

Digitale variabiliteit en gedrag bij *Pan paniscus*

Joke Van Laere



Promotor: Prof. Dr. Johan Mertens
Co-promotor: Prof. Dr. Johan Braeckman
Begeleider: Prof. Dr. Johan Mertens

Scriptie voorgelegd tot het behalen
van de graad van
Licentiaat in de Biologie



Faculteit Wetenschappen
Vakgroep Biologie

Academiejaar
2004-2005

Onderzoeksgroep Terrestrische Ecologie

Digitale variabiliteit en gedrag bij *Pan paniscus*

Joke Van Laere

Promotor: Prof. Dr. Johan Mertens
Co-promotor: Prof. Dr. Johan Braeckman
Begeleider: Prof. Dr. Johan Mertens

Scriptie voorgelegd tot het behalen
van de graad van
Licentiaat in de Biologie

Dankwoord

Na een jaar van hard werken wil ik toch even aandacht schenken aan iedereen die heeft bijgedragen bij het tot stand komen van deze scriptie.

Allereerst wil ik Prof. Dr. Johan Braeckman en Prof. Dr. Johan Mertens danken voor de kans die ze me boden om me te verdiepen in de theorie van Manning en om een boeiende studie op bonobo's uit te voeren. Bedankt ook voor het nalezen van mijn teksten.

Bedankt Adinda Sannen voor jouw warme ontvangst in Planckendael. Zelden zag ik iemand met zo'n groot enthousiasme als jij en dit werkte aanstekelijk. Tevens dank ik jou voor de nodige uitleg over het observeren en het gebruik van MatMan bij het opstellen van de dominantiehiërarchie.

De directie van het dierenpark Planckendael als ook het CRC (Centre for Research and Conservation) van het KMDA wil ik bedanken voor het gebruik van hun faciliteiten en voor de mogelijkheid om er onderzoek uit te voeren.

Joris, Harry, Ludo en Dirk, dank je voor het verzorgen van de bonobo's. Jullie zorgden voor een toffe sfeer en wisten me aan te moedigen wanneer de bonobo's het weer eens nodig vonden om te slapen en er dus weinig agressie te observeren was.

Joris, nog eens extra bedankt omdat je de tijd genomen hebt om de bonobo's te trainen voor het nemen van de metingen als ook voor het meten zelf. Dank je voor de moeite!

Stefanie Kiessling, hartelijk dank voor de leuke dagen en toffe gesprekken achter het observatieraam.

Uiteraard moet er ook een speciaal bedankje gaan naar de bonobo's zelf: Hermien, Hortense, Redy, Kidogo, Vifijo, Djanoa, Zomi en Zamba. Op een heel open manier lieten jullie me toe om je boeiende wereldje te ontdekken. Jullie deden me beseffen hoe vaag de grens tussen mens en bonobo wel is en al vlug hadden jullie een speciaal plekje in mijn hart veroverd. Ik zal jullie nooit vergeten!

Tenslotte wil ik mijn ouders en grootouders danken voor hun steun. Bedankt voor alles dat jullie me geleerd hebben en voor alle liefde en warmte die jullie me geven.

Ook mijn medestudenten wil ik danken voor het plezier dat we de voorbije vier jaar samen hadden en de steun die ik van jullie kreeg.

Tot slot, een plaats gereserveerd voor een speciaal iemand: my sibling Sarah. Bedankt voor alle fun en ontspanning, de grappige sister-momenten en natuurlijk ook de nodige wiskundige achtergrond bij het verwerken van mijn gegevens. De voorbije jaren stond je steeds klaar voor mij en bood je me een schouder aan om op te huilen. Zus, je bent mijn lichtje wanneer alles om mij heen donker wordt. Ik mis je! Bedankt en wat er ook gebeurt... I love you!

Van harte bedankt iedereen!

Joke

Inhoudsopgave

Aanleiding	1
Deel een: theorie van Manning	
1. lengteverhouding tussen tweede en vierde vinger (2D:4D ratio)	
1.1. 2D:4D ratio en seksuele verschillen	5
1.2. wanneer wordt 2D:4D ratio vastgelegd	9
1.3. effect size en verschillen tussen linker- en rechterhand	11
2. prenatale factoren	
2.1. ontwikkeling van de gonaden	13
2.2. 2D:4D verschillen in rechter- en linkerhand	15
2.3. 2D:4D en de relatie met testosteron bij vrouwen	17
2.4. oestrogeen en vingers	19
2.5. 2D:4D en testosterongehalte bij volwassenen	20
3. 2D:4D ratio en gedragskenmerken	
3.1. assertiviteit, status en agressie	21
3.2. 2D:4D en de vijf grote persoonlijkheidsfactoren	24
4. 2D:4D ratio en fertiliteit	
4.1. seksueel antagonistische genen	26
4.2. 2D:4D ratio en reproductief succes	28
5. 2D:4D ratio en eigenschappen geassocieerd met de werking van het centraal zenuwstelsel	
5.1. testosteron en de hersenen	31
5.2. left lateralized hand performance	32
5.3. spraakvaardigheid	33
5.4. autisme	34
5.5. depressies	36
6. 2D:4D ratio en eigenschappen gevoelig voor prenatale omstandigheden	
6.1. geboortegewicht	37
6.2. geboortegewicht en hartziekten	38
6.3. borstkanker	38
6.4. aangeboren bijnierhyperplasia (CAH)	39
6.5. diabetes	41
6.6. het immuunsysteem en HIV/AIDS	41
6.7. infecties door parasieten	42
7. 2D:4D ratio en seksuele geaardheid bij mannen en vrouwen	
7.1. 2D:4D ratio en seksuele geaardheid	43
7.2. fraternal birth order	46
8. 2D:4D ratio en seksuele selectie	
8.1. muziek en foetale condities	48
8.2. muziek en partnerkeuze (female choice)	49
8.3. sport en visueel-ruimtelijk inzicht	51
9. 2D:4D ratio en de toekomst	
9.1. 2D:4D ratio bij andere Vertebrata	55

Deel twee: digitale variabiliteit bij <i>Pan paniscus</i>	
1. inleiding: de bonobo, <i>Pan paniscus</i>	61
2. materiaal en methode	
2.1. samenstelling en verblijf van de studiegroep	66
2.2. observaties en observatiemethode	69
2.3. verwerven van de metingen	70
2.4. verwerking	
2.4.1. frequentiebepaling van agressief gedrag	72
2.4.2. bepaling van de dominantiehiërarchie	72
2.4.3. statistische analyse	74
3. resultaten	
3.1. frequentiebepaling van agressief gedrag	75
3.2. bepaling van de dominantiehiërarchie	75
3.3. overeenkomst tussen vluchten na agressie en “peering” als gedragsmaten voor het opstellen van een hiërarchie	77
3.4. lengteverhouding van wijs- en ringvinger	78
4. discussie	80
Samenvatting	87
Referenties	89
Bijlagen	

Lijst van figuren

Deel een

1.1. distributies van de rechter 2D:4D ratio van mannen en vrouwen uit Liverpool	5
1.2. spieren van de hand	7
1.3. relatie tussen gemiddelde 2D:4D ratio van moeders en hun kinderen	9
1.4. verschillen in rechter 2D:4D ratio	10
2.1. differentiatie van de gonaden	14
2.2. distributies van vrouwelijke en mannelijke D_{r-1}	16
2.3. relatie tussen WHR van moeders en gemiddelde 2D:4D ratio van hun kinderen	18
3.1. relatie tussen Townsend Deprivation Score en rechter 2D:4D ratio bij mannen	22
4.1. aantallen (A) en snelheid (C) van zaadcellen in functie van totale absolute asymmetrie in vingers 2 en 5	29
5.1. relatie tussen D_{r-1} en lateralisatie van de handvoorkeur	33
7.1. relatie tussen rechter 2D:4D en sexual orientation score bij mannen	44
7.2. gemiddelde 2D:4D ratio van de linkerhand en bijhorende standaarddeviatie bij mannen	45
8.1. relatie tussen 2D:4D ratio en mental rotation scores voor mannen en vrouwen	52
9.1. illustratie van de landmarks gebruikt 2D:4D ratio van de rechterachterpoot van een vrouwelijke muis te meten	56

Deel twee

1.1. verspreiding van soorten van het geslacht <i>Pan</i> in Afrika	61
1.2. de fylogenetische boom met de mogelijke afsplittingsdata (in Ma) van de huidige mens en de mensapen	62
1.3. schema in verband met de evolutionaire ontwikkelingen in sociaal gedrag van de bonobo	65
2.1. de verschillende individuen van de geobserveerde bonobogemeenschap	67
2.2. de handen van Redy	71
2.3. fotokopie van de hand van bonobo Hannemieke uit de Antwerpse zoo (1954)	71
3.4. weergave van de 2D:4D ratio bij de geobserveerde bonobo's	79
4.1. enkele individuen van de geobserveerde bonobogemeenschap	80
4.2. Hortense en haar zonen	85

Lijst van tabellen

1. samenstelling bonobogroep in Planckendael 66
2. de verschillende categorieën en types agressie 70
3. geobserveerde agressies van elk individu gedurende de totale observatieperiode 75
4. vergelijking tussen de maten *vluchten na agressie* en "*peering*":
percentage consistente, ongekeerde en inconsistente dyades 77
5. weergave van alle berekende 2D:4D ratio's, gemiddelde μ en standaarddeviatie 78

Lijst van bijlagen

- A. ethogram
- B. observaties
- C. metingen van wijs- en ringvinger
- D. MatMan
- E. statistische analyse
- F. berekenen van 2D:4D ratio

Aanleiding

Wanneer je naar het dagelijks leven kijkt, valt het je al snel op dat de mens een seksueel dimorfisme vertoont in grootte, vorm en gedrag. Mannen hebben een groter postuur dan vrouwen, zijn meer robuust in het aangezicht, hebben meer spieren, meer spierkracht en zijn sneller. Iedereen die ook maar even de tijd neemt om naar de handen van zijn medemens te kijken, zal al gauw merken dat er heel wat variatie in vingerlengte bij de mens aanwezig is. Het is dan ook al meer dan 100 jaar geweten dat mannen de neiging vertonen om langere ringvingers te hebben dan wijsvingers, terwijl dit bij vrouwen eerder omgekeerd is (Phelps 1952).

In onze maatschappij worden we bijna dagelijks geconfronteerd met het feit dat er heel wat aandacht besteed wordt aan handen. Je hoeft de televisie maar aan te zetten of in een magazine te bladeren en je wordt al gauw overspoeld met een uitgebreid gamma aan verzorgingsproducten. Het is vooral heel opvallend hoeveel belang vrouwen hechten aan handen. Zo betrap ik er mijzelf steeds weer op dat ik tijdens een gesprek meermaals naar de handen van mijn gesprekspartner kijk. Waarom? Wil ik zo onbewust afleiden met welk soort persoon ik te maken heb? Vrouwen hechten niet alleen belang aan de handen van anderen, maar er wordt ook veel aandacht besteed aan de eigen handen, getuige het opvallend aantal vrouwen die af en toe eens een manicure laten uitvoeren. Het zou dus wel eens kunnen dat in ons bewust- of onderbewustzijn handen een niet-onbelangrijke rol spelen in het kiezen van een levenspartner.

Enkele jaren geleden onderzocht John T. Manning de relatie tussen de lengteverhouding van wijs- en ringvinger (2D:4D ratio) en fysische en gedragsmatige kenmerken.

Hij kon aantonen dat bij de mens de lengte van de wijsvinger (tweede digit) ten opzichte van de ringvinger (vierde digit) seksueel dimorf is, waarbij mannen een lagere 2D:4D ratio hebben dan vrouwen. Deze verhouding zou bepaald worden tijdens de embryonale ontwikkeling onder controle van steroïden.

Het doel van deze studie is in de eerste plaats een grondige uiteenzetting te geven van de theorie van Manning (2002), die zich beperkt heeft tot onderzoek bij de hedendaagse mens. In dit verband wordt verkennend onderzocht of er ook seksueel gecorreleerde verschillen bestaan

in de lengteverhouding van wijs- en ringvinger (2D:4D) bij primaten, te beginnen bij bonobo's (*Pan paniscus*) en zo ja, of er een verband te vinden is tussen de 2D:4D ratio en een variëteit aan een aantal fysische en gedragsmatige kenmerken. Indien de 2D:4D verhouding bij bonobo's niet seksueel dimorf is, zal getracht worden om te achterhalen welk voordeel dit voor de bonobo's met zich meebrengt.

In het eerste deel van deze scriptie wordt een overzicht gegeven van Manning's theorie, waarbij de aandacht gevestigd wordt op kenmerken als assertiviteit, agressie, status, seksuele selectie, fertiliteit en seksuele geaardheid. Ook komen heel wat eigenschappen geassocieerd met de werking van het centraal zenuwstelsel en allerlei ziektes aan bod. Tenslotte wordt besproken welke problemen de studie van 2D:4D ratio met zich meebrengt.

Vervolgens wordt in het tweede deel de bonobo in dit plaatje betrokken.

Deel één: Theorie van Manning

“The relative lengths of the 2nd and the 4th digits (2D:4D) provides a developmental window which speaks to us about sex-related behaviour, fertility and health”

John T. Manning (2002)

Hoofdstuk 1: lengteverhouding tussen tweede en vierde vinger (2D:4D ratio)

Heel wat biologen worden gefascineerd door verschillen die optreden tussen mannen en vrouwen. Sommigen onder hen richten hun aandacht op seksueel dimorfe eigenschappen die tot uiting komen in de puberteit zoals: grootte- en gewichtsverschillen, dimorfisme in kaakgrootte en heup-, taille- en schouderverschillen.

Seksuele differentiatie wordt sterk beïnvloed door prenatale gebeurtenissen. Deze *in utero* effecten zijn moeilijk of zelfs niet te meten. Hierdoor kan het gedrag van volwassenen niet direct in verband gebracht worden met prenatale oorzaken.

Er is dus nood aan een identificatie van een eigenschap die vastgelegd wordt in de uterus en die gevoelig is voor foetale concentraties van testosteron en oestrogeen. Op die manier kan de relatie tussen steroïdhormonen en bepaalde eigenschappen indirect onderzocht worden.

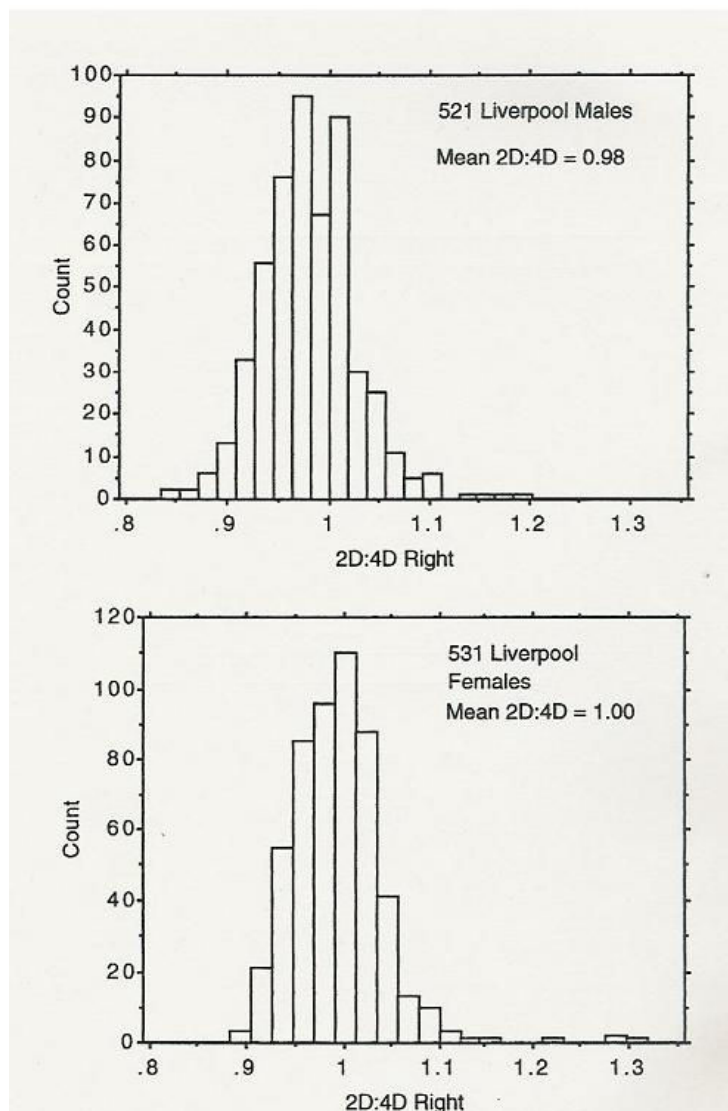
John T. Manning vond dat de relatieve lengte van de wijsvinger (2D) en de ringvinger (4D) zo'n eigenschap was die beïnvloed wordt door een prenatale blootstelling van de foetus aan steroïdhormonen. Op die manier verschaft de 2D:4D ratio ons een soort "toegang" zodat we iets meer kunnen leren over geslachtsgebonden gedrag, vruchtbaarheid en gezondheid. Waarom is dit zo?

Het patroon van ontwikkeling in multicellulaire dieren wordt gecontroleerd door de homeoboxgenen of hoxgenen. Mensen hebben 39 hoxgenen, gegroepeerd in 4 clusters: Hoxa, Hoxb, Hoxc en Hoxd. Hoxa en Hoxd controleren de ontwikkeling van de testes, ovaria (Hoxa 9-13) en ook de groei en differentiatie van de vingers en de tenen (Hoxd 11 en 13) (Manning *et al.* 1998b). Homeobox-bevattende genen of hoxgenen zijn geconserveerde transcriptiefactoren. "Loss of function"- mutaties van Hoxa 13 leidt tot het Hand-Foot-Genital Syndrome waarbij er afwijkingen aan de vingers en aan het urogenitale systeem zijn. (Manning *et al.* 2002). Mutaties in Hoxd kunnen synpolydactylie veroorzaken en mannen kunnen ook misvormde genitalia hebben. De ontogenie van de digits en van de testes en ovaria delen dus dezelfde causale factoren en verstoringen van het ene kunnen geassocieerd zijn met verstoringen van het andere.

1.1 2D:4D ratio en seksuele verschillen

Als we geïnteresseerd zijn in de relatie tussen condities in de uterus en seksueel afhankelijke gedragingen en ziektes, waarom is de 2D:4D ratio, meer dan andere aspecten van de vingers, een goede plaats om te starten?

Al meer dan 100 jaar is het geweten dat mannen de neiging vertonen om langere ringvingers te hebben dan wijsvingers terwijl het bij vrouwen eerder de wijsvinger is die het langst is (Phelps 1952). Een inzage van de rechterhand 2D:4D ratio van een monster van 1052 deelnemers (521 mannen en 531 vrouwen) toont een meer - of - minder klokvormige distributie en is lager bij mannen dan bij vrouwen, maar er is een aanzienlijke overlap tussen beide geslachten (Manning *et al.* 1998b) (figuur 1.1).



Figuur 1.1: distributies van de rechter 2D:4D ratio van mannen en vrouwen uit Liverpool (naar Manning *et al.* 1998b)

Dit suggereert dat de seksgelimiteerde genexpressie onvolledig is. Waarom?

Seksgelimiteerde genexpressie is een complexe adaptatie wat de evolutie van seksspecifieke regulatorische sequenties (zoals deze die met sekshormonen binden) met zich meebrengt (Rice 1996a). Het zal daarom traag evolueren. Mannetjes produceren low-cost sperma en kunnen hierdoor vele eieren bevruchten. Vrouwtjes zullen daarentegen beperkter zijn in aantal nakomelingen omdat ze high-cost eieren produceren en energie investeren in de zwangerschap en lactatie. In populaties met polygynie (d.i. een mannetje paart met verscheidene vrouwtjes terwijl elk vrouwtje slechts met één mannetje paart) is er een grote variatie in mannelijk reproductief succes. Een klein aantal mannetjes zal dus een groot aantal eieren succesvol kunnen bevruchten. Wanneer monogamie door de meeste vrouwtjes gehanteerd wordt, zal de variatie in mannelijk reproductief succes gelijkaardig zijn aan deze van de vrouwtjes (op voorwaarde dat elke vrouw voor een andere man kiest).

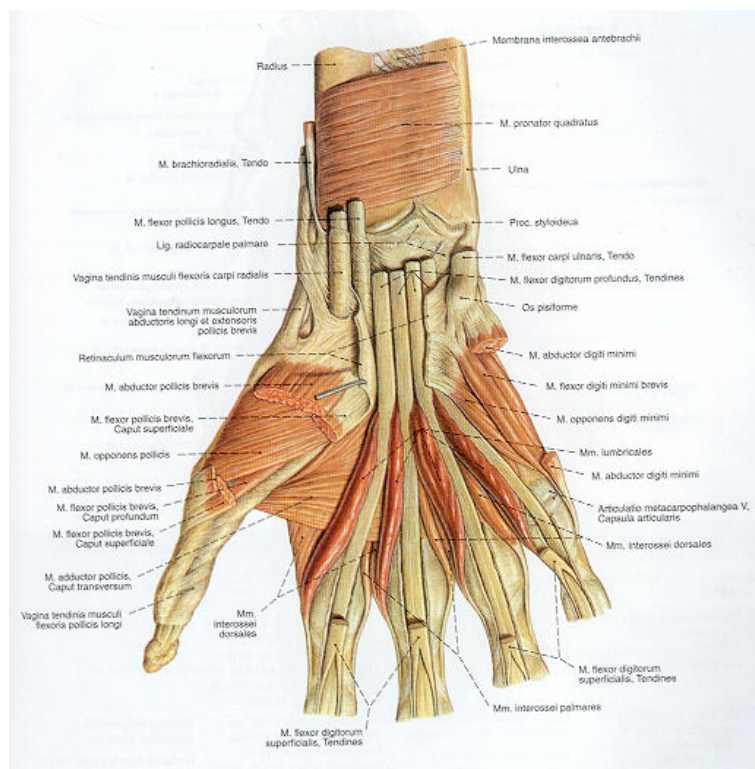
Polygynie is een succesvolle strategie voor vrouwtjes wanneer er voldoende variatie in mannelijke fitness is. Zo kunnen vele vrouwtjes paren met mannetjes die “goede genen” bezitten. Haar nakomelingen zullen deze “goede genen” dragen want hun kansen om te overleven, te strijden en te reproduceren verhogen. Indien er weinig genetische variatie in mannelijke fitness is, zullen de vrouwtjes monogamie verkiezen.

Manning (2002) veronderstelt het volgende model. Stel dat er twee loci zijn die de blootstelling aan hormonen in de uterus controleren: locus 1 beïnvloedt het testosterongehalte en locus 2 het oestrogeengehalte. Er doet zich een mutatie voor op het testosteronlocus bij een man. Deze mutatie zorgt voor een verhoogde blootstelling aan testosteron in de baarmoeder. Deze man heeft hoge testosteronconcentraties en hoge aantallen zaadcellen en deze eigenschappen zullen doorgegeven worden aan zijn zonen. Echter, aangezien seksgelimiteerde genexpressie onvolledig is, zullen zijn dochters een verminderde vruchtbaarheid hebben. Omdat slechts een klein aantal mannen zo is, zal er meer variatie in mannelijke fitness zijn en zullen vrouwen een meer polygyne strategie hanteren. De “hoge testosteron”- mutatie zal zich verspreiden en hierdoor ook de frequentie van polygynie, op voorwaarde dat vrouwen hiermee akkoord gaan (female choice). Wanneer de mutatie meer algemeen wordt, zal de variatie in mannelijke fitness echter dalen en zullen vrouwen overschakelen naar monogamie. Nieuwe condities bevoordelen de verspreiding van een mutatie op het oestrogeenlocus waardoor de blootstelling aan oestrogeen in de uterus toeneemt. Er zullen zich dus alternerende cycli van hoog prenataal testosteron en hoog prenataal oestrogeen voordoen. Dit is interlocus co-evolutie van seksueel antagonistische genen (Manning 2002).

Natuurlijk zijn er ook seksuele verschillen in lichaamsgrootte, maar de 2D:4D ratio is niet sterk gerelateerd aan grootte.

Ligt de oorsprong van de seksuele verschillen in 2D:4D ratio in de relatieve lengte van de vingers zelf of in de seksueel afhankelijke verschillen in de beenderen van de palm?

De hand is opgebouwd uit drie segmenten: a) de pols of carpus b) de palm of metacarpus en c) de vingers of phalanges (Manning 2002). Er zijn vijf metacarpalia en elk articuleert proximaal met de carpalia en distaal met de phalanges. Het metacarpale van de wijsvinger is langer dan het metacarpale van de ringvinger. Net zoals de metacarpalia van de middenvinger en de pink heeft het metacarpale van de wijsvinger aanhechtingen voor 5 spieren, maar het metacarpale van de ringvinger heeft er slechts 3. Daarnaast zijn er op de phalanges van de wijsvinger aanhechtingen voor 7 spieren terwijl er op de phalanges van de ringvinger slechts 6 zijn. Dit kan verklaren waarom het bewegingsgebied van de ringvinger kleiner is dan dat van de wijsvinger en andere vingers (figuur 1.2).



Figuur 1.2: spieren van de hand (naar Putz R. & Pabst R. 2000)

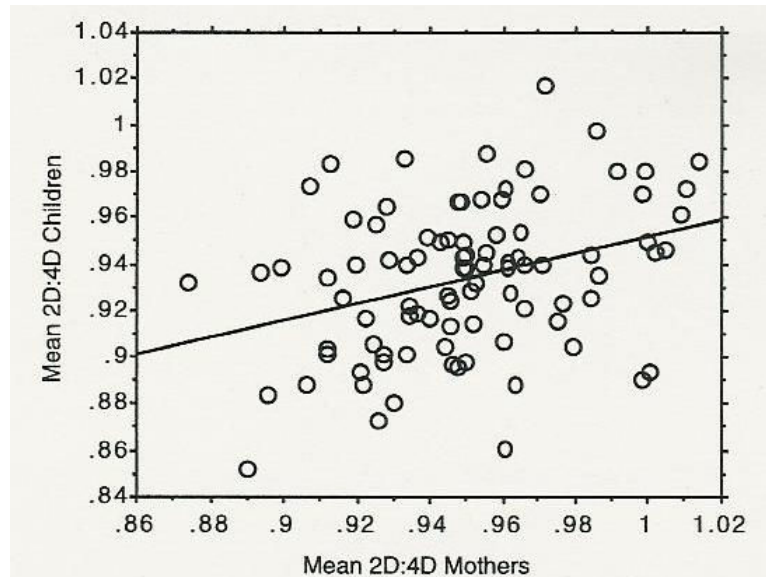
Wood-Jones (1941) toonde aan dat de 2D:4D ratio onafhankelijk is van de ratio tussen het metacarpale van de wijsvinger en dat van de ringvinger. Phelps (1952) analyseerde data van Pfitzner en vond dat de ratio tussen de lengte van wijs- en ringvingers niet gecorreleerd was met de ratio tussen de lengte van de metacarpalia van wijs- en ringvinger. Dit ondersteunt het idee dat de 2D:4D ratio niet voortkomt uit de lengte van de metacarpalia, maar dat het een onafhankelijk kenmerk van de vingers is.

