is aangetoond dat vrouwtjes in fysiologische zin een orgasme kunnen hebben, volgens de criteria van Masters & Johnson (1966). Aan de specifieke gelaatsuitdrukking (uniek voor de beermakaak) is zo'n

Tabel 9-8. Percentage van de copulaties met ejaculatie (CES) waarbij een vrouwelijk orgasme gezicht (VOG) optrad. Tussen haakjes: aantallen CES waarbij kon worden vastgesteld of VOG al dan niet optrad, systematische en niet-systematische (*inclusief ad libitum*) observaties. Oudere ♀♀: > 7 jaar op 1.3.80; jongere ♀♀: < 7 jaar op 1.3.80; 410 = M410 als tijdelijke alpha-man. Zie ook tabel 9-1.

domin.rang →	♂	N	OUDERE ♀♀			JONGERE ♀♀			ALLE ♀♀
			top (291)	hoog 5	midden -laag 5	hoog 5	midden 5	laag 5	
COMPLETE GROEP									
alpha	1	36(39)	15(61)	0(11)	14(28)	(0)	(0)	19(139)	
top	3	(0)	0(12)	0(4)	11(28)	7(14)	0(2)	7(60)	
jong B	4	(0)	0(2)	0(2)	0(19)	12(23)	0(7)	5(56)	
overigen	8	(0)	(0)	(0)	8(12)	0(17)	0(3)	3(32)	
totaal	16	36(39)	12(75)	0(17)	9(87)	7(57)	0(12)	12(287)	
INCOMPLETE GROEP									
410	1	29(117)	32(38)	(0)	0(3)	(0)	(0)	29(158)	
'alpha'	9	23(13)	29(14)	33(3)	8(13)	0(11)	0(3)	16(57)	
jong B	4	(0)	0(2)	0(3)	11(18)	0(5)	(0)	7(28)	
overigen	5	0(1)	6(17)	0(1)	0(5)	0(10)	10(10)	5(44)	
totaal	13	28(131)	24(71)	14(7)	8(39)	0(26)	8(13)	21(287)	
TOTAAL	16	30(170)	18(146)	4(24)	9(126)	5(83)	4(25)	16(574)	

orgasme ook uitwendig herkenbaar. Allen & Lemmon (1981) vonden dat er bij chimpansees, na manuele stimulatie, vaginale spier contracties kunnen optreden. Dit duidt erop dat vrouwelijke chimpansees mogelijk ook orgasmes kunnen hebben en het is zeker niet uitgesloten dat dit voor nog meer primatensoorten geldt.

In de huidige studie bleek dat als het vrouwelijk orgasme gezicht (VOG) tijdens een copulatie verscheen, dit vrijwel altijd tegelijk met of vlak na de ejaculatie van het mannetje gebeurde. De gelaatsuitdrukking duurde maar 1 of enkele seconden en kon tijdens de PE-fase een paar maal terugkomen. Slechts 1 maal werd er een VOG gezien tijdens een copulatie waarbij het mannetje niet ejaculeerde (V29 met M23). Chevalier-Skolnikoff (1974b, 1976) en Goldfoot e.a. (1980) zagen ook VOGn tijdens isosexuele beklimmingen, maar in Oss werd dit nooit waargenomen. Aangezien het VOG maar kort duurde moest, om met zekerheid vast te stellen of het al dan niet optrad, het gezicht van het vrouwtje gedurende de copulatie voortdurend zichtbaar zijn voor de observator. Dit was het geval bij 287 copulaties met ejaculatie (CEs) in de complete groep (inclusief ad libitum observaties) en bij eveneens 287 CEs in de incomplete groep (buitenkooi). Copulaties zonder ejaculatie werden hier buiten beschouwing gelaten.

Bij 16% van de in detail geobserveerde CEs trad een VOG op. De individuele percentages varieerden van 0 tot 36 ($\bar{X} = 10.2$, $n = 14$ vrouwtjes met minstens 10 geobserveerde CEs; complete en incomplete groep gecombineerd). Een even grote individuele variatie werd in het laboratorium gevonden door Goldfoot e.a. (1980). Tabel 9-8 toont de VOG-percentages voor verschillende dominantie/leeftijd klassen. De getallen dienen slechts als een globale indicatie van de orgasme frequentie: de diverse individuen droegen er in zeer verschillende mate aan bij. M300, V291 en M410 (de laatste als tijdelijke alpha-man) zijn apart weergegeven omdat van hen zeer veel CEs werden gezien. V291, de top-vrouw en andere ranghoge, relatief oude vrouwtjes hadden relatief hoge VOG-percentages terwijl jongere en ranglage vrouwtjes over het geheel genomen vrij laag scoorden. De eersten copuleerden voornamelijk met (tijdelijke) alpha-mannen en de laatsten met ranglagere mannetjes. In hoeverre de dominantierang van de mannelijke partner een rol speelde is moeilijk aan te geven: er werden maar weinig CEs gezien van oudere ranghoge vrouwtjes met ranglage mannetjes of anderzijds van jonge en ranglage vrouwtjes met top-mannetjes.

Het was opmerkelijk dat bij de 21 CEs van M410 in de complete groep geen enkele maal een VOG van zijn partner werd gezien, terwijl in de incomplete groep, met M410 als 'tijdelijke alpha-man', het VOG-percentage 29 bedroeg (tabel 9-8). Dit zou erop kunnen duiden dat de (tijdelijke) sociale positie van de mannelijke partner van invloed kan zijn op het optreden van een orgasme bij het vrouwtje. Wellicht was de kans op een orgasme gering wanneer het risico van een interruptie bestond of wanneer de PE-fase maar kort duurde. Er zou dan verwacht worden dat in de tests in de binnenkooi (niet in tabel 9-8 opgenomen) veel VOGn zouden optreden: daar konden geen interrupties optreden en duurden de PE-fasen relatief lang. Deze verwach-

ting bleek niet uit te komen: in de afvaltests werd geen, en in de paartests slechts 1 VOG gezien, terwijl het gezicht van het vrouwtje meestal goed zichtbaar was. Als de dieren 'in alle rust' konden copuleren hoefde dat dus niet te betekenen dat de vrouwtjes gemakkelijker een orgasme bereikten.

De vrouwtjes die relatief vaak met James copuleerden bleken, met hem, ook relatief hoge VOG-percentages te hebben ($r = 0.933$, $p < 0.01$, $n = 6$ vrouwtjes met minstens 10 in detail geobserveerde CES; copulatie frequenties o.g.v. fig. 4-13). Dit zou kunnen betekenen dat de kans op een orgasme toeneemt naarmate het vrouwtje en haar partner beter 'op elkaar ingespeeld' zijn. Een andere aanwijzing hiervoor werd gevonden in de paartests: het enige VOG dat daar werd gezien trad op tijdens de laatste CE in een serie van 7 (V21 met M403: het enige paar met > 5 CES). Bij een ander paar, met 4 CES in hun test, werd 2 maal een 'onvolledig VOG' gezien (ronde mond, lippen niet getuit): dit betrof V21 en M300 die in de buitenkooi zeer regelmatig met elkaar copuleerden. Ook het feit dat V291 met M410 in de incomplete groep vaak VOGn vertoonde en tevens zeer veel copulatie ervaring met hem had (zie tabel 4-15) ondersteunt de hierboven geopperde hypothese.

CES waaraan in het voorafgaande half uur minstens nog 1 CE was voorafgegaan (van hetzelfde vrouwtje) leidden vaker tot een VOG dan overige CES (met James: resp. 25% en 3%, $\chi^2 = 6.75$, $df = 1$, $p < 0.01$; in de overige klassen waren de getallen in elk der categorieën te klein voor een χ^2 toets). Tijdens CE-series waren er frequenter orgasmes van het vrouwtje dan tijdens 'losse' of 'eerste' CES. Echter, in het verloop van lange CE-series veranderde de VOG-frequentie niet wezenlijk.

Ten aanzien van het optreden van VOGn bleken er geen significante verschillen te bestaan tussen copulaties met of zonder agitatie of tussen SIES en MIES. Tijdens alle fasen van de ovariumcyclus en het begin van de zwangerschap waren de VOG-percentages ongeveer even hoog.

Teruggrijpen en terugkijken

Tijdens veel copulaties werd door het vrouwtje 'teruggrijpen' vertoond: zij pakte met een hand een been of de flank van haar partner vast. Soms reikte een vrouwtje met haar arm tussen haar benen door om het scrotum van haar partner aan te raken. Deze laatste vorm werd vooral in de beginfase van de copulatie gezien en leek bedoeld te zijn om het mannetje te 'sturen'. Gedurende 1 copulatie kon het vrouwtje meezmalen, afwisselend links en rechts, teruggrijpen. Tijdens de paartests, waar dit in detail werd gescoord, werd bij 76% van de CES teruggrijpen gezien. Als er teruggrijpen optrad, begon dit meestal (87%) al voor de ejaculatie en trad het bijna altijd (94%) op het ejaculatie moment zelf op. In de buitenkooi werd met CES met een VOG vaker teruggegrepen dan bij CES zonder VOG (resp. 96% en 73%, $\chi^2 = 21.28$, $df = 1$, $p < 0.001$; deze trend gold voor alle dominantie/leeftijd klassen).

Een gedrag dat vaak in combinatie met teruggrijpen optrad was 'terug-

kijken': een copulerend vrouwtje keek over haar schouder haar partner aan. In de paartests werd dit bij 81% van de CES gezien. In 26% van de CES waarbij werd teruggekeken begon dit al voor de ejaculatie en in 91% werd er in elk geval op het ejaculatie moment teruggekeken. In de buitenkooi werd bij CES met een VOG vaker teruggekeken dan bij CES zonder VOG (resp. 89% en 67%, $\chi^2 = 18.08$, $df = 1$, $p < 0.001$). Zowel teruggrijpen als -kijken gebeurde bij 85% van de CES met VOG en bij 56% van de CES zonder VOG. Beide gedragselementen waren afwezig in respectievelijk 1% en 18% van de CES

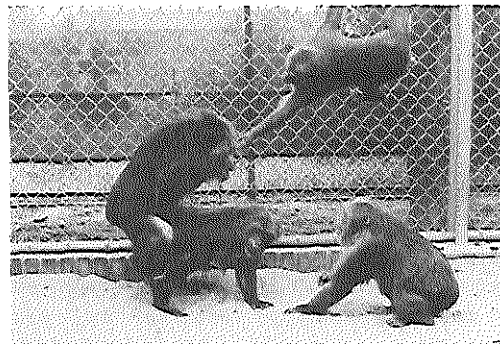
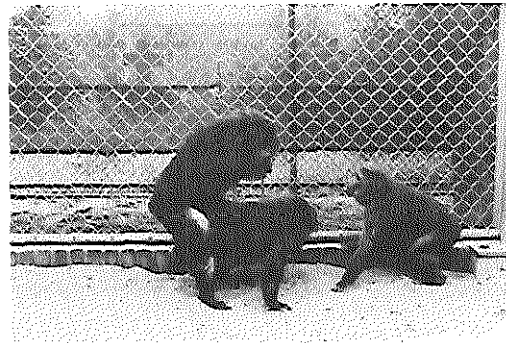
Teruggrijpen en -kijken is bij vele soorten makaken waargenomen (Allen & Lemmon 1981). Door Zumpe & Michael (1968) en Chevalier-Skolnikoff (1974b) werd gesuggereerd dat deze gedragingen een indicatie zouden zijn van het vrouwelijk orgasme. Dixson (1977) vond dit niet aannemelijk omdat hij ook teruggrijpen zag bij beklimmingen tussen vrouwtjes. Goldfoot e.a. (1980) toonden echter aan dat zulke beklimmingen ook tot een orgasme kunnen leiden (zij deden hun fysiologische metingen juist bij beklimmingen tussen vrouwtjes!), dus vormt Dixson's observatie geen goed argument om de orgasme theorie af te wijzen. Betere argumenten tegen die theorie zijn de bovenbeschreven vondsten dat teruggrijpen en -kijken toch nog bij het merendeel der CES zonder VOG voorkomen en dat deze gedragingen vaak al aan het begin van een copulatie (soms al tijdens de sex exploratie, vóór de beklimming) beginnen. Bovendien werd teruggrijpen ook bij de meeste beklimmingen tussen mannetjes gezien terwijl daarbij zeker geen orgasme optrad.

9.6 Verstoring van copulaties

Beermakaken kunnen gedurende een copulatie op verschillende wijzen worden verstoord door hun groepsgenoten. Er zijn hier 2 typen verstoringen onderscheiden: verstoringen door volwassen mannetjes die in rang boven het copulerende mannetje staan (interrupties) en verstoringen door andere dieren (agitatie).

Interrupties werden in hoofdstuk 4 al beschreven: deze resulteerden altijd in een onmiddellijke beëindiging van de copulatie waarbij de copulanten submissief gedrag konden vertonen tegen de interruptor. De laatste kon wel agressie vertonen, maar zeker geen submissie. Door te interromperen kon een ranghoog mannetje voorkomen dat een ander mannetje een vrouwtje zou bevruchten. Het reproductieve voordeel van interrupties door mannetjes is daarom evident en het is dan ook niet verwonderlijk dat copulatie-interrupties bij talloze primatensoorten zijn waargenomen (zie hoofdstuk 4).

In het vervolg van dit hoofdstuk zal vooral agitatie ter sprake komen. Dit gedrag had in de regel geen onmiddellijke beëindiging van copulaties tot gevolg en copulanten reageerden nooit submissief tegen agitatie-vertoners (soms wel agressief). De laatsten konden zowel agressieve als submissieve gedragselementen vertonen. Agitatie is in deze vorm slechts

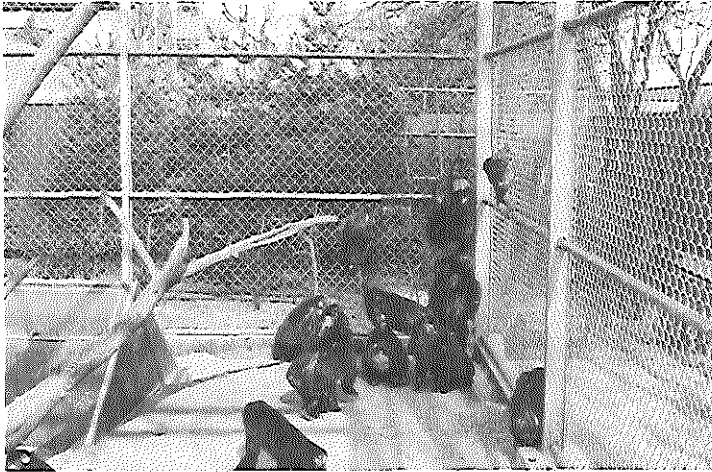


Van boven naar beneden:

Copulatie van M300 James met V350 Sonja, bekkensoot-fase. Rechts op de foto zit een jong mannetje (M48 Elvis).

Ejaculatie moment, te herkennen aan de gelaatsuitdrukking van James. Elvis vertoont agitatie: hij dreigt naar James.

Elvis slaat naar het gezicht van James; een tweede agitatie-vertoner (V39 Edith) dreigt naar James.



Copulatie van M27 Eelco (op de rug gezien in de uiterste hoek van de kooi) met V332 Lenie (niet te zien op de foto). Meerdere dieren vertonen agitatie of zijn belangstellend; een jong-volwassen vrouwtje trekt aan Eelco's haren.

bij enkele apensoorten aangetroffen. De oorzaken en functies van dit opmerkelijke gedrag zijn nog onduidelijk. In de Engelstalige literatuur over dit onderwerp wordt gesproken van "harassment". In hoofdstuk 3 werd reeds uiteengezet waarom hier voor de term 'agitatie' is gekozen.

Agitatie - beschrijving

Wanneer er tijdens een copulatie agitatie optrad was dit vrijwel altijd op het copulerende mannetje gericht: van de duizenden geobserveerde gevallen waren er slechts 3 op het vrouwtje gericht. Het gedrag bestond uit het opgewonden rond de copulanten dansen (afwisselend naderend en deinzend) waarbij het mannetje werd aangekeken (afwisselend met dreig gezicht en met blote tanden). Bij heftige agitatie werden er opzwaaien en rake klappen op het mannetje gericht en soms werd er zelfs aan zijn vacht gerukt of werd hij gebeten. Al deze handelingen werden vooral op het hoofd van het mannetje gericht. De geagiteerde dieren maakten geen geluid.

Agitatie begon meestal op het moment dat het mannetje ejaculeerde. Veelal hadden de agitatie-vertoners de copulatie al in een eerder stadium in de gaten maar hielden zij zich rustig tot de bekkenstoten ophielden en het orgasme gezicht verscheen. Wanneer agitatie al eerder begon (15%) bestond de indruk dat het op het ejaculatie moment intenser werd. Soms merkte een dier pas tijdens of na de ejaculatie dat er een copulatie aan de gang was zodat het gedrag pas tijdens de PE-fase begon (14%).

Het copulerende mannetje beantwoordde agitatie vaak met dreigen, opzwaaien of slaan en soms stapte hij zelfs af om een agitatie-vertoner weg te jagen. Dit weggagen gebeurde bij ongeveer 1 op de 5 copulaties met agitatie (James: 22%; overige mannetjes: 20%). Copulerende vrouwtjes reageerden maar zelden op agitatie. Dit wijst er op dat dit gedrag wel door het mannetje maar niet door het vrouwtje als hinderlijk werd ervaren. Wanneer er al voor het ejaculatie moment dieren agitatie vertoonden en het mannetje afstapte om hen weg te jagen kon dit betekenen dat de copulatie definitief was afgebroken (d.w.z. dat er geen hervatting en ejaculatie volgden). Tevens kon agitatie tot gevolg hebben dat een ranghoog mannetje op de copulatie werd geattendeerd en deze interrumpeerde. Aangezien pre-ejaculatoire agitatie maar weinig optrad leidde maar een klein gedeelte van de copulaties met agitatie niet tot een ejaculatie (James: 3%; overige mannetjes: 12%; $\chi^2 = 24.20$, $df = 1$, $p < 0.001$).

Bij 72% van de copulaties met ejaculatie (CEs) werd door 1 of meer dieren agitatie vertoond. CEs van de 3 top-mannetjes scoorden in dit opzicht hoger dan CEs van ranglagere mannetjes (resp. 73 - 81% en 56 - 71%; individuele percentages van mannetjes met minstens 10 geobserveerde CEs in de complete groep). Bij 15% van de copulaties zonder ejaculatie werd agitatie vertoond. Hierin verschilden ranghoge en ranglage mannetjes niet wezenlijk van elkaar.

Kleintjes (< 1 jaar oud) vertoonden zelden of nooit agitatie. Vrouwtjes hadden hun hoogste scores op 3 en 4-jarige leeftijd en bleven daarna, zij het minder frequent, agitatie vertonen. Ranghoge vrouwtjes waren in dit opzicht actiever dan ranglage vrouwtjes van vergelijkbare leeftijd. Mannetjes hadden hun hoogste agitatie scores op 3-jarige leeftijd en vertoonden na hun 5e verjaardag vrijwel geen agitatie meer. Bij jonge mannetjes was er geen significant verband tussen dominantierang en het vertonen van agitatie. Jonge dieren vertoonden bij voorkeur agitatie bij copulaties van hun moeder of volwassen zuster(s). Volwassen vrouwtjes toonden geen speciale voorkeur voor copulaties van hun dochter(s) maar wel voor die van goede samen-zit-partners.

Er bestond geen duidelijk verband tussen de ovariumcyclusfase en agitatie activiteit (vertoond of ontvangen per CE). Zwangere en lacterende vrouwtjes vertoonden relatief weinig agitatie. Gedurende lange CE-series trad bij de latere CEs nog even veel agitatie op als bij de eerste CEs in de serie: van verzadiging leek geen sprake te zijn.

In eerdere studies aan groepen beermakaken zijn dezelfde vormen van agitatie waargenomen als die welke hierboven beschreven zijn (Bertrand 1969; Chevalier-Skolnikoff 1974a; Gouzoules 1974; Bruce 1982; Niemeyer & Chamove 1983). In de 3 laatst genoemde studies werd evenals in Oss opgemerkt dat agitatie meestal begon op het ejaculatie moment en dat het vrijwel altijd op het mannetje was gericht. Uit het literatuur overzicht van Niemeyer & Anderson (1983) blijkt dat bij veel primatensoorten jonge dieren belangstelling tonen voor copulanten en dat zij op speelse wijze copulaties kunnen verstoren. Verstoringen die tevens agressieve elementen

omvatten en afkomsig zijn van jonge dieren en volwassen vrouwtjes zijn, behalve bij de beermakak, alleen waargenomen bij doodshoofdapen, hoelms en meerkatten. Het is niet duidelijk of bij die soorten agitatie ook begint op het ejaculatie moment.

