

Zelfopoffering kent zeven verklaringen...

ALTRUISME

Door Lucas Wenniger

The Altruism Equation verhaalt hoe evolutiebiologen anderhalve eeuw lang worstelden met dieren die goed voor anderen zorgden.

Eekhoorns waarschuwen elkaar met gevaar voor eigen leven voor naderende predatoren, maar alleen als ze met verwanten samenwonen. Molratten graven als darren tunnels voor de clan, terwijl alleen de koningin nakomelingen produceert. Homoseksualiteit is misschien geëvolueerd als altruïstisch helpergedrag, omdat niet-reproductieve individuen voordeel hebben van hun hulp aan verwanten. Altruïsme is overal. Toch heeft het

lang geduurd voordat wetenschappers de evolutionaire voordelen van onbaatzuchtig handelen konden verklaren. Waarom helpen alle werksters in een bijenkorf mee aan de reproductie van één koningin? Volgens de theorie van natuurlijke selectie zou gedrag dat nadelig is voor het individu direct wegevoluen en vervangen worden door het ongebreidelde nastreven van het eigen belang.

In *The Altruism Equation* beschrijft dr. Lee Alan Dugatkin, gedragsbioloog aan de universiteit van Louisville, de zoektocht van zeven wetenschappers naar de theoretische verklaring van altruïstisch gedrag. De grote namen Darwin, Huxley, Haldane en Hamilton, maar ook de Russische prins Kropotkin, de Quaker Warder Allee en het borderline genie George Price worden gepresenteerd.

Darwin was de eerste die in het kader van zijn theorie over natuur-

lijke selectie grondig over onbaatzuchtigheid nadacht. Het bestaan van steriele werkers in bijenvolken en kamikazeachtige verdedigingsacties van het nest baarde hem zoveel zorgen dat hij initieel dacht dat 'dit speciale probleem onoverkomelijk was, en zelfs dodelijk voor de hele theorie.' Hij verklaarde de ogenschijnlijke paradox uiteindelijk door aan te nemen dat er ook selectie plaatsvindt op familieneveu, waarbij bijenvolken met veel altruïstische werkers succesvoller zouden zijn dan concurrerende volken. Als je verwanten helpt te overleven kom je er zelf ook beter af: een eerste stap in de richting van de *kin selection* theorie.

De theoretici van altruïsme wisten dat hun modellen ook maatschappelijk relevant waren, en Dugatkin laat mooi zien dat ze andersom ook bij hun denken beïnvloed werden door het milieu waarin ze hun gedachten vormden. Tijdens de roe-

rige laatste decennia van de negentiende eeuw werd er veel gedacht over de inrichting van samenlevingen, en gedragsbiologen mengden zich in de discussie over solidariteit en coöperatie. Prins Petr Kropotkin reisde door Siberië en concludeerde dat de staatsinrichting gebaseerd moest worden op onderlinge samenwerking tussen alle mensen. Als bekendste anarchist en proto-communist was hij niet alleen in het tsaristische Rusland een gevierd wetenschapper, maar gaf ook in het Westen talloze goedbezochte voordrachten.

Thomas Henry Huxley leefde ondertussen in het overbevolkte Londen, en zag de natuur als een permanent bloedbad, waarbij alleen familiebanden tot altruïsme konden leiden. Hij geloofde dat volkeren ook op wereldschaal concurreerden, en dat er tussen rassen een permanente *struggle of the fittest* plaatsvond. Rond 1880 sloot dat naadloos aan bij

het liberale gedachtegoed van het Britse Imperium.

Ondanks het vele denken over de achtergronden van samenwerking en zelfopoffering duurde het tot 1963 voordat William David Hamilton zijn wiskundige verklaring van altruïstisch gedrag publiceerde. Altruïstische genen evolueren volgens zijn model alleen als het voordeel (Benefit) dat het altruïstisch gedrag voor de verwant oplevert, vermenigvuldigd met de kans dat de begunstigde en de altruïst verwant zijn (Relative) groter is dan het nadeel (Cost) dat de altruïst ervan ondervindt ($b \times r > c$). Altruïsme ontstaat dus grofweg als het ofwel enorm gunstig is, of als het niets kost of bij dieren die met veel verwanten samenleven.

Lee Alan Dugatkin, *The Altruism Equation*, Princeton University Press, ISBN 0-691-12590-2, 188 p., 19,63 euro.

... en nog een achtste: sociale controle

ALTRUISME

Door Willy van Strien

De Belg Tom Wenseleers komt nu met een achtste verklaring voor altruïsme: sociale controle. De bijenkolonie is een politiestaat.

In kolonies van bijen, wespen en mieren planten de werksters zich als regel niet voort. Ze helpen hun moeder, de koningin, door hun broertjes en zusjes groot te brengen en het nest op orde te houden. Maar bij sommige soorten houden niet alle werksters zich aan hun rol. Enkele werksters werken niet, maar leggen eieren die ze door hun collega's laten verzorgen. Waarom zijn er enerzijds veel altruïsten en anderzijds enkele profiteurs?

De altruïsten zien vrijwillig af van voortplanting, is het klassieke idee. Want door hun verwanten hulp te bieden, behalen ze indirect voldoende voortplantingssucces, in overeenstemming met de theorie van 'verwantenselectie' van de Britse bioloog William Hamilton. Maar dr. Tom Wenseleers, verbonden aan de Katholieke Universiteit Leuven, zet een streep door dat idee van vrijwilligheid. Werksters dwingen elkaar om te werken, betoogde hij donderdag tijdens het wintersymposium van de Nederlands-Vlaamse Vereniging voor Ecologie (Necov) in Nijmegen.