De 2D:4D ratio kan in verband staan met patronen van de dermatoglyphen die in de vierde maand van de zwangerschap worden vastgelegd. Deze patronen vertonen seksuele verschillen. Het totale aantal groeven is bij mannen hoger dan bij vrouwen en de rechterhand telt bij zowel mannen als vrouwen een hoger aantal groeven dan de linkerhand. Soms wordt er echter in de linkerhand een hoger aantal groeven teruggevonden en dit voorkomen is groter bij vrouwen dan bij mannen (Kimura & Carson 1995).

Nu kan men zich afvragen of de overerving van 2D:4D ratio seksueel afhankelijk is. Deze vraag werd in 1952 beantwoord door Phelps. Voor de eenvoud stelde zij het volgende model met drie fenotypes voor relatieve vingerlengte voor a) $2D < 4D$, b) $2D = 4D$ en c) $2D > 4D$. Uit een test waarin telkens de linkerhand van studenten en personeel van de universiteit van Texas werd gemeten, bleek dat $2D < 4D$ het meest frequent voorkwam bij mannen (59%) en $2D > 4D$ het meest frequent bij vrouwen (57%). Om de seksueel afhankelijke fenotypische expressie van de 2D:4D ratio te verklaren, stelde Phelps een genetisch model voor waarbij I^S het allel voor een relatief korte tweede digit voorstelde en I^L het allel voor een relatief lange tweede digit. Er volgen drie mogelijke genotypes: twee homogozote ($I^S I^S$ en $I^L I^L$) en een heterozygote ($I^S I^L$). De data van de analyses waren consistent met heterozygoten die een relatief korte tweede digit hadden bij mannen en een relatief lange tweede vinger bij vrouwen. Phelps' model is waardevol als een eerste poging om de seksueel beïnvloedde genetische controle van 2D:4D aan te tonen. Het is zo dat de drie fenotypes ($2D < 4D$, $2D = 4D$ en $2D > 4D$) in vele populaties niet zo algemeen zijn vb. Finnen, Zuid-Afrikanen en Jamaicanen hebben weinig individuen met een $2D > 4D$ fenotype. Het is dus waarschijnlijker dat 2D:4D onder polygenische invloed staat.

Steun betreffende een genetische invloed op de 2D:4D ratio komt van data van The Jamaican Symmetry Project. Onderzoekers vonden een significante positieve relatie tussen het gemiddelde van de rechter en linker 2D:4D ratio's van de moeders en hun kinderen. Dit

suggereert dat genen de vorming van de 2D:4D ratio kunnen beïnvloeden. We kunnen echter de mogelijkheid van sterke maternale effecten niet uitsluiten (figuur 1.3).



Figuur 1.3: relatie tussen gemiddelde 2D:4D ratio van moeders en hun kinderen (naar Manning 2002)

1.2 Wanneer wordt 2D:4D ratio vastgelegd?

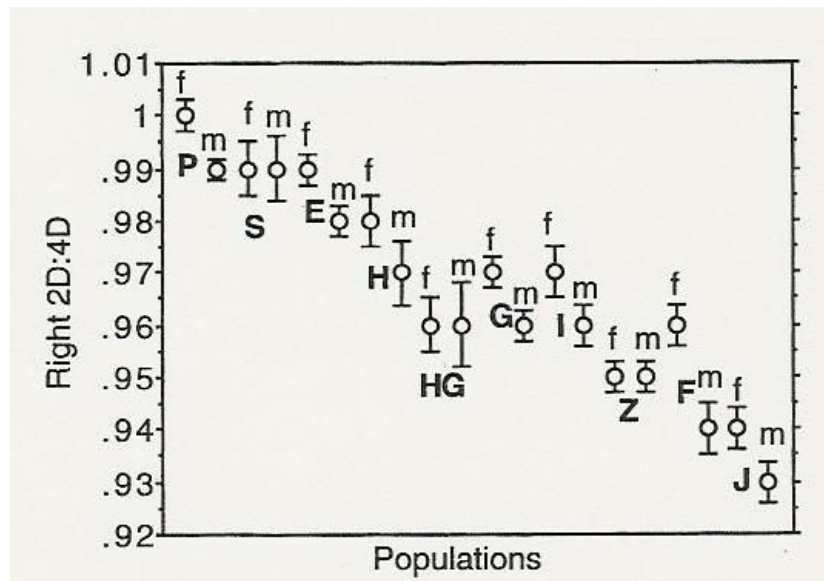
Met oog op de ontogenie van de 2D:4D ratio vond Phelps (1952) dat na de zevende week zwangerschap het hele gamma ratio's, d.i. $2D:4D < 1$, $2D:4D = 1$ en $2D:4D > 1$, aanwezig was in het foetale materiaal. Dit en het bewijs dat de 2D:4D ratio's van de ouders gecorreleerd en gelijkaardig is met de 2D:4D ratio's van de kinderen, deed haar besluiten dat de ratio's prenataal vastgelegd worden.

Metingen van 56 menselijke embryo's en foetussen door Garn *et al.* (1975) gaven meer bewijzen over de prenatale verworvenheid van adulte phalangeale ratio's. Zij vonden dat in de achtste en negende week van zwangerschap de phalanges verlengen en dat in de tiende tot dertiende week er juist een reductie optreedt in verhouding met de lengte van de metacarpalia. Rond de dertiende en veertiende week waren de relatieve afmetingen van de phalangeale elementen sterk gelijkaardig aan die van volwassenen.

Een langetermijns-studie is noodzakelijk om definitief te onderzoeken of 2D:4D verandert gedurende de kindertijd, met de puberteit en met de oudere jaren. Toch stelt de beschikbare

informatie dat er seksuele verschillen zijn bij de geboorte en dat vele van de “between-individual” verschillen in 2D:4D vastgelegd worden voor de geboorte. Het is in dit opzicht dat de 2D:4D ratio sterk verschilt van andere seksueel dimorfe eigenschappen bij de mens.

Een inzage van data bracht grote verschillen in gemiddelde 2D:4D ratio tussen populaties aan het licht (figuur 1.4).



Figuur 1.4: verschillen in rechter 2D:4D ratio tussen populaties en sekse in 10 culturen. P= Polen, S= Spanje, E= Engeland, H= Hongarije, HG= Hongaarse zigeuners, G= Duitsland, I= India, Z= Zulu, F= Finland, J= Jamaica; f= vrouwelijk, m= mannelijk (naar Manning *et al.* 2000)

Men zag dat vele vrouwen in de Zulu, Finse en Jamaicaanse monsters lagere ratio's hadden dan de vrouwen in de Poolse, Britse en Spaanse monsters. Deze verschillen kunnen misschien niet voortkomen uit absolute concentraties aan prenatale hormonen. Ze zouden eerder uit populatieverschillen in de distributie en frequentie van androgeen- en oestrogeenreceptoren kunnen voortkomen. Verschillen in 2D:4D ratio tussen groepen wijzen op zeer sterke selectiedrukken. Een combinatie van lokale voedingsgewoonten, invloeden op het immuunsysteem en paarsystemen kunnen de geografische en etnische variatie gedeeltelijk verklaren (Manning 2002).

Binnen 1 populatie vond men verder ook de verwachte verschillen tussen de sekse terug: mannen hadden lagere 2D:4D ratio's dan vrouwen. De seksuele verschillen bleken echter relatief klein in vergelijking met de populatieverschillen.

Aangezien Mannings' data (2002) slechts 10 populaties omvatten, moeten we voorzichtig zijn in het afleiden van wereldwijde patronen.

De bewering van Schultz (1924) dat een lange vierde vinger in verhouding tot de lengte van de tweede vinger een kenmerk is voor zwarte rassen is daarom niet nauwkeurig.

Er is echter een zwak bewijs van een kromlijnige verandering in 2D:4D met breedtegraad. Op of bij de evenaar zijn 2D:4D ratio's laag, dan nemen ze toe met een toename in breedtegraad waarna ze op hoge breedtegraden terug afnemen.

1.3 Effect size en verschillen tussen linker- en rechterhand

Statistische tests, zoals de t-test, kunnen significante verschillen tussen de 2D:4D ratio's van mannen en vrouwen aantonen, maar ze zeggen niet echt iets over de maat van de kracht van de verschillen. Dit wordt meer aangetoond door het gebruik van effect size. Dit is niets anders dan het verschil tussen twee gemiddelde 2D:4D ratio's gedeeld door de vierkantswortel van het gewogen gemiddelde van de twee varianties (Cohen 1992). Een waarde van 0,2 staat voor een kleine effect size, een waarde 0,4 voor een gemiddelde effect size en de waarde 0,8 voor een grote effect size.

Tanner (Manning 2002) suggereerde dat seksueel dimorfe eigenschappen in het algemeen de neiging hebben om sterker tot uiting te komen in de "mannelijke vorm" aan de rechterzijde van het lichaam van mannen en omgekeerd bij vrouwen. Als dit zo is dan betekent dit dat bij mannen de 2D:4D ratio lager is aan de rechterhand en bij vrouwen hoger aan de rechterhand.

Verder berekende hij ook het verschil tussen de 2D:4D ratio van de rechter- en de linkerhand (D_{r-l}). Uit zijn experimenten bleek dat mannen negatieve D_{r-l} waarden hadden terwijl de waarden van vrouwen positief waren, wat zijn suggestie enkel bevestigt.

Er is een tendens naar lage D_{r-l} bij mannen en hoge D_{r-l} bij vrouwen.

Manning *et al.* (1998b) vonden dat correlaties tussen 2D:4D ratio en aantal zaadcellen en de concentratie van verscheidene hormonen in mannen en vrouwen sterker waren in de rechter- dan in de linkerhand. Dit ondersteunt Tanner's suggestie dat "mannelijke factoren" het sterkst tot expressie komen in de rechterhand.

We kunnen dus besluiten dat 2D:4D ratio gedetermineerd wordt in de uterus, seksueel dimorf is en verschillen vertoont tussen populaties en etnische groepen. Om te kunnen besluiten waarom 2D:4D seksueel dimorf is, moeten we de prenatale factoren, belangrijk in zijn ontstaan, in beschouwing nemen.

Hoofdstuk 2: prenatale factoren

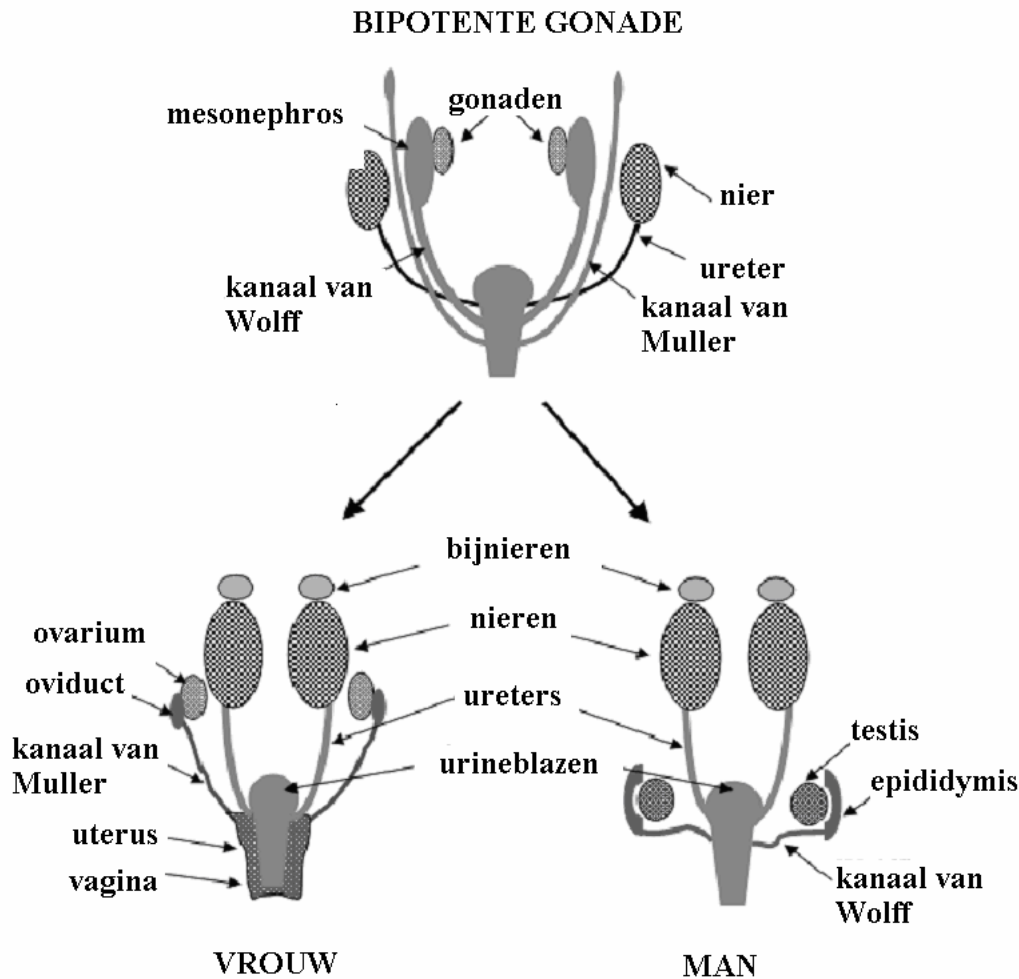
De relatieve lengte van de tweede en de vierde vinger wordt prenatiaal beïnvloed door testosteron- en oestrogeenconcentraties. Testosteron stimuleert de prenatale groei van de vierde vinger en oestrogeen stimuleert de prenatale groei van de tweede vinger.

Mannen hebben typisch een lage 2D:4D ratio, wat wil zeggen dat zij in de uterus blootgesteld werden aan hoge concentraties testosteron en lage concentraties oestrogeen. Typisch voor vrouwen is de hoge 2D:4D ratio. Zij kwamen in de uterus in contact met hoge concentraties oestrogenen en lage concentraties testosteron.

2.1 Ontwikkeling van de gonaden

Om te kunnen verstaan hoe prenatale testosteron- en oestrogeenconcentraties de foetale vingers kunnen beïnvloeden, moeten we eerst de ontwikkeling van de gonaden en de foetale productie van steroïdhormonen beschouwen.

Primordiale geslachtscellen worden gevormd in de dooierzak en migreren naar de rand van de gonaden rond de vijfde week van de zwangerschap. In de vierde week verschijnt het kanaal van Wolff en gedurende de zesde week ontstaat het kanaal van Muller. Als het embryo mannelijk is, zal het kanaal van Wolff differentiëren in de epididymis, vas deferens en vesicula seminalis. Bij vrouwelijke embryo's zal het kanaal van Muller de eileiders, de uterus en een deel van de vagina vormen. De externe genitalia worden gevormd uit het voorste deel van de cloacale plooien en dit weefsel is tot aan de negende week van de embryonale ontwikkeling bipotent (figuur 2.1).



Figuur 2.1: differentiatie van de gonaden (naar Heikkilä 2002)

De ontwikkeling van de testes bestaat uit drie stappen: a) het verschijnen van de Sertolicellen die zich organiseren in zaadbuisjes die de geslachtscellen omgeven. De Sertolicellen produceren een anti – Mullerhormoon (AMH) dat verdere ontwikkeling van het vrouwelijk genaalsysteem tegengaat. b) het verschijnen van de cellen van Leydig waarop de foetale testis met de productie van testosteron begint c) differentiatie van de primordiale geslachtscellen in spermatogonia.

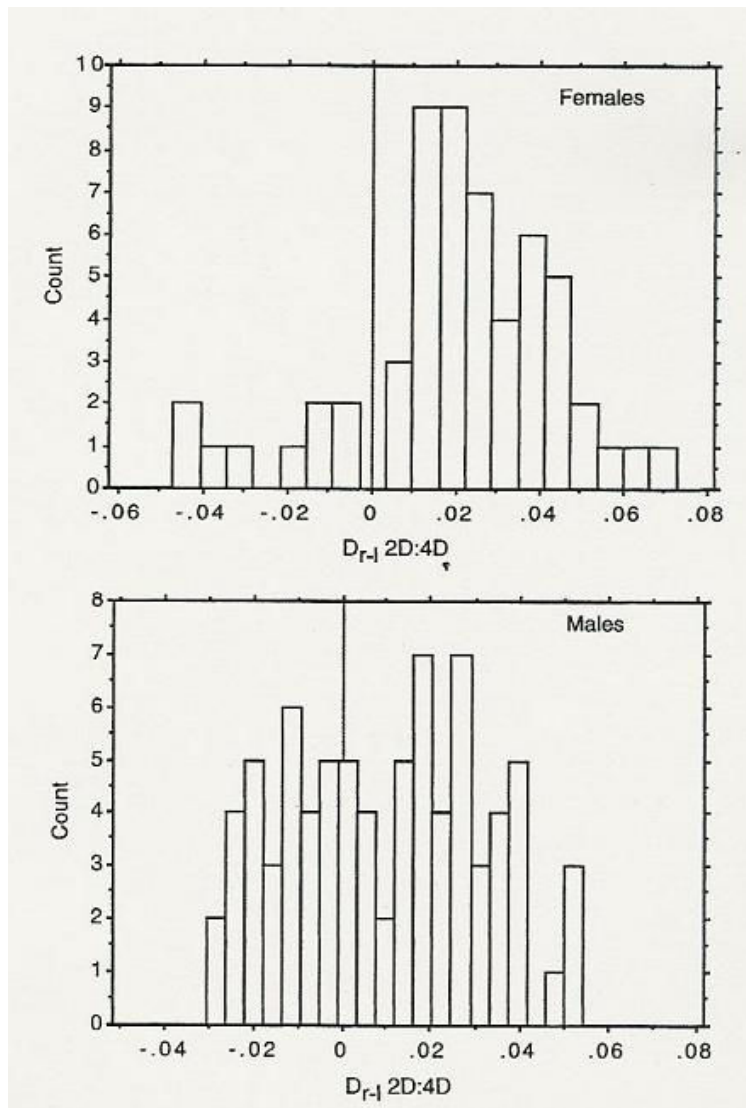
De productie van testosteron begint op week 8 en bereikt een piek rond week 13. Testosteron is essentieel voor de verdere differentiatie van het mannelijk genaalsysteem en voor de vorming van de urineleiders, groei van het scrotum en de vorming van de penis vanuit het genitaal tuberculum. De precursor van testosteron is cholesterol. In de cellen van de externe genitalia wordt testosteron omgezet in zijn hoog actieve vorm, dihydrotestosteron.

Indien er geen AMH geproduceerd wordt, differentieert het systeem van Muller. Ontwikkeling van de ovaria bestaat uit: a) vorming van oöcyten b) folliculogenese vanuit de oorspronkelijke bipotente gonade c) vorming van endocriene cellen.

Oestrogeen wordt gevormd uit testosteron door werking van aromatase wat teruggevonden wordt in de foetale ovaria en in de placenta. Aromatase in de placenta zorgt ervoor dat maternaal testosteron niet naar de foetus diffundeert en dat foetaal testosteron de moeder niet vermannelijkt (virilisatie) (Manning 2002 & Raes 2003).

2.2 2D:4D verschillen in rechter- en linkerhand

Mannen met laag 2D:4D of een meer mannelijke ratio hebben meer spermatozoïden in hun ejaculaat dan mannen met een meer vrouwelijke ratio. De associaties tussen 2D:4D enerzijds en aantal zaadcellen en testosteron anderzijds zijn het sterkst in de rechterhand bevonden. Dit zou eenvoudigweg slechts een toevallig verband kunnen zijn. Toch sluit het aan bij de observaties van Tanner dat de 2D:4D ratio “meer mannelijk” is in de rechterhand van mannen dan in de linkerhand. Het zou dus kunnen zijn dat de vingers van de rechterhand een hogere gevoeligheid hebben voor androgenen (Manning *et al.* 1998b). Indien dit het geval is, dan zou het verschil tussen de rechter en linker 2D:4D ratio (D_{r-l}) lager moeten zijn bij mannen dan bij vrouwen (figuur 2.2).



Figuur 2.2: distributies van vrouwelijke en mannelijke D_{r-1} (naar Manning 2002)

D_{r-1} zou een negatieve indicator voor androgenisatie kunnen zijn, maar is niet zo sterk als de 2D:4D ratio.

De respons op prenataal testosteron is afhankelijk van de geproduceerde hoeveelheid en de gevoeligheid van de foetus voor het hormoon. Beide factoren zijn onafhankelijk van elkaar. Deze gevoeligheid wordt bepaald door de variatie in de structuur van het androgeen receptor gen (AR) (Manning *et al.* 2003a). Dit gen is gelegen op het X-chromosoom en codeert voor een receptoreiwit dat drie functionele domeinen bevat. Het terminale domein heeft een sterk polymorfe CAG microsatelliet die codeert voor glutamine herhalingen van variabele lengte. Het aantal CAG herhalingen verandert niet de binding van testosteron op de receptor, maar het heeft een effect op de binding van het hormoonreceptorcomplex op DNA. De CAG-

lengte is dus negatief gerelateerd aan de gevoeligheid voor testosteron (Chamberlain *et al.* 1994).

Manning *et al.* (2003a) onderzochten de relatie tussen het aantal CAG repeats in AR, een omgekeerde maat voor de gevoeligheid voor testosteron, en 2D:4D ratio. Ze vonden significante positieve associaties tussen CAG- aantal in AR en rechterhand 2D:4D. Dus: mensen met een lage ratio hadden een laag aantal CAG repeats, wat hen gevoeliger maakte voor testosteronconcentraties.

2.3 2D:4D en de relatie met testosteron bij vrouwen

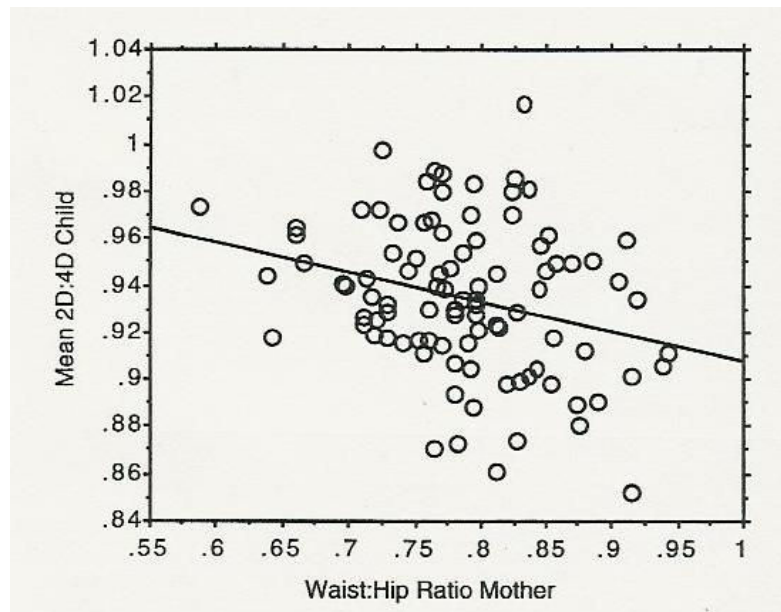
Prenatale blootstelling aan testosteron is grotendeels afhankelijk van androgenen geproduceerd door de foetale testes. Een andere bron voor testosteron, in zowel mannen als vrouwen, zijn de bijnieren. Een vrouwelijke foetus wordt blootgesteld aan androgenen vanuit deze bron.

James (1996; 1997; 2004) gaf aanwijzingen om de hypothese te ondersteunen dat hoge concentraties testosteron, in zowel mannelijke als vrouwelijke ouders, op het moment van conceptie geassocieerd zijn met een verhoogde seksratio, d.i. meer mannelijke nakomelingen. Daarom onderzochten Manning *et al.* (2002) de relatie tussen 2D:4D ratio van volwassenen en de seksratio van hun kinderen. De studie bracht een negatieve relatie aan het licht wat betekende dat individuen met een lage 2D:4D ratio een grotere kans zouden hebben om mannelijke kinderen te krijgen. De kinderen van moeders met een lage 2D:4D ratio zullen dus aan hoge concentraties testosteron blootgesteld zijn.

Waist-hip ratio (WHR) is een seksueel dimorfe eigenschap die sterker tot expressie komt in de puberteit. De distributie van vetcellen bij vrouwen en mannen wordt beïnvloed door het gehalte aan sekshormonen (Bjorntorp 1991). Na de puberteit en onder invloed van oestrogeen hebben vrouwen meer de neiging om vet perifeer en op de billen en dijen op te stapelen. Mannen, onder invloed van testosteron, zullen daarentegen vet opstapelen in de abdominale regio en op de schouders en nek. Dit leidt tot een gynoïed of laag WHR patroon en een androïed of hoog WHR patroon (Manning 2002).

Bij vrouwen is er nogal wat variatie in WHR. Lage WHR vrouwen hebben lage testosteron - en hoge oestrogeengehaltes terwijl hoge WHR vrouwen hoge testosteron - en lage oestrogeengehaltes vertonen (Bjorntorp 1991).

Een recente studie op Jamaicaanse vrouwen toonde dat hun WHR gecorreleerd is met de 2D:4D ratio van hun zonen en dochters (figuur 2.3).



Figuur 2.3: relatie tussen WHR van moeders en gemiddelde 2D:4D ratio van hun kinderen (naar Manning *et al.* 1999)

Vrouwen met lage WHR hadden kinderen met hoge 2D:4D ratio, d.i. hoog oestrogeen en laag testosteron werd aangetoond in zowel moeders als hun kinderen. Hoog WHR is geassocieerd met lage 2D:4D ratio wat dus laag oestrogeen en hoog testosteron aantoon (Manning *et al.* 1999).