Proximate verklaringen voor agitatie

Niemeyer & Chamove (1983) suggereerden dat bezitterigheid ten grondslag zou liggen aan agitatie ("harassment") bij beermakaken: door een copulatie zouden vriendschapsbanden tussen vrouwtjes onderling en tussen moeder en jong verstoord worden en agitatie zou een emotionele reactie daarop vormen. Agitatie zou dan vooral tussen dieren met speciale familie- of samenzitrelaties moeten voorkomen, hetgeen door Niemeyer & Chamove en in de huidige studie inderdaad werd gevonden. Daarnaast zagen Niemeyer & Chamove dat een vrouwtje dat had gecopuleerd nadien vaak enkele minuten in haar eentje bleef zitten, wat werd beschouwd als een ondersteuning van de hypothese: vriendschapsbanden waren door de copulatie verstoord. Dit gegeven zou echter ook als argument tegen de hypothese beschouwd kunnen worden: agitatie-vertoners deden kennelijk geen moeite om de verstoorde banden te herstellen, dus is het de vraag of die verstoringen hen emotioneel wel zo beroerden als werd verondersteld.

Onzekerheid tijdens de periode waarin de jongen gespeend worden zou volgens Tutin (1979) de directe oorzaak van het verstoren van copulaties kunnen zijn. Zij zag dat 3-jarige chimpansees zich vaak met de copulaties van hun moeder bemoeiden. Rond die leeftijd worden chimpansees gespeend en begint de moeder weer te copuleren, wat voor de jongen een traumatische ervaring zou zijn: zij reageren met een mengeling van contact-zoekend en angstig gedrag. Tijdens mijn observaties aan de groep chimpansees in Burgers Dierenpark te Arnhem zag ik ook dat jonge dieren zich met copulaties van volwassenen bemoeiden, maar de jongen maakten daarbij een ontspannen, speelse indruk (van 'agitatie' was geen sprake), wat niet in lijn is met Tutin's hypothese. Voor beermakaken kan deze hypothese zeker niet opgaan, daar de agitatie activiteit het hoogst was op 3 of 4-jarige leeftijd, lang na het spenen.

De observatoren in de huidige studie hadden de indruk dat geagiteerde vrouwtjes de aandacht van het copulerende mannetje probeerden te trekken en wellicht zelf met hem wilden copuleren. Om deze 'jaloezie hypothese' te toetsen werden de afvaltests uitgevoerd: er werden steeds 8 vrouwtjes met 1 mannetje in de binnenkooi geobserveerd. Meestal bleek in die situatie het mannetje een favoriet vrouwtje te hebben waarmee hij direct na het begin van de test copuleerde. Wanneer een vrouwtje 2 CEs had ontvangen werd ze uit de kooi gehaald zodat kon blijken wie de 2e favoriet was; deze werd na ontvangst van 2 CEs eveneens weggehaald, enzovoorts. Vrouwtjes die veel agitatie vertoonden bleken daarmee de kans op het ontvangen van volgende CEs niet te verhogen ($r = 0.143$, $n = 8$, ns). In de buitenkooi bleken mannetjes gedurende lange CE-series zelden van partner te wisselen, en als dit al gebeurde was de nieuwe partner niet altijd een vrouwtje dat

agitatie had vertoond. Er waren dus geen aanwijzingen dat 'jaloerse agitatie' (als daarvan inderdaad sprake zou zijn) het beoogde effect opleverde. In de afvaltests hing de agitatie frequentie niet samen met de spontane-presenteer frequentie (een mogelijke maat voor proceptiviteit; $\tau = 0.071$, $n = 8$, ns), wat erop wees dat geagiteerde vrouwtjes niet gemotiveerd werden door de wens om zelf te copuleren.

Een van de opvallendste aspecten van agitatie is het feit dat het meestal optreedt op een moment waarop de ontvanger (het copulerende mannetje) tamelijk weerloos is, namelijk tijdens diens orgasme. Alleen op zo'n moment konden vrouwtjes en juvenielen ongestraft agressie richten op een ranghoog volwassen mannetjes. Op grond hiervan werd de 'revanchisme hypothese' opgesteld: agitatie zou een reactie zijn op de agressie van het copulerende mannetje, die de geagiteerde dieren op andere momenten te verduren hadden. Er werd verwacht dat mannetjes die relatief vaak agressief waren tegen vrouwtjes en juvenielen ook relatief veel agitatie per copulatie zouden ontvangen. Dit bleek inderdaad het geval te zijn ($\tau = 0.555$, $n = 9$ volwassen mannetjes met minstens 10 geobserveerde CES in de complete groep, $p < 0.05$). Voor James kon dit in meer detail worden onderzocht omdat van hem een groot aantal CES werden gezien. Volwassen vrouwtjes die relatief veel agressie ontvingen van James vertoonden ook relatief vaak agitatie bij zijn CES (na correctie voor samenkomst preferenties: $\tau = 0.546$, $n = 31$, $p < 0.001$). Slechts 5% van de agressieve acties van volwassen, frequent copulerende mannetjes tegen vrouwtjes en juvenielen bestond uit het weggagen of afstraffen van geagiteerde dieren, dus daaraan kon de gevonden correlatie niet worden toegeschreven. Dit alles duidt erop dat revanchistische motieven aan agitatie ten grondslag zouden kunnen liggen. De revanchisme hypothese zou bovendien kunnen verklaren waarom er bij andere makakensoorten geen agitatie met agressieve elementen optreedt: bij die soorten volgt na de ejaculatie geen lange PE-fase, waarin het mannetje weerloos is.

Ultimate verklaringen voor agitatie

Bij het zoeken naar ultimate verklaringen voor agitatie is er van uitgegaan dat het vertonen van dit gedrag (mede) zou berusten op een genetische aanleg. Er zou ook geopperd kunnen worden dat agitatie een aangeleerd gedrag is dat toevallig eens door een beermakak werd uitgevonden en sindsdien is geïmiteerd. Dit is echter onwaarschijnlijk omdat agitatie bij alle onderzochte beermakaken in vrijwel dezelfde vorm is aangetroffen.

De veronderstelde genetische aanleg voor het vertonen van agitatie kan zich in een populatie handhaven wanneer het gedrag een verhoging van de 'inclusive fitness' van de actor tot gevolg heeft, dat wil zeggen dat de actor en diens naaste verwanten dankzij agitatie een relatief grote kans hebben op het produceren van veel nageslacht (Dawkins 1976). Anderzijds is het ook mogelijk dat agitatie niet van invloed is op het reproductief succes van de actor en diens verwanten maar dat het slechts een neven-

effect is van een genetische aanleg die zich op nog andere wijze(n) manifesteert en daardoor fitness verhogend werkt.

Agitatie kon tot gevolg hebben dat een copulatie werd afgebroken zonder dat het mannetje had geëjaculeerd, en het kon dus eventueel concepties voorkomen. Het vroegtijdig afbreken gebeurde vooral bij copulaties van niet-alpha-mannen en veel minder vaak bij James (zie boven). Agitatie-vertoners konden zodoende de kans verkleinen dat een vrouwtje bevrucht werd door door een ander dan de alpha-man en daarmee indirect de kans verhogen dat zij wel door de alpha-man bevrucht zou worden. Voor het betrokken vrouwtje (vaak een familielid van de agitatie-vertoner) zou dit gunstig zijn: een dier dat de alpha-positie weet te bereiken moet wel over uitmuntend genetisch materiaal beschikken en zijn (en dus ook haar) nakomelingen hebben goede overlevingskansen. De inclusive fitness van jonge agitatie-vertoners zou nog extra toenemen indien zij nakomelingen van de alpha-man zijn. Deze ultimate verklaring voor agitatie is speculatief: harde bewijzen ervoor zijn niet voorhanden en zijn waarschijnlijk moeilijk te verkrijgen. De boven genoemde 'neven-effect hypothese' is nog moeilijker te bewijzen, maar kan voorlopig niet verworpen worden.

Gouzoules (1974) gaf een heel andere ultimate verklaring voor agitatie bij beermakaken: hij zag dat een mannetje tijdens de PE-fase weleens in de nek of rug van het vrouwtje beet maar dat dit tijdens copulaties met agitatie relatief weinig gebeurde. Gouzoules veronderstelde dat dieren door middel van agitatie de aandacht van het mannetje afleidden en zo het vrouwtje beschermden tegen verwondingen (protectie hypothese). In de huidige studie en in die van Niemeyer & Chamove (1983) bleek agitatie echter niet van invloed te zijn op het optreden van nekbeten. In deze studies werden meerdere mannetjes bestudeerd, terwijl de groep van Gouzoules slechts 1 copulerend mannetje bevatte. Blurton Jones & Trollope (1968) meldten dat nekbeten niet in ernstige wonden resulteerden, alhoewel hun makaken hun hoektanden nog hadden. Ernstige fitness verlaging als gevolg van nekbeten lijkt daarom onwaarschijnlijk en de protectie hypothese moet dan ook verworpen worden.

HOOFDSTUK 10

SAMENVATTING

Hoofdstuk 1. Inleiding

Bij de meeste onderzochte primatensoorten fluctueren copulatie frequenties gedurende de ovariumcyclus: op de dagen voor en rond het ovulatie tijdstip wordt het vaakst gecopuleerd. Beermaakaken vormen hierop een uitzondering: zij copuleren gedurende alle cyclusfasen even frequent, althans, in laboratoriumtests. Dit zou een gevolg kunnen zijn van de testprocedures die in het laboratorium werden gehanteerd. Het is mogelijk dat seksuele interacties een soort begroetingsritueel weerspiegelen en dat, door het voortdurend uit elkaar halen en bij elkaar zetten van de dieren, een eventuele cycliciteit in gedrag gemaskeerd zou worden.

Bij Organon in Oss bestond de gelegenheid om onderzoek te verrichten aan een grote groep beermaakaken die continu samenleefden. De relatie tussen ovariële conditie en seksueel gedrag werd bestudeerd, evenals enkele andere aspecten van de relatie tussen geslachtshormonen en sociaal gedrag.

Hoofdstuk 2. De makaken

De in dit proefschrift gepresenteerde gegevens worden vergeleken met vondsten aan andere primatensoorten, met name makaken. In dit hoofdstuk wordt enige algemene informatie gegeven over de 16 makakensoorten.

Het natuurlijke verspreidingsgebied der makaken omvat India, China, Japan, Indochina, Indonesië en Noord-Afrika. Beermaakaken leven in Indochina, te zamen met nog 5 andere makakensoorten.

Bij een aantal soorten kan aan de hand van perineale zwellingen en/of kleurveranderingen bij benadering worden vastgesteld wanneer een vrouwtje ovuleert. Beermaakaken hebben geen uitwendig zichtbare ovulatie indicatoren. Ten aanzien van de vorm van de penis en van de vrouwelijke genitaliën verschillen beermaakaken sterk van andere makaken.

Natuurlijke makakengroepen tellen, bij de meeste soorten, 10 tot 60 leden. Jonge mannetjes verlaten gewoonlijk hun geboortegroep en sluiten zich aan bij een andere groep; op latere leeftijd kunnen ze nog herhaalde malen verhuizen. Vrouwtjes daarentegen migreren niet. Bij een aantal soorten is er een geboortenseizoen (lente/vroege zomer). Over deze sociale en reproductieve kenmerken is weinig bekend voor beermaakaken in hun natuurlijke omgeving.

Hoofdstuk 3. Materiaal en methoden

De studiegroep bestond aan het begin van de studie (1 maart 1980) uit 70

individueen van allerlei leeftijden. In de loop van de studie (tot 1 november 1982) werden er 27 jongen geboren. De groep leefde overdag in een grote buitenkooi (15.4 x 9.4 x 4.5 m) en had 's nachts de beschikking over een verwarmde binnenkooi (5.5 x 5 x 2 m). Aanvankelijk leefden de dieren binnenshuis, individueel of in kleine groepjes. De buitenkooi kwam in 1978 beschikbaar. Toen de huidige studie werd gestart hadden alle dieren minstens 6 maanden in de buitenkooi geleefd.

De meeste gedragsobservaties werden verricht terwijl de complete groep zich in de buitenkooi bevond (1050 observatie uren). Om de invloed van sociale factoren op seksuele activiteit te bestuderen werden tevens 'incomplete groep' observaties uitgevoerd (ranghoogste mannetje[s] tijdelijk uit de groep gehaald) en werden er tests gedaan waarbij enkele dieren in een binnenkooi werden geplaatst. De vondsten die in deze samenvatting worden genoemd zijn steeds afkomstig uit de 'complete groep' observaties, tenzij anderszins vermeld. Sexueel gedrag, agonistische interacties (agressie en submissie) en bluf (boomschudden) werden gescoord volgens de 'all occurrences' of de 'ad libitum' methode, en vlooiën en samenzitten volgens de 'scan sampling' methode.

Eenmaal per week werden de apen gewogen (oudste mannetjes: eenmaal per maand). Van de meeste vrouwtjes werd gedurende enige tijd wekelijks bloed afgenomen voor latere progesteron bepaling en schatting van de ovulatie- en conceptie data. Van de mannetjes werd maandelijks bloed afgenomen voor testosteron bepaling. Bovendien werden lengte en volume van de testikels gemeten. Alle fysiologische metingen werden 's ochtends tussen 8.30 en 10.30 uur verricht.

Hoofdstuk 4. Sociale structuur

De sociale structuur van de groep wordt beschreven om er later vondsten betreffende geslachtshormonen aan te kunnen relateren. Het winnen en verliezen van puur dyadische agonistische interacties werd gehanteerd als dominantie criterium. Volwassen mannetjes konden worden gerangschikt in een lineaire dominantie hiërarchie; tussen de volwassen vrouwtjes bestond een soortgelijke hiërarchie. De 4 ranghoogste volwassen mannetjes waren duidelijk dominant over alle vrouwtjes, maar in andere man-vrouw paren waren de dominantie verhoudingen niet altijd duidelijk. Dominantie verhoudingen tussen dieren die minstens 6 jaar oud en van hetzelfde geslacht waren wijzigden zich niet gedurende de studieperiode. Daarentegen waren er wel rangwisselingen van jongere t.o.v. oudere dieren (zie hoofdstuk 5). De dominantie positie van een dier was gebaseerd op een complex samenspel van 3 factoren: familiebanden, fysieke kracht en de volgorde waarin de dieren in de buitenkooi waren geïntroduceerd. Dominantie hiërarchieën zijn ook voor vrijlevende apen beschreven.

Er bleek een centrale samenkomst cluster in de groep te bestaan: ranghoge volwassen vrouwtjes met hun dochters en enkele van hun zoons en de ranghoogste volwassen mannetjes zaten vaak bij elkaar in de buurt (onderlinge afstand < 0.5 m). Een tweede, minder hechte cluster bestond

voornamelijk uit ranglage dieren. Ook in vrijlevende makakengroepen zijn een centrum en een periferie te onderscheiden. Voor groepen in gevangenschap is dit verschijnsel nog niet eerder beschreven.

Agressief gedrag werd vrijwel uitsluitend gericht op ranglagere opponenten. Agressie afgifte correleerde positief, en agressie ontvingt negatief met de dominantierang. Tussen dieren met hoge onderlinge samen-zit scores werd relatief veel agressie gezien. Er bestonden geen significante geslachtsverschillen in agressie frequenties (na correctie voor dominantie verschillen). Mannetjes hadden voornamelijk agressieve interacties met leden van hun eigen geslacht, maar voor vrouwtjes werd zo'n trend niet gevonden (na correctie voor samen-zit preferenties).

Vlooi gedrag werd relatief vaak gericht op ranghogere partners en op partners van het eigen geslacht. Volwassen vrouwtjes vlooden vaker en werden vaker gevlood dan volwassen mannetjes. Jonge dieren werden vaak gevlood (voornamelijk door vrouwtjes) maar vlooden zelf weinig.

Bluf of boomschudden was een typisch mannelijk gedrag en was rang-gebonden: de alpha-man blufte ongeveer even vaak als alle andere dieren te zamen. De weinige vrouwtjes die weleens blufften hadden een hoge dominantie rang. Eerdere auteurs suggereerden dat bluf kan functioneren als balts gedrag om vrouwelijke copulatie partners te lokken of als instrument om een hogere dominantie rang te bereiken, maar in de groep in Oss bleek dit niet het geval te zijn.

De copulatie activiteit van volwassen mannetjes correleerde sterk met hun dominantie posities. Ranghoge mannetjes konden copulaties van ranglagere mannetjes interrumperen. Alleen de alpha-man werd door niemand geïnterrupteerd; hij nam bijna de helft van alle copulaties voor zijn rekening. Andere mannetjes moesten 'stiekem' copuleren; de ranglaagste mannetjes copuleerden in het geheel niet. Echter, in afwezigheid van alle ranghogere mannetjes (incomplete groep en binnenkooi-tests) bleken ook ranglage mannetjes frequent te kunnen copuleren.

Alle volwassen mannetjes masturbeerden weleens en zij konden dit doen zonder geïnterrupteerd te worden. Van alle geobserveerde ejaculaties (in de complete groep) waren 72% masturbatie-ejaculaties. De individuele scores correleerden niet significant met de dominantierang. Sommige mannetjes masturbeerden terwijl ze keken naar een bepaald vrouwtje of naar een copulerend stel. Zulke 'gerichte masturbaties' werden vrijwel uitsluitend verricht door relatief oude mannetjes (minstens 9 jaar) en waren meestal gericht op (copulaties met) ranghoge, relatief oude vrouwtjes. Bij gerichte masturbaties werd door het mannetje altijd, en bij ongerichte masturbaties zelden het orgasme gezicht vertoond.

Ranghoge vrouwtjes copuleerden frequenter dan ranglage vrouwtjes, maar de verschillen waren niet zo uitgesproken als bij de mannetjes. Copulatie interrupties tussen vrouwtjes werden maar zelden gezien. Ranghoge en relatief oude vrouwtjes ontvingen de meeste gerichte masturbaties en leken voor de mannetjes het meest aantrekkelijk te zijn. Masturbatie door een vrouwtje werd maar 4 maal gezien.

Broers en zusters copuleerden onderling even vaak als niet-verwante jonge dieren. Zoon-moeder copulaties werden maar zelden gezien, maar jonge mannetjes copuleerden sowieso weinig met oudere vrouwtjes.

Isosexueel presenteren en beklimmen werd bij mannetjes vaak gezien. Daarbij was de beklimmer of present-ontvanger lang niet altijd dominant over zijn partner. Tussen vrouwtjes traden minder isosexuele interacties op die echter meestal wel de rang verhoudingen volgden (ranglaag presenteert naar ranghoog). Orgasme gedrag werd tijdens isosexuele interacties nooit waargenomen.

Seizoensgebonden fluctuaties traden niet op in de frequenties van agressie, bluf en seksueel gedrag. Vlooiën gebeurde 's zomers vaker dan 's winters.

Hoofdstuk 5. Ontwikkeling van fysiologie en gedrag

De vachtkleur van pasgeboren beermakaken is crème-wit. Na ongeveer 20 weken begint de vacht donkerder te worden. Het geboortegewicht is, zowel voor mannetjes als voor vrouwtjes, gemiddeld 0.5 kg (bereik 0.35 - 0.65). In het eerste levensjaar is de gewichtstoename ($\bar{X} = 1.7$ kg) groter dan in het tweede levensjaar ($\bar{X} = 1.3$ kg).

Bij mannetjes werd de indaling van de testikels in het scrotum als het begin van de puberteit beschouwd. Het testikel indalingsmoment (TI) viel gemiddeld op een leeftijd van 3.3 jaar (bereik 2.8 - 3.7). Gedurende het jaar na TI waren er een snelle groei van de testikels (van < 1 ml tot $\bar{X} = 32$ ml, \bar{X} lengte van 18 tot 43 mm), een snelle stijging van de testosteronspiegels (< 2 ng/ml tot $\bar{X} = 12$ ng/ml) en een snelle toename van het lichaamsgewicht ($\bar{X} = 5.9$ tot 9.3 kg). In de volgende jaren stegen de genoemde maten verder, maar minder snel. Testosteronspiegels en groei-snelheid correleerden niet met elkaar. Vanaf de 8e verjaardag waren er geen wezenlijke toenames meer in de testikelmaten ($\bar{X} = 40$ ml, 49 mm), testosteronspiegels ($\bar{X} = 14$ ng/ml) en lichaamsgewicht ($\bar{X} = 11.5$ kg). Zichtbare productie van ejaculaat vond voor het eerst plaats rond de 4e verjaardag.