Het idee van indirect voortplantingssucces – de werksters – stoelt op de bijzondere verwantschapsrelaties bij deze groep insecten, de vliesvleugeligen. Mannen ontstaan uit onbevuchte eitjes en hebben één set chromosomen, vrouwtjes komen van bevruchte eitjes en hebben twee chromosoomsets. De verwantschap tussen zussen is daardoor ongewoon groot. Van hun va-



Een honingbijwerkster (onder) eet een eitje (wit) van een profiteerende collega op.

der erven ze al zijn genen en van hun moeder de helft; zo hebben ze driekwart van hun genen gemeen. Daarom kunnen werksters beter zussen grootbrengen dan zelf dochters krijgen, waarmee ze een verwantschap van 0,5 zouden hebben. 'Maar voor zonen ligt dat anders,' zegt Wenseleers. 'De verwantschap tussen zus en broer is slechts 0,25, minder dan de verwantschap van werksters met eigen zonen zou zijn, namelijk 0,5. Resultaat is dat bij de meeste soorten de werksters niet kunnen paren, maar wel functionele ovaria bezitten en onbevuchte mannelijke eitjes kunnen afzetten. Dat sommige werksters dit doen, is logisch: hun zonen bezitten alleen maar genen van henzelf. Maar bij de ene soort zijn er wel veel meer eierleggende werksters dan bij de andere, en mijn vraag was waarom dat zo is.' Als brave werksters van eieren leggen afzien vanwege het indirecte

voortplantingssucces dat ze al verkend boeken, dan zouden er méér profiteurs moeten zijn naarmate de gemiddelde verwantschap tussen werksters lager is. Die gemiddelde verwantschap is bijvoorbeeld laag als er een moederkoningin is die met meerdere mannen paart; halfzussen zijn voor slechts 0,25 ver-

Werksters straffen hun eileggende collega's af door hun eitjes op te eten.

want. Zonen krijgen is dan een goed alternatief voor zusters grootbrengen. Om te kijken of dit klopt, verzamelde Wenseleers samen met de Engelse onderzoeker Francis Ratnieks (universiteit van Sheffield, Engeland) gegevens over negen soorten wespen en de honingbij. 'We keken hoeveel werksters actieve ovaria hadden en zetten dat

aantal profiteurs af tegen de gemiddelde verwantschap tussen werksters, afgeleid uit het aantal partners van de koningin. Tot onze verrassing waren er meer zelfzuchtige beestjes naarmate hun onderlinge verwantschap juist hoger was. Precies het tegengestelde van wat we verwachtten dus.'

De meeste veelprofiteurs had de Chinese veldwesp (*Polistes chinensis*), waar de koningin slechts eenmaal paart: daar gaat één op de drie werksters aan de leg. Het andere uiterste was de honingbij (*Apis mellifera*), waarbij zo'n tien mannen de koningin bevruchten, en waar slechts een op de duizend werksters darren produceert.

De brave werksters houden zich dus niet in vanwege indirect voortplantingssucces. Wat houdt hen dan wel in toom? Sociale controle, ontdekten Wenseleers en Ratnieks door ondermeer het diergedrag te observeren. Werksters straffen hun eileg-

gende collega's vaak af door hun eitjes op te eten, en dan is voortplanting zinloos. Naarmate dat 'politiegedrag' sterker was, liet een vergelijking van de tien soorten zien, waren er minder profiteurs. Werksters van de honingbij peuzelen praktisch elk ei van hun (half)zussen op, maar werksters van de Chinese veldwesp laten die meestal met rust. 'Dan is er anarchie,' zegt Wenseleers. 'Tot nadeel van de kolonie, want er is minder werkracht.' De onderzoekers publiceerden hun verhaal in *Nature* (2 november 2006).

Maar waarom verschilt de sociale dwang zo sterk van soort tot soort? Wenseleers en Ratnieks verklaren dat met de verwantschap van werksters met hun neefjes. De verwantschap van een werkster met de zoon van een volle zus is 0,375, dus groter dan die van 0,25 met een broer; de verwantschap met de zoon van een halfzus is 0,125, dus juist kleiner dan met een broer. Werksters zijn bereid neven groot te brengen als de verwantschap tussen werksters groot is, vandaar de tolerantie bij de Chinese veldwesp. Wenseleers: 'Maar anders, zoals bij de honingbij waar de koningin meermalen paart, proberen ze elkaars reproductie te stoppen.'

Literatuurgegevens over ruim honderd soorten bijen, wespen en mieren bevestigen dat sociale controle strenger is naarmate de werksters minder verwant zijn, schrijven Wenseleers en Ratnieks in *American Naturalist* (december 2006). Bij soorten met een lage onderlinge verwantschap in de kolonie komt politiegedrag veel voor en is gemiddeld slechts 0,14 procent van de mannen de zoon van een werkster. De theorie van verwantenselectie is dus wel van toepassing, maar ze leidt eerder tot de evolutie van sociale controlemechanismen dan tot echt vrijwillig altruïsme. 'Het is allemaal iets minder rooskleurig dan we dachten,' zegt Wenseleers.