Er zijn ook aanwijzingen dat de 2D:4D ratio van vrouwen en mannen gecorreleerd is met hun eigen WHR. Voor vrouwen vond men een significant negatieve relatie tussen de 2D:4D ratio van de rechterhand en WHR. Vrouwen met een lage ratio (hoog prenatiaal testosteron) hebben dus een hoge WHR. Bij mannen was er een non-significante negatieve relatie tussen 2D:4D ratio en WHR. Men vond echter wel een significante negatieve relatie tussen D_{r-1} en WHR net zoals dat bij vrouwen het geval was.

Deze data zorgen voor ondersteuning voor de suggestie dat 2D:4D negatief gecorreleerd is aan testosteron en positief gecorreleerd aan oestrogeen. Ze geven ook een indicatie voor het feit dat de rechter 2D:4D ratio meer gevoelig is voor sekshormonen dan de linker 2D:4D ratio (Manning *et al.* 1999).

2.4 Oestrogeen en vingers

Prenataal oestrogeen is afkomstig van de werking van aromatase in de placenta en in de maternale bloedstroom. Uit een monster van een ziekenhuis voor vruchtbaarheidsproblemen bleek dat de 2D:4D ratio positief gerelateerd was met de oestrogeengehaltes. Dit effect is onafhankelijk van de invloed van het geslacht en is significant in de rechterhand (Manning *et al.* 1998b). Dus: individuen met lage “mannelijke” ratio’s in de rechterhand hebben de neiging om lage concentraties oestrogeen te hebben en hoge “vrouwelijke” ratio’s zijn gerelateerd aan hoge oestrogeenconcentraties. Deze associatie stelt dat *in utero* groei van de tweede vinger gestimuleerd zou kunnen worden door oestrogeen. Er wordt ook een significante positieve associatie gezien tussen D_{r-1} en oestrogeen, maar deze relatie wordt non-significant na controle voor het geslacht.

Naast positieve relaties tussen 2D:4D ratio’s en oestrogeen vonden Manning en collega’s (1998) ook positieve relaties tussen 2D:4D ratio’s en luteïniserend hormoon (LH). Bij mannen wordt de LH- productie gecontroleerd door een negatieve feedback door testosteron (Raes 2003). Een lage 2D:4D ratio bij mannen wordt geassocieerd met zowel hoge gehalten testosteron als met lage gehalten luteïniserend hormoon. Bij vrouwen staat de LH- productie onder controle van negatieve en positieve feedbacks door oestrogeen afhankelijk van de plaats in de menstruatiecyclus (Raes 2003).

In het algemeen zijn LH- concentraties hoger bij vrouwen dan bij mannen. Om dus de relatie tussen 2D:4D ratio en LH te kunnen zien, moet het element “geslacht” verwijderd worden. Na verwijdering bleef 2D:4D ratio van de rechterhand een significante positieve voorspeller van LH. Ook wanneer leeftijd, grootte en gewicht verwijderd werden, bleef dit zo. Manning (2002) interpreteerde deze data als volgende: lage 2D:4D in mannen en vrouwen correleert met lage LH- concentraties en hoge 2D:4D individuen hebben de neiging om hoge LH- gehalten te vertonen.

Tot op heden is het niet mogelijk om met volledige zekerheid te stellen dat testosteron de groei van de ringvinger en oestrogeen de groei van de wijsvinger bevordert. Om dit te kunnen bevestigen zijn er meer directe bewijzen nodig. Lutchmaya *et al.* (2004) onderzochten de directe relaties tussen 2D:4D ratio en foetaal testosteron (FT) en foetaal oestrogeen (FO) uit het vruchtwater. Er werden verschillende vruchtwaterpuncties uitgevoerd en de 2D:4D ratio’s werden gemeten toen de kinderen een tweejarige leeftijd bereikten. Ze vonden dat lage 2D:4D ratio’s samengaan met hoge FT in verhouding tot FO concentraties en omgekeerd hoge ratio’s

met lage FT en hoge FO. Alle relaties tussen 2D:4D en foetale sekssteroïden waren sterker in de rechterhand dan in de linker wat opnieuw wijst op het feit dat rechter 2D:4D gevoeliger is voor effecten te weeg gebracht door relatieve FT en FO concentraties.

2.5 2D:4D en testosterongehalte bij volwassenen

Manning en collega's (2004) suggereren dat adulte testosteronconcentraties negatief gecorreleerd kunnen zijn aan 2D:4D en D_{r-l} . De relatie is echter niet zo duidelijk en de associaties waren enkel significant in monsters van een onvruchtbaarheidskliniek, d.i. waar hoge aantallen mannen met azoöspermia aanwezig waren. Deelnemers met lagere rechter 2D:4D dan linker 2D:4D (negatieve D_{r-l}) hadden hogere testosterongehaltes dan mannen met hogere rechter dan linker ratio (positieve D_{r-l}). LH was ook laag in de deelnemers met lage 2D:4D. Testosteron oefent een negatieve feedback uit op LH. De associaties tussen lage waarden van 2D:4D en hoge testosteron- en lage LH- concentraties geven aan dat testosteronproductie door de gonaden gerelateerd is aan 2D:4D ratio's voor mannen die onvruchtbaarheidsklinieken bezoeken. De relaties zijn zwakker als er gekeken wordt naar mannen uit een algemene populatie zonder enige vruchtbaarheidsproblemen. Dit suggereert dat 2D:4D niet sterk gecorreleerd is met adulte testosteronconcentraties van mannen die gekozen werden zonder te letten op vruchtbaarheid.

Men kan de associatie tussen 2D:4D en testosteron in standaard steekproeven niet volledig excluseren. De indruk dat 2D:4D een betere indicatie is voor prenataal testosteron dan voor adult testosteron blijft echter.

Hoofdstuk 3: 2D:4D ratio en gedragskenmerken

Data van volwassenen tonen aan dat lage 2D:4D, lage D_{r-1} en lange ringvinger in overeenstemming met lichaamsgrootte gerelateerd zijn aan een aantal variabelen zoals hoge aantallen zaadcellen, hoog testosteron- en laag oestrogeengehalte.

De lengte van de ringvinger gecorrigeerd voor lichaamsgrootte is een correlatie met 2D:4D, maar er zijn geen bewijzen over wanneer deze eigenschap vastgelegd wordt.

Indien testosteron geassocieerd is met 2D:4D ratio, is er dan enig bewijs dat een lage 2D:4D ratio en/of lange ringvingers geassocieerd zijn met assertiviteit, status en agressief gedrag? Indien ja, dan kunnen de relatieve lengtes van de vingers bij vrouwen ook gebruikt worden om competitiviteit van mannen vast te stellen. Hoge status en welzijn worden door vrouwen schijnbaar meer gewaardeerd wanneer ze hun partnerkeuze maken en dit effect wordt in verschillende culturen aangetroffen. Het zou kunnen zijn dat sommige vrouwen een lage 2D:4D ratio of misschien beter lange ringvingers ervaren als aantrekkelijk (Manning 2002).

3.1 Assertiviteit, status en agressie

Agressie kan gezien worden als een vijandig gedrag gemotiveerd door angst of frustratie, een verlangen om anderen angstig te maken en te doen vluchten of een neiging om jouw eigen ideeën en interesses naar voren te duwen (Reber 1985). Deze nogal brede definitie van agressie omvat ook assertiviteit bij het bespreken van een “statement” gaande van een milde verbale agressie naar ernstige fysieke agressie. Een stijging in status en welzijn kan een belangrijk resultaat van agressie zijn. Er is aanzienlijke onzekerheid over testosteron als een causale rol in agressie en over het belang van andere hormonen zoals cortisol bij agressieve gedragingen (Archer 1991). Met oog op deze onzekerheid besloot Manning om te onderzoeken of de 2D:4D ratio of de lengte van de ringvinger gecorrigeerd voor lichaamsgrootte gecorreleerd zijn met verschillende vormen van agressie zoals assertiviteit, maat voor status, verbale en fysieke agressie... Hij kwam tot de volgende resultaten:

1. Assertiviteit

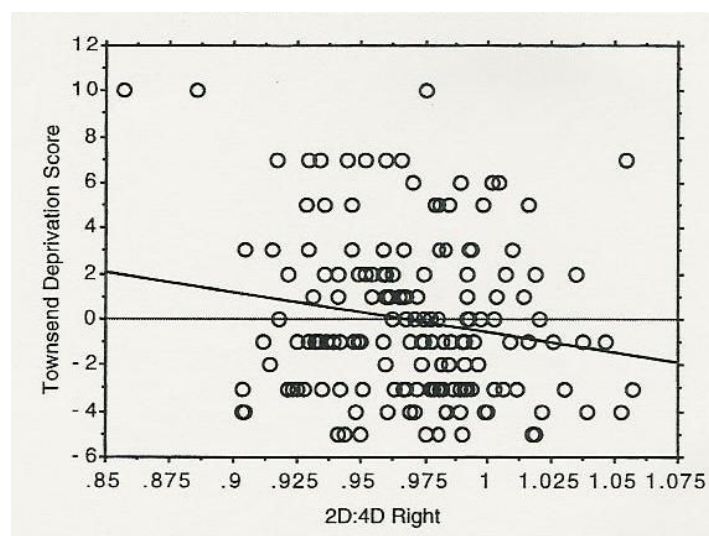
Glenn Wilson (1983) nam de relatie tussen assertiviteit en 2D:4D ratio bij vrouwen in acht en wees erop dat 2D:4D seksueel dimorf was en dat bij vrouwen de mannelijkheid – vrouwelijkheid van sociaal gedrag gelijkaardige lijnen kan volgen over een bepaald bereik aan ratio's (Manning 2002). Om dit idee te testen stelde hij

een vragenlijst op die hij liet publiceren in een Britse krant. Hierin moesten de deelnemers zichzelf classificeren als “assertief of competitief”, “gemiddeld” of “rustig, vriendelijk en vrouwelijk” in vergelijking tot andere vrouwen. Verder moesten ze de lengte van elke vinger van hun linkerhand opgeven. Van de vrouwen met $2D < 4D$ beschreef 31% zichzelf als assertief of competitief terwijl 25% van de vrouwen met $2D > 4D$ zichzelf als assertief of competitief beschreef. Deze relatie tussen assertiviteit en lage $2D:4D$ is zwak, maar toch significant aangezien het vrij grote aantal deelnemers (985).

2. Status

Testosteron kan een factor zijn in drift, competitie en herstellingsnelheid van spieractiviteit. Echter, hoge prenatale gehalten van testosteron kunnen ook aanleiding geven tot dyslexie en zwakke verbaliteit. Manning (2002) en een collega hebben de relatie tussen $2D:4D$ ratio en socio-economische status onderzocht. Als maat voor deze socio-economische status maakten ze gebruik van de Townsend-deprivation score. Townsend scores zijn een negatieve index voor ontbering en verlies zoals werkloosheid, het niet in bezit zijn van een auto, dakloos zijn en overbevolking binnen het gezin.

Ze vonden een significante negatieve associatie tussen $2D:4D$ ratio en Townsend score in de rechterhand, maar niet in de linkerhand van mannen. Dit wil zeggen dat een lage $2D:4D$ ratio in de rechterhand van mannen geassocieerd kan worden met een lage socio-economische status (figuur 3.1).



Figuur 3.1: relatie tussen Townsend Derivation Score en rechter $2D:4D$ ratio bij mannen (naar Manning 2002)

3. Agressie

Agressie, vooral fysieke agressie, komt meer voor bij mannen dan bij vrouwen en is meer gewoon onder jonge mannen dan oudere mannen (Archer 1991). Van depressie bij mannen wordt gezegd dat dit positief gerelateerd is aan de lengte van de vierde vinger na correctie voor lichaamsgrootte (Manning *et al.* 1999). Het zou kunnen dat hoge prenatale testosteronconcentraties een effect hebben op de ontwikkelende hersenen en hen zo vatbaarder maakt voor depressie en verlies aan controle wat leidt tot agressie. Uit een studie van Manning bleek dat jongens met relatief lange ringvingers meer fysieke agressiviteit vertoonden dan jongens met relatief korte ringvingers.

Agressie en dominantie zijn twee verschillende zaken. Een individu gedraagt zich agressief wanneer hij de intentie heeft een ander individu te verwonden. Men is dominant wanneer men een hoge status wil bereiken met macht over een gelijksoortige (Mazur en Booth 1998). Voorgaande studies toonden aan dat mannelijke gezichten met extreme trekken (geassocieerd met testosteron) aanzien worden als dominant en mannelijk. Vrouwen prefereren zulke gezichten en beschouwen deze als een "eerlijke" indicatie voor een goede gezondheid (Neave *et al.* 2003). Manning (2002) stelde voor dat een lage 2D:4D ratio in verband kan staan met dominantie. Neave *et al.* (2003) toonden aan dat mannen met lage 2D:4D door vrouwen aanzien werden als dominanter en mannelijker.

4. Attractiviteit

Als status en agressie gerelateerd zijn aan lange ringvingers, dan zou er een gelijkaardige relatie kunnen zijn tussen de lengte van de ringvinger en seksuele aantrekkelijkheid. Men neemt aan dat jongens vier algemene geboden identificeren: vermijd typisch vrouwelijk gedrag, streef naar succes, wees niet afhankelijk van anderen en wees agressief. Sadalla *et al.* (1987) rapporteerden vier experimenten die de relatie tussen gedragsmatige merkers voor dominantie en de heteroseksuele aantrekking van mannen en vrouwen testten. Ze vonden dat dominantiegedrag de attractiviteit van mannen bevorderde, maar geen effect had op de attractiviteit van vrouwen.

Vrouwen waarderen status, dominantie en vindingrijkheid in hun potentiële sekspartners. Mannen blijven vruchtbaar gedurende het grootste deel van hun

volwassen leven en dit betekent dat ze hun leeftijdsafhankelijke stijging in welzijn kunnen gebruiken om hun fitness te maximaliseren. Een eigenschap die toekomstig succes in man-man competitie voorspelt, zal de aandacht trekken van vrouwen. Toch is het nogal onlogisch dat een potentiële partner 2D:4D ratio kan schatten door enkel naar de handen te kijken. Vingerlengte echter is een eigenschap die meer rechtstreeks kan geschat worden. De lengte van de vingers en andere aspecten van de handen correleren met variabelen, belangrijk in partnerkeuze, zoals grootte en gewicht (Manning 2002).

Manning en collega's (2002) onderzochten het relatief belang van deze eigenschappen met oog op attractiviteit. Voor zowel mannen als vrouwen was vingerlengte positief gerelateerd aan seksualiteit en attractiviteit: lange vingers werden als sexier en aantrekkelijker aanzien. Bij beide geslachten was er een negatieve relatie tussen hun gewicht en seksualiteit – attractiviteit: lichtere individuen erkent men als sexier en aantrekkelijker. Grootte was enkel bij mannen positief gerelateerd aan seksualiteit en aantrekkelijkheid: grotere mannen werden meer gewaardeerd.

Manning en collega's (2002) vonden ook dat lange ringvingers significant gecorreleerd zijn met perceptie van attractiviteit en seksualiteit in zowel mannen als vrouwen. Een lange ringvinger kan correleren met hoge testosteronconcentraties in beide geslachten. Hierdoor kan men dit associëren met fertiliteit bij mannen. Bij vrouwen is het onwaarschijnlijk dat hoge testosteronconcentraties correleren met fertiliteit, maar het zou een indicatie kunnen zijn voor hoge seksdrive en een verhoogde kans op mannelijke nakomelingen.

3.2 2D:4D en de vijf grote persoonlijkheidsfactoren

Iedereen weet dat er een aantal mannelijke - vrouwelijke verschillen in persoonlijkheid zijn. McCrae en Costa (1997) stelden voor om deze variatie in menselijke persoonlijkheid samen te vatten in vijf grote dimensies. Deze zijn gekend als “the big five factors”: 1. extravertie, 2. openheid, 3. gewilligheid en inschikkelijkheid, 4. neuroticisme en zorgvuldigheid, 5. plichtsgetrouwheid.

“Extravertie” reflecteert een voorkeur voor en werking in sociale situaties. Extraverte personen zijn energetisch en zoeken het gezelschap van anderen op. Wie introvert is, is stiller en terughoudend.

“Openheid” wijst op ruimdenkendheid en interesse in iemands algemene ontwikkeling. Mensen die hoog scoren op deze factor, zijn creatief, hebben een groot inlevingsvermogen en zijn steeds op zoek naar culturele en educatieve ervaringen. Zij die laag scoren, zijn meer “down-to-earth” en minder in kunst geïnteresseerd.

“Gewilligheid en inschikkelijkheid” tonen hoe we met anderen omgaan. Mensen met hoge scores zijn betrouwbaar en goed om mee samen te werken. Degenen met lage scores zijn agressiever en niet echt samenwerkend.

“Neuroticisme” reflecteert dan weer de neiging om negatieve gedachten en gevoelens te ervaren. Hoge scorers zijn vatbaar voor onzekerheid en emotionele angst terwijl lage scorers meer relax, minder emotioneel en minder vatbaar voor allerlei angsten zijn.

“Zorgvuldigheid” toont hoe georganiseerd en hardnekkig een persoon kan zijn in het streven naar een doel. Hoge scores wijzen op goed georganiseerde, systematische en plichtsbewuste personen; lage scores op personen die minder zorgzaam, minder geconcentreerd en makkelijker verstrooid zijn.

Er zijn geen duidelijke seksuele verschillen tussen deze vijf factoren, maar het lijkt dat neuroticisme en gewilligheid meer verschillen tussen de geslachten dan de andere factoren. Budaev (1999) suggereerde dat deze twee factoren de basisdimensies van dominantie – gerelateerde agressiviteit voorstellen, waarbij lage neuroticisme en gewilligheid scores sterker tot expressie komen bij mannen dan bij vrouwen.

Manning *et al.* (2004) voorspelden dat een meer androgene vorm van 2D:4D negatief zal correleren met die factoren die bij mannen de hoogste score halen (extravertie en openheid). Positieve correlaties tussen 2D:4D ratio en persoonlijkheidsscores werden verwacht voor eigenschappen waar de vrouwelijke scores het hoogst waren (neuroticisme, gewilligheid en zorgvuldigheid).

De associaties volgden de verwachtingen, behalve voor zorgvuldigheid en gewilligheid. In het geval van zorgvuldigheid vond men geen significante associatie voor beide geslachten. De associatie tussen 2D:4D en gewilligheid was dan weer significant negatief gecorreleerd met de rechterhand 2D:4D van vrouwen wat een type I error zou kunnen zijn.

Het lijkt dus dat de relatie tussen 2D:4D ratio en persoonlijkheidsfactoren eerder zwak is.

Daarom moet men de resultaten van deze studie met voorzichtigheid interpreteren.

Verder is er nog meer werk nodig om de ware aard van de relatie tussen 2D:4D ratio en persoonlijkheid te achterhalen.

Hoofdstuk 4: 2D:4D ratio en fertiliteit

Na een aantal bewijzen gevonden te hebben in verband met 2D:4D ratio, testosteron, oestrogeen en de relaties met status, assertiviteit en agressie vroeg Manning zich af of de 2D:4D ratio's ook directe fitness konden voorspellen, m. a. w. is 2D:4D ratio een maat voor reproductief succes?

De selectieve gevolgen van seksueel antagonistische genen kunnen het beste gezien worden door hun seksueel afhankelijke effecten op reproductief succes te vergelijken. Bij mensen wordt het gemiddeld aantal kinderen per volwassene sterk beïnvloed door factoren als economische waarde van kinderen, kindersterfte, eigen vruchtbaarheid en die van de partner, het verlangen naar kinderen en de efficiëntie van beschikbare voorbehoedsmiddelen (Manning 2002).

Om de relatie tussen 2D:4D ratio en reproductief succes te kunnen beschouwen, is het belangrijk te begrijpen welke selectiedruk er op de genen werkt, die de blootstelling aan prenataal testosteron en oestrogeen controleren.

4.1 Seksueel antagonistische genen

Er is een mogelijkheid dat 2D:4D ratio correleert met het aantal kinderen van een individu en meer belangrijk met het aantal kinderen onafhankelijk van de leeftijd van het beschouwde individu.

Mannen produceren low-cost sperma en de genenbijdrage aan hun nakomelingen is afhankelijk van het aantal seksuele partners dat zij hebben. Hoe groter dit aantal, hoe meer eieren ze kunnen bevruchten, hoe meer nakomelingen zij zullen hebben en hoe groter hun genetisch succes dus.

Vrouwen produceren high-cost eieren en investeren veel energie in zwangerschap en lactatie. Hierdoor zijn vrouwtjes kieskeurig en kiezen ze het beste mannetje. Hoe beter zijn kwaliteit, hoe hoger de individuele fitness van het vrouwtje. Vrouwen waarderen eigenschappen die eerlijke signalen van mannelijke fitness zijn. Eerlijke signalen vergen veel energie om ze te produceren en te behouden. Het zijn dan ook de gezondste mannetjes die zulke eigenschappen dragen. Als de meerderheid van de vrouwtjes een bepaald soort mannetjes prefereert, dan

zullen andere vrouwtjes in het voordeel zijn als ze met dit soort mannetjes paren, want hun zonen zullen aantrekkelijk zijn voor vele vrouwtjes. Op die manier verhoogt de moeder haar fitness (Dugatkin & Godin 1998).

Manning *et al.* (2000) beschouwen een man die in de uterus blootgesteld werd aan hoge testosteron- en lage oestrogeenconcentraties. Zijn fitness zou verbeteren indien zijn zonen dezelfde trekken hadden. Doordat prenatale hormoonproductie erfelijk is, kan men verwachten dat dit zo is. Bijgevolg kunnen zijn zonen voor vele kleinkinderen zorgen. Hoe zit het nu met zijn dochters? Genen overgeërfd van hun vader, zorgen dat ze hoge testosteron- en lage oestrogeenconcentraties produceren in de uterus. Hoge gehalten in androgenen kan een gevaar betekenen voor de ontwikkeling van het vrouwelijk reproductieve systeem en bijgevolg de fitness van zijn dochters verlagen. Daarom zal selectie de frequentie genen voor hoge en lage testosteronproductie stabiliseren (Martin *et al.* 1999).

Op dezelfde manier kan een vrouw die prenataal blootgesteld werd aan lage testosteron- en hoge oestrogeenconcentraties vruchtbare dochters en minder vruchtbare zonen voortbrengen. In zo'n situatie ontstaan er modiërs van genen die de *in utero* testosteron en oestrogeen blootstelling in mannelijke en vrouwelijke foetussen controleren. Deze beperken de expressie van seksueel antagonistische genen tot het geslacht waar ze selectief bevoordeeld worden (Rice 1984). De expressie van genen die prenatale hormoonconcentraties beïnvloeden, is dus volledig afhankelijk van het geslacht. Mannelijke foetussen zullen dus niet in contact komen met hoge concentraties aan oestrogeen en omgekeerd: vrouwelijke foetussen ervaren geen hoge testosteronconcentraties.

In onze hedendaagse maatschappij gaat het finaal echter om de vrouwen want zij kiezen de meest geschikte partner. Het is dus beter te stellen dat de moeder van een mannelijk kind, dat het fenotype van de vader erfde, haar fitness zal verhogen, daar zo een zoon haar vele kleinkinderen kan bezorgen.

We weten dat lage 2D:4D ratio's geassocieerd zijn met hoge aantallen zaadcellen en testosteronconcentraties. Bijgevolg kan 2D:4D ratio negatief correleren met mannelijk reproductief succes. Hoge 2D:4D ratio's zijn geassocieerd met hoge gehalten oestrogeen en luteïniserend hormoon. 2D:4D ratio kan bij vrouwen dus positief correleren met vruchtbaarheid.

Seksueel antagonistische genen hebben gunstige effecten bij de ene sekse en ongunstige bij de andere sekse en omgekeerd. Dit betekent dat natuurlijke selectie hen niet kan elimineren en elke sekse zal een aantal nadelige eigenschappen bevatten die voor de andere sekse voordelig zijn (Rice 1996b).

4.2 2D:4D ratio en reproductief succes

De meeste vertebraten vertonen een sterke bilaterale symmetrie voor morfologische eigenschappen. Toch kan men, wanneer een eigenschap, zoals vingerlengte, gemeten wordt, kleine afwijkingen van de bilaterale symmetrie aantreffen. Deze afwijkingen van perfecte symmetrie worden FA of fluctuerende asymmetrie genoemd.

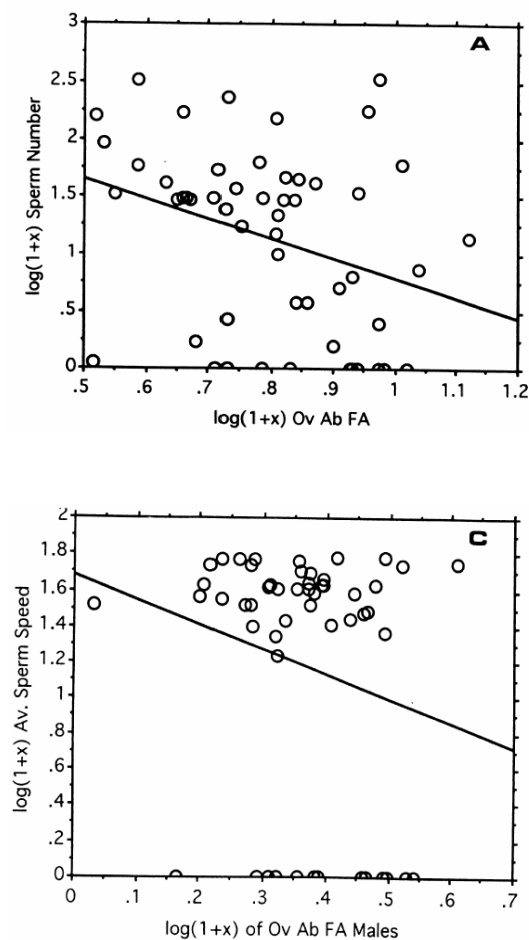
Omgevingsstress zoals vernietiging van het habitat en genetische stress zoals schadelijke mutaties hebben de neiging om FA te verhogen. Individuen met een hoge genetische kwaliteit zijn in staat om hun normale groeipatroon te behouden ondanks voorgenoemde stress. Daarom kan men FA zien als een maat voor een specifieke component van fitness, namelijk ontwikkelingsstabiliteit (Gangestad & Thornhill 1999; Firman *et al.* 2003).