Mannetjes van minder dan 0.5 jaar oud vertoonden en ontvingen zelden agressie. Agressie frequenties van juveniele en puberale mannetjes (1.5 - 4.5 jaar oud) correleerden niet met de leeftijd. Wel veranderde de gerichtheid van agressie: rond TI begonnen de mannetjes ranghogere volwassen mannetjes aan te vallen. Daarbij ontvingen de pubers vaak steun van andere puber-mannetjes, hun moeder en volwassen mannetjes uit de top van de hiërarchie. Na TI stegen de mannetjes in de hiërarchie van onduidelijke midden/lage tot stabiele subtop-posities. Een van de jonge mannetjes (een zoon van de ranghoogste moeder) versloeg zelfs de oude alpha-man, op een leeftijd van 5.5 jaar (dit gebeurde in 1983, na de officiële studiebeperiode).

Mannetjes van 0 tot 2 jaar copuleerden maar weinig, maar konden al wel het volledige volwassen gedragsrepertoire vertonen (intromissie, bekkenstoten en orgasme gezicht). Vanaf 1 jaar voor TI gingen de mannetjes

frequenter copuleren. Jonge mannetjes copuleerden voornamelijk met jonge vrouwtjes (3 - 4 jaar). Ook oudere mannetjes met subtop of lagere dominantie posities copuleerden voornamelijk met jonge partners. Alleen de ranghoogste mannetjes copuleerden voornamelijk met oudere vrouwtjes en alleen de alpha-man copuleerde voornamelijk met ranghoge vrouwtjes van minstens 10 jaar oud. Niet de leeftijd van een mannetje maar zijn dominantierang bepaalde zijn partnerverdeling. Voor TI konden mannetjes in het zicht van anderen copuleren zonder geïnterrumpeerd te worden. Na TI werden copulaties steeds vaker geïnterrumpeerd en gingen de mannetjes 'stiekem' copuleren. In het wild zou zo'n proces kunnen leiden tot periferalisatie en migratie van jonge mannetjes.

Het feit dat vrij plotselinge veranderingen in fysiologie en in gedrag ongeveer tegelijkertijd optraden (de 1 - 2 jaar na TI) suggereert dat er een causaal verband tussen de twee zou kunnen bestaan. Echter, inter-individuele verschillen in testosteronspiegels of lichaamsgewicht correleerden niet met verschillen in agressie frequenties, snelheid van rangstijging of copulatie activiteit. De rang van de moeder en de uiteindelijke dominantierang van pubers correleerden wel met elkaar maar niet met fysiologische parameters.

De menarche is bij vrouwelijke rhesusapen een van de eerste puberteitsverschijnselen. Bij beermakaken vindt de menarche waarschijnlijk op een leeftijd van 2.5 - 3.0 jaar plaats. Vrouwtjes hadden hun eerste ovulatie (EO) op een leeftijd van 3.2 - 4.5 jaar ($\bar{X} = 3.7$). Relatief zware vrouwtjes begonnen eerder te ovuleren dan relatief lichte vrouwtjes. Een puberale gewichts-groeisput (voorafgaand aan EO) was bij de vrouwtjes niet zo duidelijk aanwezig als bij mannetjes. Lichaamsgewichten stabiliseerden op ongeveer 6-jarige leeftijd ($\bar{X} = 8.4$ kg). Gewoonlijk ging er een aantal ovulatoire cycli vooraf aan de eerste conceptie. Op een leeftijd van 3.6 - 6.6 jaar ($\bar{X} = 4.7$) kregen de vrouwtjes hun eerste jong.

Evenals mannetjes, vertoonden en ontvingen vrouwtjes zelden agressie gedurende de eerste 6 levensmaanden en veranderden hun agressie frequenties niet wezenlijk rond de puberteit (1.5 - 4.5 jaar). Voor EO hadden vrouwtjes onduidelijke dominantie posities maar stonden ze in rang in elk geval onder hun moeder. Na EO bereikten vrouwtjes stabiele dominantie posities, meestal vlak onder hun moeder. Enkele jonge vrouwtjes passeerden hun moeder in rang. De ranghoogste moeder in de groep werd, op een moment dat zij fysiek verzwakt was, verslagen door haar 5.5 jaar oude dochter.

Nul tot 2-jarige vrouwtjes copuleerden zelden. Als ze copuleerden was dit meestal met een onvolwassen mannetje. Een half jaar voor EO stegen de copulatie frequenties en begonnen de vrouwtjes met volwassen partners te copuleren. Wellicht weerspiegelt dit een effect van verhoogde oestradiolspiegels. Na EO hing de copulatie activiteit af van de reproductieve toestand (cyclierend, zwanger of lactierend). Naarmate ze ouder werden gingen vrouwtjes steeds vaker met volwassen en ranghoge mannetjes copuleren.

Hoofdstuk 6. Voortplantingsfysiologie van de vrouwtjes

De gemiddelde duur van de ovariumcyclus (IOI = inter ovulatie interval) was 30 dagen (modus = 28). Eerste IOI'n volgden op de puberteit of lactatie waren relatief lang. Zwangerschappen duurden 166 - 185 dagen (\bar{X} = 176). Dit bevestigt eerdere vondsten aan beermakaken in het laboratorium.

Gemiddeld 11 maanden na een bevalling hadden vrouwtjes hun eerstvolgende ovulatie. Meestal gingen er een aantal ovulatoire cycli zonder conceptie vooraf aan een conceptie, alhoewel de meeste vrouwtjes frequent copuleerden met volwassen mannetjes. Mogelijke verklaringen hiervoor zijn het optreden van zgn. LUF-cycli (luteinized unruptured follicle syndrome) of het vroegtijdig afsterven van bevruchte eicellen. Op grond van wekelijkse progesterongetallen werden zulke cycli als ovulatoir en niet-conceptief beschouwd. Het inter bevalling interval (IBI) duurde gemiddeld 20 maanden. Na een abortus (van een al dan niet voldragen foetus) trad meestal binnen enkele weken een ovulatie op en duurde het IBI gemiddeld 10 maanden. In tegenstelling tot beermakaken ovuleren rhesusapen gewoonlijk al 6 maanden na een bevalling en worden zij dan ook direct zwanger (IBI = 12 maanden).

Ovulatoire cycli, concepties en geboorten waren er in alle maanden van het jaar. De IOI-lengte vertoonde geen seizoensfluctuaties. Ook in de copulatie frequenties zat geen vast seizoenspatroon (hoofdstuk 4). Beermakaken in buiten-gevangenschap vertoonden dus geen voortplantingsseizoen. Waarschijnlijk geldt dit ook voor beermakaken in hun natuurlijke omgeving. In studies aan andere makakensoorten werd gesuggereerd dat veranderingen in de daglengte verantwoordelijk zouden zijn voor het op gang komen van het paringsseizoen. Beermakaken lijken ongevoelig te zijn voor zulke veranderingen.

Er waren geen aanwijzingen dat ranghoge vrouwtjes een hoger reproductief succes hadden dan ranglage vrouwtjes. Wellicht zouden zulke verschillen onder minder optimale voedingsomstandigheden wel optreden.

Hoofdstuk 7. Samenhang tussen fysiologie en gedrag van volwassen mannetjes

Testosteronspiegels, testikelmaten en lichaamsgewichten van volwassen mannetjes vertoonden geen seizoensfluctuaties. Hieruit blijkt wederom dat beermakaken geen voortplantingsseizoen hebben, in tegenstelling tot diverse andere makakensoorten waarbij testosteronspiegels en testikelgrootte hun hoogste waarden bereiken tijdens het paringsseizoen, en waarbij er alleen in die periode spermatozoa worden geproduceerd.

Intra- en inter-individuele verschillen in testosteronspiegels van volwassen mannetjes correleerden niet significant met verschillen in dominantierang of gedragsfrequenties (agressie, samenzitten, vlooiën, bluff, copuleren, masturberen, totaal ejaculaties, isosexueel gedrag). Eerdere studies naar de relatie tussen dominantierang of agressiviteit en testosteron lieten geen uniform beeld zien: door sommige onderzoekers werd zo'n verband wel gevonden, door anderen niet. In de meeste eerdere studies aan intacte volwassen mannetjes werd, evenals in Oss, geen correlatie gevonden tussen inter-individuele verschillen in testosteronspiegels en

copulatie activiteit. Echter, het is waarschijnlijk dat voor het tot uiting komen van sexueel gedrag bij mannetjes een bepaald minimum aan testosteron vereist is. Mogelijk geldt dit ook voor bluf.

Hoofdstuk 8. Reproductieve status en sexueel gedrag van vrouwtjes

Vrouwelijke beermakaken copuleerden gedurende alle fasen van de ovariumcyclus. Copulaties met de alpha-man of met puber-mannetjes waren regelmatig verspreid over de cyclusfasen. Met de overige mannetjes werd in de laat-folliculaire en peri-ovulatoire fase wat vaker gecopuleerd dan in de luteale fase (rangtekentoets, $p < 0.05$, eenzijdig). Echter, een variantie analyse (met een groter tijdoplossend vermogen) leverde geen significant effect op. Gedurende de luteale fase ontvingen vrouwtjes relatief weinig gerichte masturbaties.

De attractiviteit van vrouwtjes leek door oestradiol bevorderd en door progesteron geremd te worden, alhoewel deze hormonale effecten bij beermakaken veel minder uitgesproken waren dan bij andere primatensoorten (wellicht met uitzondering van de orang-oetang en de mens). Er werden geen cyclische fluctuaties gevonden in spontaan presenteren (een mogelijke maat voor proceptiviteit) of receptiviteit (het accepteren van copulatiepogingen van mannetjes).

In het begin van de zwangerschap copuleerden vrouwtjes net zo vaak als gedurende ovariumcycli. De copulatie activiteit stopte vrij abrupt na de 2e zwangerschapsmaand. De ontvangst van gerichte masturbaties vertoonde een soortgelijk patroon. Het was opmerkelijk dat de attractiviteit niet daalde in en rond de 6e zwangerschapsweek, toen de progesteronspiegels zeer hoog waren, maar wel later in de zwangerschap, toen de progesteronspiegels slechts matig verhoogd waren. Spontaan presenteren nam geleidelijk af in de loop der zwangerschap, maar de receptiviteit bleef hoog.

Gedurende de eerste maanden van de lactatie copuleerden de vrouwtjes niet en ontvingen zij ook geen gerichte masturbaties. De eerst geobserveerde copulatie vond 3 - 17 maanden na de bevalling plaats ($\bar{X} = 7$ maanden, ofte wel 4 maanden voor de volgende ovulatie). De ontvangst van gerichte masturbaties begon gemiddeld 10 maanden na de bevalling. In de eerste 2 lactatiemaanden werd er weinig spontaan gepresenteerd; de receptiviteit was gedurende de hele lactatieperiode hoog.

Hoofdstuk 9, Bijzonderheden van het copulatie gedrag van beermakaken

Copulaties met ejaculatie (CEs) bestonden meestal uit 1 beklimming met intromissie (68%); 17% van de CEs omvatten meerdere beklimmingen waarvan maar 1 met intromissie en 15% omvatten meerdere intromissies.

Om het copulatie gedrag gedetailleerd te kunnen bestuderen werden in een binnenkooi paartests van 30 minuten uitgevoerd. In deze tests duurden ejaculatoire intromissies 9 - 51 seconden ($\bar{X} = 25$) met 1 - 74 bekkenstoten ($\bar{x} = 38$) tot het ejaculatie moment. Ejaculaties waren duidelijk herkenbaar aan het ophouden van de bekkenstoten, een verkramping van het lichaam en het verschijnen van het orgasme gezicht. Na de ejaculatie

duurde de intromissie nog 1 tot 1.5 minuut voort. Echter, in aanwezigheid van ranghogere mannetjes (buitenkooi) was dit gemiddeld slechts 0.5 minuten. Bij andere makakensoorten bestaan CES uit 1 of meer korte beklimmingen (elk 3 - 10 sec). Het orgasme gezicht en de lange post-ejaculatoire intromissie zijn voor geen enkele andere makakensoort beschreven.

In de complete groep ejaculeerden volwassen mannetjes gemiddeld 1.9 maal per dag (masturbatie en copulatie). Series van 10 tot 16 ejaculaties op een dag werden maar door enkele mannetjes vertoond. Echter, in afwezigheid van ranghogere mannetjes bleek elk mannetje in staat te zijn om minstens 5 maal op een dag te ejaculeren, met tussenpozen van 3 tot 7 minuten voor de eerste ejaculaties in een serie; het record was 59 CES in 5.5 uur. Ten aanzien van ejaculatoire capaciteiten overtreffen beermakaken alle andere onderzochte primatensoorten.

Bij 16% van de CES (alle observaties gecombineerd) had het vrouwtje een orgasme (herkenbaar aan het orgasme gezicht). Vrouwelijke orgasmes traden relatief veel op bij paren die vaak copuleerden en dus goed op elkaar ingespeeld leken te zijn. Het is niet waarschijnlijk dat teruggrijpen of -kijken van het vrouwtje naar het mannetje tijdens copulaties een indicatie vormen voor het vrouwelijk orgasme.

Bij veel copulaties werd door andere dieren opgewonden rondgesprongen en agonistisch gedrag vertoond tegen de copulanten. Zulk geagiteerd gedrag was voornamelijk gericht op het mannetje tijdens diens ejaculatie. De actiefste agitatie-vertoners waren 3 en 4-jarigen en ranghoge volwassen vrouwtjes. Een klein deel van de copulaties werd als gevolg van agitatie afgebroken, d.w.z. dat er geen ejaculatie optrad (alpha-man: 3%; overige mannetjes: 12%). Verschillende proximate en ultimate verklaringen voor dit gedrag worden bediscussieerd. Wellicht wordt agitatie in gang gezet door revanchistische motieven jegens het copulerende mannetje. Het is mogelijk dat agitatie de kans vergroot dat een vrouwtje wordt bevrucht door de alpha-man in plaats van een ranglager mannetje.

HOOPDSTUK 11

ENGLISH SUMMARY

Chapter 1. Introduction

In most primate species copulation frequencies fluctuate during the ovarian cycle: most copulations occur during the days prior to and around the time of ovulation. Stumptail macaques are an exception to this rule: in laboratory tests they copulate frequently, regardless of the female's ovarian condition (Slob et al. 1978a,b). However, this might be an artefact of the experimental procedures used in the laboratory. Assuming that sexual behaviour is facilitated when animals meet, the repeated separation and introduction might mask an underlying hormone-dependent cyclicity.

Organon in Oss, The Netherlands, offered the opportunity to study a large group of stumptail macaques that were continuously living together. The relation between ovarian condition and sexual activity was studied, as well as several other aspects of the relation between sex hormones and social behaviour.

In the following of this summary the reader will be referred to the most important figures and tables and some of the literature cited.

Chapter 2. The macaques

The data presented in this dissertation will be compared with the available data on other primate species, especially macaques. The relevant characteristics of the 16 macaque species are listed in table 2-1.

In a number of species the females have cyclical perineal swellings and/or colour changes which indicate approximately the time of ovulation. Stumptail macaques have no externally visible indicators of ovulation. Stumptails differ from other macaques with regard to the morphology of the penis and of the female genital tract (fig. 2-2).

In their natural habitat macaque groups of most species number 10 to 60 animals. Usually young males leave their natal group and migrate to another group; at a later age they may migrate again. Females, however, do not migrate. Several species show seasonal breeding (births concentrated in spring/early summer). With respect to these social and reproductive characteristics, little is known about stumptail macaques in their natural environment (McCann 1933; Bertrand 1969).

Chapter 3. Material and methods

At the start of the study (March 1, 1980) the group numbered 70 individuals (27 male, 43 female). Thirty-two of them were purchased by Organon (1970 -

1977) and 38 were born in Oss (since 1972). During the study (until November 1, 1982) 27 animals were born, 2 died and 4 were removed from the group. During the day all animals lived in a large outdoor cage and during the night they could move into a heated indoor cage (fig. 3-2). Initially, the monkeys were housed indoors (individually or in small groups). The outdoor facilities became available in 1978. When the present study was started all monkeys had lived since at least 6 months in the group in the outdoor cage.

Most behavioural observations were done while the complete group was present in the outdoor cage (1050 observation hours). In order to investigate the effects of social constraints on sexual activity, 'incomplete group observations' were carried out (top-ranking adult male[s] temporarily removed from group) and tests were done in which some animals were placed in an indoor cage. All of the behavioural findings described in this summary stem from 'complete group observations', unless indicated otherwise. Sexual behaviour, agonistic interactions and 'bluff' (branch shaking) were scored using the 'all occurrences' or the 'ad libitum' method, and social grooming and proximity (interindividual distance < 0.5 m) using the 'scan sampling' method (Altmann 1974). Behavioural definitions were based on previous stump-tail studies by Bertrand (1969), Chevalier-Skolnikoff (1974a) and Goldfoot et al. (1975). The definition of an agonistic dyad was taken from de Waal (1978; see also Nieuwenhuijsen & de Waal 1982). A copulation was defined as a series of 1 or more heterosexual mounts (less than 2 minutes apart) including at least 1 intromission.

Once a week the monkeys were weighed (oldest males: once a month). Most females participated during some time in a blood sampling program (horizontal lines in fig. 3-3): weekly blood samples were taken for subsequent progesterone determination and retrospective estimation of ovulation and conception dates. Thirteen adult and 6 pubertal males were bled once a month for testosterone determination. Also, the length and the volume of their testicles were measured. All physiological measurements were taken between 8.30 and 10.30 AM.

Chapter 4. Social structure

As a basis for the etho-endocrinological analyses a description of the social organization of the group was made. Winning and losing in pure dyadic agonistic interactions was used as a criterion of dominance. Adult males could be ordered in a linear dominance hierarchy; among adult females such a hierarchy also existed. The 4 highest-ranking adult males clearly ranked above all females, but dominance relationships in other male-female pairs were not always clear (fig. 4-1). Dominance relationships among animals that were at least 6 years old and of the same sex remained stable throughout the study period. However, dominance positions of younger animals did change (chapter 5). Dominance positions appeared to be the result of a complex combination of 3 factors: family ties, physical

strength and the sequence in which the animals had been introduced into the outdoor cage. Similar dominance hierarchies have been described for free-ranging primates.

The proximity data revealed the existence of a central and a peripheral part of the group: high-ranking adult females with their daughters and some of their sons and the highest-ranking adult males often sat in close proximity; a second, less solid, proximity cluster was formed by mainly low-ranking animals (fig. 4-2). The central/peripheral structure, which is well known for macaques in the wild, has not been previously described for macaques in captivity.

Aggression was almost always directed towards lower-ranking opponents (fig. 4-3). Aggression performance correlated positively, and aggression receipt negatively with dominance rank. Aggressive interactions occurred relatively often among individuals with high proximity scores between them. There were no significant sex-differences in aggression frequencies (after correction for dominance-differences). Most aggressive interactions of males were with members of their own sex, but for females no such trend was found (after correction for proximity-preferences).

Social grooming was mostly directed towards higher-ranking partners and partners of the same sex. Adult females performed and received more grooming than adult males. Young animals were often groomed (mostly by females) but did little grooming themselves (fig. 4-4).

Bluff or branch shaking was a typical masculine behaviour and was rank-dependent: the alpha male bluffed about as frequently as all other animals combined (fig. 4-6). The few females that performed some bluff were all high-ranking. Modahl & Eaton (1977) suggested that bluff by male macaques may serve to attract females for copulation, while de Waal (1982) suggested that chimpanzees may use bluff as part of their strategy to reach a higher dominance rank. The findings in the present study did not support these suggestions.

Adult male copulation frequencies correlated positively with dominance rank (fig. 4-7). High-ranking males could interrupt copulations by lower-ranking males. Only the alpha male could copulate freely, without interruptions, while other adult males had to copulate surreptitiously. In the absence of all higher-ranking males (incomplete group or indoor tests) it appeared that also lower-ranking males were able to copulate frequently.

All adult males masturbated more or less frequently, and they could do so without being interrupted. Of all observed ejaculations (in the complete group) 72% were masturbation-ejaculations. Individual scores did not correlate significantly with dominance rank (fig. 4-8). Some males masturbated while looking at a particular female or at a copulating couple. These 'directed masturbations' (hatched in fig. 4-8) were almost exclusively performed by elderly males (at least 9 years old) and were mostly directed at (copulations with) elderly females of high dominance rank. The orgasm face (Chevalier-Skolnikoff 1974a,b: "frowning round-mouthed look"; Goldfoot et al. 1975, 1980: "ejaculation face") was always

performed during directed masturbation-ejaculations, but seldom during undirected masturbations.