FA blijkt een belangrijke rol te spelen in seksuele selectie. Symmetrie aanwezig in het gezicht of in het lichaam van een individu wordt als aantrekkelijk aanzien (Gangestad *et al.* 1994). Symmetrische mannetjes hebben dan ook vaak meer partners dan asymmetrische mannetjes. Bij mensen bestaat de mogelijkheid dat een voorkeur van mannen en vrouwen voor symmetrische partners behouden bleef, daar hun nakomelingen dan ook meer symmetrisch neigen te zijn en dus aantrekkelijker. Hierop steunt het schoonheidsgevoel bij seksuele selectie (Grammar & Thornhill 1994). Het zou echter ook kunnen dat de wereldwijde verspreiding van “partnerkeuze op basis van symmetrie” te wijten is aan het feit dat symmetrische individuen een hogere fertiliteit hebben dan asymmetrische (Manning *et al.* 1998a).

Fink *et al.* (2004) gingen na of 2D:4D ratio, omwille van zijn associatie met prenatale steroïden, beschouwd kan worden als aanwijzing van stress en van een individu's ontwikkelingsonstabiliteit. Ze vonden dat 2D:4D significant negatief gerelateerd was aan een asymmetrisch gezicht bij mannen, terwijl bij vrouwen een positieve relatie geconstateerd werd. De associaties gevonden tussen 2D:4D en asymmetrie van het gezicht suggereren dat

een deel van de variatie in ontwikkelingsstabiliteit van het gezicht vastgelegd wordt door sekssteroiden in de baarmoeder.

Hoxgenen spelen een essentiële rol in de differentiatie van zowel het genitaal systeem als de vingers (Huysseune 2004). Het is dus mogelijk dat onstabiliteit in de ontwikkeling en de daaropvolgende slechte werking van de testes gecorreleerd kunnen zijn met FA in de vingers. Manning *et al.* (1998a) vonden een negatieve correlatie tussen FA in vingers 2 tot en met 5 enerzijds en aantal zaadcellen per ejaculaat en hun snelheid anderzijds (figuur 4.1). Mannen met weinig of geen spermatozoïden in hun ejaculaat (azoöspermia) hadden de neiging om een hoge FA te hebben.



Figuur 4.1: aantal (A) en snelheid (C) van zaadcellen in functie van totale absolute fluctuerende asymmetrie in vingers 2 en 5 (naar Manning *et al.* 1998a)

Manning *et al.* (2000) rapporteerden relaties tussen 2D:4D ratio en het aantal nakomelingen. Een algemene indruk hierbij was dat deze relaties bij mannen negatief en bij vrouwen positief zijn. Low ratio-mannen hebben meer kinderen en dus het grootste reproductief succes. Vrouwen met hoge ratio's zijn dan weer het meest vruchtbaar.

Omdat leeftijd en populatie-effecten geëlimineerd werden, reflecteren deze relaties waarschijnlijk "lifetime reproductive success" en ze blijken ook wijdverspreid te zijn in menselijke populaties. De associaties zijn zwak en dit is begrijpbaar omdat het aantal nakomelingen per individu door talrijke factoren beïnvloed wordt (zie hierboven).

Toch suggereert het feit dat we deze relaties kunnen waarnemen dat de 2D:4D ratio een sterke voorspeller is van individuele fertiliteit.

Hoofdstuk 5: 2D:4D ratio en eigenschappen geassocieerd met de werking van het centraal zenuwstelsel

Blootstelling aan testosteron in de uterus mag dan essentieel zijn met betrekking tot hoge mannelijke fertiliteit, toch kan testosteron negatieve effecten hebben op de ontwikkelende foetus zoals ernstige schade aan het zenuwstelsel en vooral aan de hersenen.

5.1 Testosteron en de hersenen

Prenataal testosteron is betrokken bij de ontwikkeling van verschillende extragenitale organen en stelsels zoals het zenuwstelsel. Androgenen zijn waarschijnlijk de belangrijkste hormonen van de gonaden voor de organisatie van de hersenen. Testosteron wordt door werking van aromatase omgezet naar oestradiol in de hersenen en het is oestradiol dat de activerende factor is bij maturisatie en differentiatie. Receptoren voor oestradiol worden enkel in de cortex van de foetus en niet in de hersenen van een volwassene teruggevonden. Het is in de hypothalamus van de foetus dat receptoren voor androgenen en aromatase-producerende neuronen gevonden werden. Deze neuronen produceren bij mannen meer oestradiol dan bij vrouwen (Manning 2002).

Geschwind en Galaburda (1985) kwamen met argumenten voor de processen die aanleiding geven tot een asymmetrisch zenuwstelsel. Centraal stond het effect van prenataal testosteron op de ontwikkeling van linkshandigheid en ontwikkelingsstoornissen zoals autisme, dyslexie, stotteren en vaardigheden zoals wiskundig en muzikaal talent en visueel-ruimtelijk inzicht.

Daarnaast postuleerden ze dat testosteron in de baarmoeder een effect had op de huid, het skelet en het immuunsysteem.

Geschwind en Galaburda (1985) suggereerden dat prenataal testosteron de neiging heeft om de groei van bepaalde zones in de linkerhemisfeer te vertragen terwijl gelijkaardige zones in de rechterhemisfeer gestimuleerd werden om te groeien, met als gevolg dat taalvaardigheden negatief beïnvloed worden en de handvoorkeur meer naar links verschoof. Aan positieve kant zal een foetus die hoge testosteronconcentraties produceert, betere rechterhemisfeer-vaardigheden vertonen zoals wiskundige en muzikale talenten.

Het Geschwind – Galaburda model is echter controversieel en het zou krachtiger getest moeten worden.

Aangezien 2D:4D ratio correleert met prenatale testosterongehaltes ging Manning de relatie tussen lage 2D:4D ratio's en een verschuiving naar linkshandigheid, verminderde spraakvaardigheid, een verhoogd risico op autisme en de aanleg voor depressies na.

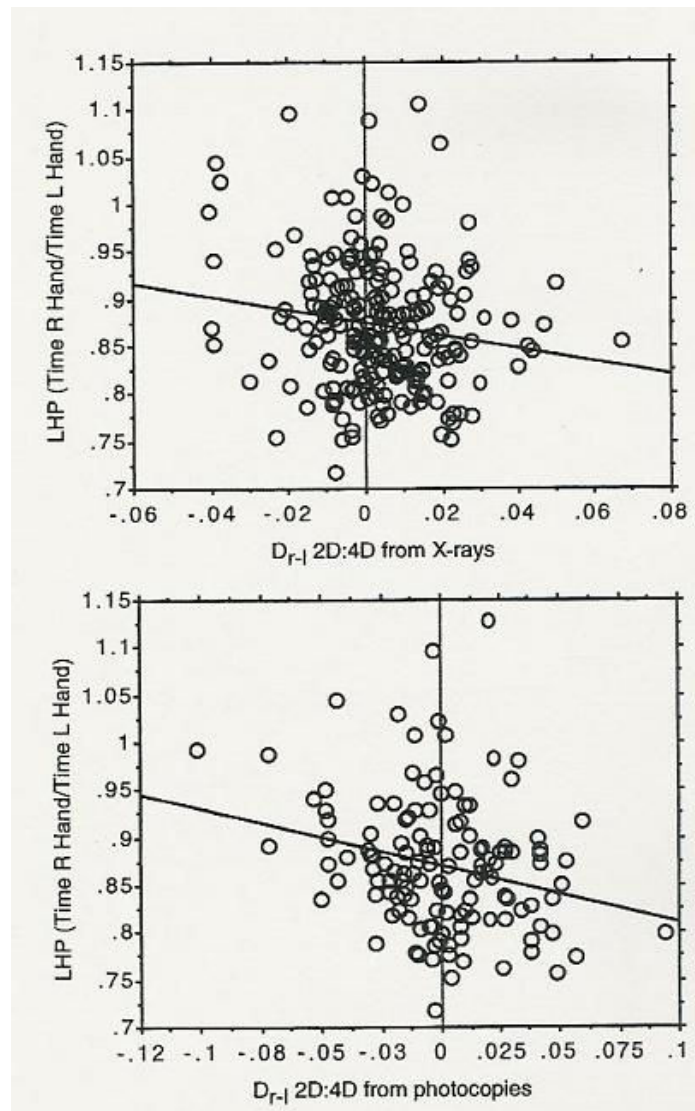
5.2 “Left lateralized hand performance”

“Hand performance” wordt gemeten met behulp van een geperforeerd bord bestaande uit twee rijen van tien pinnen. Deelnemers moeten de pinnen van één rij naar een lege rij verplaatsen. Dit wordt tien keer herhaald (vijf maal elk hand) waarbij telkens de tijd werd opgemeten.

“Lateralized hand performance” (LHP) wordt dan bepaald door de opgemeten tijd van de rechterhand te delen door opgemeten tijd van de linkerhand. Bijgevolg betekent een lage LHP een preferentie voor de rechterhand en een hoge LHP een preferentie voor de linkerhand.

Er werden ook fotokopieën van beide handen genomen waaruit bleek dat er een significante negatieve relatie tussen 2D:4D ratio van de rechterhand van jongens en meisjes bestond. Dit gold echter niet voor de linkerhand. Hoge LHP stond in verband met een lage 2D:4D ratio en deze relatie was significant voor de rechterhand. Dit resultaat kwam overeen met de relaties tussen lage 2D:4D, hoog prenataal testosteron en preferentie voor de linkerhand.

Verder vond men ook dat D_{r-l} negatief (figuur 5.1) gecorreleerd was met een stijging in snelheid van gebruik van de linkerhand in vergelijking met de rechterhand bij zowel meisjes als jongens. Negatieve waarden (d.w.z. mannelijke) D_{r-l} staan in verband met hoge LHP: personen met een lage rechter 2D:4D in vergelijking met linker 2D:4D hebben meer kans om linkshandig te zijn (Manning 2002).



Figuur 5.1: relatie tussen D_{r-l} en lateralisatie van de handvoorkeur (naar Manning 2002)

5.3 Spraakvaardigheid

Spraakvaardigheidstests tonen betrouwbare verschillen tussen mannen en vrouwen waarbij vrouwen opvallend beter scoren dan mannen. De linker frontale en corticale lobben zijn vooral verantwoordelijk voor deze activiteit (Manning 2000).

Manning en enkele collega's (2002) hebben zowel op klanken-gebaseerde (fonetisch) als op betekenis-gebaseerde (semantisch) spraakvaardigheid getest om relaties met 2D:4D ratio te onderzoeken.

De fonetische spraakvaardigheid werd getest met behulp van de FAS test: deelnemers moeten zo veel mogelijk woorden beginnend met F, A, of S opsommen in dertig seconden. Dit wordt drie maal herhaald.

De semantische spraakvaardigheid werd getest met behulp van de Varley test: deelnemers moeten zo veel mogelijk woorden in negentig seconden opsommen uit volgende categorieën: “dieren”, “politici” en “zangers/componisten”.

Bij mannen vond men een positieve relatie tussen 2D:4D ratio en spraakvaardigheid voor beide testen, waarbij de relatie tussen 2D:4D en de op semantische spraakvaardigheid significant was.

De situatie bij vrouwen was gelijkaardig met positieve associaties tussen 2D:4D en spraakvaardigheid. Opnieuw was de sterkste relatie deze met de Varley test, maar geen enkele associatie was significant.

Manning (2002) concludeerde dat de negatieve relatie tussen prenatale testosteronconcentraties en de Varley test de hypothese ondersteunde dat hoge prenatale testosterongehaltes de spraakvaardigheid vermindert.

5.4 Autisme

Autisme is een ernstige psychiatrische ziekte. Het is sterk erfelijk en verschijnt bij de geboorte of tijdens de kindertijd (Manning *et al.* 2001a). De ziekte wordt vastgesteld op basis van deficiënties in sociale ontwikkeling, communicatie en inlevingsvermogen. Heel kenmerkend aan autisme is een onvermogen om normale sociale situaties te vormen. Deze kinderen hebben vaak ook een zekere taalachterstand. Ze reageren niet op mensen, behandelen individuen als levenloze objecten, vertonen een gebrek aan oogcontact en negeren culturele normen. Ze hebben aandacht voor de niet-sociale aspecten van mensen en houden geen rekening met de gevoelens van anderen. Het onvermogen om de ideeën en gedachten van andere mensen te beoordelen is opvallend bij autisme.

Kinderen met autisme hebben een vorm van “mindblindness” wat hen verhindert een begrip of mening te ontwikkelen. Ze vinden het vooral moeilijk om de handelingen van anderen te voorspellen en om bedrog te begrijpen (Manning 2002).

Een aandoening met sterke gelijkaardigheden met autisme, Asperger's syndroom (AS), wordt geassocieerd met een vreemde zakelijke taal. Kinderen met AS hebben echter geen achterstand op taalontwikkeling en ze hebben een normaal of soms zelfs een hoger IQ.

Er zijn steeds meer bewijzen dat autisme veroorzaakt wordt door één of meerdere abnormaliteiten van de hersenen wat dan weer veroorzaakt wordt door factoren als onstabiliteit tijdens de ontwikkeling. Deze onstabiliteit kan zowel uit genetische als uit omgevingsinvloeden voortkomen (Manning 2002).

Autisme kan geassocieerd worden met testosteron. Één opvallend kenmerk van de ziekte is dat het sterk seksueel afhankelijk is. Er zijn meer jongens met autisme dan meisjes (9:1). Daarnaast vertonen sommige autistische kinderen bepaalde vaardigheden die het resultaat kunnen zijn van een beter ontwikkelde rechterhemisfeer ten gevolge van testosteron. Deze vaardigheden omvatten muzikaal talent, tekentalent en het herkennen van vormen in bepaalde patronen. Jongens scoren vaak beter dan meisjes wanneer visuele, ruimtelijke en wiskundige vaardigheden getest worden (Manning *et al.* 2001a).

Prenataal testosteron kan een belangrijke causale factor spelen bij hersenstoornissen en verhoogde ontwikkeling van bepaalde zones in de hersenen. De te testen hypothese was de volgende:

- a) Kinderen met autisme zullen een lagere 2D:4D ratio hebben dan niet-autistische kinderen
- b) Ouders van kinderen met autisme zullen lagere 2D:4D ratio's hebben dan controlepersonen
- c) Er zullen bewijzen zijn omtrent de erfelijkheid van 2D:4D ratio's in families met autistische kinderen

Manning *et al.* (2001) hebben deze voorspellingen onderzocht. Zij vonden dat kinderen met autisme inderdaad lagere 2D:4D ratio's hadden dan controlepersonen. Ook bleken de broers of zussen van autistische kinderen een lagere 2D:4D ratio te bezitten dan bij de controles, net zoals dit bij de ouders het geval was.

Toch moet worden onderstreept dat dit niet wil zeggen dat ouders met een lage 2D:4D ratio noodzakelijkerwijze kinderen met autisme zullen voortbrengen. Het is eerder aangewezen om

te zeggen dat deze lage parentale 2D:4D ratio's wijzen op een verhoogde kans op autisme bij de kinderen.

5.5 Depressies

Depressie is een verstoring van iemands stemming gekarakteriseerd door een verlies aan eetlust, slapeloosheid, vroeg wakker worden, zelfmoordgedachten, huilen, geheugenproblemen, piekeren, zwaarmoedigheid en irriteerbaarheid. Vrouwen zijn gevoeliger voor depressies dan mannen en vaak zijn deze ook meer intens. Het zou dus kunnen dat lage testosteronconcentraties gecorreleerd zijn aan depressies.

Martin *et al.*(1999) onderzochten de relatie tussen depressie en vingerlengte bij mannen en vrouwen. Depressie werd gemeten met behulp van "The Beck Depression Inventory" (BDI). De BDI is een vragenlijst bestaande uit 21 items die toelaten om de ernst van de depressie bij adolescenten en volwassenen te meten. Men vindt er onder andere vragen over gevoelens als verdriet, schuld, ontgoocheling, irritatie en besluiteloosheid en over fysieke problemen als vermoeidheid, slapeloosheid, gebrek aan eetlust en gewichtsverlies.

Zoals verwacht hadden mannen lagere BDI scores dan vrouwen en de vingerlengte bleek significant en positief gerelateerd aan BDI scores bij mannen maar niet bij vrouwen. D.w.z. dat mannen met lange vingers meer intense depressies ervaren dan deze met korte vingers. Deze relatie bleek nog sterker te zijn wanneer men de vingerlengte corrigeerde voor de lichaamsgrootte.

Het zou dus mogelijk zijn dat hoge concentraties aan foetaal testosteron een grote rol speelt bij het voorkomen van depressies bij mannen op latere leeftijd. Dat deze relatie niet bij vrouwen teruggevonden werd, zou kunnen veroorzaakt worden doordat de oorzaken van depressies bij mannen en vrouwen een verschillende oorsprong hebben (Martin & Manning 1999).

Hoofdstuk 6: 2D:4D ratio en eigenschappen gevoelig voor prenatale omstandigheden

Manning en Bundred (2000) wezen erop dat elke ziekte waarvan de uiting seksueel afhankelijk is, een oorzaak zou kunnen hebben gerelateerd aan de blootstelling van prenatale testosteron- en oestrogeengehaltes. 2D:4D ratio zou bepaalde ziektes kunnen “voorspellen” en gebruikt kunnen worden bij het stellen van een diagnose en bij ingrepen die de eerste symptomen van een ziekte kunnen vertragen of die vroege detectie van de ziekte kunnen vergemakkelijken.

6.1 Geboortegewicht

De snelheid van foetale ontwikkeling is seksueel dimorf. Vrouwen vervolledigen hun ontwikkeling sneller dan mannen en deze verschillen worden verdergezet in hun kindertijd en in het begin van de puberteit (Manning 2002).

In het algemeen zijn jongens bij de geboorte zwaarder dan meisjes. Dit betekent dat het geboortegewicht in zekere zin afhankelijk is van het geslacht en dus waarschijnlijk een gevoelige indicator is voor prenatale condities.

Één mogelijkheid om de snellere ontwikkeling van vrouwen te verklaren zou de blootstelling aan testosteron kunnen zijn. Mannelijke foetussen produceren meer testosteron dan vrouwen. Het is dus mogelijk dat prenataal testosteron het ontwikkelingsprogramma vertraagt en dus in verband staat met een laag geboortegewicht (Manning 2002).

In tegenstelling tot testosteron, zijn hoge prenatale concentraties van oestrogeen positief gecorreleerd met het geboortegewicht (Sanderson *et al.* 1996). Hoge prenatale testosteronconcentraties en lage oestrogeenconcentraties zijn vermoedelijk gecorreleerd met lage 2D:4D ratio. Één van de hypothesen is dat 2D:4D ratio positief gerelateerd is met het geboortegewicht.

Manning en collega's onderzochten de relatie tussen 2D:4D ratio en het geboortegewicht. Mannen hadden een lagere 2D:4D ratio dan vrouwen waarbij de gemiddelde 2D:4D ratio's onder populatienormen lagen (Manning *et al.* 1998b) doordat alle individuen van de bestudeerde groep een lager gewicht bij hun geboorte hadden dan het normale gemiddelde. De verhouding geboortegewicht/verwachte geboortegewicht stijgt met gemiddelde 2D:4D

ratio wat wil zeggen dat individuen met een lage 2D:4D ratio een lager dan verwacht geboortegewicht hadden. Dit betekent dat prenataal testosteron de neiging heeft om foetale ontwikkeling af te remmen.

6.2 Geboortegewicht en hartziekten

Premature baby's hebben een verhoogde kans om een hartinfarct op latere leeftijd te krijgen. Een negatieve correlatie van een laag geboortegewicht is de bloeddruk. Een verhoogde bloeddruk verhoogt het risico op een hartinfarct. Aangezien een laag geboortegewicht vermoedelijk positief gecorreleerd is met 2D:4D ratio, zou het mogelijk zijn dat individuen met een lage 2D:4D ratio een verhoogde kans op een hartinfarct hebben.

Toch bleken er uit data van Manning en enkele collega's geen bewijzen te zijn voor een negatieve associatie tussen 2D:4D en bloeddruk. Bovendien was er evidentie dat testosteron beschermt tegen een infarct van het myocardium alhoewel er meer mannen sterven ten gevolge van een hartinfarct dan vrouwen (Manning 2002).

Dierenproeven toonden dat de vervanging van testosteron bij gecastreerde konijnen het totale cholesterolgehalte reduceerde en arteriosclerose verhinderde, terwijl testosteron gegeven aan vrouwelijke apen de ontwikkeling van arteriosclerose versnelde (Adams *et al.* 1995). Dit suggereert dat testosteron een beschermende rol tegen arteriosclerose speelt bij mannen en bij vrouwen juist arteriosclerose bevordert.

Blijkbaar hebben testosteron en oestrogeen tegenovergestelde effecten op de oorzaak van een myocardiaal infarct bij mannen en vrouwen. Het zou kunnen dat deze geslachtsgebonden relaties van steroïden in een prenatale fase ontstaan (Manning 2002).

6.3 Borstkanker

In het grootste deel van de ontwikkelde wereld is borstkanker één van de meest algemene kankers bij vrouwen. Vele van de postnatale risicofactoren zijn geassocieerd met een verhoogde blootstelling aan oestrogeen. Bijvoorbeeld: vroege menarche, late menopauze, oudere leeftijd waarop men een eerste kind krijgt en laag aantal zwangerschappen. Deze factoren leiden allen tot een verhoogd aantal ovulaties tijdens het leven. Aangezien een ovulatie onmiddellijk gevolgd wordt door een stijging in oestrogeen, verhogen deze factoren

blootstelling aan oestrogeen en maken ze vrouwen vatbaarder voor borstkanker (Brinton *et al.* 2000). Oestrogeen kan borstkanker veroorzaken omdat het proliferatie van het borstepitheel bevordert.

Geografische verschillen in borstkankercijfers kunnen deels verklaard worden door verschillen in oestrogeenconcentraties.

Trichopoulos *et al.* (1998) hebben aangetoond dat de blootstelling aan prenatale oestrogeengehaltes veel van de binnen- en tussen-populatie-variatie kan verklaren. Hij wees erop dat

- a) Oestrogenen belangrijk zijn in het ontstaan van borstkanker
- b) Postnatale factoren die de kans op kanker verhogen ook prenataal kunnen werken
- c) Oestrogeenconcentraties tijdens de zwangerschap tien of meer maal hoger zijn dan anders
- d) De secretie van oestrogeen tijdens de zwangerschap enorm varieert onder individuen

Om de theorie van Trichopoulos te kunnen testen is er dus een gevoelig bewijs voor prenatale oestrogeenconcentraties nodig. Een hoog geboortewicht is een aanwijzing voor een hoge concentratie aan prenataal oestrogeen. Sanderson *et al.* (1996) vonden dat vrouwen met een geboortegewicht hoger dan vier kilogram een verhoogde kans op borstkanker hadden.

Er zijn bewijzen dat een hoog geboortegewicht geassocieerd is met hoge 2D:4D ratio's.

2D:4D ratio zou een meer betrouwbare indicator voor borstkanker kunnen zijn; een indicator die gecorreleerd is met de leeftijd op het moment dat de tumor verschijnt. Expressie van borstkanker is erg leeftijdsafhankelijk. Manning (2002) vond dat vrouwen met lage 2D:4D ratio's (laag prenataal oestrogeen) later borstkanker kregen dan vrouwen met hoge 2D:4D ratio's. Toch is er nog meer onderzoek nodig om deze resultaten te bevestigen.

6.4 Aangeboren bijnierhyperplasia

“Congenital adrenal hyperplasia” (CAH) is een autosomale recessieve conditie die resulteert in een verstoring van de glucocorticoïde syntheseproces in de bijniere. Omdat het enzym 21-hydroxylase, noodzakelijk voor glucocorticoïde productie ontbreekt, stapelt de precursor 17-hydroxyprogesteron zich op in individuen met CAH en wordt omgezet naar androstenedion. Door het gebrek aan glucocorticoïden wordt de hypothalamus gestimuleerd om meer ACTH (adrenocorticotroop hormoon) te produceren wat bij personen met CAH resulteert in nog

meer productie van androstenedion. Een abnormaal hoge secretie van androgenen door de bijnieren is het resultaat (Brown *et al.* 2002b).

CAH is de meest algemene oorzaak van virilisatie (ontstaan van mannelijke geslachtskenmerken) bij vrouwelijke pasgeborenen en kan de uitwendige genitalia zodanig aantasten dat men denkt dat de pasgeborene genetisch mannelijk is, alhoewel een dubbelzinnig interseks-fenotype meer voorkomt (Brown *et al.* 2002b).

Aangezien de diagnose rond de geboorte gesteld wordt, kunnen verschillen in morfologie en gedrag tussen individuen met en zonder CAH vermoedelijk toe te schrijven zijn aan verschillen in prenatale hormoonconcentraties. Deze ziekte gaf vele onderzoekers de kans om de effecten van prenatale androgenen op vele seksueel dimorfe eigenschappen van mensen na te gaan (Manning *et al.* 2002).

Een studie van Brown *et al.* (2002b) toonde aan dat vrouwen met CAH een lagere 2D:4D ratio hadden dan vrouwen zonder CAH. Ze observeerden dat zowel linker- als rechterhand 2D:4D ratio's bij CAH vrouwen gelijkaardig waren met deze van mannelijke controlepersonen. Hiermee suggereerden ze een effect van prenatale androgenen op de ontwikkeling van 2D:4D ratio bij de vingers.

Een latere studie van Buck *et al.* (2003) toonde deze bevindingen echter niet. De vrouwen met CAH hadden geen lagere 2D:4D ratio en hun androgeenconcentraties in de bijnieren waren hoger dan die van mannelijke controles.

Resultaten van deze studie brengen de mogelijkheid aan dat andere factoren dan androgenen ook belangrijk kunnen zijn in het vastleggen van seksueel dimorfisme bij de ontwikkeling van de vingers (Buck *et al.* 2003).

De aanwezigheid van oestrogenreceptoren in osteoblasten en osteoclasten wees op een directe rol van dit hormoon in de ontwikkeling van het skelet. Daarnaast kan oestrogeen de expressie van bepaalde hoxgenen (Buck *et al.* 2003) beïnvloeden wat een effect kan hebben op de ontwikkeling van de vingers.

6.5 Diabetes

De 2D:4D ratio kan ook gerelateerd zijn aan het voorkomen van type II diabetes of diabetes dat non-insuline afhankelijk is. Type II diabetes is afhankelijk van tailleomtrek, WHR en BMI (Body Mass Index) bij zowel mannen als vrouwen (Wei *et al.* 1997). Bij mannen is de vetheid van het bovenlichaam gerelateerd aan lage concentraties androgenen terwijl het bij vrouwen gecorreleerd is met hoge androgeenconcentraties.

Haffner (1996) leverde evidentie dat hoge concentraties vrij testosteron bij mannen geassocieerd zijn met dalende insulineconcentraties en bij vrouwen met stijgende insulineconcentraties. Deze associaties suggereren dus dat hoge 2D:4D ratio bij mannen en een lage 2D:4D ratio bij vrouwen type II diabetes kan voorspellen.

6.6 Het immuunsysteem en HIV/AIDS

De 2D:4D ratio kan correleren met patronen van verstoringen van het immuunsysteem. Geschwind en Galaburda (1985) wezen erop dat deze patronen erg afhankelijk zijn van het geslacht.

Voor de puberteit komen allergieën als astma, hooikoorts en eczema meer tot uiting bij jongens. Prenataal testosteron kan hen voor zulke allergieën vatbaarder maken. Lage 2D:4D ratio kan dus vatbaarheid voorspellen.

Na de puberteit onderdrukt testosteron het immuunsysteem zodat auto-immuunziekten meer algemeen bij meisjes dan bij jongens zijn. Deze postpuberale ziektes kunnen dus geassocieerd worden met een hoge 2D:4D ratio (Manning 2002).

De vatbaarheid voor virussen als HIV en de progressie naar symptomen van AIDS kunnen gerelateerd zijn aan hoge prenatale testosteronconcentraties (lage 2D:4D ratio).

In het begin van de epidemie waren de meeste AIDS-patiënten mannelijke homoseksuelen. Geschwind en Galaburda (1985) toonden aan dat homoseksuele mannen aan hogere concentraties prenataal testosteron blootgesteld werden dan heteroseksuelen.

De sterkste voorspeller van HIV-status is natuurlijk het seksueel gedrag. Het zou mogelijk zijn dat lage 2D:4D ratio gecorreleerd is met een hoge seksuele activiteit en aantal seksuele partners tijdens het leven. Dit is vooral zo bij mannen omdat lage 2D:4D in verband staat met hoge aantallen zaadcellen en hoog reproductief succes. Indien vrouwen met lage 2D:4D ratio vatbaarder zijn voor HIV en seksueel actiever zijn, dan zouden zij een soort reserve aan HIV

betekenen. Aangezien 2D:4D erfelijk is, zouden zij hun partners kunnen infecteren met HIV en lage 2D:4D kinderen grootbrengen, die gevoelig zijn voor de verticale overdracht van het virus.

In zo'n situatie kan men verwachten dat selectie gereduceerde testosteronconcentraties zal bevoordelen waardoor 2D:4D ratio's omhoog gedreven worden.

Dit proces wordt gekarakteriseerd door een hoog aantal sterftes vooraleer een nieuw evenwicht bereikt wordt (Manning *et al.* 2001b). In het algemeen kunnen we een daling in gemiddelde 2D:4D ratio verwachten in de lijn: niet-geïnfecteerde individuen, HIV-geïnfecteerde personen, AIDS-patiënten.

6.7 Infecties door parasieten

In het verleden werd er gesuggereerd dat gedurende de vroege ontwikkeling sekssteroiden een invloed hebben op de ontwikkeling van het immuunsysteem, namelijk op het niveau van stamcellen, pre-T en pre-B lymfocyten en op het foetaal weefsel van de thymus. Hierdoor ontstaat er een seksueel dimorfisme in immunofunctie bij volwassenen.

Een voorbeeld van een seksueel dimorfe immunorespons is de concentratie van het aantal circulerende antilichamen in het bloed. Mannen hebben een lagere concentratie circulerende immunoglobines (IgG, IgM en IgD) dan vrouwen van dezelfde leeftijd.

Men vond ook bewijzen dat vrouwen een actievere respons hebben waardoor tumoren bij hen minder voorkomen en ze een hogere weerstand tegen virale en parasitaire infecties vertonen vergeleken met mannen. Dit impliceert dat lage 2D:4D waarden een vatbaarheid voor bepaalde parasieten voorspellen. Zo blijkt dat mannen een groter overwicht van infectie door *Wuchereria bancrofti* en *Brugia malayi* hebben.

Soms kunnen vrouwen echter vatbaarder zijn: tijdens hun eerste zwangerschappen ervaren Afrikaanse vrouwen een verhoogde vatbaarheid voor malaria (Manning 2002).

Tot op heden is niet geweten of hoog prenatale testosterongehaltes individuen vatbaarder kunnen maken voor risicogedrag zoals roken, alcoholisme, drugsverslavingen, ...

Studies in verband met 2D:4D ratio's en deze gedragingen kunnen belangrijke informatie over het voorkomen van (deze) ziektes aan het licht brengen.

Hoofdstuk 7: 2D:4D ratio en seksuele geaardheid bij mannen en vrouwen

Welk mechanisme legt de seksuele geaardheid van mensen vast en hoe werkt selectie op dit mechanisme? Dit zijn belangrijke vragen omdat heteroseksuele geaardheid op zich een erg relevante component van directe fitness is.

Een erotische aantrekking tussen partners van hetzelfde geslacht is moeilijk (door het invoeren van adaptaties) uit te leggen. Het probleem ligt hem in het gebrek aan bewijzen voor niet-biologische verklaringen voor homoseksueel gedrag. Het is echter duidelijk dat vermeldingen als “homoseksualiteit is een ziekte of een teken van zwakte” niet ondersteund worden door wetenschappelijk onderzoek.

Integendeel, er is nu heel wat evidentie in verband met de rol van genetische en neurohormonale invloeden op het voorkomen van mannelijke homoseksualiteit (Dawood *et al.* 2000).

Prenatale androgeenconcentraties kunnen seksuele geaardheid beïnvloeden via de vroegste ontwikkeling van de hersenen. Geschwind en Galaburda (1985) wezen erop dat mannelijke homoseksuelen hogere frequenties van linkshandigheid en meer verstoringen van het immuunsysteem hebben dan heteroseksuelen. Dit kan betekenen dat mannelijke homoseksuelen blootgesteld worden aan hogere concentraties prenatale androgenen dan heteroseksuele mannen.

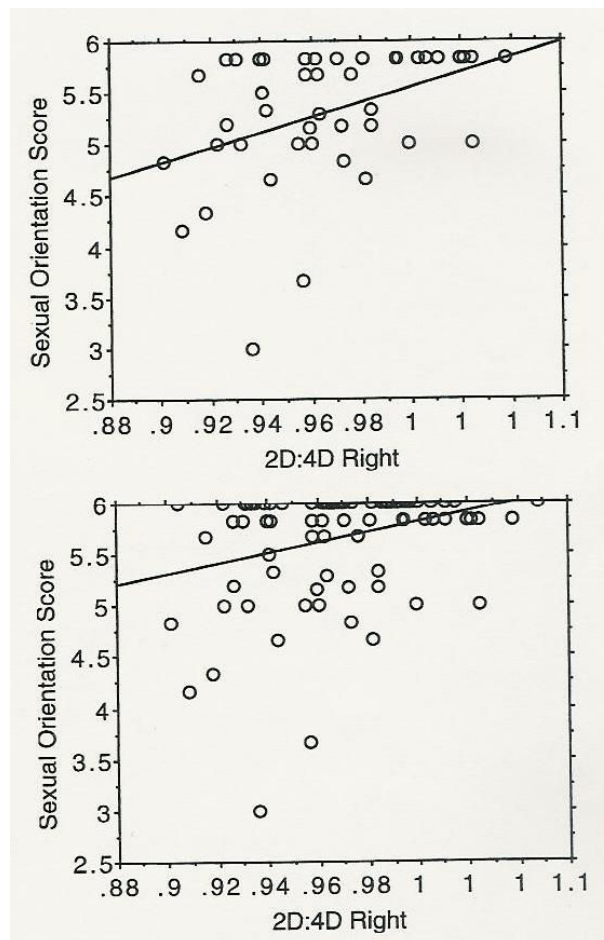
Het is dus mogelijk dat individuen met lage prenatale androgenen een seksuele preferentie voor mannen hebben. Wanneer deze concentratie stijgt, ontstaat er een preferentie voor vrouwen en als de concentratie nog hoger ligt, kan men de neiging hebben tot een voorkeur voor mannen (Manning 2002).

7.1 2D:4D ratio en seksuele geaardheid

Manning en Robinson (2000) gingen de relatie tussen 2D:4D ratio en mannelijk homoseksualiteit na. Ze vonden dat homoseksuele mannen een significant lagere 2D:4D ratio voor de linkerhand hadden dan de populatienormen. Voor de rechterhand was dit hetzelfde, maar de relatie was niet significant. Deze observatie is in overeenstemming met het idee van

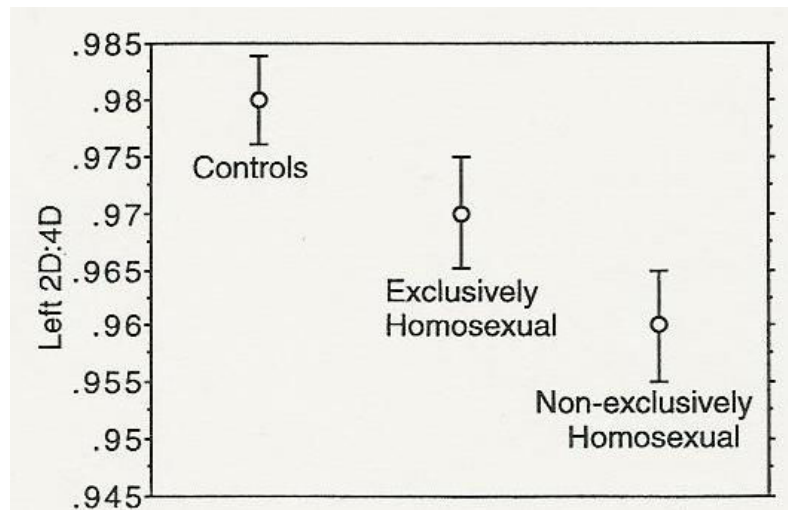
Geschwind en Galaburda (1985) dat homoseksuele mannen hoge prenatale testosteronconcentraties ondervonden.

Nu is het echter zo dat de strikt homoseksuele mannen hogere 2D:4D ratio's hadden dan mannen die meer ambivalent zijn over hun geaardheid. Er bleek dus een positieve significante relatie tussen 2D:4D ratio en log-getransformeerde Sexual Orientation score te bestaan (figuur 7.1).



Figuur 7.1: relatie tussen rechter 2D:4D en sexual orientation score bij mannen (naar Manning 2002)

Veel van de relatie tussen 2D:4D ratio en seksuele geaardheid is terug te vinden in de lengte van de ringvinger. Er was een negatieve associatie tussen de gemiddelde lengte van de ringvinger (in overeenstemming met lichaamsgrootte) voor linker- en rechterhand en log-getransformeerde Sexual Orientation score. Dit wil zeggen dat homoseksuele mannen met een korte ringvinger (hoge 2D:4D) meestal strikt homoseksueel waren (figuur 7.2).



Figuur 7.2: gemiddelde 2D:4D ratio van de linkerhand en bijhorende standaarddeviatie bij mannen (naar Manning & Robinson 2000)

Manning en Robinson (2000) vonden dat heteroseksuele mannen een hogere 2D:4D ratio dan homoseksuele mannen hadden.

Een andere studie van Lippa (2003) bracht echter het tegenovergestelde aan het licht: de 2D:4D van heteroseksuele mannen was lager dan die van homoseksuelen. Om deze tegenstrijdige bevindingen op te lossen is er nog meer onderzoek nodig.

Lippa (2003) kwam ook tot de conclusie dat de heteroseksuele – homoseksuele verschillen in 2D:4D ratio's niet bij vrouwen voorkwamen. Hoe komt dit?

Één mogelijkheid is dat de kritische periode waarin androgenen de seksuele geaardheid beïnvloeden, verschilt voor mannen en vrouwen. Als de prenatale periode waarin 2D:4D ratio wordt vastgelegd, samenvalt met de mannelijke, maar niet met de vrouwelijke, kritische periode voor androgeeninvloeden, dan kan dit resulteren in homoseksuele – heteroseksuele 2D:4D verschillen bij mannen, maar niet bij vrouwen.

Een andere verklaring is dat slechts bepaalde subgroepen van homoseksuele mannen en vrouwen hun seksuele geaardheid danken aan effecten van prenatale androgenen.

Deze hypothese wordt ondersteund door een studie die verschillende correlaties van seksuele geaardheid toont tussen butch en femme lesbiennes (meer mannelijke vs meer vrouwelijke lesbiennes).

Butch lesbiennes vertonen een hogere WHR dan femme lesbiennes omdat ze aan grotere hoeveelheden foetale androgenen werden blootgesteld. Niet alleen lichaamsmorfologie wordt beïnvloed, maar ook het moedergevoel, namelijk het verlangen om kinderen te hebben en om ze ook groot te brengen, wordt geregeld. Verder blijkt dat butch lesbiennes beter presteren op typisch mannelijk georiënteerde taken en femme lesbiennes beter zijn in het uitvoeren van precisietaken. Er zijn ook verschillen in sociaal gedrag en prenatale blootstelling aan androgenen kan het speelgedrag in de kinderjaren masculinizeren. Zo zal een meisje dat aanzien wordt als een wildebras (meer mannelijk) andere omgevingen opzoeken en anders reageren op bepaalde situaties dan een “echt” meisje (Singh *et al.* 1999).

Zelfs als er enkel subgroepen zijn die hun homoseksuele geaardheid te danken hebben aan prenatale effecten van androgenen dan zouden zij de heteroseksuele – homoseksuele verschillen in 2D:4D ratio's slechts verzwakken en niet elimineren.

Het resultaat dat mannelijke, maar geen vrouwelijke, seksuele geaardheid in verband stond met 2D:4D ratio's is consequent met recente theoretische beschouwingen dat verscheidene aspecten van mannelijke seksualiteit relatief meer gedreven worden door biologische factoren (genen, prenatale hormonen, adulte hormoonconcentraties) terwijl aspecten van vrouwelijke seksualiteit relatief meer gevormd worden door culturele, sociale en situationele factoren (Baumeister 2000). Dit betekent echter niet dat mannelijke seksuele geaardheid ongevoelig is voor sociale invloeden of dat vrouwelijke seksuele geaardheid vrij is van biologische invloeden. Het is eerder zo dat de relatieve verhouding van biologische en sociale invloeden kan verschillen voor mannen en vrouwen.

7.2 “Fraternal birth order”

Homoseksuele mannen hebben een hoger “birth order” gemiddelde dan heteroseksuele mannen. Dit effect wordt geassocieerd met aantal oudere broers. Het is zo dat de kans op homoseksualiteit afhankelijk is van het aantal oudere broers en onafhankelijk van het aantal oudere zussen (Blanchard *et al.* 1995).

Dit geboorte – volgorde effect kan volgen uit een maternale immunoreactie die veroorzaakt wordt door een mannelijke foetus en niet door een vrouwelijke. Men heeft gesuggereerd dat het immuunsysteem in staat is om het aantal mannelijke zwangerschappen, maar niet de vrouwelijke, te onthouden (Blanchard *et al.* 1995). Het resultaat is dat moeders hun immunorespons op opeenvolgende mannelijke baby's veranderen. Veronderstel dat de

immunorespons van moeders gericht is naar de testes van hun zonen. Dit kan de productie van prenataal testosteron reduceren en de ontwikkeling van de hersenen in gevaar brengen. Als dit zo is, dan zou er een stijging van 2D:4D ratio bij mannen (niet noodzakelijk homoseksuele mannen) met stijgend aantal oudere broers waarneembaar moeten zijn. Aan de andere kant kan het voordelig zijn voor later geboren broers om blootgesteld te worden aan hoge prenatale testosteronconcentraties omdat dit hun vermogen om te wedijveren met oudere en grotere broers zou verhogen. Het is dus niet duidelijk of testosteronconcentraties toenemen of afnemen met daaropvolgende mannelijke geboortes.

De beschikbare data duiden op het volgende over de relatie tussen 2D:4D ratio en homoseksualiteit:

1. homoseksuele vrouwen hebben lagere 2D:4D ratio's dan heteroseksuelen wat waarschijnlijk aangeeft dat de eerstgenoemden hogere prenatale testosteronconcentraties ondervonden.
2. voor mannen zijn er enkele aanwijzingen dat homoseksuelen een lagere 2D:4D ratio hebben dan heteroseksuelen en dat een verband van mannelijke homoseksualiteit, namelijk "fraternal birth order", ook met homoseksualiteit geassocieerd wordt. Hoge prenatale testosteron- en lage prenatale oestrogeenconcentraties kunnen de mannelijke foetus dus vatbaarder maken voor homoseksualiteit. Zeer hoge androgeengehaltes kunnen wijzen naar biseksualiteit en dit wordt geassocieerd met zeer lage 2D:4D ratio's. Prenatale androgenen nemen bij mannen dus toe in de sequentie: heteroseksualiteit, homoseksualiteit, biseksualiteit (Manning en Robinson 2000).

Hoofdstuk 8: 2D:4D ratio en seksuele selectie

Veel menselijke en niet-menselijke gedragingen hebben geen duidelijke overlevingswaarde. Darwin (1871) bewees dat dit vooral is voor eigenschappen geassocieerd met a) hofmakerij en b) male-male competitief gedrag voor bronnen die later de toegang tot vrouwtjes kunnen beïnvloeden. Selectiedruk op deze gedragingen heeft te maken met paarsucces en niet met adaptaties aan de omgeving. Het behoud van deze gedragingen wordt geacht een resultaat van seksuele selectie te zijn en niet van natuurlijke selectie.

Manning (2002) onderzocht de relatie tussen 2D:4D ratio en muzikaal vermogen (= mogelijke mannelijke hofmakerij) en de correlatie tussen 2D:4D ratio en een mogelijke plaatsvervanger van male-male competitie, namelijk competitiesport in het algemeen en specifiek voetbal.

Muziek

Muziek vergt tijd en energie en heeft geen enkele overlevingswaarde in het vermijden van predatoren en in het verwerven van voedsel. Darwin (1871) besprak dat menselijke muziek, net zoals vogelgezang, evolueerde als resultaat van seksuele selectie.

Ook Miller (2000) beargumenteerde dit. Hiermee samengaand toonde hij aan dat succesvolle musici vaak mannelijk zijn (seks ratio 10:1). Dit wil natuurlijk niet zeggen dat vrouwen niet in staat zijn om muziek te appreciëren of te maken. In tegenstelling, als muzikaal vermogen kan gebruikt worden als een bewijs voor eigenschappen als mannelijke vruchtbaarheid, dan zou het voor vrouwen voordelig zijn om uitstekende kenners te zijn van goede muziek. Uit onderzoek bleek dit gedeeltelijk afhankelijk te zijn van de plaats in de menstruatiecyclus. Lage concentraties oestrogeen worden geassocieerd met een switch van interpretatie door de linker- naar de rechterhemisfeer (Sanders en Wenmoth 1998). Ovulatie gaat samen met een daling in oestrogeenconcentraties. Daarom zouden periodes van hoge vruchtbaarheid gecorreleerd kunnen zijn met een verbeterde muziekappreciatie.

8.1 Muziek en foetale condities

Geschwind en Galaburda (1985) suggereerden dat foetaal testosteron de groei van bepaalde zones in de rechterhemisfeer kan vergemakkelijken en het muzikaal vermogen zou kunnen verbeteren.

Is er dan een link tussen foetale testosteronproductie, werking van de rechterhemisfeer en muzikaal vermogen?

Indien ja, dan kunnen vrouwen muzikaal vermogen als een eerlijk signaal, d. i. een signaal dat mannen moeilijk kunnen vervalsen, voor mannelijke vruchtbaarheid gebruiken.

Is 2D:4D ratio gecorreleerd met mannelijk muzikaal vermogen?

Sluming en Manning (2000) berekenden de 2D:4D ratio van 54 mannelijke en 16 vrouwelijke musici van een Brits symfonisch orkest. Mannelijke musici hadden een lagere 2D:4D ratio in de linker - en rechterhand dan de populatienorm terwijl er geen verschil in 2D:4D ratio was tussen vrouwelijke musici en controlepersonen. Mannelijke en vrouwelijke musici toonden hoog significante verschillen in gemiddelde 2D:4D, wat wil zeggen dat mannen een lagere ratio hadden dan vrouwen. De verschillende musici vertoonden binnenin het orkest ook een hoge hiërarchie. In de grootste groep, die van de mannelijke violisten, bleek dat de musici die het hoogst in rang geacht werden door hun collega's, de laagste 2D:4D ratio hadden. Meer onderzoek is hier nog nodig.

Kan 2D:4D ratio gebruikt worden als een identificatie van en een aanmoediging van getalenteerde jonge musici?

Het is zeker niet aangewezen om jongens met een lage 2D:4D ratio te selecteren en te verwachten dat ze allen een hoog muzikaal vermogen vertonen. Toch kan binnen een groep van jonge getalenteerde musici de 2D:4D ratio helpen in het identificeren van personen die tot hooggetalenteerde musici kunnen ontwikkelen (Manning 2002).

8.2 Muziek en partnerkeuze (female choice)

Darwin (1871) wees op de universaliteit van muziek in groepen van mensen en zei dat doorheen de tijd, muziek sterke emoties oproept en dat de teksten vaak over de liefde gaan. Hieruit concludeerde hij dat muzikale tonen en ritmes door onze voorvaders gebruikt werden gedurende hofmakerij en dat muziek zelf taal vooraf gegaan is.

Miller (2000) aanvaardde deze argumenten en suggereerde een aantal criteria die muziek vervult en die aantonen dat muziek een biologische adaptatie is:

- a. het is universeel over verschillende culturen en heeft een historie
- b. het toont een voorspelbaar ontwikkelingspatroon in individuen, resulterend in een zekere muzikale capaciteit bij alle normale mensen
- c. bijna iedereen kan een melodie lezen, een wijsje aanhouden en muzikale uitvoeringen appreciëren

- d. het brengt een specialisering van het geheugen met zich mee zodat volwassenen duizenden melodieën kunnen reproduceren
- e. muzikale vaardigheden vertonen corticale lateralisatie en worden teruggevonden in gespecialiseerde gebieden van de cortex
- f. er zijn overeenkomsten tussen de muziek van mensen en het gezang van vogels, gibbons en walvissen
- g. muziek is in staat om intense emoties te stimuleren wat een adaptatie voor perceptie suggereert

Aangeboren muzikaal talent kan correleren met vruchtbaarheid. Vrouwen die mannen met muzikaal vermogen verkiezen, kunnen zonen hebben die ook het fenotype van hoge vruchtbaarheid en muzikaliteit vertonen. Zulke zonen zouden die vrouwen vele kleinkinderen bezorgen. De genen voor seksuele voorkeur voor muzikaal vermogen en de eigenschap 'muzikaliteit' zouden daarom de neiging hebben zich samen te verspreiden en op hetzelfde chromosoom gelinkt worden. In zo'n systeem, als kieskeurige vrouwen algemener worden, neemt de pay-off voor muzikale mannen toe. Dit is Fischer's theorie van runaway selectie (Fisher 1930; Manning 2002). Fischer's proces kan belangrijk zijn in de evolutie van het menselijk muzikaal vermogen.

Miller (2000) suggereert dat het runaway proces de evolutie van steeds complexere akoestische mannelijke signalen bevoordeelt. Manning (2002) denkt echter dat het de vrouwelijke keuzegenen voor mannelijk muzikaal vermogen waren die eerst bevoordeeld werden omdat muzikaal vermogen mannen met hoge aantallen zaadcellen en hoge spermakwaliteit identificeert. Lage 2D:4D ratio zou dus kunnen correleren met zowel muzikaal vermogen als met vruchtbaarheid.

Sport

Hierin wordt onderzocht of 2D:4D ratio in verband staat met menselijk sportvermogen. Competitiesport wordt voornamelijk gekarakteriseerd door acties die herinneren aan male-male fighting. Voorbeelden zijn boksen, krijgskunst, schermen...

Vaak zijn sportvaardigheden een graadmeter van visueel-ruimtelijke vaardigheden. Daarnaast vereisen vele sporten een hoog tempo en uithoudingsvermogen. Hoge prenatale testosteronconcentraties zouden een essentiële precursor voor uitmuntendheid bij zulke

activiteiten kunnen zijn. Net zoals bij muziek, wordt sport overheerst door mannen. Echter, in tegenstelling tot muziek, is sport vooral een activiteit van mannelijke toeschouwers. Het zou dus kunnen dat sport geen mannelijke eigenschap om zich aan vrouwen te tonen (display) is. Sport zou eerder werken als een bewijs voor rechtstreekse male-male gevechten. Rivaliteit tussen deelnemers en tussen verschillende groepen van toeschouwers is intens en kan in het laatste geval leiden tot een gevecht. Succes op het hoogste niveau wordt beloond met hoge status en vaak ook met grote sommen geld. Mannen die dit verwerven, hebben een grote kans om aantrekkelijk gevonden te worden door vrouwen (Manning 2002).

Sport omvat dus vele kenmerken van een component van seksuele selectie, namelijk male-male competitie voor bronnen wat leidt tot de verwerving van vrouwen (Darwin 1871). Als dit argument correct is, sluit het natuurlijk de mogelijkheid niet uit dat vrouwen sportmannen kiezen omdat succes in sport rechtstreeks gerelateerd is aan eigenschappen als vruchtbaarheid.

Manning en Taylor (2001) onderzochten de relatie tussen 2D:4D en sportrang door een vragenlijst op te stellen die ze aan 128 mannelijke deelnemers voorlegden. De 2D:4D ratio van de rechterhand was een significante voorspeller van sportrang, met een lage 2D:4D ratio geassocieerd met een hoge rang. Voor de linkerhand vond men dezelfde negatieve relatie terug, maar deze was net niet significant.

8.3 Sport en visueel-ruimtelijk inzicht

Het is aantrekkelijk dat vele sporten visueel-ruimtelijk inzicht testen. Het raken van een bal of puck vereist een fijn inzicht in het schatten van afstanden, een nauwkeurige perceptie van het oppervlak van het bewegende doel en daarnaast ook een zeker bewustzijn over de bewegingen van jouw eigen hand, voet, hoofd, ... (Manning 2002).

Geschwind en Galaburda (1985) suggereerden dat prenataal testosteron de groei van de rechterhemisfeer bevordert met als gevolg goede ruimtelijke inzichten.