High-ranking females copulated more frequently than low-ranking females, but the differences were not as great as among the males (fig. 4-9: frequencies per hour during periods of ovarian cyclicity). Females seldom interrupted each others' copulations. High-ranking and relatively old females received most directed masturbations (fig. 4-10) and seemed to be most attractive as sexual partners. Masturbation by a female was seen only 4 times.

Brothers and sisters copulated as frequently with one another as unrelated young animals. Mother-son copulations occurred seldom, but young males copulated little with elderly females anyway.

Isosexual presenting and mounting occurred frequently among males. The directionality of such behaviours did not correspond well with dominance relationships (fig. 4-15). Isosexual interactions among females occurred less frequently and were usually 'low-ranking presents towards high-ranking'. Orgasms during isosexual interactions were never observed.

Seasonal patterns did not occur in the frequencies of agonistic, bluff or sexual behaviours (fig. 4-14). Social grooming occurred most frequently during the summer months (fig. 4-5).

Chapter 5. Physiological and behavioural development

The fur of newborn stump-tail macaques is creamy-white coloured. About 20 weeks after birth the fur starts to darken. The average birth weight is, both for males and for females, 0.5 kg (range 0.35 - 0.65). The increase in body weight during the first year of life ($\bar{X} = 1.7$ kg) is greater than during the second year ($\bar{X} = 1.3$ kg).

In males the descent of the testicles into the scrotum was considered as the start of puberty. Testicular descent (TD) occurred at an average age of 3.3 years (range 2.8 - 3.7). During the year following TD rapid increases occurred in testis size, testosterone level and body weight. Less rapid increases occurred in subsequent years (fig. 5-1: mean pattern; fig. 5-3: individual patterns, plotted per month with TD as point of reference). Testosterone levels did not correlate with growth velocity (plotted per 3 months). After about the 8th birthday physiological parameters showed no further increases. Distributions of adult male physiological parameters are shown in fig. 5-2 (8 males of at least 9 years old, 28 or 27 measurements per male). Visible production of ejaculate began around the 4th birthday.

During the first 6 months of life males seldom performed or received aggression (fig. 5-9). Aggression frequencies of juvenile and pubertal males (1.5 - 4.5 years old) did not correlate with age (fig. 5-10). However, the direction of aggression did change: around TD, males started to attack higher ranking adult males. During these conflicts pubertal males were often supported by their mothers, by top-ranking adult males and by male peers. After TD males rose in the dominance hierarchy from unclear

middle/low positions to sharply defined subtop ranks (fig. 5-14). One of the young males (a son of the highest-ranking mother) even defeated the old alpha male, at the age of 5.5 years (this happened in 1983, after the official study period).

Males that were 0 - 2 years of age copulated infrequently, but could already show the complete adult repertoire (intromission, pelvic thrusts and orgasm face). About a year before TD copulation frequencies started to increase (fig. 5-17). Young males copulated mainly with young females (3 - 4 years old). Also older males with subtop or lower dominance positions copulated mainly with young partners. Only the highest-ranking males copulated mainly with older (> 4 years old) females, and only the alpha male copulated mainly with females that were at least 10 years old and high-ranking. Not the age of a male but his dominance rank determined his partner distribution. Before TD males could copulate openly in view of others without being interrupted. After TD copulations were more and more interrupted and became more surreptitious. In the wild such a process might lead to the peripheralization and migration of young males.

The finding that rather abrupt physiological and behavioural changes occurred roughly during the same period of life (the 1 or 2 years following TD) suggests that a causal relationship might exist between the two. However, inter-individual differences in testosterone levels or body weights were not found to be correlated with differences in aggression frequencies, velocity of the rise in dominance rank or copulatory activity. Maternal rank and final dominance rank of pubertal males correlated with one another, but not with physiological parameters.

Menarche, a relatively early sign of puberty in rhesus monkeys (van der Werff ten Bosch et al. 1983), probably occurs at an age of 2.5 - 3.0 years in female stump-tail macaques. Females had their first ovulation (FO) at an average age of 3.7 years (range 3.2 - 4.5; fig. 5-5: weekly progesterone levels). Relatively heavy females started to ovulate earlier than relatively light females. A pubertal growth spurt in body weight (preceding FO) was not so obvious in females as it was in males (fig. 5-6: individual patterns with FO as point of reference; fig. 5-7: females with unknown FO, birth date as point of reference). Body weights stabilized around the age of 6 years. Body weights of adult females are shown in fig. 5-8 (17 females of at least 8 years old, 5 or 6 measurements per female). Usually a number of ovulatory cycles preceded the first conception. Age at first birth averaged 4.7 years (range 3.6 - 6.6).

Like males, females performed and received very little aggression during their first 6 months of life (fig. 5-9) and showed no age-related differences in aggression frequencies around puberty (fig. 5-10). Before FO, females had unclear dominance ranks, somewhere below their mother. After FO they reached a clear and stable position, usually directly below their mother. Some females became dominant over their mothers. The highest-ranking mother in the group was, at a time when she was physically weakened, defeated by her 5.5 years old daughter (fig. 5-16).

Females copulated seldom before they were 3 years old. If they did copulate, they did so with subadult partners. Half a year before FO copulation frequencies rose and females started to copulate with adult partners. This might be an effect of increased oestradiol levels. After FO, copulatory activity depended upon reproductive condition (ovulating, pregnant or lactating; fig. 5-19). As they grew older females copulated more and more often with adult and high-ranking partners.

Chapter 6. Reproductive physiology of females

Most of the data presented in this chapter have recently been published elsewhere (Nieuwenhuijsen et al. 1985).

The ovarian cycle length (IOI = inter ovulatory interval) averaged 30 days. First IOIs after puberty or lactation were relatively long (fig. 6-1). Gestation lengths averaged 176 days (fig. 6-2). This corroborates earlier findings in laboratory housed stumptails.

After giving birth, 11 months on the average elapsed before a female resumed to have ovulations. Usually several non-conceptive ovulatory cycles preceded a conception, although most females copulated frequently with adult males. In some of the cycles a LUF syndrome may have occurred (luteinized unruptured follicle syndrome; this was found by Koninckx et al. [1980, 1981] in women with fertility problems), while in some other, conceptive, cycles an early abortion may have occurred (Schlesselman [1979] presumed that this happens often in women). On the basis of weekly progesterone data such cycles were judged to be ovulatory and non-conceptive. The average inter birth interval (IBI) lasted 20 months. After an abortion or still birth ovulations occurred within weeks, and IBIs averaged 10 months. In contrast to stumptail macaques, rhesus monkeys ovulate 6 months post partum and usually conceive on the first ovulation (IBI = 12 months).

Ovulatory cycles, conceptions and births occurred during all months of the year (fig. 6-4: A = births during indoor period, before 1979; B = births in outdoor cage, 1979 through 1983; bottom: temperature and precipitation). IOIs did not show any seasonal fluctuations. Also copulatory activity failed to show a seasonal pattern (chapter 4). Thus, stumptail macaques in outdoor-captivity did not show any reproductive seasonality. Probably the same is true for stumptails in their natural habitat. MacRoberts & MacRoberts (1966), Vandenberg (1973) and Bielert & Vandenberg (1981) suggested that changes in the photoperiod (daylength) might trigger the onset of the mating season in other macaque species. Stumptail macaques seem to be insensitive to such changes.

There were no indications that high-ranking females had a higher reproductive success than low-ranking females. However, such differences might become apparent under less optimal food conditions.

Chapter 7. Physiology and behaviour of adult males

Testis size, testosterone levels and body weights of adult males did not

show a seasonal pattern (fig. 7-2: means of 8 oldest males, all at least 9 years old; fig. 7-3: individual testosterone patterns, including young adults; broken line: \bar{X} , N = 13). This shows again that stump-tails have no reproductive seasonality, in contrast to seasonally breeding macaque species where testis size and testosterone levels are highest during the mating season and only during this time of the year spermatozoa are produced.

Inter- and intra-individual differences in testosterone levels of adult males did not correlate significantly with differences in dominance rank or behavioural frequencies (aggression, proximity, grooming, bluff, copulation, masturbation, total ejaculations, isosexual behaviour). Earlier studies of the relation between testosterone and dominance rank or aggression frequencies yielded conflicting results: significant correlations were found in some studies, but not in others. Studies which yielded significant correlations were done with groups of unnatural sex/age composition (table 7-2B). Most of the authors listed in table 7-2 found no correlation between inter-individual differences in testosterone levels and copulatory activity in intact males. However, it is likely that a certain minimum amount of testosterone is required for the expression of sexual behaviour in males (Michael et al. 1984). This might also be true for bluff behaviour.

Chapter 8. Female reproductive status and sexual behaviour

Female stump-tail macaques copulated during all phases of the ovarian cycle (table 8-2: individual copulation frequencies per hour x 100, from left to right: with the alpha male, other adult males, pubertal males, all males; ovulatory cycles were divided into 6 blocks of 5 days, the estimated ovulation day being day 3 of block 0; the 8 females at the bottom of the table copulated infrequently and were not included in the analyses; fig. 8-1: $\bar{X} \pm \text{SEM}$ with all males; black: copulations with ejaculation). Copulations with the alpha male or with pubertal males were equally distributed over all cycle phases. Copulations with other (adult) males occurred somewhat more frequently during the combined F2 (late-follicular) and 0 (peri-ovulatory) phases than during the combined L (luteal) phases (Wilcoxon, $p < 0.05$, one-tailed). However, an analysis of variance, using 6 cycle phases, did not yield a significant effect. Receiving directed masturbations occurred relatively infrequently during the luteal phase (fig. 8-4).

Female attractivity seemed to be enhanced by oestradiol and suppressed by progesterone, although these hormonal effects were, in stump-tails, much less outspoken than in other primate species studied (with the possible exception of orang-utans and humans, see table 8-1: relative frequencies of copulatory or ejaculatory activity in the follicular, peri-ovulatory and mid-luteal phase of the cycle). No cyclicity was found in spontaneous presents (a possible measure of proceptivity, fig. 8-2) or receptivity (fig. 8-3: acceptance ratio's of sex contacts, mounts and total sexual

interactions).

During pregnancies, copulations ceased rather abruptly after the second month (fig. 8-5: 15-day blocks, block FC being the combined F1, F2 and O phase of the conceptive cycle). Receiving directed masturbations showed a similar pattern (fig. 8-8). It was remarkable that attractivity was not much depressed during the progesterone peak around week 6 of pregnancy, but it did decrease when progesterone levels were only moderately elevated. Spontaneous presents declined slightly in the course of pregnancy (fig. 8-6) but receptivity remained high (fig. 8-7).

During the first months of lactation females did not copulate nor did they receive directed masturbations. The first observed copulation occurred 3 - 17 months post partum (\bar{X} = 7 months, or 4 months before the next ovulation; fig. 8-9: C = ovulatory cycles, VZ = early pregnant, LZ = middle/late pregnant, 1 - 8 = 30-day blocks after live birth). Receiving directed masturbations began on the average 10 months post partum (fig. 8-11). Spontaneous present frequencies were low only during the first 2 months of lactation (fig. 8-10), while receptivity remained high throughout lactation (not illustrated).

Chapter 9. Peculiarities of the copulatory behaviour of stump-tail macaques
Copulations with ejaculation (CEs) usually consisted of 1 mount with intromission (68%); 17% of the CEs consisted of several mounts including only 1 mount with intromission and 15% consisted of several intromissions (maximum 7; table 9-1).

In order to study the copulatory behaviour in detail, 30-minute pair tests were carried out in an indoor cage. In these tests ejaculatory intromissions lasted 9 - 51 seconds (\bar{X} = 25) with 1 - 74 pelvic thrusts (\bar{X} = 38) until ejaculations. Ejaculations were easily recognized by the cessation of pelvic thrusts, body rigidity and the orgasm face (see chapter 4). After ejaculation the intromission continued for about 1 to 1.5 minutes. However, in the presence of higher-ranking males (outdoor cage) this was only 0.5 minutes on the average. In other macaque species CEs consist of 1 or more short mounts (3 - 10 sec; Shively et al. 1982). The orgasm face and the long post-ejaculatory intromission have not been observed in other macaque species (Chevalier-Skolnikoff 1975).

In the complete group males ejaculated on the average 1.9 times per day (based on 7 dawn-to-dusk observations; masturbation and copulation). Series of 10 - 16 ejaculations on a single day were performed by only a few males. However, in the absence of higher-ranking males each male appeared to be able to ejaculate at least 5 times per day, with intervals of 3 to 7 minutes for the initial ejaculations in a series; the maximum was 59 CEs during 5.5 hours. Stump-tail macaques surpass all other primate species studied in ejaculatory potential (references: table 9-4).

In 16% of the CEs (all observations combined) the female performed the species-specific orgasm face, which indicated that she had an orgasm (Goldfoot et al. 1980). Female orgasms occurred relatively frequently in

couples that copulated often and that seemed to be well adapted to one another. In contrast to the supposition of Zumpe & Michael (1968) the clutching reaction was not found to be a reliable indicator of the female orgasm.

When 2 animals were copulating other animals could jump excitedly around and direct agonistic behaviours towards the couple. This was named 'agitation'. Previous authors have described this behaviour and have used the term "harassment" (Bertrand 1969; Gouzoules 1974). According to the Concise Oxford Dictionary "to harass" means "to vex by repeated attacks". Therefore the term 'harassment' seems incorrect since this behaviour does not always include aggression and often does include submissive elements. Copulation-interruptions by higher-ranking males were not considered as agitation. Agitation was almost always directed at the copulating male and usually began at the time of ejaculation. The most active agitation performers were pubertal males and females (3 - 4 years old) and high-ranking adult females. A small proportion of the copulations was definitely interrupted (no ejaculation occurred) as a result of agitation (alpha male: 3%; other males: 12%). Several proximate and ultimate explanations of agitation are discussed. All of the hypotheses mentioned by Niemeyer & Chamove (1983) were rejected. Agitation may be instigated by motives of revanchism towards the copulating male. Agitation may enhance the chance that a female is fertilized by the alpha male rather than by a lower-ranking male.

HOOPDSTUK 12

LITERATUUR

- Abbott, D.H. & J.P. Hearn. Physical, hormonal and behavioural aspects of sexual development in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.* 1978, 53, 155-166.
- Abbott, D.H., A.S. McNeilly, S.F. Lunn, M.J. Hulme & P.J. Burden. Inhibition of ovarian function in subordinate female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus jacchus*). *J. Reprod. Fertil.* 1981, 63, 335-345.
- Adams, D.B., A.R. Gold & A.D. Burt. Rise in female-initiated sexual activity at ovulation and its suppression by oral contraceptives. *New Eng. J. Med.* 1978, 299, 1145-1150.
- Akers, J.S. & C.H. Conaway. Female homosexual behavior in *Macaca Mulatta*. *Arch. Sex. Behav.* 1979, 8, 63-80.
- Albrecht, E.D. & J.D. Townsley. Serum progesterone in the pregnant baboon (*Papio papio*). *Biol. Reprod.* 1976, 14, 610-612.
- Alexander, B.K. & J.M. Bowers. Social organization of a troop of Japanese monkeys in a two-acre enclosure. *Folia Primatol.* 1969, 10, 230-242.
- Allen, M.L. & W.B. Lemmon. Orgasm in female primates. *Am. J. Primatol.* 1981, 1, 15-34.
- Alley, T.R. Infantile colouration as an elicitor of caretaking behaviour in old world primates. *Primates* 1980, 21, 416-429.
- Altmann, J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 1974, 49, 227-267.
- Altmann, J., S.A. Altmann, & G. Hausfater. Primate infant's effects on mother's future reproduction. *Science* 1978, 201, 1028-1029.
- Anderson, J. Further remarks on the external characters and anatomy of *Macacus brunneus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1872, 203-212.
- Angst, W. Basic data and concepts on the social organization of *Macaca fascicularis*. In: *Primate behavior. Developments in field and laboratory research*, vol. 4. L.A. Rosenblum, ed. New York: Academic Press, 1975, pp. 325-388.
- Antonius, O. Über Artbastarde bei Säugetieren. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 1951, 92, 106-115.
- Aso, T., T. Tominaga, K. Oshima & K. Matsubayashi. Seasonal changes of plasma estradiol and progesterone in the Japanese monkey (*Macaca fuscata fuscata*). *Endocrinology* 1977, 100, 745-750.
- Atkinson, L.E., J. Hotchkiss, G.R. Fritz, A.H. Surve, J.D. Neill & E. Knobil. Circulating levels of steroids and chorionic gonadotropin during pregnancy in the rhesus monkey, with special attention to the rescue of the corpus luteum in early pregnancy. *Biol. Reprod.* 1975, 12, 335-345.
- Baldwin, J.D. The social behavior of adult male squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in a seminatural environment. *Folia Primatol.* 1968, 9, 281-314.
- Bancroft, J. Hormones and human sexual behaviour. *Br. Med. Bull.* 1981,

- 37, 153-158.
- Bancroft, J., D.W. Davidson, P. Warner & G. Tyrer. Androgens and sexual behaviour in women using oral contraceptives. *Clin. Endocrinol.* 1980, 12, 327-340.
- Bancroft, J., D. Sanders, D. Davidson & P. Warner. Mood, sexuality, hormones, and the menstrual cycle. III. Sexuality and the role of androgens. *Psychosom. Med.* 1983, 45, 509-516.
- Bardin, C.W. & C.A. Paulsen. The testes. In: *Textbook of endocrinology*, 6th ed. R.H. Williams, ed. Philadelphia/London/Toronto: Saunders, 1981, pp. 293-354.
- Baum, M.J., B.J. Everitt, J. Herbert & E.B. Keverne. Hormonal basis of proceptivity and receptivity in female primates. *Arch. Sex. Behav.* 1977, 6, 173-192.
- Baum, M.J., B.J. Everitt, J. Herbert, E.B. Keverne & W.J. de Greef. Reduction of sexual interaction in rhesus monkeys by a vaginal action of progesterone. *Nature* 1976, 263, 606-608.
- Baum, M.J., A.K. Slob, F.H. de Jong & D.L. Westbroek. Persistence of sexual behavior in ovariectomized stump-tail macaques following dexamethasone treatment or adrenalectomy. *Horm. Behav.* 1978, 11, 323-347.
- Beach, F.A. A review of physiological and psychological studies of sexual behavior in mammals. *Physiol. Rev.* 1947, 27, 240-307.
- Beach, F.A. Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Horm. Behav.* 1976, 7, 105-138.
- Beck, W. & W. Wuttke. Annual rhythms of luteinizing hormone, follicle-stimulating hormone, prolactin and testosterone in the serum of male rhesus monkeys. *J. Endocrinol.* 1979, 83, 131-139.
- Berman, C.M. Early agonistic experience and rank acquisition among free-ranging infant rhesus monkeys. *Int. J. Primatol.* 1980, 1, 153-170.
- Bernstein, I.S. Naturally occurring primate hybrid. *Science* 1966, 154, 1559-1560.
- Bernstein, I.S. Stability of the status hierarchy in a pigtail monkey group (*Macaca nemestrina*). *Anim. Behav.* 1969, 17, 452-458.
- Bernstein, I.S. Primate status hierarchies. In: *Primate behavior, developments in field and laboratory research*, vol. 1. L. Rosenblum, ed. New York: Academic Press, 1970, pp. 71-109.
- Bernstein, I.S. Daily activity cycles and weather influences on a pigtail monkey group. *Folia Primatol.* 1972, 18, 390-415.
- Bernstein, I.S. Activity patterns in a stump-tail macaque group (*Macaca arctoides*). *Folia Primatol.* 1980, 33, 20-45.
- Bernstein, I.S. & T.P. Gordon. Mixed taxa introductions, hybrids and macaque systematics. In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution*. D.G. Lindburg, ed. New York/London: Van Nostrand Reinhold, 1980a, pp. 125-147.
- Bernstein, I.S. & T.P. Gordon. The social component of dominance relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Behav.* 1980b, 28, 1033-1039.
- Bernstein, I.S., T.P. Gordon & M. Peterson. Role behavior of an agonadal alpha-male rhesus monkey in a heterosexual group. *Folia Primatol.* 1979a, 32, 263-267.
- Bernstein, I.S., T.P. Gordon, R.M. Rose & M.S. Peterson. Influences of sexual and social stimuli upon circulating levels of testosterone in