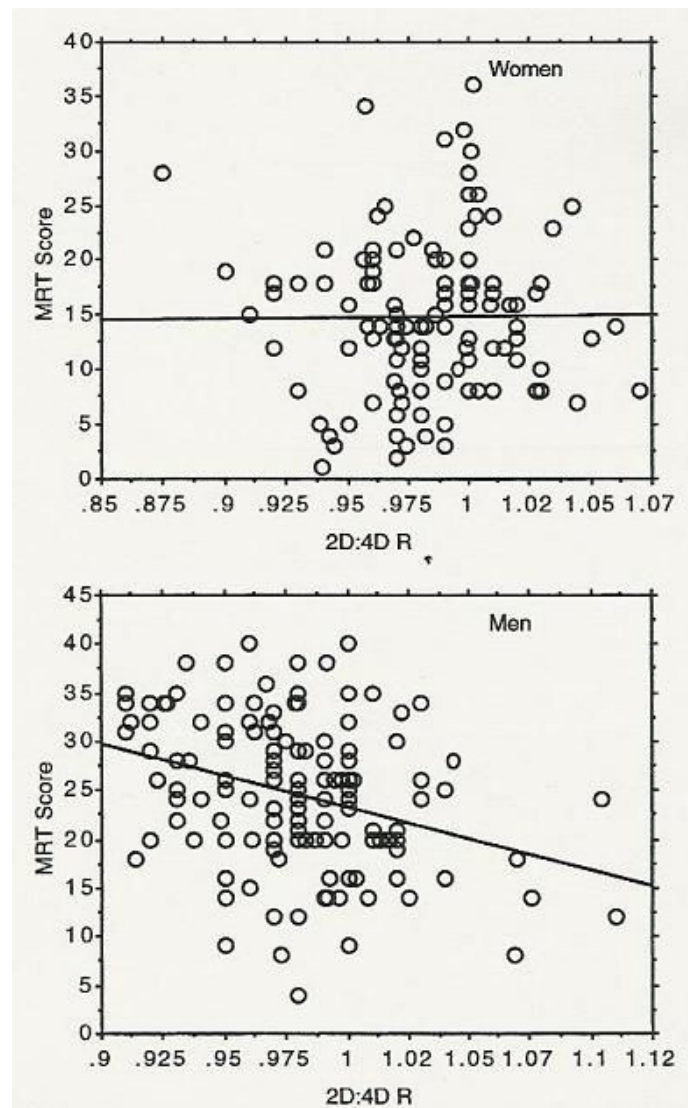
Is de 2D:4D ratio dan een voorspeller voor ruimtelijke vaardigheden?

Om visueel-ruimtelijke vaardigheden te testen werden de “Judgment of Line Orientation Test” (JLOT) en de “Vandenberg Mental Rotations Test” (MRT) gebruikt.

Mannen presteerden gemiddeld beter dan vrouwen op deze tests, maar het is vooral de MRT dat een meer opvallend seksueel dimorfisme aantoonde. Deze studie ondersteunde het idee dat lage 2D:4D ratio een hoog potentieel in sport en een goed ruimtelijk vermogen voorspelt.

Blootstelling aan hoge concentraties prenataal testosteron kan het centraal zenuwstelsel beïnvloeden en waarschijnlijk ook ander organen zodanig dat de vaardigheden nodig voor effectieve male-male competitie verbeteren (Manning 2002).

De studie van sport en 2D:4D ratio bracht een sterke relatie tussen 2D:4D ratio en MRT aan het licht, namelijk dat lage 2D:4D ratio in beide handen gecorreleerd is aan hoge MRT scores. Voor mannen waren de lage 2D:4D ratio's wel degelijk gecorreleerd met goede ruimtelijke vaardigheden (hoge MRT scores). Voor vrouwen was de verwachting iets minder duidelijk wat suggereert dat MR vaardigheden minder gevoelig zijn voor sekssteroiden bij vrouwen of dat de gevoelige periode bij vrouwen op een ander tijdstip voorkomt dan het punt waar 2D:4D ratio vastgelegd wordt (Poulin *et al.* 2004) (figuur 8.1).



Figuur 8.1: relatie tussen 2D:4D ratio en mental rotation scores voor mannen en vrouwen (naar Manning 2002)

Uit voorgaande studies kan er geconcludeerd worden dat lage 2D:4D ratio geassocieerd is met succes in een groot aantal sportdisciplines en gerelateerd is aan een goed visueel-ruimtelijk inzicht.

Hoofdstuk 9: 2D:4D ratio en de toekomst

Het is nu bewezen dat 2D:4D ratio seksueel dimorf is en in de uterus gedetermineerd wordt. Verder vertoont 2D:4D ratio ook geografische en etnische verschillen in menselijke populaties. Deze verschillen zouden gedefinieerd en gerelateerd moeten worden, indien mogelijk, aan omgevings- en culturele variabelen. Wat is het patroon van de 2D:4D ratio onder de Australische Aboriginals, de Aziaten en de Noord-, Centraal- en Zuid-Amerikaanse inheemse mensen? Kunnen we 2D:4D ratio linken aan vetrijke diëten? Zijn er in meer noordelijke populaties extreme ratio's waar vetopname hoog is?

Verwant aan deze vragen inzake populatieverschillen zijn evolutieve relaties tussen de 2D:4D ratio's van onze dichtste verwanten, de primaten, en patronen van de menselijke 2D:4D ratio. Varieert de 2D:4D ratio tussen arboreale en terrestrische groepen? Etcetera ...

Prenatale condities zijn moeilijk te controleren, maar we moeten ons inspannen om de link tussen lage 2D:4D ratio en *in utero* testosteron en hoge 2D:4D ratio en prenataal oestrogeen te bevestigen (Manning 2002).

Het voordeel aan 2D:4D ratio metingen om een idee te krijgen van de absolute concentraties van prenatale hormonen is dat het een niet-invasieve methode is, die men snel en gemakkelijk kan uitvoeren (Manning *et al.* 2002).

Toch brengt deze methode enkele problemen met zich mee.

Hoewel sommige auteurs significante correlaties tussen 2D:4D ratio en verschillende eigenschappen als vruchtbaarheid, seksueel gedrag en geaardheid, status en cognitieve vaardigheden melden, falen pogingen tot replicatie door andere auteurs vaak. Deze mislukkingen kunnen het gevolg zijn van variatie in methodes. De meeste positieve resultaten komen inderdaad vanuit één enkel laboratorium. Het probleem is echter dat digit ratio in vier verschillende vormen gebruikt wordt: linker 2D:4D, rechter 2D:4D, D_{r-l} en gemiddelde 2D:4D (Martin, Manning & Dowrick 1999). Verder gebruikte Manning ook nog de lengte van de ringvinger gecorrigeerd voor lichaamsgrootte. Dit gaf me het gevoel alsof Manning verschillende soorten metingen blijft gebruiken totdat hij uiteindelijk een significant verschil vindt tussen de groepen. Het gebruik van multiple voorspellersvariabelen binnen één enkele studie verhoogt de kans op fouten van het type I sterk. Dit wil zeggen dat men concludeert dat

een relatie bestaat als er geen is. De kans op een type I fout wordt ook verhoogd doordat men een groot aantal mogelijke fenotypische correlaties met foetale hormooncondities wil bestuderen.

D.A. Putz *et al.* (2004) suggereren dat het gebruik van de 2D:4D ratio als voorspeller van sekshormoon-gemedieerde eigenschappen gelimiteerd is.

Hoe kan 2D:4D nu een waardevolle voorspeller van sekshormoongehalten zijn en toch geen verband houden met vele eigenschappen die voor hun ontwikkeling ook afhankelijk zijn van sekshormonen? Het antwoord kan “developmental timing” zijn. Sekshormoongehalten fluctueren aanzienlijk gedurende de groei en ontwikkeling van mensen en verschillende seksueel dimorfe eigenschappen differentiëren op verschillende tijdstippen. Eigenschappen die onder dezelfde hormonale invloeden differentiëren, kunnen dus toch ongecorreleerd zijn in hun expressie als ze verschillen in “developmental timing” (Manning 2002).

Ter conclusie kan men stellen dat 2D:4D ratio statistisch ongerelateerd is aan de expressie van vele sekshormoonafhankelijke eigenschappen omdat a) de timing van seksuele differentiatie van deze eigenschappen verschilt van de timing van de 2D:4D seksdifferentiatie b) individuele verschillen in sekshormooncondities gedurende 2D:4D seksdifferentiatie zijn statistisch niet gerelateerd aan individuele verschillen in sekshormooncondities gedurende seksdifferentiatie van deze andere eigenschappen (Manning 2002).

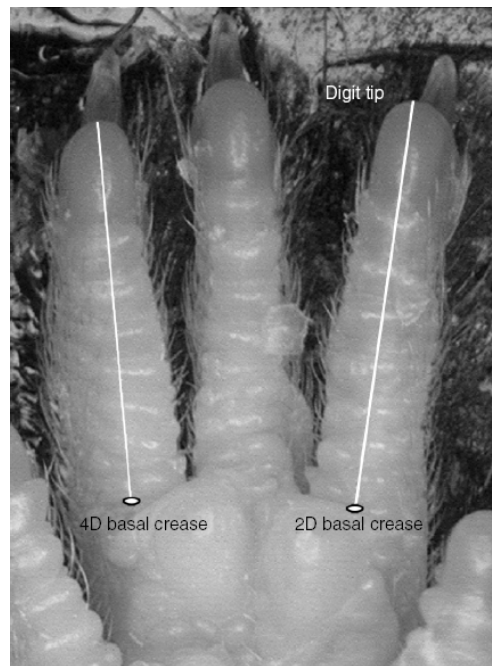
Een ander probleem stelt zich ook wanneer men 2D:4D ratio's meet van röntgenfoto's en van fotokopieën. Er waren duidelijk verschillen. Dit roept twijfels op omtrent de significantie en nauwkeurigheid van metingen op zachte weefsels als teken voor echte vingerlengte en beenderontwikkeling (Buck *et al.* 2003).

In het algemeen kan men dus besluiten dat er nog heel wat vragen zijn in verband met deze niet-invasieve methode. Verder onderzoek is zeker nodig.

9.1 2D:4D ratio bij andere Vertebrata

Men kan gelijkaardige patronen in 2D:4D ratio verwachten bij andere vertebraten op grond van het feit dat de vroege ontogenie van tetrapode vingers onder controle staat van homeoboxgenen die sterk geconserveerd zijn tussen vertebrate taxa (Huysseune 2004).

Brown *et al.* (2002a) vonden dat 2D:4D ratio bij muizen ook seksueel dimorf is. Vrouwelijke muizen hadden een hogere digit ratio dan mannetjes (figuur 9.1) en dit seksueel dimorfisme was het meest uitgesproken in de rechter achterpoot. Deze resultaten zijn in overeenstemming met Manning's vaststelling bij mensen.



Figuur 9.1: illustratie van de landmarks gebruikt om 2D:4D ratio van de rechterachterpoot van een vrouwelijke muis te meten (naar Bailey *et al.* 2004)

Het seksueel dimorfisme in 2D:4D ratio werd zowel bij muizen van dertig dagen oud als bij volwassen muizen gevonden. Dit suggereert dat de digit ratio stabiel blijft na de geboorte (cfr. mensen).

Achterpoten van muizen in laboratoria volgen dus hetzelfde seksueel gedifferentieerd patroon als de handen van mensen (Brown *et al.* 2002a).

In vele knaagdiersoorten zoals de huismuis, *Mus musculus*, beïnvloedt de positie die een mannelijke of vrouwelijke foetus inneemt in de uterus ten opzichte van zijn broers of zussen, het hormonaal milieu waarin hij groeit. Het testosterongehalte in een mannelijke of vrouwelijke foetus staat dus onder invloed van naburige foetussen.

Androgenen, gesecreteerd door mannelijke foetussen, diffunderen doorheen het vruchtwater naar naburige foetussen. Hierdoor wordt een mannelijke foetus die zich tussen twee andere foetussen van hetzelfde (mannelijk) geslacht bevindt, meer blootgesteld aan exogeen testosteron dan een broer die zich tussen twee vrouwelijke foetussen bevindt. Analoog zullen

vrouwelijke foetussen tussen mannetjes hogere testosteronwaarden in hun bloed bezitten dan hun zussen die tussen twee vrouwelijke foetussen liggen (Clark & Galef 1995).

Het reproductief gedrag van volwassen knaagdieren, die een verschillende positie in de uterus innamen, wordt sterk beïnvloed door de verschillende niveaus van prenatale blootstelling aan androgenen.

Vrouwelijke muizen die zich tussen twee mannelijke foetussen bevonden (lagere 2D:4D ratio dan vrouwelijke muizen tussen twee vrouwelijke foetussen) hebben gedurende hun foetale leven hogere testosteronwaarden in hun bloed, zijn agressiever, minder aantrekkelijk voor mannetjes en hun reproductief leven is korter dan dat van vrouwelijke muizen die zich tussen twee vrouwelijke foetussen bevonden (hogere 2D:4D ratio) (Clark & Galef 1995).

Seksueel dimorfisme in 2D:4D ratio werd ook vastgesteld bij zebravinken (*Taeniopygia guttata castanotis*). Opvallend hierbij is dat de 2D:4D ratio bij vrouwelijke zebravinken lager is dan bij mannelijke zebravinken. Dit staat in fel contrast met het patroon gevonden in muizen en mensen.

Men nam een stijging van de ratio met eivolgorde waar, wat wil zeggen dat eerst gelegde eieren een grotere hoeveelheid androgenen in hun dooier bevatten dan later gelegde eieren. Dit impliceert dat de vierde digit langer is bij zebravinken die uit de eerste eieren komen (Burley & Foster 2004).

Recent onderzoek suggereert dat variatie in het aandeel steroïden in de eidooier optreedt om de fitness van het vrouwtje te verhogen door patronen van competitie binnen het nest te veroorzaken. In verscheidene taxa van vogels wordt er variatie in androgeenconcentraties in de dooier waargenomen en deze concentraties beïnvloeden de prestaties van de uitgebroede jongen (Burley & Foster 2004).

Een daling in androgeenconcentraties met legvolgorde kan de kans dat één of enkele jongen van hetzelfde nest overleven, maximaliseren. Dit patroon is heel algemeen in omgevingen met een onvoorspelbaarheid in voedselaanbod (zoals bij zebravinken het geval is) en wordt ook waargenomen bij kleine kroosten waar siblicide regelmatig voorkomt.

Burley en Foster (2004) observeerden ook dat vrouwtjes met hogere ratio's een sterkere voorkeur hadden voor aantrekkelijke mannetjes, d.i. mannetjes die een rode in plaats van een groene ring droegen.

Alternatief kan er echter ook gesteld worden dat het de mannetjes zijn die meer aangetrokken worden tot vrouwelijke zebra's met een hoge 2D:4D ratio omdat zij een superieure fecunditeit zouden hebben.

In een poging om de studie van de relatieve lengteverhoudingen van wijs- en ringvinger uit te breiden naar andere primaten werden er metingen genomen van twee collecties van skeletten van bavianen (*Papio hamadryas*). Omdat de vingers en tenen niet met zekerheid gereconstrueerd konden worden, moest men zich echter beperken tot het nemen van metingen op de metacarpalia en metatarsalia (McFadden & Bracht 2003).

Data toonden aan dat de metacarpalia en -tarsalia van bavianen gelijkaardige seksuele verschillen als bij mensen vertonen, d.i. een hogere "2D:4D"-ratio bij vrouwelijke dan bij mannelijke bavianen.

Opvallend in deze studie is de aanwezigheid van andere seksuele verschillen in lengteratio's. Zo werd het grootste seksueel verschil niet aangetroffen in 2M:4M, maar was de 3M:4M ratio meer seksueel dimorf wat betreft de metacarpalia en de 4M:5M ratio wat betreft de metatarsalia. Voor de metatarsalia werden echter geen seksuele verschillen in 2M:4M waargenomen (McFadden & Bracht 2003).

Recente data van menselijke skeletten toonden aan dat de hoogste ratio ook niet terug te vinden was bij 2M:4M (McFadden & Bracht 2005).

Het is echter vrij gevaarlijk, vind ik, om parallellen te trekken tussen mensen en bavianen op basis van metacarpalia en -tarsalia aangezien de lengte van de metacarpalia bij mensen nog tijdens het leven verandert (McFadden & Bracht 2003) ten gevolge van mechanische stress waaraan de beenderen worden blootgesteld. Niets zegt ons dat dit bij bavianen ook niet het geval is.

Verder toonde Wood-Jones (1941) aan dat de 2D:4D ratio onafhankelijk is van de ratio tussen het metacarpale van de wijsvinger en dat van de ringvinger. Ook Phelps (1952) bevestigde dit. Het waarnemen van seksuele verschillen in 2M:4M ratio bij bavianen is dus geen reden om aan te nemen dat er eenzelfde seksueel verschil in 2D:4D ratio zou kunnen gevonden worden, mocht men in staat zijn om de vingers van de bavianen volledig en correct te reconstrueren.

Roney *et al.* (2004) gingen vervolgens na of er significante seksuele verschillen in digit ratio terug te vinden waren bij een groep bavianen (*Papio papio*) in de Brookfield Zoo, IL. Net zoals bij de zebra's werd er een omgekeerd seksueel dimorfisme vastgesteld. Mannelijke

bavianen hadden een hogere 2D:4D ratio dan vrouwelijke en werden dus aan hogere concentraties van prenatale androgenen blootgesteld.

Deze omkering van het seksueel verschil in 2D:4D ratio bij mensen suggereert dat er interspecifieke diversiteit in de relatie tussen digit ratio's en de mechanismen voor seksuele differentiatie bestaat. Verder onderzoek op andere primaten kan dit gegeven verrijken en ons inzichten verschaffen in verband met de evolutie van digit ratio's (Roney *et al.* 2004).

Als verondersteld wordt dat John T. Manning juist is, dan kan men op basis van de evolutieve verwantschap tussen de mens en de bonobo en rekening houdend met het feit dat de hoxgenen, die instaan voor de vorming van de vingers en gonaden geconserveerd zijn, gelijkaardige relaties als hierboven beschreven, bij de bonobo verwachten.

De bonobo leeft echter in een totaal ander sociaal systeem dan de mens. Waar bij de mens het voornamelijk de mannen zijn die erin slagen de top te bereiken, zijn het bij bonobo's de vrouwtjes die domineren. Kunnen we dan aannemen dat de digit ratio van vrouwelijke bonobo's gelijkaardig is als de ratio van onze mannen? En hebben de mannelijke bonobo's dan een hogere ratio?

Deel twee: De bonobo

“The bonobo is an extraordinarily sensitive, gentle creature,
far removed from the demoniacal Urkraft of the adult chimpanzee”

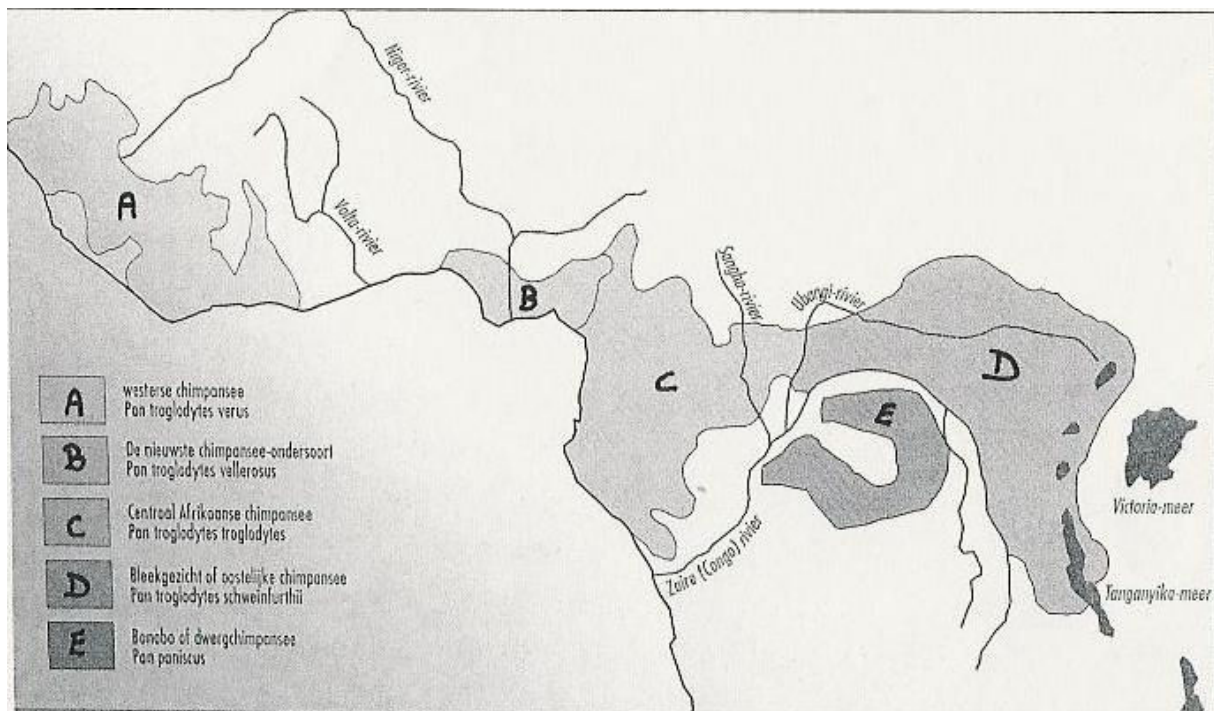
Eduard Tratz en Heinz Heck

Hoofdstuk 1: Inleiding: de bonobo, *Pan paniscus*

Deze recent ontdekte mensaap werd oorspronkelijk ingedeeld als een nieuwe ondersoort van de gewone chimpansee en werd *Pan troglodytes paniscus* (Schwarz 1929) genoemd. Later verhoogde Coolidge (1933) de taxonomische status van de bonobo tot een nieuwe soort: *Pan paniscus*.

De bonobo wordt ook wel “dwergchimpansee” genoemd. Deze aanduiding is echter onjuist en suggereert dat de bonobo alleen maar een kleinere versie is van zijn verwant. Bonobo’s geven echter onmiddellijk een slankere en elegantere indruk. Ze zijn lang en slank en hebben een klein hoofd op een slanke hals en smalle schouders. Ze hebben roze-achtige lippen in een zwart gezicht, kleine oren en lang fijn zwart haar dat in het midden keurig gescheiden is. Verder hebben ze een platter, meer open gezicht met een hoger voorhoofd dan chimpansees. Bonobo’s zijn net zo sterk verwant aan ons als zijn zustersoort. DNA-onderzoek heeft aangetoond dat we meer dan 98% van ons erfelijk materiaal met deze mensapen delen (de Waal 1997).

De bonobo leeft in de dichte wouden van Centraal-Afrika ten zuiden van de Congorivier, waarbij er geen overlap is tussen het verspreidingsgebied van de chimpansee, *Pan troglodytes*, en dat van hen (figuur 1.1).

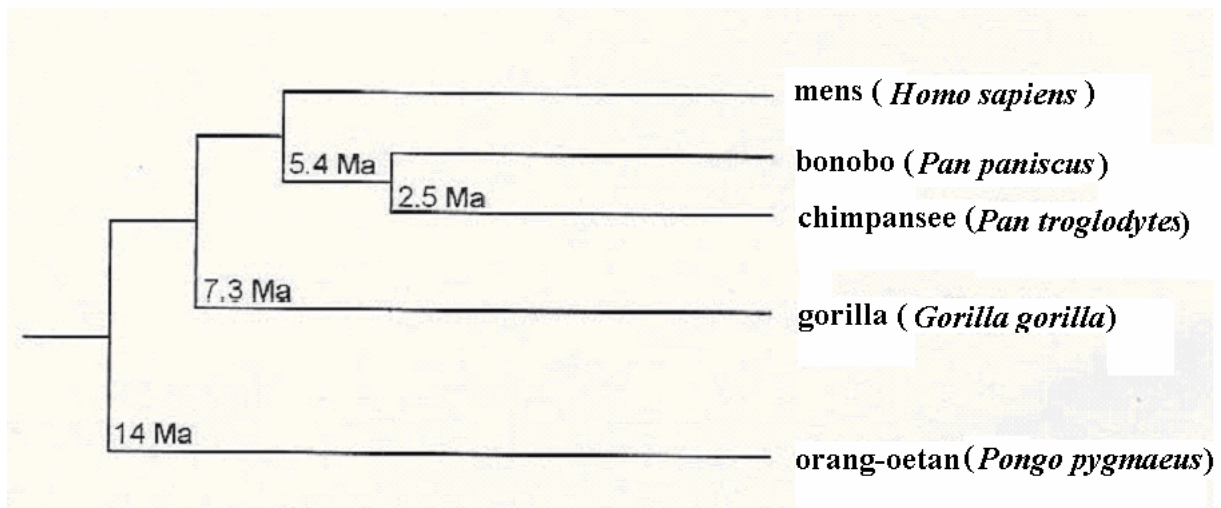


Figuur 1.1: verspreiding van soorten van het geslacht *Pan* in Afrika (naar Vervaecke 2002)

De sociale structuur van *Pan paniscus* vertoont veel gelijkenissen met deze van *Pan troglodytes* en reflecteert als dusdanig fylogenetische verwantschap. Moleculaire analyse van kern- en mitochondriaal DNA bevestigt dat bonobo's en chimpansees erg nauw verwant zijn. De twee zouden zo'n 1,2 à 2,7 miljoen jaar geleden van elkaar afgescheiden zijn (Boesch *et al.* 2001) (figuur 1.2).

Er zijn echter ook verschillen in sociale organisatie (de Waal 1997):

- 1) langdurige binding tussen moeder en zoon
- 2) gebruik van seksueel gedrag als sociaal instrument
- 3) een sociale structuur waarin vrouwen centraal staan



Figuur 1.2: de fylogenetische boom met de mogelijke afsplitsingsdata (in Ma) van de huidige mens en de mensapen (naar Olson & Varki 2003)

Bonobo's leven net zoals chimpansees in een fission-fusion gemeenschap (Sannen *et al.* 2003c), wat betekent dat ze party's of kleine groepjes vormen die naargelang de sociale en ecologische omstandigheden verschillende keren per dag van samenstelling kunnen veranderen. Meestal zijn de party's van gemengd geslacht, wat bij chimpansees minder vaak het geval is (Vervaecke 2002). Een geheel van parties, die een home range delen, is een gemeenschap. Een gemeenschap bestaat uit individuen van verschillende leeftijdsklassen en wordt gekenmerkt door een 1:1 seks ratio.

Deze "multi-male multi-female" gemeenschap wordt gekarakteriseerd door een niet-exclusieve of "gedeeltelijke" dominantie van de vrouwtjes. Dit houdt in dat de hoogste dominantierang en vaak ook de volgende rangen bezet worden door adulte vrouwtjes,

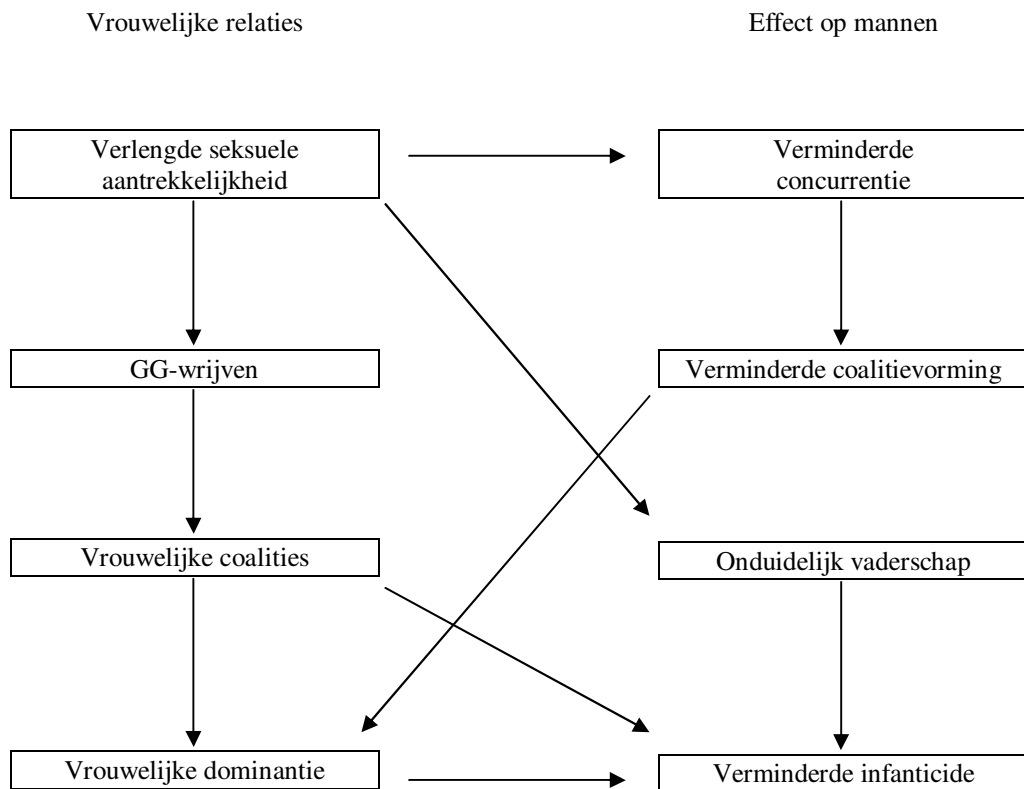
alhoewel niet alle vrouwtjes een hogere positie innemen ten opzichte van alle adulte mannetjes. Dit is in sterk contrast met de situatie bij de meeste andere primaten waar mannelijke dominantie over de vrouwtjes heerst, zoals bijvoorbeeld bij de chimpansees (Sannen *et al.* 2003c).

Bonobo's zijn mannelijk-filopatrisch. Mannetjes blijven hun hele leven in hun geboortegroep en de aanwezigheid en steun van hun moeders heeft een grote invloed op hun sociale rang. Zo kan een volwassen zoon van een ranghoog vrouwtje een hogere status bereiken wanneer zijn moeder ouder wordt. Op die manier maximaliseren bonobovrouwtjes hun reproductief succes: ze zorgen er namelijk voor dat de kansen van hun zonen om een vrouwtje te bevruchten toenemen (Furuichi 1997). Hij zal echter in rang dalen wanneer zijn moeder sterft als hij nog steeds juveniel is (Vervaecke *et al.* 2000a). Jonge vrouwtjes echter emigreren wanneer ze seksueel volwassen worden. Hierdoor zijn de volwassen vrouwtjes binnen een gemeenschap niet verwant en hun rang wordt hoger naarmate ze betere banden verkrijgen met de residente vrouwtjes (Idani 1991). Residente bonobovrouwtjes zijn bovendien meer tolerant tegenover immigrante vrouwtjes dan chimpanseevrouwtjes (Idani 1991). Gedurende de eerste dagen na immigratie zoekt het nieuwe vrouwtje contact met alle residente vrouwtjes, waarna ze dan een of twee "specific senior females" kiest. Deze worden door het nieuwe vrouwtje steeds gevolgd, waardoor er hechte banden ontstaan. Pas na het krijgen van een eerste jong wordt de sociale positie van de immigrant in de groep stabiel (Bortels 2002).

Verder lijken bonobovrouwtjes weinig beperkingen door mannetjes op hun agressief gedrag te ervaren (Vervaecke *et al.* 2000a). Binnen een bonobogemeenschap worden de zwaarste agressieve interacties meestal geïnitieerd door een coalitie van vrouwtjes en zijn gericht naar mannen (Vervaecke *et al.* 2000a; pers. obs.). Agressies worden meer waargenomen tussen mannen dan tussen mannen en vrouwen of tussen vrouwen onderling (Vervaecke *et al.* 2000a; pers. obs.). Hoewel volgens de Waal (1997) bonobo's meer beheerst zijn in de expressie van hun emoties dan chimpansees voeren zij ook displays uit. Dit zijn blufvertoningen waarbij de mannelijke individuen takken achter zich slepen of een object voor zich uit duwen (pers. obs.). Jonge mannetjes proberen ook vaak om de bestaande banden tussen individuen te verstoren en agressie uit te lokken door pestgedrag. Ze proberen herhaaldelijk de vlooisessies tussen volwassen mannetjes en vrouwtjes te onderbreken of zwieren heftig over hen heen gepaard gaand met een enerverend piepgeluid (Vervaecke *et al.* 2000b; pers. obs.).

Bonobo's zijn uniek wat betreft hun willekeurig gebruik van seksuele interacties, zowel heteroseksuele als homoseksuele, met als doel de spanningen binnen de gemeenschap te reduceren (de Waal 1997).

Het homoseksueel gedrag tussen vrouwtjes wordt genito-genitaal wrijven genoemd en helpt bij het in stand houden van affiliatieve banden (Hohmann & Fruth 2001). De mogelijkheid tot reductie van spanningen wordt verder bevorderd door de voortdurende bereidheid van de vrouwtjes om te paren, zowel tijdens vruchtbare als niet vruchtbare periodes, en door het voorkomen van een min of meer continue seksuele aantrekkelijkheid van hun opvallende genitale zwelling (Vervaecke 2002). Vooral deze laatste factor speelt een belangrijke rol in het verklaren waarom bonobomantjes niet rebelleren tegen de vrouwelijke dominantie en hun dominante positie opeisen (Sannen *et al.* 2003c). In het algemeen wijst een maximale genitale zwelling op vruchtbaarheid bij vrouwtjes van verscheidene soorten. Maar bij bonobo's is de genitale zwelling gedurende het grootste deel van de cyclus gezwollen en de zwelling duurt langer dan de vruchtbare periode. Op die manier wordt het exacte ogenblik van ovulatie verborgen gehouden (Furuichi 1997). Een te juiste informatie zou de mannen allicht te veel macht geven. Dan zou het haalbaar worden een vrouw te monopoliseren door haar tijdelijk van de andere mannen weg te houden, waardoor er zekerheid over het vaderschap zou ontstaan. Dit verhoogt echter het potentieel voor infanticide of kindermoord (Vervaecke 2002). In sommige omstandigheden is het lonend voor de man wanneer hij de vrouw sneller tot een vruchtbare cyclus kan brengen door een nog zogend kind van een andere man te vermoorden. Vervolgens kan hij haar zelf bevruchten en zo zijn eigen genen propageren. Bij bonobo's heerst er echter onzekerheid over het vaderschap waardoor alle mannen potentiële vaders van de kinderen in de gemeenschap zijn en infanticide dus niet voorkomt (Vervaecke 2002) (figuur 1.3).



Figuur 1.3: schema in verband met de evolutionaire ontwikkelingen in sociaal gedrag van de bonobo (naar de Waal 1997)

Er bestaan geen betrouwbare schattingen van de omvang van de bonobopopulatie in Congo. Oude gegevens spreken van meer dan 100 000 individuen, maar een aantal van 10 000 tot 25 000 individuen lijkt veel reëler. Als gevolg van de jacht, omwille van het vlees, wordt de populatie snel kleiner. Sinds de burgeroorlog in 1991 is de jachtdruk overal sterk toegenomen. Over het hele land gingen voedselvoorraden verloren. De mensen hadden honger en vergaten de oude tradities, zoals het taboe op het doden van bonobo's, gebaseerd op een oud geloof dat bonobo's onze verwanten zijn. Terecht zijn bonobo's door de International Union for Conservation of Nature (IUCN) als ernstig bedreigde diersoort uitgeroepen (de Waal 1997).

Hoofdstuk 2: Materiaal en methode

2.1 Samenstelling en verblijf van de studiegroep

Gedragsdata werden verzameld van een groep bonobo's in het dierenpark Planckendael te Mechelen, België (tabel 1). Deze kolonie simuleert de natuurlijke groepssamenstelling: ze bevat verscheidene individuen van beide geslachten en verschillende leeftijdsklassen (Bortels 2002) en het natuurlijk migratieproces van de jonge seksueel volwassen vrouwtjes (Idani 1991) blijft behouden.

Tabel 1: samenstelling bonobogroep in Planckendael (geordend van oud naar jong)

*: geboortjaar werd geschat met **: geschatte leeftijd

°: leeftijd in jaren tijdens observatieperiode

?: vader nog niet gekend

Naam	Geslacht	Geboortedatum	Leeftijd°	Oorsprong
Hermien (He)	vrouw	1978*	26**	wild
Hortense (Ho)	vrouw	1978*	26**	wild
Kidogo (Ki)	man	28/02/1983	21	Masikini & Catherine
Redy (Re)	man	24/11/1990	14	Desmond & Ho
Vifijo (Vi)	man	23/07/1994	10	Ki & Ho
Djanao (Dj)	vrouw	27/03/1995	9	? & Yala
Zomi (Zo)	vrouw	29/01/1998	6	Ki & He
Zamba (Za)	man	16/04/1998	6	Ki & Ho

In de winter verblijven de dieren in een verwarmde binnenhal van 600m³, die volledig uitgerust is met klimconstructies en de nodige rustplaatsen. Wanneer de buitentemperatuur boven 12°C stijgt, krijgen de dieren ook toegang tot een buiteneiland met een oppervlakte van ongeveer 3000m² omgeven door een gracht.

De dieren vormen een permanent samenlevende groep. Enkel 's morgens en 's avonds worden ze gedurende een korte periode opgevangen in kleinere hokken waardoor er spontaan kleinere groepjes gevormd worden. Gedurende deze periode wordt de binnenhal schoongemaakt en kan er voedsel (ontbijt en avondmaal) en houtwol (nestmateriaal) verspreid worden.



Hermien



Hortense



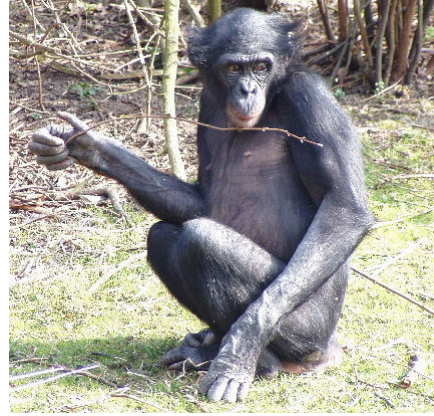
Redy



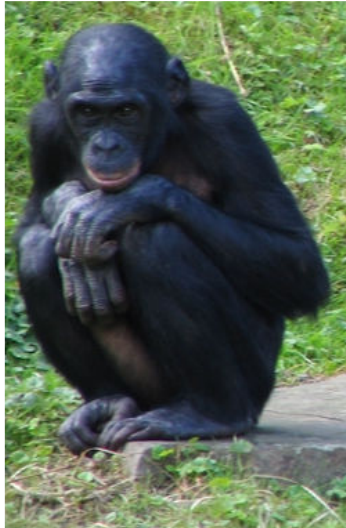
Kidogo



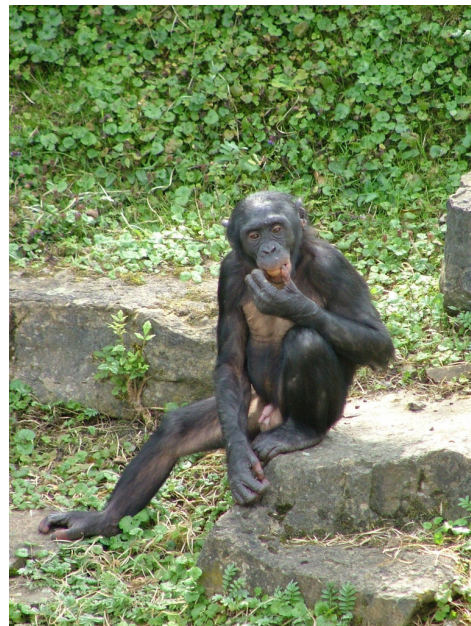
Vifijo



Djanoa



Zomi



Zamba

Figuur 2.1: de verschillende individuen van de geobserveerde bonobogemeenschap

2.2 Observatieperiodes en observatiemethode

De gedragsobservaties vonden plaats van 17 augustus 2004 tot en met 11 september 2004. Elke observatiedag begon bij het ontbijt (rond 9u) van de dieren en eindigde ongeveer een kwartier na het avondeten wanneer de dieren de nacht begonnen voor te bereiden met het bouwen van een nest (rond 17.30). Gedurende deze observaties werden alle agressieve en dominantiegerelateerde gedragingen van alle groepsleden gescoord (bijlage B).

Ethogram

De ethogrammen van Van Hooff (1974) en de Waal (1988) werden als basis gebruikt bij het opstellen van een groepseigen ethogram voor de bonobo's van Planckendael (Vervaecke *et al.* 2000a). Een ethogram is een systematische inventarisatie van gedragspatronen. De geobserveerde gedragingen werden gedefinieerd volgens het ethogram, maar verder verfijnd in functie van de noden van deze studie (bijlage A).

Voor deze studie werd de aandacht voornamelijk gevestigd op agressieve gedragingen. Hierin worden twee categorieën onderscheiden: agressieve interacties en niet-gerichte agressies. Een agressieve interactie wijst op een wisselwerking tussen verschillende individuen, terwijl bij een niet-gerichte agressie andere groepsleden niet betrokken raken (Bortels 2002). Beide categorieën worden vervolgens opgedeeld in verschillende types agressie (tabel 2; bijlage A) naargelang de agressieve actie van een individu:

- een niet uitgelokte agressie is, die mogelijk agressief gedrag kan uitlokken bij een ander individu
- een reactie is op een uitgelokte agressie van een ander individu
- een onduidelijke initiële richting heeft

Tabel 2: de verschillende categorieën en types agressie

<p>Categorie: agressieve interacties</p> <p><u>Type I: niet -uitgelokte agressie</u> Pesten</p> <p><u>Type II: reactie op uitgelokte agressie</u> Intentie Korte charge Lange charge</p> <p><u>Type III: agressief gedrag met een onduidelijke initiële richting</u> Gerichte display Mutuele display Clash</p> <p>Contact-agressie: elk van bovengenoemde vormen van agressie met lichamelijk contact zoals bijten, slaan, ...</p>
<p>Categorie: niet-gerichte agressie</p> <p><u>Type I: niet-uitgelokte agressie</u> Ongerichte display Parallele display</p>

Verder werd er ook gekeken naar volgende submissieve gedragingen: vluchten na agressie en “peering”, nodig om een dominantiehiërarchie van de groep te kunnen bepalen.

2.3 Verwerven van de metingen

Gedurende de observatieperiode werden alle dieren getraind op het meten van de lengte van hun wijs – en ringvinger voor zowel linker – als rechterhand (bijlage C). De vingerlengte werd gemeten vanaf de basale vouw tot aan de top van de vinger aan ventrale zijde van de hand met behulp van een zelfgemaakte schuifpasser. Deze schuifpasser diende gemaakt te worden omdat de dieren vonden dat een digitale schuifpasser te scherp was en hen bijgevolg te erg prikte. Hierdoor kon er slechts op 0,1 cm nauwkeurig gemeten worden.

Het nemen van de metingen was echter niet eenvoudig daar sommige dieren heel lange nagels laten groeien en anderen dan weer niet. Bovendien houden bonobo's steeds hun vingers gebogen. Bij elke meting wordt er dan ook een fout gemaakt. Om deze te reduceren, werden er verscheidene metingen van de vingers genomen om vervolgens het gemiddelde te berekenen.



Figuur 2.2: de handen van Redy

Er werd ook geprobeerd om, net zoals Manning deed, foto's te maken van de handen van de bonobo's. De foto's waren echter steeds te donker en Kidogo was de enige waarbij het lukte. Bovendien hield hij steeds zijn vingers gebogen.

Tenslotte werden de metingen van Redy uit de studie verwijderd omdat hij zwaar gebeten is geweest aan beide handen en de verzorging van Redy vanzelfsprekend op de eerste plaats kwam.

Ook werd er tijdens de metingen opgemerkt dat de ringvinger van Kidogo's rechterhand opvallend korter was dan deze van de linkerhand. Aangezien hij aan deze vinger ook een zeer kleine nagel in vergelijking met zijn andere vingers had, is de kans groot dat Kidogo in de loop van zijn leven het topje van zijn ringvinger moet verloren hebben. Daarom werd er besloten om geen rekening te houden met de metingen van Kidogo's rechterhand.



Figuur 2.3: fotokopie van de hand van bonobo Hannemieke uit de Antwerpse zoo (1954)

2.4 Verwerking

2.4.1 Frequentiebepaling van agressief gedrag

Aangezien de observatiedagen een wisselende lengte hadden, werd voor elk individu het aantal agressies per observatiedag omgezet naar frequenties (aantal/uur). Hierbij moet men rekening houden met het feit dat de dieren op het buiteneiland af en toe uit het zicht van de waarnemer verdwenen (vb. verdwijning in het struikgewas). Het aantal minuten dat een dier samen met anderen onzichtbaar was, werd afgetrokken van de totale observatietijd en deze gecorrigeerde observatietijd werd dan gebruikt om frequenties per individu te berekenen. Gedurende de tijd dat een individu alleen onzichtbaar was, kon het enkel een ongerichte display uitvoeren: een blufvertoning niet gericht naar een ander individu, waarbij vaak een voorwerp wordt vooruit geduwd om de actie te versterken. Dit gedrag is echter zo opvallend dat het voorkomen ervan kon worden afgeleid uit duidelijke omgevingsignalen (vb. heftig schudden van takken) zonder dat het individu zelf zichtbaar was (Bortels 2002). Vervolgens werden de agressiefrequenties per individu gedurende de totale observatieperiode berekend.

2.4.2 Bepaling van de dominantiehiërarchie

De dominantiehiërarchie werd bepaald met behulp van het software pakket MatMan (De Vries 1998), door gebruik te maken van de richting van een submissief gedrag, namelijk het vluchtgedrag na agressieve interacties (Vervaecke *et al.* 2000a).

Volgens Vervaecke *et al.* (2000a) is, bij het bekijken van dyades, vluchten na agressie de meest betrouwbare maat om een lineaire dominantiehiërarchie op te stellen. “Peering”, het staren naar de handelingen van een ander groepslid binnen armlengte, kon hierbij als aanvullende maat dienen (Vervaecke *et al.* 2000a), aangezien in haar studie beide gedragsmaten dezelfde dominantierelaties tussen groepsleden onderling aantoonde. Toch is er enige voorzichtigheid geboden bij het gebruik van “peering” als dominantie maat. Jeroen Stevens (2000) vond namelijk een groot aantal inconsistente dyades bij het vergelijken van vluchten na agressie en “peering”. Een inconsistente dyade is een dyade waarin aan de leden op basis van twee verschillende gedragsmaten een verschillende dominantierelatie kan worden toegekend (Bortels 2002). Daarom wordt de mate van overeenkomst tussen vluchten na agressie en “peering” nagegaan. Hiertoe vergelijkt men de bekomen matrices en wordt per dyade nagegaan of er verschillen zijn tussen “peering” en vluchten na agressie. Alle

consistente en inconsistente dyades worden vervolgens opgeteld en omgezet naar percentages. Wanneer er geen inconsistente dyades zijn, kan men beide gedragingen optellen en daarvan de dominantiehiërarchie berekenen. Is er wel een inconsistente dyade, dan mogen enkel de gegevens van vluchten na agressie gebruikt worden.

Wanneer een individu werd aangevallen door een coalitie van agressors, werd de vluchtreactie niet meegeteld omdat hieruit geen duidelijke “agressor-vluchtende” dyade kon vastgesteld worden. Dominantierelaties binnen een dyade zijn “tied” als beide individuen evenveel agressieve of submissieve interacties naar elkaar uitoefenen, d.w.z. ze zijn equidominant (De Vries 1998). MatMan (De Vries 1998) ordent deze individuen (die een ongekende relatie met een individu naast zich in de matrix hebben) overeenkomstig de regel dat individu i een hogere rang heeft dan individu j als $D_i - S_i > D_j - S_j$. D_i is het aantal individuen dat door i gedomineerd wordt (dus het aantal individuen dat meer vluchtreacties op agressie van i vertoont dan omgekeerd) en S_i is het aantal individuen dat i domineert (het aantal individuen waarvoor i meer vlucht dan omgekeerd) (De vries 1998).

Voor de evaluatie van de bekomen dominantiehiërarchie werden de volgende rangordematen berekend:

Lineariteit: een dominantiehiërarchie is lineair wanneer één individu dominant is over alle andere individuen, een tweede dominant is over alle andere groepsleden behalve de eerste, ...: $\alpha > \beta > \gamma > \dots > \omega$. Als maat voor de lineariteit werd de “improved index of linearity” h' gebruikt omdat bij de analyse van de gedragingen ongekende relaties voorkwamen en h' hiermee rekening houdt. De h' werd berekend en zijn significantie getest met behulp van MatMan. De lineariteit is significant als $p < 0,05$. Men spreekt van een sterke lineaire hiërarchie als de lineariteitsmatrix minstens 0,90 is (Vervaecke *et al.* 2000a).

Unidirectionaliteit: de directionele consistentie-index (DC) geeft de frequentie weer waarmee het gedrag in zijn meest voorkomende richting optreedt in verhouding tot het aantal keer dat het gedrag voorkomt. Deze index varieert tussen 0 (strikt bidirectioneel) en 1 (strikt unidirectioneel) (Vervaecke *et al.* 2000a). Het aantal 1-weegs relaties, dit is het aantal dyades waarin het gedrag in slechts één richting wordt vertoond zonder rekening te houden met de frequentie binnen deze dyades, en het aantal 2-weegs relaties werden geteld.

Blanco relaties zijn dyades waarin het gedrag niet wordt vertoond (Vervaecke *et al.* 1999).

2.4.3 Statistische analyse

Doel is nagaan of de gemiddelde 2D:4D ratio van mannelijke bonobo's significant verschillend is van de gemiddelde 2D:4D ratio van vrouwelijke bonobo's. We willen de waarden uit twee verschillende groepen vergelijken en indien deze onafhankelijk zijn en de data normaal verdeeld zijn in elke groep, kunnen we gebruik maken van een "two sample t test".

We gingen dus eerst na of onze data een normale verdeling vertoonden. Aangezien er geen normale verdeling gevonden werd voor de linkerhand van mannelijke bonobo's ($P=0,0101 < 0,05$), werd een niet-parametrische test gebruikt om het al dan niet significante verschil in gemiddelde ratio van de linkerhand na te gaan: Wilcoxon Rank Sum Test met behulp van PROC NPAR1WAY in SAS versie 8.1.

De Wilcoxon rank test is een test van rangordes. Elke observatie krijgt een rang en vervolgens wordt de som van de rangordes in elk staal berekend. De nulhypothese stelt dat er geen significante verschillen in gemiddelde 2D:4D ratio zijn tussen de mannelijke en vrouwelijke bonobo's ($H_0: A=B$). De alternatieve hypothese H_1 is dan $A \neq B$.

De rechterhand van zowel mannelijke ($P=0,3811$) als vrouwelijke ($P=0,1139$) bonobo's vertoonde wel een normale verdeling en daarom werd voor de rechterhand een t test toegepast.

Hoofdstuk 3: Resultaten

3.1 Frequentiebepaling van agressief gedrag

Voor elk individu werd een agressiefrequentie berekend, rekening houdend met de tijd waarbij het dier aan het oog van de waarnemer onttrokken was. Redy vertoont het vaakst uitingen van agressie, terwijl Hortense gedurende de observatieperiode het minst vaak agressief was (tabel 3). Deze agressiefrequentie houdt echter geen rekening met de hevigheid van agressie. Zo bleken de agressieve uitingen van Hermien het hevigst te zijn (pers. obs.)

Tabel 3: geobserveerde agressies van elk individu gedurende de totale observatieperiode

	Ho	He	Re	Vi	Ki	Dj	Zo	Za
18/08/2004	0	2	7	8	6	7	7	7
19/08/2004	3	15	32	8	21	32	11	18
20/08/2004	1	11	20	7	5	30	14	13
21/08/2004	7	10	8	8	7	30	21	15
23/08/2004	2	6	18	1	11	21	6	4
24/08/2004	1	4	9	10	6	27	5	8
25/08/2004	2	5	15	4	2	6	3	6
26/08/2004	3	6	12	11	11	6	4	9
27/08/2004	0	5	17	15	8	7	2	0
28/08/2004	0	3	13	6	7	10	1	1
30/08/2004	1	2	7	4	10	6	6	7
31/08/2004	0	1	12	4	9	5	5	5
1/09/2004	2	4	14	7	0	0	4	4
2/09/2004	3	8	8	5	4	1	7	3
3/09/2004	7	5	26	4	8	12	7	6
4/09/2004	7	9	8	14	0	7	2	6
6/09/2004	1	0	11	0	1	2	2	3
7/09/2004	0	1	6	4	0	9	8	5
8/09/2004	4	6	11	14	0	4	16	6
9/09/2004	7	4	8	4	2	5	12	6
10/09/2004	0	0	5	5	2	7	10	4
11/09/2004	0	1	4	0	0	1	1	1
agressiefrequentie	0,31	0,66	1,65	0,89	0,74	1,44	0,97	0,85
Totaal aantal observatiedagen: 22								
Totale observatietijd: 9812 minuten = 163u 32'								

3.2 Bepaling van de dominantiehiërarchie

Vluchtgedrag na agressie

Matrix A heeft een relatief hoge en significante lineariteit ($h' = 0,82$; $p = 0,0109$). De directionele consistentie – index is niet zo hoog ($DC = 0,68$).