- male pigtail macaques. *Behav. Biol.* 1978, 24, 400-404.
- Bernstein, I.S., R.M. Rose, T.P. Gordon & C.L. Grady. Agonistic rank, aggression, social context, and testosterone in male pigtail monkeys. *Aggressive Behav.* 1979b, 5, 329-339.
- Bertrand, M. *The behavioral repertoire of the stump-tail macaque. Bibliotheca primateologica*, no. 11. Basel/New York: Karger, 1969.
- Bielert, C. Experimental examinations of baboon (*Papio ursinus*) sex stimuli. In: *Primate communication*. C.T. Snowdon, C.H. Brown & M.R. Peterson, eds. Cambridge: University Press, 1982, pp. 371-395.
- Bielert, C., J.A. Czaja, S. Eisele, G. Scheffler, J.A. Robinson & R.W. Goy. Mating in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) after conception and its relationship to oestradiol and progesterone levels throughout pregnancy. *J. Reprod. Fertl.* 1976, 46, 179-187.
- Bielert, C.F. & R.W. Goy. Sexual behavior of male rhesus: effects of repeated ejaculation and partner's cycle stage. *Horm. Behav.* 1973, 4, 109-122.
- Bielert, C. & J.G. Vandenberg. Seasonal influences on births and male sex skin coloration in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in the southern hemisphere. *J. Reprod. Fertl.* 1981, 62, 229-233.
- Bielert, C. & L.A. van der Walt. Male chacma baboon (*Papio ursinus*) sexual arousal: mediation by visual cues from female conspecifics. *Psychoneuroendocrinology* 1982, 7, 31-48.
- Blurton Jones, N.G. & J. Trollope. Social behaviour of stump-tailed macaques in captivity. *Primates* 1968, 9, 365-394.
- Boelkins, R.C. The role of grooming in primate social organization. Paper read at meeting of the American Anthropological Association, Pittsburgh, nov. 17-20, 1966.
- Boelkins, R.C. Determination of dominance hierarchies in monkeys. *Psychon. Sci.* 1967, 7, 317-318.
- Boelkins, R.C. Social grooming in two species of macaques. Paper presented at the Western Psychological Association, Symposium: Behavior in captive primate groups. San Diego, California, March 29, 1968.
- Boelkins, R.C. & A.P. Wilson. Intergroup social dynamics of the Cayo Santiago rhesus (*Macaca mulatta*) with special reference to changes in group membership by males. *Primates* 1972, 13, 125-140.
- Bonsall, R.W., D. Zumpfe & R.P. Michael. Menstrual cycle influences on operant behavior of female rhesus monkeys. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1978, 92, 846-855.
- Bour, E.S., R.D. Murray & E.O. Smith. Variation in sexual behavior over the female reproductive cycle in the stump-tail macaque (*Macaca arctoides*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 1983, 4, 339.
- Bramblett, C.A., S.S. Bramblett, D.A. Bishop & A.M. Coelho. Longitudinal stability in adult status hierarchies among vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Am. J. Primat.* 1982, 2, 43-51.
- Brockelmann, W.Y. Field research on primates in Thailand. *J. Sci. Soc. Thai.* 1981, 7, 9-17.
- Brown, J.B., P. HARRISSON & M.A. Smith. Fertility in adolescence. Oestrogen and pregnanediol excretion through childhood, menarche and first ovulation. *J. Biosoc. Sci. (Suppl.)* 1978, 5, 43-62.
- Bruce, K.E. Sexual harassment in a captive group of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Int. J. Primatol.* 1982, 3, 266.
- Brüggemann, S. & W.R. Dukelow. Characteristics of the menstrual cycle in nonhuman primates. III. Timed mating in *Macaca arctoides*. *J. Med.*

- Primatol.* 1980, 9, 213-221.
- Bullock, D.W., C.A. Paris & R.W. Goy. Sexual behaviour, swelling of the sex skin and plasma progesterone in the pigtail macaque. *J. Reprod. Fertil.* 1972, 31, 225-236.
- Burton, P.D. & L.A. Sawchuk. Birth intervals in *M. sylvanus* of Gibraltar. *Primates* 1982, 23, 140-144.
- Busse, C.D. Spatial structure of chacma baboon groups. *Int. J. Primatol.* 1984, 5, 247-261.
- Butler, W.R., L.C. Krey, K.-H. Lu, W.D. Peckham & E. Knobil. Surgical disconnection of the medial basal hypothalamus and pituitary function in the rhesus monkey. IV. Prolactin secretion. *Endocrinology* 1975, 96, 1099-1105.
- Carpenter, C.R. Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J. Comp. Psychol.* 1942, 33, 113-172.
- Challis, J.R.G., L.J. Davies, K. Benirschke, A.G. Hendrickx & K.J. Ryan. The effects of dexamethasone on the peripheral plasma concentrations of androstenedione, testosterone and cortisol in the pregnant rhesus monkey. *Endocrinology* 1975, 96, 185-192.
- Chambers, P.L. & J.P. Hearn. Peripheral plasma levels of progesterone, oestradiol-17 β , oestrone, testosterone, androstenedione and chorionic gonadotrophin during pregnancy in the marmoset monkey, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.* 1979, 56, 23-32.
- Chambers, K.C., D.L. Hess & C.H. Phoenix. Relationship of free and bound testosterone to sexual behavior in old rhesus males. *Physiol. Behav.* 1981, 27, 615-620.
- Chambers, K.C. & C.H. Phoenix. Decrease in sexual initiative and responsiveness in female rhesus macaques (*Macaca mulatta*) during pregnancy. *Am. J. Primat.* 1982, 2, 301-306.
- Chambers, K.C., J.A. Resko & C.H. Phoenix. Correlation of diurnal changes in hormones with sexual behavior and age in male rhesus macaques. *Neurobiol. Aging* 1982, 3, 37-42.
- Chapais, B. Reproductive activity in relation to male dominance and the likelihood of ovulation in rhesus monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1983, 12, 215-228.
- Charbonnier, G. Sexuality of the male during pregnancy. In: *Medical sexology*. R. Forleo & W. Pasini, eds. Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 1980, pp 349-353.
- Cheney, D.L., P.C. Lee & R.M. Seyfarth. Behavioral correlates of non-random mortality among free-ranging female vervet monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1981, 9, 153-161.
- Chevalier-Skolnikoff, S. *The ontogeny of communication in the stump-tail macaque (Macaca arctoides)*. Contributions to primatology, vol. 2. Basel: Karger, 1974a.
- Chevalier-Skolnikoff, S. Male-female, female-female, and male-male sexual behavior in the stump-tail monkey, with special attention to the female orgasm. *Arch. Sex. Behav.* 1974b, 3, 95-116.
- Chevalier-Skolnikoff, S. Heterosexual copulatory patterns in stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) and in other macaque species. *Arch. Sex. Behav.* 1975, 4, 199-220.
- Chevalier-Skolnikoff, S. Homosexual behavior in a laboratory group of stump-tail monkeys (*Macaca arctoides*): forms, contexts, and possible functions. *Arch. Sex. Behav.* 1976, 5, 511-527.

- Chiarelli, B. Check-list of Catarrhina primate hybrids. *J. Hum. Evol.* 1973, 2, 301-305.
- Chikazawa, D., T.P. Gordon, C.A. Bean & I.S. Bernstein. Mother-daughter dominance reversals in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates* 1979, 20, 301-305.
- Christensen, E. & P. Hertoft. Sexual activity and attitude during pregnancy and the postpartum period. In: *Medical sexology*. R. Forleo & W. Pasini, eds. Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 1980, pp 357-364.
- Clark, D.L. & J.E. Dillon. Evaluation of the water incentive method of social dominance measurement in primates. *Folia Primatol.* 1973, 19, 293-311.
- Cochran, C.A. & A.A. Perachio. Dihydrotestosterone propionate effects on dominance and sexual behaviors in gonadectomized male and female rhesus monkeys. *Horm. Behav.* 1977, 8, 175-187.
- Coe, C.L., J. Chen, E.L. Lowe, J.M. Davidson & S. Levine. Hormonal and behavioral changes at puberty in the squirrel monkey. *Horm. Behav.* 1981, 15, 36-53.
- Coe, C.L., A.C. Connolly, H.C. Kraemer & S. Levine. Reproductive development and behavior of captive female chimpanzees. *Primates* 1979, 20, 571-582.
- Coe, C.L., S.P. Mendoza, J.M. Davidson, E.R. Smith, M.F. Dallman & S. Levine. Hormonal response to stress in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Neuroendocrinology* 1978, 26, 367-377.
- Conaway, C.H. & C.B. Koford. Estrous cycles and mating behavior in a free-ranging band of rhesus monkeys. *J. Mammal.* 1964, 45, 577-588.
- Conaway, C.H. & D.S. Sade. The seasonal spermatogenic cycle in free ranging rhesus monkeys. *Folia Primatol.* 1965, 3, 1-12.
- Constable, J.D. Visit to Vietnam. *Oryx* 1982, 16, 249-254.
- Cronin, J.E., R. Cann & V.M. Sarich. Molecular Evolution and systematics of the genus *Macaca*. In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution*. D.G. Lindburg, ed. New York/London: Van Nostrand Reinhold, 1980, pp. 31-51.
- Czaja, J.A. & C. Bielert. Female rhesus sexual behavior and distance to a male partner: relation to stage of the menstrual cycle. *Arch. Sex. Behav.* 1975, 4, 583-597.
- Czaja, J.A., J.A. Robinson, S.G. Eisele, G. Scheffler & R.W. Goy. Relationship between sexual skin colour of female rhesus monkeys and midcycle plasma levels of oestradiol and progesterone. *J. Reprod. Fertil.* 1977, 49, 147-150.
- Dang, D.-C. La puberté femelle chez le singe *macaca fascicularis* élevé en laboratoire: menarche - copulation - gestation - fertilité. *Cah. d'Anthropol. Biom. Hum. (Paris)* 1983, 1, 33-45.
- Dang, D.C. & N. Meusy-Dessolle. Annual plasma testosterone cycle and ejaculatory ability in the laboratory-housed crab-eating macaque (*Macaca fascicularis*). *Reprod. Nutr. Develop.* 1981, 21, 59-68.
- Dawkins, R. *The selfish gene*. Oxford: University Press, 1976. Nederlandse vertaling: *Het zelfzuchtig erfdeel*. Utrecht: Bruna, 1977.
- Deag, J.M. Aggression and submission in monkey societies. *Anim. Behav.* 1977, 25, 465-474.
- Delson, E. Fossil macaques, phyletic relationships and a scenario of deployment. In: *The macaques: studies in ecology, behavior and*

- evolution. D.G. Lindburg, ed. New York/London: Van Nostrand Reinhold, 1980, pp. 10-30.
- Dewsbury, D.A. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *Q. Rev. Biol.* 1982, 57, 135-159.
- Dittus, W.P.J. Population dynamics of the toque monkey, *Macaca sinica*. In: *Socioecology and psychology of primates*. R.H. Tuttle, ed. The Hague/Paris: Mouton, 1975, pp. 125-151.
- Dittus, W.P.J. The evolution of behaviors regulating density and age-specific sex ratios in a primate population. *Behaviour* 1979, 69, 265-302.
- Dixson, A.F. Observations on the displays, menstrual cycles and sexual behaviour of the "Black ape" of Celebes (*Macaca nigra*). *J. Zool. (Lond.)* 1977, 182, 63-84.
- Dixson, A.F. Androgens and aggressive behavior in primates: a review. *Aggressive Behav.* 1980, 6, 37-67.
- Dixson, A.F. Observations on the evolution and behavioral significance of "sexual skin" in female primates. *Advances in the Study of Behavior* 1983, 13, 63-106.
- Dixson, A.F., J.S. Gardner & R.C. Bonney. Puberty in the male owl monkey (*Aotus trivirgatus griseimembra*): a study of physical and hormonal development. *Int. J. Primatol.* 1980, 1, 129-139.
- Dixson, A.F. & J. Herbert. Testosterone, aggressive behavior and dominance rank in captive adult male talapoin monkeys (*Miopithecus Talapoin*). *Physiol. Behav.* 1977, 18, 539-543.
- Döring, G.K. The incidence of anovular cycles in women. *J. Reprod. Fertil. (Suppl.)*, 1969, 6, 77-81.
- Donovan, B.T. & J.J. van der Werff ten Bosch. *Physiology of puberty*. London: Arnold, 1965.
- Drickamer, L.C. A ten-year summary of reproductive data for free-ranging *Macaca mulatta*. *Folia Primatol.* 1974a, 21, 61-80.
- Drickamer, L.C. Social rank, observability, and sexual behaviour of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J. Reprod. Fertil.* 1974b, 37, 117-120.
- Drickamer, L.C. Quantitative observation of behavior in free-ranging *Macaca mulatta*: methodology and aggression. *Behaviour* 1975, 55, 209-236.
- Drickamer, L.C. & S.H. Vessey. Group changing in free-ranging male rhesus monkeys. *Primates* 1973, 14, 359-368.
- Dukelow, W.R. Ovulatory cycle characteristics in *Macaca fascicularis*. *J. Med. Primatol.* 1977, 6, 33-42.
- Dukelow, W.R., J. Grauwiler & S. Brüggemann. Characteristics of the menstrual cycle in nonhuman primates. I. Similarities and dissimilarities between *Macaca fascicularis* and *Macaca arctoides*. *J. Med. Primatol.* 1979, 8, 39-47.
- Dunbar, R.I.M. Oestrous behaviour and social relationships among gelada baboons. In: *Recent Advances in Primatology*, vol. 1: Behaviour. D.J. Chivers & J. Herbert, eds. London: Academic Press 1978, 491-492.
- Dunbar, R.I.M. & E.P. Dunbar. Dominance and reproductive success among female gelada baboons. *Nature* 1977, 266, 351-352.
- Duvall, S.W., I.S. Bernstein & T.P. Gordon. Paternity and status in a rhesus monkey group. *J. Reprod. Fertil.* 1976, 47, 25-31.
- Eaton, G. Seasonal sexual behavior: intrauterine contraceptive devices in

- a confined troop of Japanese macaques. *Horm. Behav.* 1972, 3, 133-142.
- Eaton, G.G. Social and endocrine determinants of sexual behavior in simian and prosimian females. *Symp. IVth Int. Congr. Primat.*, vol. 2: Primate Reproductive behavior. Basel: Karger 1973, 20-35.
- Eaton, G.G. Male dominance and aggression in Japanese macaque reproduction. In: *Reproductive behavior*. W. Montagna & W.A. Sadler, eds. New York: Plenum, 1974, pp. 287-297.
- Eaton, G.G. The social order of Japanese macaques. *Sci. Am.* 1976, 235, 96-106.
- Eaton, G.G. Dominance hierarchy changes in the Oregon troop of Japanese macaques. *Primate News* 1982, 20, 18-19.
- Eaton, G.G., K.B. Modahl & D.F. Johnson. Aggressive behavior in a confined troop of Japanese macaques: effects of density, season, and gender. *Aggressive Behav.* 1981, 7, 145-164.
- Eaton, G.G. & J.A. Resko. Plasma testosterone and male dominance in a Japanese macaque (*Macaca fuscata*) troop compared with repeated measures of testosterone in laboratory males. *Horm. Behav.* 1974a, 5, 251-259.
- Eaton, G.G. & J.A. Resko. Ovarian hormones and sexual behavior in *Macaca nemestrina*. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1974b, 86, 919-925.
- Eaton, G.G., A. Slob & J.A. Resko. Cycles of mating behaviour, oestrogen and progesterone in the thick-tailed bushbaby (*Galago crassicaudatus crassicaudatus*) under laboratory conditions. *Anim. Behav.* 1973, 21, 209-315.
- Eberhart, J.A., E.B. Keverne & R.E. Meller. Social influences on plasma testosterone levels in male talapoin monkeys. *Horm. Behav.* 1980, 14, 247-266.
- Ehrenkranz, J., E. Bliss & M.E. Sheard. Plasma testosterone: correlation with aggressive behavior and social dominance in man. *Psychosom. Med.* 1974, 6, 469-475.
- Engle, E.T. Experimentally induced descent of the testis in the macacus monkey by hormones from the anterior pituitary and pregnancy urine. *Endocrinology* 1932, 16, 513-520.
- Enomoto, T. The sexual behavior of Japanese monkeys. *J. Human. Evol.* 1974, 3, 351-372.
- Enomoto, T. Male aggression and the sexual behavior of Japanese monkeys. *Primates* 1981, 22, 15-23.
- Enomoto, T., K. Seiki & Y. Haruki. On the correlation between sexual behavior and ovarian hormone level during the menstrual cycle in captive Japanese monkeys. *Primates* 1979, 20, 563-570.
- Erwin, J. & T. Maple. Ambisexual behavior with male-male anal penetration in male rhesus monkeys. *Arch. Sex. Behav.* 1976, 5, 9-14.
- Estep, D.Q., K.E.M. Bruce & M.E. Johnston. Sexual behavior and reproductive status in a social group of stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *Int. J. Primatol.* 1982, 3, 279.
- Estep, D.Q., K.E.M. Bruce, M.E. Johnston & T.P. Gordon. Sexual behavior of group-housed stumptail macaques (*Macaca arctoides*): Temporal, demographic and sociosexual relationships. *Folia Primatol.* 1984, 42, 115-126.
- Estrada, A. A study of the social relationships in a free-ranging troop of stumptail macaques (*Macaca arctoides*). *Bol. Est. Méd. Biol.* 1978, 29, 313-194.
- Estrada, A. & R. Estrada. Birth and breeding cyclicity in an outdoor living stumptail macaque (*Macaca arctoides*) group. *Primates* 1976, 17,

- 225-231.
- Estrada, A. & R. Estrada. Reproductive seasonality in a free-ranging troop of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): a five-year report. *Primates* 1981, 22, 503-511.
- Eudey, A.A. Pleistocene glacial phenomena and the evolution of Asian macaques. In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution*. D.G. Lindburg, ed. New York/London: Van Nostrand Reinhold, 1980, pp. 52-83.
- Evans, C.S. & R.W. Goy. Social behaviour and reproductive cycles in captive ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *J. Zool. (Lond.)* 1968, 156, 181-197.
- Everitt, B.J. & J. Herbert. The effects of dexamethasone and androgens on sexual receptivity of female rhesus monkeys. *J. Endocr.* 1971, 51, 575-588.
- Everitt, B.J. & J. Herbert. The effects of implanting testosterone propionate into the central nervous system on the sexual behaviour of adrenalectomised female rhesus monkeys. *Brain Res.* 1975, 86, 109-120.
- Everitt, B.J., J. Herbert & J.D. Hamer. Sexual receptivity of bilaterally adrenalectomised female rhesus monkeys. *Physiol. Behav.* 1972, 8, 409-415.
- Faiman, C. & J.S.D. Winter. Diurnal cycles in plasma FSH, testosterone and cortisol in men. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1971, 33, 186-192.
- Falicov, C.J. Sexual adjustment during first pregnancy and post partum. *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1973, 117, 991-1000.
- Fedigan, L.M. *Primate paradigms. Sex roles and social bonds*. Montreal: Eden Press, 1982.
- Fedigan, L.M. & H. Gouzoules. The consort relationship in a troop of Japanese monkeys. In: *Recent advances in primatology*, vol. 1: Behaviour. D.J. Chivers & J. Herbert, eds. London: Academic Press, 1978, 493-495.
- Fedigan, L.M., H. Gouzoules & S. Gouzoules. Population dynamics of Arashiyama West Japanese macaques. *Int. J. Primatol.* 1983, 4, 307-321.
- Fooden, J. Rhesus and crab-eating macaques: intergradation in Thailand. *Science* 1964, 143, 363-365.
- Fooden, J. Complementary specialization of male and female reproductive structures in the bear macaque, *Macaca arctoides*. *Nature* 1967a, 214, 939-941.
- Fooden, J. Identification of the stump-tailed monkey, *Macaca speciosa*. I. Geoffrey, 1826. *Folia Primatol.* 1967b, 5, 153-164.
- Fooden, J. Report on primates collected in Western Thailand, January-April, 1967. *Field. Zool.* 1971, 59.
- Fooden, J. Taxonomy and evolution of liontail and pigtail macaques (Primates: Cercopithecidae). *Field. Zool.* 1975, 67.
- Fooden, J. Primates obtained in peninsular Thailand, June-July, 1973, with notes on the distribution of continental Southeast Asian leaf-monkeys (*Presbytis*). *Primates* 1976, 17, 95-118.
- Fooden, J. Classification and distribution of living macaques (*Macaca Lacépède, 1799*). In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution*. D.G. Lindburg, ed. New York/London: Van Nostrand Reinhold, 1980, pp. 1-9.
- Fooden, J. Ecogeographic segregation of macaque species. *Primates* 1982,

23, 574-579.

- Ford, C.S. & F.A. Beach. *Patterns of sexual behavior*. New York/Hagerstown/San Francisco/London: Harper, 1951.
- Foster, D.L. Luteinizing hormone and progesterone secretion during sexual maturation of the rhesus monkey: short luteal phases during the initial menstrual cycles. *Biol. Reprod.* 1977, 17, 584-590.
- Fraser, H.M., N.C. Laird & D.M. Blakeley. Decreased pituitary responsiveness and inhibition of the luteinizing hormone surge and ovulation in the stump-tailed monkey (*Macaca arctoides*) by chronic treatment with an agonist of luteinizing hormone-releasing hormone. *Endocrinology* 1980, 106, 452-457.
- Frisch, R.E. & R. Revelle. Height and weight at menarche and a hypothesis of critical body weights and adolescent events. *Science* 1970, 169, 397-398.
- Furuya, Y. Social organization of the crab-eating monkey. *Primates* 1965, 6, 285-336.
- Gartlan, J.S. Structure and function in primate society. *Folia Primatol.* 1968, 8, 89-120.
- Glick, B.B. Testicular size, testosterone level, and body weight in male *Macaca radiata*. Maturational and seasonal effects. *Folia Primatol.* 1979, 32, 268-289.
- Glick, B.B. Ontogenetic and psychobiological aspects of the mating activities of male *Macaca radiata*. In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution*. D.G. Lindburg, ed. New York: Van Nostrand Reinhold, 1980, pp. 345-369.
- Glick, B.B., R.M. Brenner, J.N. Jensen & C.H. Phoenix. Moxestrol (R2858), estradiol benzoate, and sexual behavior of cynomolgus macaques (*Macaca fascicularis*). *Horm. Behav.* 1982, 16, 59-65.
- Goldfoot, D.A. Hormonal and social determinants of sexual behavior in the pigtail monkey (*Macaca nemestrina*). In: *Normal and abnormal development of brain and behaviour*. G.B.A. Stoelting & J.J. van der Werff ten Bosch, eds. Leiden: University Press, 1971, pp. 325-342.
- Goldfoot, D.A. Sociosexual behaviors of nonhuman primates during development and maturity: social and hormonal relationships. In: *Behavioral primatology. Advances in research and theory*, vol. 1. A.M. Schrier, ed. Hillsdale: Erlbaum, 1977, 139-184.
- Goldfoot, D.A. Olfaction, sexual behavior, and the pheromone hypothesis in rhesus monkeys: a critique. *Am. Zool.* 1981, 21, 153-164.
- Goldfoot, D.A., M.A. Kravetz, R.W. Goy & S.K. Freeman. Lack of effect of vaginal lavages and aliphatic acids on ejaculatory responses in rhesus monkeys: behavioral and chemical analyses. *Horm. Behav.* 1976, 7, 1-27.
- Goldfoot, D.A., A.K. Slob, G. Scheffler, J.A. Robinson, S.J. Wiegand & J. Cords. Multiple ejaculations during prolonged sexual tests and lack of resultant serum testosterone increases in male stump-tail macaques (*M. arctoides*). *Arch. Sex. Behav.* 1975, 4, 547-560.
- Goldfoot, D.A., H. Westerborg-van Loon, W. Groeneveld & A.K. Slob. Behavioral and physiological evidence of sexual climax in the female stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*). *Science* 1980, 208, 1477-1479.
- Goldfoot, D.A., S.J. Wiegand & G. Scheffler. Continued copulation in ovariectomized adrenal-suppressed stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Horm. Behav.* 1978, 11, 89-99.

- Goodman, A.L., C.D. Descalzi, D.K. Johnson & G.D. Hodgen. Composite pattern of circulating LH, FSH, estradiol, and progesterone during the menstrual cycle in cynomolgus monkeys. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 1977, 155, 479-481.
- Gordon, T.P. Reproductive behavior in the rhesus monkey: social and endocrine variables. *Am. Zool.* 1981, 21, 185-195.
- Gordon, T.P., R.M. Rose & I.S. Bernstein. Seasonal rhythm in plasma testosterone levels in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*): a three year study. *Horm. Behav.* 1976, 7, 229-243.
- Gordon, T.P., R.M. Rose, C.L. Grady & I.S. Bernstein. Effects of increased testosterone secretion on the behavior of adult male rhesus living in a social group. *Folia Primatol.* 1979, 32, 149-160.
- Gouzoules, H. Harassment of sexual behavior in the stump-tail macaque, *Macaca arctoides*. *Folia Primatol.* 1974, 22, 208-217.
- Gouzoules, H., S. Gouzoules & L. Fedigan. Behavioural dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Anim. Behav.* 1982, 30, 1138-1150.
- Goy, R.W. Sexual compatibility in rhesus monkeys: predicting sexual performance of oppositely sexed pairs of adults. In: *Sex, hormones and behaviour*. Ciba Foundation Symposium 62 (new series). Amsterdam/New York: Excerpta Medica, 1979, pp. 227-255.
- Goy, R.W., W.E. Bridson & J.A. Robinson. Puberty in the rhesus male. *Int. J. Primatol.* 1982, 3, 288.
- Goy, R.W. & J.A. Resko. Gonadal hormones and behavior of normal and pseudohermaphroditic nonhuman female primates. *Recent Prog. Horm. Res.* 1972, 28, 707-733.
- Goy, R.W., K. Wallen & D.A. Goldfoot. Social factors influencing development of mounting behavior in male rhesus monkeys. In: *Reproductive behavior*. W. Montagna & W.A. Sadler, eds. New York: Plenum, 1974, pp. 223-247.
- Grafeille, N., J.C. Joutard & A. Ruffie. Plasma prolactin levels in 300 cases of sexual disorders. In: *Sexual medicine, vol. 2: Emerging dimensions of sexology*. R.T. Segraves & E.J. Haeberle, eds. New York: Praeger, 1983, pp. 261-275.
- Graham, C.E., M. Keeling, C. Chapman, L.B. Cummins & J. Haynie. Method of endoscopy in the chimpanzee: relations of ovarian anatomy, endometrial histology and sexual swelling. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1973, 38, 211-216.
- Grzimek, B. *Het Leven der dieren, vol. 10: Zoogdieren I*. Utrecht: Het Spectrum, 1968. Oorspronkelijk: *Grzimeks Tierleben, Enzyklopädie des Tierreiches. 10. Band, Säugetiere I*. Zürich: Kindler-Verlag, 1968.
- Hadidian, J. & I.S. Bernstein. Female reproductive cycles and birth data from an old world monkey colony. *Primates* 1979, 20, 429-442.
- Hall, K.R.L. & I. DeVore. Baboon social behavior. In: *Primate behavior. Field studies of monkeys and apes. I*. DeVore, ed. New York/Chicago/San Francisco/Toronto/London: Holt, Rinehart and Winston, 1965, pp. 53-110.
- Hanby, J.P. Male-male mounting in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Anim. Behav.* 1974, 22, 836-849.
- Hanby, J.P. & C.E. Brown. The development of sociosexual behaviours in Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Behaviour* 1974, 49, 152-196.
- Hanby, J.P., L.T. Robertson & C.E. Phoenix. The sexual behavior of a

- confined troop of Japanese macaques. *Folia Primatol.* 1971, 16, 123-143.
- Harcourt, A.H., D. Fossey, K.J. Stewart & D.P. Watts. Reproduction in wild gorillas and some comparisons with chimpanzees. *J. Reprod. Fertil. (Suppl.)* 1980, 28, 59-70.
- Hart, R.D. Monthly rhythm of libido in married women. *Brit. Med. J.* 1960, 1, 1023-1024.
- Hartman, C.G. On the relative sterility of the adolescent organism. *Science* 1931, 74, 226-227.
- Hartman, C.G. Studies in the reproduction of the monkey *Macacus* (*Pithecus*) rhesus, with special reference to menstruation and pregnancy. *Contributions Embryol. Carneg. Inst.* 1932, 23, 1-162.
- Harvey, N.C. Social and sexual behavior during the menstrual cycle in a colony of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). In: *Hormones, drugs and social behavior in primates*. H.D. Steklis & A.S. Kling, eds. New York/London: SP Medical & Scientific Books, 1983, pp. 141-174.
- Harvey, N.C. & R.J. Rhine. Some reproductive parameters of stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *Primates* 1983, 24, 530-536.
- Hausfater, G., J. Altmann & S. Altmann. Long-term consistency of dominance relations among female baboons (*Papio cynocephalus*). *Science* 1982, 217, 752-754.
- Herbert, J. Hormones and reproductive behaviour in rhesus and talapoin monkeys. *J. Reprod. Fertil.* 1970, suppl. 11, 119-140.
- Hermes, V., J. Gabelmann, M. Müller, A. Schmid & F. Kubli. Sexual behavior during pregnancy. In: *Medical sexology*. R. Forleo & W. Pasini, eds. Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 1980, pp. 353-357.
- Herndon, J.G., J.J. Turner & D.C. Collins. Ejaculation is important for mating-induced testosterone increases in male rhesus monkeys. *Physiol. Behav.* 1981, 27, 873-877.
- Herndon, J.G., J.J. Turner, A.A. Perachio, M.S. Blank & D.C. Collins. Endocrine changes induced by venipuncture in rhesus monkeys. *Physiol. Behav.* 1984, 32, 673-676.
- Hirasing, R.A., R. Grimberg & H.D. Hirasing. De frequentie van niet normaal ingedaalde testes bij jonge kinderen. *Ned. T. Geneesk.* 1982, 126, 2294-2296.
- Hodgen, G.D., M.L. Dufau, K.J. Catt & W.W. Tullner. Estrogens, progesterone and chorionic gonadotropin in pregnant rhesus monkeys. *Endocrinology* 1972, 91, 896-900.
- Hodges, J.K. C. Henderson & J.P. Hearn. Relationship between ovarian and placental steroid production during early pregnancy in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *J. Reprod. Fertil.* 1983, 69, 613-621.
- van Hooff, J.A.R.A.M. A structural analysis of the social behaviour of a semi-captive group of chimpanzees. In: *Social communication and movement*. M. von Cranach & I. Vine, eds. London: Academic Press, 1974, pp. 75-162.
- Howie, P.W. & A.S. McNeilly. Effect of breast-feeding patterns on human birth intervals. *J. Reprod. Fertil.* 1982, 65, 545-557.
- Howie, P.W., A.S. McNeilly, M.J. Houston, A. Cook & H. Boyle. Fertility after childbirth: infant feeding patterns, basal PRL levels and post-partum ovulation. *Clin. Endocrinol.* 1982a, 17, 315-322.
- Howie, P.W., A.S. McNeilly, M.J. Houston, A. Cook & H. Boyle. Fertility after childbirth: post-partum ovulation and menstruation in

- bottle and breast feeding mothers. *Clin. Endocrinol.* 1982b, 17, 323-332.
- Hrdy, S.B. Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatol.* 1974, 22, 19-58.
- Hrdy, S.B. & D.B. Hrdy. Hierarchical relations among female Hanuman langurs (Primates: Colobinae, *Presbytis entellus*). *Science* 1976, 193, 913-915.
- Itoigawa, N., K. Negayama & K. Kondo. Experimental study on sexual behavior between mother and son in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates* 1981, 22, 494-502.
- Jöschle, W. Current research in coitus-induced ovulation: a review. *J. Reprod. Fertil. (Suppl.)* 1975, 22, 165-207.
- Johnson, D.F., K.B. Modahl & G.G. Eaton. Dominance status of adult male Japanese macaques: relationship to female dominance status, male mating behaviour, seasonal changes, and developmental changes. *Anim. Behav.* 1982, 30, 383-392.
- Johnson, D.F. & C.H. Phoenix. Hormonal control of female sexual attractiveness, proceptivity, and receptivity in rhesus monkeys. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1976, 90, 473-483.
- Johnson, D.F. & C.H. Phoenix. Sexual behavior and hormone levels during the menstrual cycles of rhesus monkeys. *Horm. Behav.* 1978, 11, 160-174.
- Jolly, A. *The evolution of primate behavior*. New York/London: Macmillan, 1972.
- Judd, H.L., D.C. Parker, T.M. Siler & S.S.C. Yen. The nocturnal rise of plasma testosterone in pubertal boys. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1974, 38, 710-713.
- Kanagawa, H., E.S.E. Hafez, M.M. Nawar & S. Jaszczak. Patterns of sexual behavior and anatomy of copulatory organs in macaques. *Z. Tierpsychol.* 1972, 31, 449-460.
- Kaufmann, J.H. A three-year study of mating behavior in a freeranging band of rhesus monkeys. *Ecology* 1965, 46, 500-512.
- Kaufmann, J.H. Social relations of adult males in a free-ranging band of rhesus monkeys. In: *Social communication among primates*. S.A. Altmann, ed. Chicago: University Press, 1967, pp. 73-98.
- Kavanagh, M. & E. Laursen. Breeding seasonality among long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*, in peninsular Malaysia. *Int. J. Primatol.* 1984, 5, 17-29.
- Kawai, M. On the system of social ranks in a natural troop of Japanese monkeys (I). Basic rank and dependent rank. In: *Japanese monkeys. A collection of translations*. S.A. Altmann, ed. Atlanta: Emory University, 1965, pp. 66-86. Oorspronkelijk in *Primates* 1958, 1-2, 111-130 (Japan).
- Kawai, M., S. Azuma & K. Yoshida. Ecological studies of reproduction in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). I. Problems of the birth season. *Primates* 1967, 8, 35-74.
- Kawamura, S. Matriarchal social ranks in the Minoo-B troop. A study of the rank system of Japanese monkeys. In: *Japanese monkeys. A collection of translations*. S.A. Altmann, ed. Atlanta: Emory

- University, 1965, pp. 105-112. Oorspronkelijk in het *Japans in Primates* 1958, 1-2, 149-156.
- Kawanaka, K. Interloop relationships among Japanese monkeys. *Primates* 1973, 14, 113-159.
- Keverne, E.B., R.E. Meller & A.M. Martinez-Arias. Dominance, aggression and sexual behaviour in social groups of talapoin monkeys. In: *Recent advances in primatology*, vol. 1: Behaviour. D.J. Chivers & J. Herbert, eds. London: Academic Press, 1978, pp. 533-547.
- Kholkute, S.D., R. Joseph, U.M. Joshi & S.R. Munshi. Some characteristics of the normal menstrual cycle of the bonnet monkey (*M. radiata*). *Primates* 1981, 22, 399-403.
- Kinsey, A.C., W.B. Pomeroy & C.E. Martin. *Sexual behavior in the human male*. Philadelphia/London: Saunders, 1948.
- Kirk, R.E. *Experimental design: procedures for the behavioral sciences*. Belmont: Brooks/Cole, 1968.
- Kling, A. & J. Orbach. The stump-tailed macaque: a promising laboratory primate. *Science* 1963, 139, 45-46.
- Knorr, D., F. Bidlingmaier, O. Butenandt, H. Fendel & R. Ehrh-Wehle. Plasma testosterone in male puberty. I. Physiology of plasma testosterone. *Acta Endocrinol. (Copenh.)* 1974, 75, 181-194.
- Koford, C.B. Rank of mothers and sons in bands of rhesus monkeys. *Science* 1963, 141, 356-357.
- Koford, C.B. Population dynamics of rhesus monkeys on Cayo Santiago. In: *Primate behavior. Field studies of monkeys and apes*. I. DeVore, ed. New York/London: Holt, Rinehart and Winston, 1965, pp. 160-174.
- Kollar, E.J., W.C. Beckwith & R.B. Edgerton. Sexual behavior of the ARL colony chimpanzees. *J. Nerv. Ment. Dis.* 1968, 147, 444-459.
- Koninckx, P.R., I.A. Brosens, G. Verhoeven & P. de Moor. Increased postovulatory plasma follicle stimulating hormone levels in the luteinized unruptured follicle syndrome: a role for inhibin? *Br. J. Obstet. Gynaecol.* 1981, 88, 525-529.
- Koninckx, P.R., P. de Moor & I.A. Brosens. Diagnosis of the luteinized unruptured follicle syndrome by steroid hormone assays on peritoneal fluid. *Br. J. Obstet. Gynaecol.* 1980, 87, 929-934.
- Koyama, N. On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates* 1967, 8, 189-216.
- Koyama, N. Changes in dominance rank and division of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates* 1970, 11, 335-390.
- Kraemer, H.C., J.R. Horvat, C. Doering & P.R. McGinnis. Male chimpanzee development focusing on adolescence: integration of behavioral with physiological changes. *Primates* 1982, 23, 393-405.
- Kreuz, L.E. & R.M. Rose. Assessment of aggressive behavior and plasma testosterone in a young criminal population. *Psychosom. Med.* 1972, 34, 321-332.
- Lancaster, J.B. & R.B. Lee. The annual reproductive cycle in monkeys and apes. In: *Primate behavior. Field studies of monkeys and apes*. I. DeVore, ed. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1965, pp. 486-513.
- Lasley, B., A.G. Hendrickx & G.H. Stabenfeldt. Estradiol levels near the time of ovulation in the bonnet monkey (*Macaca radiata*). *Biol. Reprod.* 1974, 11, 237-244.
- Lee, P.A., R.B. Jaffe & A.R. Midgley. Serum gonadotropin, testosterone and prolactin concentrations throughout puberty in boys: a longitudinal

- study. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1974, 39, 664-672.
- Lexmon, W.B. & E. Oakes. "Tieing" between stump-tailed macaques during mating. *Lab. Primate NewsL.* 1967, 6, 14-15.
- Lenton, E.A., R. Sulaiman, O. Sobowale & I.D. Cooke. The human menstrual cycle: plasma concentrations of prolactin, LH, FSH, oestradiol and progesterone in conceiving and non-conceiving women. *J. Reprod. Fertil.* 1982, 65, 131-139.
- Lindburg, D.G. Rhesus monkeys: mating season mobility of adult males. *Science* 1969, 166, 1176-1178.
- Linnankoski, I., Y. Hytönen, L. Leinonen & J. Hyvärinen. Determinants of sexual behavior of *Macaca arctoides* in a laboratory colony. *Arch. Sex. Behav.* 1981, 10, 207-222.
- Loy, J. Estrous behavior of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates* 1971, 12, 1-31.
- Loy, J.D., K. Loy, G. Keifer & C. Conaway. *The behavior of gonadectomized rhesus monkeys. Contributions to primatology*, vol. 20. Basel: Karger, 1984.
- MacDonald, G.J. Reproductive patterns of three species of macaques. *Fertil. Steril.* 1971, 22, 373-377.
- MacRoberts, M.H. & B.R. MacRoberts. The annual reproductive cycle of the Barbary ape (*Macaca sylvana*) in Gibraltar. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1966, 25, 299-304.
- Maple, T., J. Erwin & G. Mitchell. Age of sexual maturity in laboratory-born pairs of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates* 1973, 14, 427-428.
- Martin, D.E., R.B. Swenson & D.C. Collins. Correlation of serum testosterone levels with age in male chimpanzees. *Steroids* 1977, 29, 471-481.
- Mason J.W., C.C. Kenion, D.R. Collins, E.H. Mougey, J.A. Jones, G.C. Driver, J.V. Brady & B. Beer. Urinary testosterone response to 72-hr. avoidance sessions in the monkey. *Psychosom. Med.* 1968, 30, 721-732.
- Masters, W.H. & V.E. Johnson. *Human sexual response*. Boston: Little, Brown, 1966.
- Matsubayashi, K. & T. Enomoto. Longitudinal studies on annual changes in plasma testosterone, body weight and spermatogenesis in adult Japanese monkeys (*Macaca fuscata fuscata*) under laboratory conditions. *Primates* 1983, 24, 521-529.
- Matsubayashi, K. & K. Mochizuki. Growth of male reproductive organs with observation of their seasonal morphologic changes in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *Jpn. J. Vet. Sci.* 1982, 44, 891-902.
- Matteo, S. & E.F. Rissman. Increased sexual activity during the midcycle portion of the human menstrual cycle. *Horm. Behav.* 1984, 18, 249-255.
- Mazur, A. & T.A. Lamb. Testosterone, status, and mood in human males. *Horm. Behav.* 1980, 14, 236-246.
- McArthur, J.W., J. Ovadia, O.W. Smith & J. Bashir-Farahmad. The menstrual cycle of the bonnet monkey (*Macaca radiata*). *Folia Primatol.* 1972, 17, 107-121.
- McCann, C. Notes on some Indian macaques. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 1933, 36, 796-810.
- McCormack, S.A. Plasma testosterone concentration and binding in the chimpanzee; effect of age. *Endocrinology* 1971, 89, 1171-1177.
- McNeilly, A.S. Effects of lactation on fertility. *Br. Med. Bull.* 1979,

35, 151-154.

- McNeilly, A.S., D.H. Abbott, S.F. Lunn, P.C. Chambers & J.P. Hearn. Plasma prolactin concentrations during the ovarian cycle and lactation and their relationship to return of fertility *post partum* in the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *J. Reprod. Fertil.* 1981, 62, 353-360.
- McNeilly, A.S., A. Glasier, J. Jonassen & P.W. Howie. Evidence for direct inhibition of ovarian function by prolactin. *J. Reprod. Fertil.* 1982, 65, 559-569.
- Meijs-Roelofs, H.M.A., W.J. de Greef & J.Th.J. Uilenbroek. Plasma progesterone and its relationship to serum gonadotrophins in immature female rats. *J. Endocrinol.* 1975, 64, 329-336.
- Metcalf, M.G., D.S. Skidmore, G.F. Lowry & J.A. Mackenzie. Incidence of ovulation in the years after the menarche. *J. Endocrinol.* 1983, 97, 213-219.
- Meyer-Bahlburg, H.F.L., D.A. Boon, M. Sharma & J.A. Edwards. Aggressiveness and testosterone measures in man. *Psychosom. Med.* 1973, 35, 453.
- Michael, R.P., R.W. Bonsall & M. Kutner. Volatile fatty acids, "copulins", in human vaginal secretions. *Psychoneuroendocrinology* 1975a, 1, 153-163.
- Michael, R.P., R.W. Bonsall & P. Warner. Primate sexual pheromones. In: *Olfaction and taste V; Proc. 5th Int. Symp. Exp. Physiol. Med.* D.A. Denton & J.P. Coghlan, eds. New York: Acad. Press, 1975c, pp. 417-424.
- Michael, R.P., R.W. Bonsall & D. Zumpe. The behavioral thresholds of testosterone in castrated male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Horm. Behav.* 1984, 18, 161-176.
- Michael, R.P., K.D.R. Setchell & T.M. Plant. Diurnal changes in plasma testosterone and studies on plasma corticosteroids in non-anaesthetized male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J. Endocrinol.* 1974, 63, 325-335.
- Michael R.P. & J. Welegalla. Ovarian hormones and the sexual behaviour of the female rhesus monkey (*Macaca mulatta*) under laboratory conditions. *J. Endocrinol.* 1968, 41, 407-420.
- Michael, R.P. & M. Wilson. Changes in the sexual behaviour of male rhesus monkeys (*M. mulatta*) at puberty. *Folia Primatol. (Basel)* 1973, 19, 384-403.
- Michael, R.P. & D. Zumpe. Rhythmic changes in the copulatory frequency of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in relation to the menstrual cycle and a comparison with the human cycle. *J. Reprod. Fertil.* 1970a, 21, 199-201.
- Michael, R.P. & D. Zumpe. Sexual initiating behaviour by female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) under laboratory conditions. *Behaviour* 1970b, 36, 168-186.
- Michael, R.P. & D. Zumpe. Environmental and endocrine factors influencing annual changes in sexual potency in primates. *Psychoneuroendocrinology* 1976, 1, 303-313.
- Michael, R.P. & D. Zumpe. Potency in male rhesus monkeys: effects of continuously receptive females. *Science* 1978, 200, 451-453.
- Michael, R.P. & D. Zumpe. Influence of olfactory signals on the reproductive behaviour of social groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J. Endocr.* 1982, 95, 189-205.
- Michael, R.P., D. Zumpe & R.W. Bonsall. Behavior of rhesus monkeys

- during artificial menstrual cycles. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1982, 96, 875-885.
- Michael, R.P., D. Zumppe, E.B. Keverne & R.W. Bonsall. Neuroendocrine factors in the control of primate behavior. *Recent Progr. Horm. Res.* 1972, 28, 665-706.
- Michael, R.P., D. Zumppe, T.M. Plant & R.G. Evans. Annual changes in the sexual potency of captive male rhesus monkeys. *J. Reprod. Fertil.* 1975b, 45, 169-172.
- Mishell, D.R., I.H. Thorneycroft, Y. Nagata, T. Murata & R.M. Nakamura. Serum gonadotropin and steroid patterns in early human gestation. *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1973, 117, 631-642.
- Missakian, E.A. Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Primates* 1972, 13, 169-180.
- Modahl, K.B. & G.G. Eaton. Display behaviour in a confined troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Anim. Behav.* 1977, 25, 525-535.
- Mori, A. Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates* 1979, 20, 371-397.
- Morris, N.M. & J.R. Udry. Epidemiological patterns of sexual behavior in the menstrual cycle. In: *Behavior and the menstrual cycle*. R.C. Friedman, ed. New York: Dekker, 1982, pp. 129-153.
- Murray, R.D. Inbreeding avoidance in a captive group of stump-tail macaques. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1983, 60, 230.
- Nadler, R.D. Sexual cyclicity in captive lowland gorillas. *Science* 1975, 189, 813-814.
- Nadler, R.D. Sexual behavior of captive lowland gorillas. *Arch. Sex. Behav.* 1976, 5, 487-502.
- Nadler, R.D. Sexual behavior of captive orangutans. *Arch. Sex. Behav.* 1977, 6, 457-475.
- Nadler, R.D. Reproductive behavior and endocrinology of orang utans. In: *The orang utan. Its biology and conservation*. L.E.M. de Boer, ed. The Hague: Junk, 1982, pp. 231-248.
- Nadler, R.D., D.C. Collins, L.C. Miller & C.E. Graham. Menstrual cycle patterns of hormones and sexual behavior in gorillas. *Horm. Behav.* 1983, 17, 1-17.
- Nadler, R.D. & L.A. Rosenblum. Factors influencing sexual behavior of male bonnet macaques (*Macaca radiata*). In: *Proc. 3rd Int. Congr. Primat., Vol. 3: Behavior*. H. Kummer, ed. Basel: Karger, 1971, pp. 100-107.
- Nadler, R.D. & L.A. Rosenblum. sexual behavior during successive ejaculations in bonnet and pigtail macaques. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1973, 38, 217-220.
- Napier, J.R. & P.H. Napier. *A handbook of living primates*. London/New York: Academic Press, 1967.
- Nawar, M.M. & E.S.E. Hafez. The reproductive cycle of the crab-eating macaque (*Macaca fascicularis*). *Primates* 1972, 13, 43-56.
- Niemeyer, C.L. & J.R. Anderson. Primate harassment of matings. *Ethol. Sociobiol.* 1983, 4, 205-220.
- Niemeyer, C.L. & A.S. Chamove. Motivation of harassment of matings in stump-tailed macaques. *Behaviour* 1983, 87, 298-323.
- Nieuwenhuijsen, K., A.J.J.C. Lammers, K.J. de Neef & A.K. Slob. Reproduction and social rank in female stump-tail macaques (*Macaca*

- arctoides*). *Int. J. Primatol.* 1985, 6, 77-99.
- Nieuwenhuijsen, K. & F.B.M. de Waal. Effects of spatial crowding on social behavior in a chimpanzee colony. *Zoo Biol.* 1982, 1, 5-28.
- Nigi, H. Menstrual cycle and some other related aspects of Japanese monkeys. (*Macaca fuscata*). *Primates* 1975, 16, 207-216.
- Nigi, H. Some aspects related to conception of the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *Primates* 1976, 17, 81-87.
- Nigi, H., T. Tiba, S. Yamamoto, Y. Floescheim & N. Ohsawa. Sexual maturation and seasonal changes in reproductive phenomena of male Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) at Takasakiyama. *Primates* 1980, 21, 230-240.
- Nishida, T. A sociological study of solitary male monkeys. *Primates* 1966, 7, 141-204.
- Nisula, B.C. & J.F. Dunn. Measurement of the testosterone binding parameters for both testosterone-estradiol binding globulin and albumin in individual serum samples. *Steroids* 1979, 34, 771-791.
- Noë, R., F.B.M. de Waal & J.A.R.A.M. van Hooff. Types of dominance in a chimpanzee colony. *Folia Primatol.* 1980, 34, 90-110.
- van Noordwijk, M.A. & C.P. van Schaik. Male migration and rank acquisition in wild long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Anim. Behav.*, in druk.
- Norman, R.L. & H.G. Spies. Brain lesions in infant female rhesus monkeys: effects on menarche and first ovulation and on diurnal rhythms of prolactin and cortisol. *Endocrinology* 1981, 108, 1723-1729.
- Packer, C. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Anim. Behav.* 1979a, 27, 1-36.
- Packer, C. Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. *Anim. Behav.* 1979b, 27, 37-45.
- Paul, A. & D. Thommen. Timing of birth, female reproductive success and infant sex ratio in semifree-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Folia Primatol.* 1984, 42, 2-16.
- Peng, M.-T., Y.-L. Lai, C.-S. Yang, H.-S. Chiang, A.E. New & C.-P. Chang. Reproductive parameters of the Taiwan monkey (*Macaca cyclops*). *Primates* 1973, 14, 201-213.
- Perachio, A.A., M. Alexander, L.D. Marr & D.C. Collins. Diurnal variations of serum testosterone levels in intact and gonadectomized male and female rhesus monkeys. *Steroids* 1977, 29, 21-33.
- Persky, H., K.D. Smith & G.K. Basu. Relation of psychologic measures of aggression and hostility to testosterone production in man. *Psychosom. Med.* 1971, 33, 265-277.
- Phoenix, C.H. Factors influencing sexual performance in male rhesus monkeys. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1977, 91, 697-710.
- Phoenix, C.H. Copulation, dominance, and plasma androgen levels in adult rhesus males born and reared in the laboratory. *Arch. Sex. Behav.* 1980, 9, 149-167.
- Phoenix, C.H., A.K. Slob & R.W. Goy. Effects of castration and replacement therapy on sexual behavior of adult male rhesuses. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1973, 84, 472-481.
- Plant, T.M. Time courses of concentrations of circulating gonadotropin, prolactin, testosterone, and cortisol in adult male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) throughout the 24 h light-dark cycle. *Biol. Reprod.* 1981, 25, 244-252.

- Plant, T.M., D. Zumpe, M. Sauls & R.P. Michael. An annual rhythm in the plasma testosterone of adult male rhesus monkeys maintained in the laboratory. *J. Endocrinol.* 1974, 62, 403-404.
- Puri, C.P., V. Puri & T.C.A. Kumar. Serum levels of testosterone, cortisol, prolactin and bioactive luteinizing hormone in adult male rhesus monkeys following cage-restraint or anaesthetizing with ketamine hydrochloride. *Acta Endocrinol. (Copenh.)* 1981, 97, 118-124.
- Rahaman, H. & M.D. Parthasarathy. Studies on the social behaviour of bonnet monkeys. *Primates* 1969, 10, 149-162.
- Reinberg, A., M. Lagoguey, F. Cesselin, Y. Touitou, J.-C. Legrand, A. Delasalle, J. Antreassian & A. Lagoguey. Circadian and circannual rhythms in plasma hormones and other variables of five healthy young human males. *Acta Endocrinol. (Copenh.)* 1978, 88, 417-427.
- Resko, J.A. Plasma androgen levels of the rhesus monkey: effects of age and season. *Endocrinology* 1967, 81, 1203-1212.
- Resko, J.A. & K.B. Eik-Nes. Diurnal testosterone levels in peripheral plasma of human male subjects. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1966, 26, 573-576.
- Resko, J.A., R.W. Goy, J.A. Robinson & R.L. Norman. The pubescent rhesus monkey: some characteristics of the menstrual cycle. *Biol. Reprod.* 1982, 27, 354-361.
- Resko, J.A. & C.H. Phoenix. Sexual behavior and testosterone concentrations in the plasma of the rhesus monkey before and after castration. *Endocrinology* 1972, 91, 499-503.
- Reyes, F.I., J.S.D. Winter, C. Faiman & W.C. Hobson. Serial serum levels of gonadotropins, prolactin and sex steroids in the nonpregnant and pregnant chimpanzee. *Endocrinology* 1975, 96, 1447-1455.
- Reynolds, V. & F. Reynolds. Chimpanzees of the Budongo Forest. In: *Primate behavior. Field studies of monkeys and apes*. I. DeVore, ed. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1965, pp. 368-424.
- Richards, S.M. The concept of dominance and methods of assessment. *Anim. Behav.* 1974, 22, 914-930.
- Roberts, M.S. The annual reproductive cycle of captive *Macaca sylvana*. *Folia Primatol.* 1978, 29, 229-235.
- Robinson, J.A., G. Scheffler, S.G. Eisele & R.W. Goy. Effects of age and season on sexual behavior and plasma testosterone and dihydrotestosterone concentrations of laboratory-housed male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Biol. Reprod.* 1975, 13, 203-210.
- Rolland, R., R.M. Lequin, L.A. Schellekens & F.H. de Jong. The role of prolactin in the restoration of ovarian function during the early post-partum period in the human female. I. A study during physiological lactation. *Clin. Endocrinol.* 1975, 4, 15-25.
- Rose, R.M., I.S. Bernstein, T.P. Gordon & J.G. Lindsley. Changes in testosterone and behavior during adolescence in the male rhesus monkey. *Psychosom. Med.* 1978, 40, 60-70.
- Rose, R.M., T.P. Gordon & I.S. Bernstein. Plasma testosterone levels in the male rhesus: influences of sexual and social stimuli. *Science* 1972, 178, 643-645.
- Rose, R.M., J.W. Holaday & I.S. Bernstein. Plasma testosterone, dominance rank and aggressive behaviour in male rhesus monkeys. *Nature* 1971, 231, 366-368.
- Rosenfield, R.L. Plasma testosterone binding globulin and indexes of the

- concentration of unbound plasma androgens in normal and hirsute subjects. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1971, 32, 717-728.
- Rostal, D.C. & G.G. Eaton. Puberty in male Japanese macaques (*Macaca fuscata*): social and sexual behavior in a confined troop. *Am. J. Primatol.* 1983, 4, 135-141.
- Rowell, T.E. Behaviour and female reproductive cycles of rhesus macaques. *J. Reprod. Fertil.* 1963, 6, 193-203.
- Rowell, T.E. Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Anim. Behav.* 1966, 14, 430-443.
- Rowell, T.E. A quantitative comparison of the behaviour of a wild and a caged baboon group. *Anim. Behav.* 1967, 15, 499-509.
- Rowell, T.E. The concept of social dominance. *Behav. Biol.* 1974, 11, 131-154.
- Rowell, T. How female reproductive cycles affect interaction patterns in groups of patas monkeys. In: *Recent advances in primatology*, vol 1: Behaviour. D.J. Chivers & J. Herbert, ed. London: Academic Press, 1978, 489-490.
- Saayman, G.S. The menstrual cycle and sexual behaviour in a troop of free ranging chacma baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatol.* 1970, 12, 81-110.
- Saayman, G.S. Behaviour of the adult males in a troop of free-ranging chacma baboons (*Papio ursinus*). *Folia Primatol.* 1971, 15, 36-57.
- Saayman, G.S. Effects of ovarian hormones on the sexual skin and behavior of ovariectomized baboons (*Papio ursinus*) under free-ranging conditions. *Symp. IVth Congr. Primat.*, vol. 2: Primate Reproductive Behavior. Basel: Karger, 1973, 64-98.
- Sade, D.S. Seasonal cycle in size of testes of free-ranging *Macaca mulatta*. *Folia Primatol.* 1964, 2, 171-180.
- Sade, D.S. Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys. In: *Social communication among primates*. S.A. Altmann, ed. Chicago: University Chicago Press, 1967, pp. 99-114.
- Savage-Rumbaugh, E.S. & B.J. Wilkerson. Socio-sexual behavior in *Pan paniscus* and *Pan troglodytes*: a comparative study. *J. Hum. Evol.* 1978, 7, 327-344.
- Schallenger, E., D.W. Richardson & E. Knobil. Role of prolactin in the lactational amenorrhea of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Biol. Reprod.* 1981, 25, 370-374.
- Schenck, P.E. & A.K. Slob. Castration, sex steroids and heterosexual behavior in adult male laboratory-housed stump-tailed macaques (*Macaca arctoides*). *Physiol. Behav.* (geacc. voor publ. in 1985).
- Schenken, R.S., R.H. Asch, R.F. Williams & G.D. Hodgen. Etiology of infertility in monkeys with endometriosis: luteinized unruptured follicles, luteal phase defects, pelvic adhesions, and spontaneous abortions. *Fertil. Steril.* 1984, 41, 122-130.
- Schlesselman, J.J. How does one assess the risk of abnormalities from human in vitro fertilization? *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1979, 135, 135-148.
- Seyfarth, R.M. Social relationships among adult female baboons. *Anim. Behav.* 1976, 24, 917-938.
- Shaikh, A.A., R.H. Naqvi & S.A. Shaikh. Concentrations of oestradiol-17 β and progesterone in the peripheral plasma of the cynomolgus monkey (*Macaca fascicularis*) in relation to the length of the menstrual cycle

- and its component phases. *J. Endocr.* 1978, 79, 1-7.
- Shideler, S.E., N.M. Czekala, L.H. Kasman, D.G. Lindburg & B.L. Lasley. Monitoring ovulation and implantation in the lion-tailed macaque (*Macaca silenus*) through urinary estrone conjugate evaluations. *Biol. Reprod.* 1983, 29, 905-911.
- Shively, C., S. Clarke, S. Schapiro & G. Mitchell. Patterns of sexual behavior in male macaques. *Am. J. Primat.* 1982, 2, 373-384.
- Siegel, S. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Tokyo: McGraw-Hill, 1956.
- Silk, J.B. Altruism among female *Macaca radiata*: explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour* 1982, 79, 162-188.
- Silk, J.B., C.B. Clark-Wheatley, P.S. Rodman & A. Samuels. Differential reproductive success and facultative adjustment of sex ratios among captive female bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Anim. Behav.* 1981, 29, 1106-1120.
- Simonds, P.E. The bonnet macaque in South India. In: *Primate behavior. Field studies of monkeys and apes*. I. DeVore, ed. New York: Holt, Rinehart & Winston, 1965, pp. 175-196.
- Simonds, P.E. Outcast males and social structure among bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 1973, 38, 599-604.
- Slob, A.K., M.J. Baum & P.E. Schenck. Effects of the menstrual cycle, social grouping, and exogenous progesterone on heterosexual interaction in laboratory housed stump-tail macaques (*M. arctoides*). *Physiol. Behav.* 1978b, 21, 915-921.
- Slob, A.K. & K. Nieuwenhuijsen. Heterosexual interactions of pairs of laboratory-housed stump-tail macaques (*Macaca arctoides*) under continuous observation with closed-circuit video recording. *Int. J. Primatol.* 1980, 1, 63-80.
- Slob, A.K., M.P. Ooms & J.T.M. Vreeburg. Annual changes in serum testosterone in laboratory housed male stump-tail macaques (*M. arctoides*). *Biol. Reprod.* 1979, 20, 981-984.
- Slob, A.K. & P.E. Schenck. Chemical castration with cyproterone acetate (Androcur) and sexual behavior in the laboratory-housed male stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*). *Physiol. Behav.* 1981, 27, 629-636.
- Slob, A.K., S.J. Wiegand, R.W. Goy & J.A. Robinson. Heterosexual interactions in laboratory-housed stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): observations during the menstrual cycle and after ovariectomy. *Horm. Behav.* 1978a, 10, 193-211.
- Small, M.F. & D.G. Smith. The relationship between maternal and paternal rank in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Behav.* 1982, 30, 626-633.
- Smals, A.G.H., P.W.C. Kloppenborg & Th.J. Benraad. Circannual cycle in plasma testosterone levels in man. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1976, 42, 979-982.
- Smith, M.S. The relative contribution of suckling and prolactin to the inhibition of gonadotropin secretion during lactation in the rat. *Biol. Reprod.* 1978, 19, 77-83.
- Snick, H.K.A. De te hoge orchidopexiefrequentie; onderzoek en maatregelen op Walcheren. *Ned. T. Geneesk.* 1984, 128, 2077-2081.
- Solberg, D.A., J. Butler & N.N. Wagner. Sexual behavior in pregnancy. *New Engl. J. Med.* 1973, 288, 1098-1103.

- Southwick, C.H. Aggressive behaviour of rhesus monkeys in natural and captive groups. In: *Aggressive behavior*. S. Garattini & E.B. Sigg, eds. Amsterdam: Excerpta Medica, 1969, 32-43.
- Southwick, C.H., M.A. Beg & M.R. Siddiqi. Rhesus monkeys in North India. In: *Primate behavior*. I. DeVore, ed. New York/London: Holt, Rinehart and Winston, 1965, pp. 111-159.
- Spiegel, A. Weitere Beobachtungen und Untersuchungen über die Fortpflanzung bei Javamakaken [*Macaca irus mordax* Th. und Wr. (*cynomolgus* L.)]. *Arch. Gynäk.* 1950, 177, 590-629.
- Spitz, C.J., A.R. Gold & D.B. Adams. Cognitive and hormonal factors affecting coital frequency. *Arch. Sex. Behav.* 1975, 4, 249-263.
- Stabenfeldt, G.H. & A.G. Hendrickx. Progesterone levels in the bonnet monkey (*Macaca radiata*) during the menstrual cycle and pregnancy. *Endocrinology* 1972, 91, 614-619.
- Steiner, R.A. & W.J. Bremner. Endocrine correlates of sexual development in the male monkey, *Macaca fascicularis*. *Endocrinology* 1981, 109, 914-919.
- Steklis, H.D., G.S. Linn, S.M. Howard, A.S. Kling & L. Tiger. Effects of medroxyprogesterone acetate on socio-sexual behavior of stump-tail macaques. *Physiol. Behav.* 1982, 28, 535-544.
- Stenger, V.G. Studies on reproduction in the stump-tailed macaque. In: *Breeding Primates*. W.I. Beveridge, ed. Basel: Karger, 1972, pp. 100-104.
- Stephenson, G.R. Social structure of mating activity in Japanese macaques. In: *Symposium of the 5th Congress of the International Primatological Society*. Eds. S. Kondo, M. Kawai, A. Ehara & S. Kawamura. Tokyo: Japan Science Press, 1975, pp. 63-115.
- Stern, B.R. & D.G. Smith. Sexual behaviour and paternity in three captive groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Behav.* 1984, 32, 23-32.
- Strum, S.C. Agonistic dominance in male baboons: an alternative view. *Int. J. Primatol.* 1982, 3, 175-202.
- Sugiyama, Y. On the division of a natural troop of Japanese monkeys at Takasakiyama. *Primates* 1960, 2, 109-149.
- Sugiyama, Y. Characteristics of the social life of bonnet macaques (*Macaca radiata*). *Primates* 1971, 12, 247-266.
- Takahata, Y. The reproductive biology of a free-ranging troop of Japanese monkeys. *Primates* 1980, 21, 303-329.
- Takahata, Y. Social relations between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama B troop. *Primates* 1982a, 23, 1-23.
- Takahata, Y. The socio-sexual behavior of Japanese monkeys. *Z. Tierpsychol.* 1982b, 59, 89-108.
- Tanaka, T., K. Tokuda & S. Kotera. Effects of infant loss on the interbirth interval of Japanese monkeys. *Primates* 1970, 11, 113-117.
- Tanner, J.M. *Growth at adolescence*. Blackwell, Oxford: 1962.
- Tanner, J.M. Trend towards earlier menarche in London, Oslo, Copenhagen, the Netherlands and Hungary. *Nature* 1973, 243, 95-96.
- Taub, D.M. Female choice and mating strategies among wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus* L.). In: *The macaques: studies in ecology, behavior and evolution*. D.G. Lindburg, ed. New York/London: Van Nostrand Reinhold, 1980, pp. 287-344.
- Teas, J., H.G. Taylor & T.L. Richie. Seasonal influences on aggression

- in *Macaca mulatta*. In: *Recent advances in primatology*, vol. 1: Behaviour. D.J. Chivers & J. Herbert, eds. London: Academic Press, 1978, pp. 573-576.
- Tokuda, K. A study on the sexual behavior in the Japanese monkey troop. *Primates* 1961, 3, 1-40.
- Tokuda, K., R.C. Simons & G.D. Jensen. Sexual behavior in a captive group of pigtailed monkeys (*Macaca nemestrina*). *Primates* 1968, 9, 283-294.
- Trollope, J. & N.G. Blurton Jones. Age of sexual maturity in the stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*): a birth from laboratory born parents. *Primates* 1972, 13, 229-230.
- Trollope, J. & N.G. Blurton Jones. Aspects of reproduction and reproductive behaviour in *Macaca arctoides*. *Primates* 1975, 16, 191-205.
- Tulchinsky, E. & C.J. Hobel. Plasma human chorionic gonadotropin, estrone, estradiol, estriol, progesterone, and 17 α -hydroxyprogesterone in human pregnancy. *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1973, 117, 884-893.
- Tulchinsky, D., C.J. Hobel, E. Yeager & J.R. Marshall. Plasma estrone, estradiol, estriol, progesterone, and 17-hydroxyprogesterone in human pregnancy. *Am. J. Obstet. Gynecol.* 1972, 112, 1095-1100.
- Tutin, C.E.G. Responses of chimpanzees to copulation, with special reference to interference by immature individuals. *Anim. Behav.* 1979, 27, 845-854.
- Tutin, C.E.G. Reproductive behaviour of wild chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *J. Reprod. Fertil. (Suppl.)*, 1980, 28, 43-57.
- Tutin, C.E.G. & W.C. McGrew. Sexual behaviour of group-living adolescent chimpanzees. *Am. J. Phys. Anthropol.* 1973, 38, 195-199.
- Udry, J.R. & N.M. Morris. The distribution of events in the human menstrual cycle. *J. Reprod. Fertil.* 1977, 51, 419-425.
- Ulmer, F.A. The monkey: a comparison of the natural environment with observations in captivity. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1960, 85, 737-746.
- Valerio, D.A., A.J. Pallotta & K.D. Courtney. Experiences in large-scale breeding of simians for medical experimentation. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1969, 162, 282-296.
- Vandenbergh, J.G. Endocrine coordination in monkeys: male sexual responses to the female. *Physiol. Behav.* 1969, 4, 261-264.
- Vandenbergh, J.G. Environmental influences on breeding in rhesus monkeys. *Symp. IVth Int. Congr. Primat. vol. 2: Primate Reproductive behavior*. Basel: Karger, 1973, pp. 1-19.
- Vandenbergh, J.G. The influence of pheromones on puberty in rodents. In: *Chemical signals*. D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein, eds. New York: Plenum, 1980, pp. 229-241.
- Vandenbergh, J.G. & L.C. Drickamer. Reproductive coordination among free-ranging rhesus monkeys. *Physiol. Behav.* 1974, 13, 373-376.
- Vandenbergh, J.G. & S. Vessey. Seasonal breeding of free-ranging rhesus monkeys and related ecological factors. *J. Reprod. Fertil.* 1968, 15, 71-79.
- Verjans, H.L., B.A. Cooke, F.H. de Jong, C.M.M. de Jong & H.J. van der Molen. Evaluation of a radioimmunoassay for testosterone estimation. *J. Steroid Biochem.* 1973, 4, 665-676.

- Vermeulen, A., T. Stoica & L. Verdonck. The apparent free testosterone concentration, an index of androgenicity. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1971, 33, 759-767.
- de Waal, F.B.M. The wounded leader. A spontaneous temporary change in the structure of agonistic relations among captive Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Neth. J. Zool.* 1975, 25, 529-549.
- de Waal, F.B.M. The organization of agonistic relations within two captive groups of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Z. Tierpsychol.* 1977, 44, 225-282.
- de Waal, F.B.M. Exploitative and familiarity-dependent support strategies in a colony of semi-free living chimpanzees. *Behaviour* 1978, 66, 268-312.
- de Waal, F. Chimpanzee-politiek, macht en seks bij mensapen. Amsterdam: Becht, 1982.
- de Waal, F.B.M. & J.A.R.A.M. van Hooff. Side-directed communication and agonistic interactions in chimpanzees. *Behaviour* 1981, 77, 164-198.
- de Waal, F.B.M., J.A.R.A.M. van Hooff & W.J. Netto. An ethological analysis of types of agonistic interaction in a captive group of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates* 1976, 17, 257-290.
- van Wagenen, G. & H.R. Catchpole. Physical growth of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 1956, 14, 245-274.
- van Wagenen, G. & M.E. Simpson. Testicular development in the rhesus monkey. *Anat. Rec.* 1954, 118, 231-252.
- Walker, M.L., T.P. Gordon & M.E. Wilson. Menstrual cycle characteristics of seasonally breeding rhesus monkeys. *Biol. Reprod.* 1983, 29, 841-848.
- Wallen, K. Influence of female hormonal state on rhesus sexual behavior varies with space for social interaction. *Science* 1982, 217, 375-377.
- Wallen, K. & L.A. Winston. Social complexity and hormonal influences on sexual behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Physiol. Behav.* 1984, 32, 629-637.
- Wallis, J. Sexual behavior of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*): pregnant versus cycling females. *Am. J. Primatol.* 1982, 3, 77-88.
- Walters, J. Interventions and the development of dominance relationships in female baboons. *Folia Primatol.* 1980, 34, 61-89.
- Watts, E.S. The assessment of skeletal development in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) and its relationship to growth and sexual maturity. In: *The rhesus monkey. Vol. 2. Management, reproduction and pathology.* G.H. Bourne, ed. New York: Academic Press, 1975, pp. 245-260.
- Wehrenberg, W.B., I. Dyrenfurth & M. Ferin. Endocrine characteristics of the menstrual cycle in the Assamese monkey (*Macaca assamensis*). *Biol. Reprod.* 1980, 23, 522-525.
- Weick, R.F., D.J. Dierschke, F.J. Karsch, W.R. Butler, J. Hotchkiss & E. Knobil. Perioovulatory time courses of circulating gonadotropic and ovarian hormones in the rhesus monkey. *Endocrinology* 1973, 93, 1140-1147.
- Weiss, G., D.J. Dierschke, F.J. Karsch, J. Hotchkiss, W.R. Butler & E. Knobil. The influence of lactation on luteal function in the rhesus monkey. *Endocrinology* 1973, 93, 954-959.
- Weitzman, E.D., R.M. Boyar, S. Kapen & L. Hellman. The relationship of sleep and sleep stages to neuroendocrine secretion and biological

- rhythms in man. *Recent Prog. Horm. Res.* 1975, 31, 399-446.
- van der Werff ten Bosch, J.J. Testosterone as growth stimulant in man. *Pharmacol. Ther. C.* 1977, 2, 17-32.
- van der Werff ten Bosch, J.J., D.J. Dierschke. E. Terasawa & A.K. Slob. Anterior hypothalamic lesions and pubertal development in female rhesus monkeys. *Behav. Brain Res.* 1983, 7, 321-330.
- Westing, A.H. & C.E. Westing. Endangered species and habitats of Viet Nam. *Environ. Conserv.* 1981, 8, 59-62.
- Wheatley, B.P. Adult male replacement in *Macaca fascicularis* of East Kalimantan, Indonesia. *Int. J. Primatol.* 1982, 3, 203-219.
- White, D. & G.R. Hosey. Social organization in captive Barbary macaques (*Macaca sylvana*). *Primates* 1981, 22, 487-493.
- White, S.E. & K. Reamy. Sexuality and pregnancy: a review. *Arch. Sex. Behav.* 1982, 11, 429-444.
- Wickings, E.J. & E. Nieschlag. Seasonality in endocrine and exocrine testicular function of the adult rhesus monkey (*Macaca mulatta*) maintained in a controlled laboratory environment. *Int. J. Androl.* 1980, 3, 87-104.
- Wickler, W. Socio-sexual signals and their intra-specific imitation among primates. In: *Primate ethology*. D. Morris, ed. London: Weidenfeld & Nicolson, 1967, pp. 69-147.
- Wiepkema, P.R. Oorzaken van agressief gedrag. In: *Agressief gedrag, oorzaken en functies*. P.R. Wiepkema & J.A.R.A.M. van Hooff, eds. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema, 1977, 28-44.
- Wildt, D.E., L.L. Doyle, S.C. Stone & R.M. Harrison. Correlation of perineal swelling with serum ovarian hormone levels, vaginal cytology, and ovarian follicular development during the baboon reproductive cycle. *Primates* 1977, 18, 261-270.
- Wilén, R., R.W. Goy, J.A. Resko & F. Naftolin. Pubertal body weight and growth in the female rhesus pseudohermaphrodite. *Biol. Reprod.* 1977, 16, 470-473.
- Wilén, R. & F. Naftolin. Age, weight and weight gain in the individual pubertal female rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Biol. Reprod.* 1976, 15, 356-360.
- Wilks, J.W. Endocrine characterization of the menstrual cycle of the stump-tailed monkey (*Macaca arctoides*). *Biol. Reprod.* 1977, 16, 474-478.
- Wilks, J.W., G.D. Hodgen & G.T. Ross. Luteal phase defects in the rhesus monkey: the significance of serum FSH:LH ratios. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1976, 43, 1261-1267.
- Wilks, J.W., R.D. Marciniak, D.L. Hildebrand & G.D. Hodgen. Periovarian endocrine events in the stump-tailed monkey (*Macaca arctoides*). *Endocrinology* 1980, 107, 237-244.
- Williams, L.E. & I.S. Bernstein. Introduction and dominance manipulations involving old rhesus males. *Folia primatol.* 1983, 40, 175-180.
- Williams, G.D. & A.M. Williams. Sexual behavior and the menstrual cycle. In: *Behavior and the menstrual cycle*. R.C. Friedman, ed. New York: Dekker, 1982, pp. 155-176.
- Williams, R.F., D.K. Johnson & G.D. Hodgen. Ovarian estradiol secretion during early pregnancy in monkeys: luteal versus extra-luteal secretion and effect of chorionic gonadotropin. *Steroids* 1978, 32, 539-545.
- Wilson, A.P. & S.H. Vessey. Behavior of free-ranging castrated rhesus

- monkeys. *Folia Primatol.* 1968, 9, 1-14.
- Wilson M.E. Social dominance and female reproductive behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Anim. Behav.* 1981, 29, 472-482.
- Wilson, M.E., T.P. Gordon & I.S. Bernstein. Timing of births and reproductive success in rhesus monkey social groups. *J. Med. Primatol.* 1978, 7, 202-212.
- Wilson, M.E., T.P. Gordon, M.S. Blank & D.C. Collins. Timing of sexual maturity in female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) housed outdoors. *J. Reprod. Fertil.* 1984, 70, 625-633.
- Wilson, M.E., T.P. Gordon & D.C. Collins. Variation in ovarian steroids associated with the annual mating period in female rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Biol. Reprod.* 1982a, 27, 530-539.
- Wilson, M.E., T.P. Gordon & D.C. Collins. Serum 17β -estradiol and progesterone associated with mating behavior during early pregnancy in female rhesus monkeys. *Horm. Behav.* 1982b, 16, 94-106.
- Wilson, M.I. Characterization of the oestrous cycle and mating season of squirrel monkeys from copulatory behaviour. *J. Reprod. Fertil.* 1977, 51, 57-63.
- Witt, R., C. Schmidt & J. Schmitt. Social rank and Darwinian fitness in a multimale group of Barbary macaques (*Macaca sylvana* Linnaeus, 1758). *Folia primatol.* 1981, 36, 201-211.
- Wolfe, L. Sexual maturation among members of a transported troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates* 1979, 20, 411-418.
- Wolfe, L.D. Display behavior of three troops of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates* 1981, 22, 24-32.
- Wolfe, L.D. Female rank and reproductive success among Arashiyama B Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Int. J. Primatol.* 1984, 5, 133-143.
- Yerkes, R.M. Sexual behavior in the chimpanzee. *Hum. Biol.* 1939, 11, 78-111.
- Yodyingyud, U., J.A. Eberhart & E.B. Keverne. Effects of rank and novel females on behaviour and hormones in male talapoin monkeys. *Physiol. Behav.* 1982, 28, 995-1005.
- Young, W.C. The hormones and mating behavior. In: *Sex and internal secretions*. W.C. Young & G.W. Corner, eds. Baltimore: Williams & Wilkins, 1961, pp. 1173-1239.
- Young, W.C. & W.D. Orbison. Changes in selected features of behavior in pairs of oppositely sexed chimpanzees during the sexual cycle and after ovariectomy. *J. Comp. Psychol.* 1944, 37, 107-143.
- Young, W.C. & R.M. Yerkes. Factors influencing the reproductive cycle in the chimpanzee; the period of adolescent sterility and related problems. *Endocrinology* 1943, 33, 121-154.
- Zaidi, P., E.J. Wickings & E. Nieschlag. The effect of ketamine HCl and barbiturate anaesthesia on the metabolic clearance and production rates of testosterone in the male rhesus monkey, *Macaca mulatta*. *J. Steroid Biochem.* 1982, 16, 463-466.
- Zamboni, L., C.H. Conaway & L. van Pelt. Seasonal changes in production of semen in free-ranging rhesus monkeys. *Biol. Reprod.* 1974, 11, 251-267.
- Zhang, Y.-Z., S. Wang & G.-Q. Quan. On the geographical distribution of primates in China. *J. Hum. Evol.* 1981, 10, 215-226.

- Zuckerman, S. The duration and phases of the menstrual cycle in primates. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1937, 107, 315-329.
- Zumpe, D. & R.P. Michael. The clutching reaction and orgasm in the female rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *J. Endocrinol.* 1968, 40, 117-123.
- Zumpe, D. & R.P. Michael. A comparison of the behavior of *macaca fascicularis* and *macaca mulatta* in relation to the menstrual cycle. *Am. J. Primat.* 1983, 4, 55-72.

DANKWOORD

Aan de uitvoering van het hier beschreven onderzoek en de totstandkoming van dit proefschrift hebben vele primaten bijgedragen.

In de eerste plaats wil ik Koos Slob bedanken. Al in 1967, toen nog als docent aan de HBS, bracht hij mij de grondbeginselen van de biologie bij. Jaren later, tijdens mijn doctoraal onderzoek in Rotterdam, liet hij mij kennis maken met de beermakaak en leerde hij mij wat wetenschappelijk onderzoek is. Tenslotte was hij de directe begeleider bij mijn promotie onderzoek. Ik denk dat maar weinig promovendi het voorrecht hebben genoten met zo'n onstuitbaar enthousiasmerende begeleider te mogen werken.

Mijn scholing op het gebied van het sociale gedrag van in groepen samenlevende apen dank ik aan Frans de Waal. Frans begeleidde mijn doctoraal onderzoek aan de chimpansees in Burgers Dierenpark te Arnhem, en was, tot zijn vertrek naar Amerika, ook betrokken bij het onderzoek in Oss.

Mijn promotoren, Koos van der Werff ten Bosch en Jan van Hooff, dank ik voor hun voortdurende betrokkenheid bij het onderzoek, de vele boeiende werkbesprekingen en het doorworstelen van de klad, preliminaire en bijna-definitieve versies van de diverse hoofdstukken die hier in hun werkelijk definitieve vorm zijn afgedrukt.

Prof. Dr. M. W. van Hof en Prof. Dr. E. K. A. Visser ben ik erkentelijk voor het kritisch doorlezen van het manuscript.

Karel de Neef wist de Organon directie zo ver te krijgen mij in de gelegenheid te stellen hun beermakakenkolonie te bestuderen. Karel's voortvarendheid, enthousiasme en opbouwende kritiek hebben geholpen dit proefschrift gestalte te geven.

De onvermoeibare hulpvaardigheid en warme belangstelling van Ad Lammers zijn voor mij een grote steun geweest. Tevens heb ik veel baat gehad bij de uitgebreide kennis van Ad op het gebied van primaten in het algemeen en het houden van apen in gevangenschap in het bijzonder.

Ik hoop dat de periode in Oss voor de doctoraal studenten Marielle Jansen, Els Broekhuizen en Bas Drukker net zo gezellig en leerzaam is geweest als hun aanwezigheid en inbreng in het onderzoek voor mij waren.

Ik ben Anneke Bot bijzonder dankbaar voor het omvangrijke type werk.

Statistische adviezen en hulp bij het uitwerken van de data werden gegeven door, vanzelfsprekend, Peter Schenck.

De dierverzorgers Wim Hagedoorn, Nico Bekkers, Michel Blok, Jos Broekman, Clemy Meerbach en Hans Vloet dank ik voor al hun assistentie, het toegewijd en vakkundig verzorgen van de apen en de vele gezellige uren.

Bij het afnemen en verwerken van het bloed waren Bep Classens, Inge van Delft, Wim Gielis, Marja Habraken en Adry Kappen behulpzaam. De hormoon bepalingen werden uitgevoerd door Gert van Cappellen, Marja Ooms, Paula van

der Vaart en Peter Woutersen. Zonder hun inspanningen zou dit onderzoek niet mogelijk zijn geweest.

Ik dank Ton van Delft en alle overige CNS Pharmacology medewerkers voor alle schik die ik met hen heb gehad.

Helaas ken ik geen manier om de beermaaken kenbaar te maken wat een boeiend leven ze leiden, en hoe plezierig het was dat te bestuderen, maar misschien weten ze dat zelf al lang.

Margreet dank ik voor alles.

CURRICULUM VITAE