Matrix A: 163 observatie-uren

	He	Ho	Re	Ki	Vi	Dj	Zo	Za
He	***	2	8	1	38	48	1	5
Ho	0	***	5	4	5	10	16	0
Re	4	0	***	5	18	24	11	6
Ki	1	0	1	***	4	18	2	3
Vi	2	0	0	1	***	12	12	7
Dj	0	0	0	6	2	***	35	22
Zo	0	0	2	1	3	16	***	24
Za	0	0	3	1	1	4	19	***

Er zijn geen ongekende dyades tussen individuen naast elkaar in de matrix.

In de rijen staan de agressors.

Aangezien er geen ongekende dyades tussen individuen naast elkaar in de matrix zijn, kan de volgende hiërarchische structuur afgeleid worden:

Hermien > Hortense > Redy > Kidogo > Vifijo > Djanoa > Zomi > Zamba

Peering

Matrix B heeft een relatief hoge en significante lineariteitsindex ($h' = 0,88$; $p = 0,0025$). De directionele consistentie – index is vrij hoog ($DC = 0,90$), wat betekent dat peering vrij unidirectioneel vertoond werd.

Matrix B: 163 observatie-uren

	He	Re	Ki	Ho	Vi	Dj	Zo	Za
He	***	14	1	2	30	1	10	6
Re	4	***	0	1	1	1	2	3
Ki	0	0	***	0	4	6	6	5
Ho	0	0	0	***	0	6	0	1
Vi	0	0	0	0	***	5	8	6
Dj	0	0	0	0	0	***	8	1
Zo	0	1	0	0	0	0	***	1
Za	0	0	0	0	0	1	1	***

Ongekende dyades tussen individuen naast elkaar in de matrix zijn in vet aangeduid.

In de rijen staan de individuen waarnaar gestaard wordt.

Voor de dyades Redy – Kidogo, Kidogo – Hortense en Hortense – Vifijo werd geen “peering” waargenomen en voor de dyade Zomi – Zamba werd een gelijk aantal “peering”-beurten geobserveerd. Door toepassing van de regel $D_i - S_i > D_j - S_j$ (Vervaecke *et al.* 1999), waarbij de ongekende relaties tussen individuen naast elkaar in de matrix worden nagegaan, vinden we dat $D_{Re} - S_{Re} > D_{Ki} - S_{Ki}$, wat betekent dat Redy hoger in rang staat dan Kidogo. Redy

domineert vijf individuen (Ho, Vi, Dj, Zo en Za). Deze vijf individuen vluchten dus meer voor Redy dan vice versa ($D_{Re} = 5$). Redy wordt zelf door Hermien gedomineerd ($S_{Re} = 1$). Kidogo domineert vier individuen (Vi, Dj, Zo en Za) en wordt zelf gedomineerd door Hermien. Voor de dyade Kidogo – Hortense werd eveneens gevonden dat Kidogo hoger in rang staat dan Hortense omdat $D_{Ki} - S_{Ki} > D_{Ho} - S_{Ho}$. Hortense en Vifijo moeten als co-dominant beschouwd worden aangezien $D_{Ho} - S_{Ho} = D_{Vi} - S_{Vi}$. Dit resulteert in de volgende hiërarchische structuur:

Hermien > Redy > Kidogo > Hortense, Vifijo > Djanoa > Zomi > Zamba

3.3 Overeenkomst tussen vluchten na agressie en “peering” als gedragsmaten voor het opstellen van een hiërarchie

Volgens Vervaecke *et al.* (2000a) kan, op basis van afwezigheid van inconsistenties tussen beide gedragsmaten (tabel 4), “peering” als aanvullende maat op vluchten na agressie gebruikt worden om de dominantiehiërarchie te bepalen.

In deze studie werden er wel inconsistente dyades waargenomen, waardoor enkel de dominantiehiërarchie bepaald door vluchten na agressie geldig is. Dit resultaat was echter al te verwachten aangezien we een verschuiving van Hortense kunnen waarnemen wanneer we de dominantiehiërarchieën bepaald door vluchten na agressie en “peering” vergelijken.

Tabel 4: vergelijking tussen de maten *vluchten na agressie* en “peering”: percentage consistente, ongekende en inconsistente dyades

	% consistente dyades	% dyades waarin één van beide gedragingen niet voorkwam of waarvoor de hoofdrichting ongekend was	% inconsistente dyades
Planckendael (pers. obs.)	68	28	4
Planckendael (Vervaecke <i>et al.</i> 2000a)	53	47	0

3.4 Lengteverhouding van wijs- en ringvinger

Tabel 5 geeft de gemiddelde 2D:4D ratio weer van de Planckendaelse bonobo's.

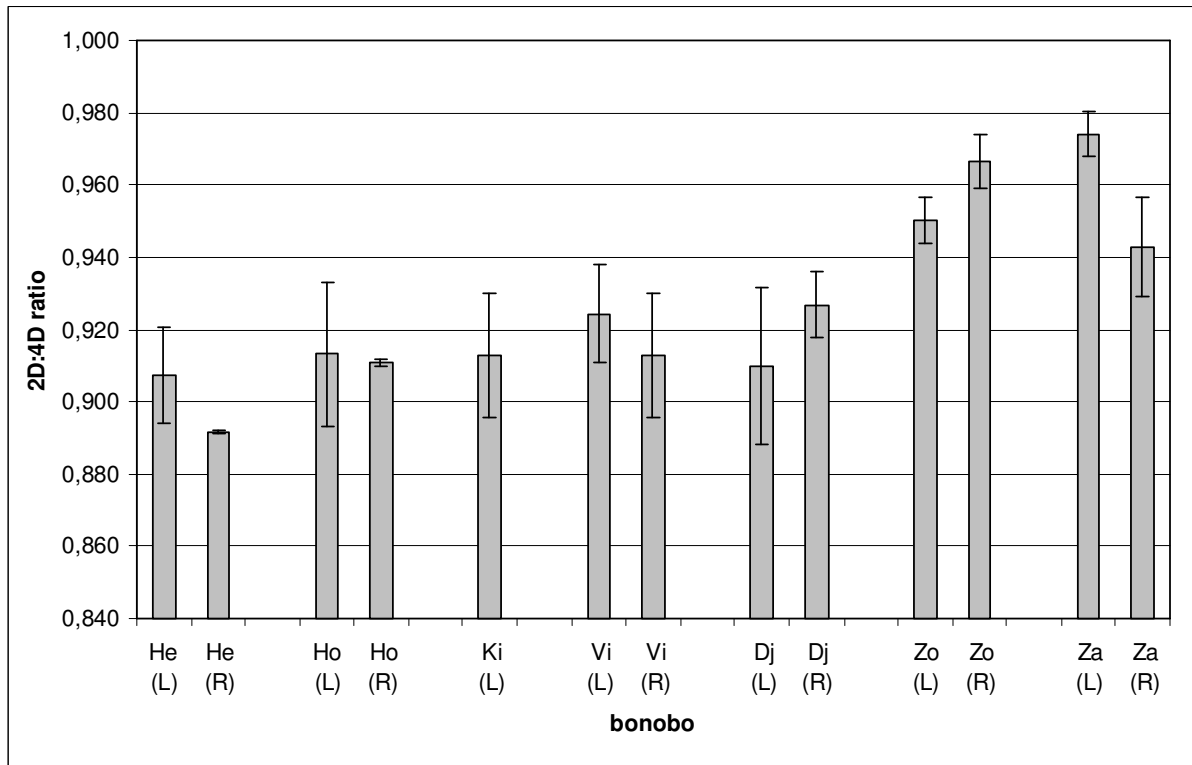
Zoals hoger vermeld werden de metingen van Redy en deze van Kidogo's rechterhand niet in de studie opgenomen.

Tabel 5: weergave van alle berekende 2D:4D ratio's, gemiddelde μ en standaarddeviatie

	geslacht	2D:4D	μ	SD
He (L)	F	0,901 0,913 0,923 0,892	0,907	0,0134
He (R)		0,891 0,891 0,892		
Ho (L)	F	0,922 0,901 0,933 0,891 0,900 0,901 0,944	0,913	0,0198
Ho (R)		0,911 0,910 0,912 0,910		
Ki (L)	M	0,940 0,894 0,905 0,906 0,940 0,939 0,905 0,906 0,905 0,894 0,905 0,916	0,913	0,0172
Vi (L)	M	0,924 0,914 0,938 0,914 0,901 0,938 0,914 0,926 0,938 0,938	0,924	0,0135
Vi (R)		0,923 0,900 0,914 0,949 0,914 0,901 0,900 0,901 0,889 0,926 0,926		
Dj (L)	F	0,893 0,894 0,880 0,940 0,916 0,905 0,882 0,928 0,940 0,927 0,904	0,910	0,0217
Dj (R)		0,938 0,915 0,940 0,938 0,927 0,916 0,926 0,927 0,927 0,927 0,916		
Zo (L)	F	0,960 0,947 0,947 0,947	0,950	0,0064
Zo (R)		0,973 0,960 0,973 0,960		
Za (L)	M	0,971 0,971 0,971 0,985 0,971	0,974	0,0062
Za (R)		0,929 0,958 0,956 0,943 0,930		

Voor de linkerhand vonden we een p-waarde van 0,1090. Dit geeft aan dat we de nulhypothese moeten aanvaarden. Er zijn dus geen significante verschillen in gemiddelde 2D:4D ratio tussen mannelijke en vrouwelijke bonobo's wat de linkerhand betreft.

Voor de rechterhand werd er een F-waarde van 0,6555 en een t-waarde van 0,5890 gevonden. Opnieuw is er dus geen seksueel dimorfisme in 2D:4D ratio bij bonobo's.



Figuur 3.4: weergave van de 2D:4D ratio bij de geobserveerde bonobo's

L: Linkerhand

R: Rechterhand

Met behulp van de grafiek kan vastgesteld worden dat voor alle bonobo's, met uitzondering van Zomi en Zamba, de lengteverhouding tussen wijs- en ringvinger laag is. De waarde van de 2D:4D ratio schommelt rond 0,92 en dit is een typisch mannelijke ratio bij de mens. Wat Zomi en Zamba betreft, kan besloten worden dat er geen uitgesproken vrouwelijke of mannelijke ratio aanwezig is aangezien de waarde blijft hangen rond 0,96.

Hoofdstuk 4: Discussie

Gedragsbiologie is betekenisloos buiten de context van de sociale omgeving waarin het gedrag zich afspeelt en het lichaam waardoor het gestuurd wordt. Daarom zijn combinaties van verscheidene disciplines zo waardevol. Maar de wereld in en rond elke primate is complex en we zijn begrensd in onze benadering. Elk beeld is noodgedwongen een vereenvoudiging van de realiteit en het gevaar bestaat dat we de gaten opvullen met veronderstellingen in plaats van met feitenkennis of dat we gegevens negeren die niet in ons beeld passen (Vervaecke 2002).

Aangezien het seksueel dimorfisme in 2D:4D ratio onder controle staat van Hoxgenen, is het mogelijk dat 2D:4D bij verscheidene soorten seksueel verschilt. Hoxgenen zijn sterk geconserveerd en gelijkenissen tussen verschillende taxa werden al eerder aangetoond (Goodman & Scambler 2001).

Er zijn data beschikbaar over het seksueel dimorfisme in 2D:4D ratio bij muizen (Bailey *et al.* 2004) en bavianen (McFadden & Bracht 2003). Bij zebra's werd een omgekeerd seksueel dimorfisme vastgesteld: de mannetjes hebben een langere wijsvinger dan ringvinger (Burley & Foster 2003). Bij bonobo's kon ik echter geen seksueel dimorfisme in 2D:4D ratio vaststellen: alle bonobo's bezitten een lage ratio. Ook Schultz (1924) meende dat in alle niet-menselijke primaten de vierde vinger langer dan de tweede is. Toch moet ik erop wijzen dat bij de jongste individuen Zomi en Zamba de ratio niet typisch mannelijk (d.i. 0,92) of typisch vrouwelijk (d.i. 1) was. Dit kan te wijten zijn aan meetfouten.



Figuur 4.1: enkele individuen van de geobserveerde bonobogemeenschap

Variatie in 2D:4D ratio reflecteert de invloed van prenataal testosteron gedurende de ontwikkeling (Manning 2002). Zowel de ontwikkeling van de vingers als van de gonaden staat onder controle van Hoxa en Hoxd genen (Manning *et al.* 1998b). Ten tweede is er de variatie in gevoeligheid van de androgeen receptor dat de digit ratio beïnvloedt. Meer mannelijke ratios zijn geassocieerd met androgeen receptor allelen die een kleiner aantal CAG basepaar microsatelliet herhalingen in het terminale domein bevatten (Manning *et al.* 2003a). Een verhoogd aantal herhalingen codeert voor receptoren met een lagere androgeen gevoeligheid (Chamberlain *et al.* 1994). De AR/2D:4D relatie kan ons inzichten verschaffen inzake de evolutie van de eerste mensen. Knaagdieren en niet-primaten hebben een kleiner aantal CAG- herhalingen dan mensen. Djian *et al.* (1996) gaven CAG aantallen voor muizen en ratten (2), gibbons (6), gorilla's (6-17), chimpansees (8-14) en mensen (11-31). Zij concludeerden dat er een tendens is voor een toename in CAG aantallen en een afname in testosteroengevoeligheid in de lijn: knaagdieren, primaten met tenslotte de mensapen en de mens. Het androgeen receptor gen van *Pan paniscus* heeft gemiddeld 16 CAG repeats op een eerste site van CAG reïteratie en 5 CAG repeats op een tweede site.

```
>EMBLrelease|L49351|PPANREPEB Pan paniscus androgen receptor gene, par
gcgaagtgatccagaacccgggccccagggcaccagaggccgagcgagcgagcagcactcccg
gcgccagtttgctgctgcagcagcagcagcagcagcagcagcagcagcagcagcagcagcagc
agcagcaagagactagccccagggcagcagcagcagcaggggtgaggatggttctccccaag
cccatcgtagaggccccacaggctacctggtcctgg
```

Hierdoor zijn de androgeen receptoren van bonobo's mogelijk gevoeliger voor testosteron dan deze van mensen, wat een gedeeltelijke verklaring kan geven aan de lage 2D:4D ratio bij *Pan paniscus*. Ook de hoeveelheid testosteron en in welk tijdsvenster het wordt aangeboden speelt een rol in het bepalen van de 2D:4D ratio.

Geschwind en Galaburda (1985) kwamen met bewijzen voor het effect van prenataal testosteron op de ontwikkeling van linkshandigheid en vaardigheden als visueel-ruimtelijk inzicht. Ze suggereerden dat prenataal testosteron de neiging heeft om de groei van bepaalde zones in de linkerhemisfeer te vertragen terwijl gelijkaardige zones in de rechterhemisfeer gestimuleerd worden om te groeien. Dit resulteert in een verschuiving van de handvoorkeur naar links en in een verhoogd visueel-ruimtelijk inzicht.

Men zou kunnen verwachten dat er een evolutie geweest is bij onze voorouders naar een toenemende lateralisatie van handen en hersenen. Kristel de Vleeschouwer vond dat de bonobo's in Planckendael een toenemende voorkeur voor linkshandigheid vertoonden wanneer het moeilijker werd om voedsel te bemachtigen (Vervaecke 2002). Bonobo's gebruiken echter de rechterhand voor banale handelingen als wuiven, bedelen en handen schudden (de Waal 1997). Hoe minder banaal de handeling, hoe meer uitgesproken de voorkeur voor links.

Bonobo's zijn heel behendig in bomen (pers. obs.) en bezitten dus een aantal visuele capaciteiten die hen in staat stellen om afstanden en hellingen in te schatten. In welke mate deze inzichten van nature eigen zijn aan bonobo's of eerder het resultaat zijn van een leerproces, is me tot op heden nog onbekend.

De meer uitgesproken voorkeur voor links bij moeilijkere handelingen en een eventueel hoog visueel-ruimtelijk inzicht (verder onderzoek nodig) bij *Pan paniscus* zouden gecorreleerd kunnen zijn aan de lage 2D:4D ratio.

Volgens Manning (2002) zou een lage 2D:4D ratio een vatbaarheid voor bepaalde parasieten kunnen voorspellen. Net als alle dieren krijgen bonobo's in het wild last van parasieten. Ze hebben geleerd dat sommige planten natuurlijke medicinale bestanddelen bevatten (Dunbar & Barrett 2001). Wanneer de bonobo's in het regenseizoen te kampen hadden met een hogere besmetting met de parasiet *Oesophagostomum* aten ze de bladeren van de harige *Maniophyton fulvum* en *Cola* spp. Deze bladeren werden amper gekauwd en de stekeltjes op de bladeren fungeerden als mechanische werktuigen om een deel van de parasieten uit de darmen weg te schuren (Dupain *et al.* 2002). Of er een relatie bestaat tussen de lage 2D:4D ratio en het voorkomen van parasieten bij bonobo's blijft onduidelijk. Meer onderzoek is hier nog nodig.

De vatbaarheid voor virussen als HIV en de progressie naar symptomen van AIDS kunnen gerelateerd zijn aan hoge prenatale testosteronconcentraties. Aangezien bonobo's en mensen voor 98% verwant zijn, zijn bonobo's voor dezelfde ziektes vatbaar als mensen waaronder voornamelijk kinderziektes, longaandoeningen en hartkwalen.

Hoxgenen zijn ook betrokken in de controle van celgroei en wanneer gedereguleerd, in oncogenese (Manning *et al.* 2003b). Het verkeerdelijk tot expressie komen van HOXA of HOXD kan waargenomen worden in tumoren van de genitale tractus, nieren, huid en darm en aanleiding geven tot onder andere huid papilloma en carcinoma (Cillo *et al.* 1999). Een typische bonobo-aandoening zijn papilloma die als kleine blaasjes op de tong en in de mond

verschijnen. Na onderzoek blijkt dat het verantwoordelijke virus veel gelijkenissen vertoont met de menselijke versie (Vervaecke 2002). Misschien kan er nagegaan worden of er een verband is tussen voorgenoemde ziektes en de lage 2D:4D ratio bij bonobo's.

Vrouwelijke bonobo's bezitten drie kenmerken waarvoor men een hechte relatie met verhoogde testosteronconcentraties kan verwachten: gedeeltelijke dominantie over de mannetjes, meer openlijke agressiviteit en een verlengde receptieve periode. Hoge testosterongehaltes zijn waarschijnlijk niet de directe mechanismen om dominantie en meer uitgesproken agressiviteit van vrouwelijke bonobo's te ondersteunen (Sannen *et al.* 2003a).

Een verhoogd niveau van prenatale androgenen zou de oorzaak zijn van vrouwelijke dominantie bij gevlekte hyena's (*Crocuta crocuta*) (Goymann *et al.* 2001).

Vrouwelijke hyena's hebben een verhoogd testosteron niveau in vergelijking met de meeste andere zoogdieren, wat geassocieerd wordt met een hoog libido, een neiging tot agressief en dominant gedrag en virilisatie. Tijdens de zwangerschap bereikt testosteron bij embryonale hyenavrouwtjes een even hoog niveau als bij embryonale mannetjes waardoor de vrouwelijke foetussen zouden vermannelijken in uiterlijk en gedrag (Vervaecke 2002). Bij bonobo's zijn de veranderingen in androgeenconcentraties tijdens de prenatale fase meer subtiel. Deze kunnen gerelateerd zijn aan de gedeeltelijke dominantie van vrouwtjes.

Benderlioglu en Nelson (2004) toonden aan dat vrouwen met een lage 2D:4D ratio een hoge reactieve agressie hadden. Onder reactieve agressie verstaat men een kwaadaardige respons op frustratie, provocatie of bedreiging. Sociale relaties van bonobo's worden gekenmerkt door grote tolerantie tussen individuen (Furuichi 1997). Ondanks deze tolerantie ontbreekt agressief gedrag niet bij de bonobo's, noch in dierentuinen (pers. obs.) noch in het wild, maar het blijft meestal bescheiden en beperkt van aard in vergelijking met de chimpansee (de Waal 1997). Alhoewel mannetjes meer frequent agressief reageerden ten opzichte van vrouwtjes dan vrouwtjes ten opzichte van mannetjes, waren ranghoge vrouwtjes soms erg agressief tegen ranghoge of ondergeschikte mannetjes (Furuichi 1997).

Gevechten tussen vrouwtjes zijn de ergste in een bonobogemeenschap, maar ze vormen slechts een klein deel van de agressieve confrontaties (de Waal 1997; pers. obs.). Alfavrouw Hermien vertoonde de op één na laagste agressiefrequentie (0,66; Hortense: 0,31), maar uit observaties bleken haar agressie-uitingen het hevigst te zijn. Dit komt overeen met de conclusies van Benderlioglu en Nelson (2004) dat een hoge reactieve agressie correleert met

lage 2D:4D ratio bij vrouwen. De lage agressiefrequentie van Hortense kan het gevolg zijn van het feit dat ze hoogzwanger was tijdens de observatieperiode, waardoor ze het grootste deel van de tijd sliep of rustte (pers. obs.). Redy spendeerde tijdens het ontbijt en avondmaal een groot deel van zijn tijd met blufvertoningen (voornamelijk ongerichte displays) (pers.obs.). Hierdoor werd de agressiefrequentie van Redy het hoogst (1,65). Dit is in overeenstemming met Bailey en Hurd (2004), die postuleerden dat een lage 2D:4D ratio bij mannen correleert met uitingen van fysieke agressie. Redy bezat slechts de derde positie in de hiërarchie van de gemeenschap. Dit betekent dat individuen die meer agressie uiten niet noodzakelijk een hogere rang bezitten (Sannen *et al.* 2003b).

Manning en Bundred (2002) vonden dat een lage 2D:4D ratio in de rechterhand van mannen kan geassocieerd worden met een lage socio-economische status. Zowel mannelijke als vrouwelijke bonobo's bezitten een lage 2D:4D ratio; men zou dus kunnen aannemen dat status in hun gemeenschap relatief onbelangrijk moet zijn. Dit geldt vooral voor relaties tussen volwassen vrouwtjes (de Waal 1997). Naarmate er echter meer studies uitgevoerd werden, zagen onderzoekers steeds meer dat het de vrouwelijke bonobo's waren die verantwoordelijk zijn voor de verschillende aspecten van sociale organisatie. Verder oefenen zij een grote invloed uit op het mannelijke gedrag (Furuichi 1997). Vrouwelijke bonobo's hebben dus wel degelijk een hogere sociale status dan mannelijke bonobo's. Zo bezit Hermien de hoogste positie in de dominantiehiërarchie. Dit betekent dat ze de hoogste sociale status in de geobserveerde bonobogemeenschap heeft. Uit de metingen bleek Hermien ook de laagste 2D:4D ratio te hebben. We kunnen echter niet besluiten dat voor bonobo's 2D:4D ratio negatief gecorreleerd is aan sociale status in de gemeenschap aangezien deze relatie bij de andere bonobo's niet zo uitgesproken was. Dit suggereert dat er nog andere eigenschappen dan lage 2D:4D ratio een indicatie zijn voor de hoge sociale status bij vrouwelijke bonobo's. Zo kan de verlengde oestrus van vrouwelijke bonobo's bijdragen tot de hoge sociale status van vrouwtjes. Het feit dat zelfs vrouwtjes die niet in cyclus zijn, soms dominant kunnen zijn over mannetjes suggereert dat de hoge status van vrouwelijke bonobo's niet volledig kan verklaard worden door voorgaande hypothese. Een andere mogelijkheid is dat de voortplantingsstrategie van mannelijke bonobo's resulteert in hoge sociale status van de vrouwtjes. Mannetjes moeten heel wat moeite doen om door vrouwtjes verkozen te worden en om hun reproductief succes te verhogen. Ook het vormen van coalities tussen vrouwtjes kan een rol spelen in het verwerven van een hoge sociale status (Furuichi 1997).



Figuur 4.2: Hortense en haar zonen: Redy, Vifijo en Zamba

Tot slot dienen er enkele opmerkingen in verband met deze studie gemaakt te worden. Allereerst wil ik de aandacht vestigen op het feit dat er enkel metingen werden genomen van de linker- en rechterhand van de Planckendaelse bonobo's (slechts 8 individuen). Aangezien er geen metingen van Redy en Kidogo's rechterhand zijn en daar Zomi en Zamba geen uitgesproken seksueel dimorfisme in digit ratio vertoonden, is het aantal verworven metingen bijgevolg klein en moeten veralgemeningen van de resultaten met de grootste voorzichtigheid gebeuren. Ik stel dan ook voor om in andere dierentuinen bonobogemeenschappen te observeren en metingen van wijs- en ringvinger te verwerven om zo meer duidelijkheid te krijgen in verband met de relatie tussen 2D:4D ratio en bepaalde fysische en gedragsmatige kenmerken bij bonobo's.

Ten tweede is er het probleem dat zich stelt bij het nemen van de metingen zelf. Zoals eerder vermeld, houden bonobo's steeds hun vingers gebogen waardoor variatie in de metingen ontstaat. Het is dan ook beter om zoveel mogelijk metingen bij elke bonobo uit te voeren en om dit door steeds dezelfde persoon te laten doen, waardoor men zeker is dat er geen variatie optreedt ten gevolge van verschillende criteria voor de metingen gehanteerd door verscheidene personen.

Bonobo's lijken sterk op ons in hun gedrag en wanneer je éénmaal begint met observeren, besef je al snel dat de grens tussen mens en dier wel heel vaag wordt. Ontevreden individuen

trekken een pruillip, jonge bonobo's spelen en kietelen elkaar net zoals kinderen dat doen en wanneer bezoekers voedsel aanbieden (hoewel verboden!) duurt het niet lang vooraleer alle bonobo's rechtop staan met geopende hand om te bedelen. Onmiddellijk weet je dat je niet naar "zomaar" een dier kijkt, maar naar een zeer bewust wezen. Achter de ogen van een bonobo vermoed je een sterke persoonlijkheid, die zowel in emotioneel als in mentaal opzicht op die van onszelf lijkt.

Individuele herkenning is de eerste stap naar het leren kennen van bonobo's en naar het ontwikkelen van een gevoel voor hun sociale relaties. Sommige individuen zijn dikke vrienden, anderen kunnen elkaar niet uitstaan. Wat ongetwijfeld indruk op je maakt, is de ongelooflijke individuele variatie tussen de bonobo's. Net als mensen verschillen ze onderling sterk in hun temperament, intelligentie en gedrag en éénmaal je ze als individuen herkent, zul je ze al snel beginnen te zien als de verschillende persoonlijkheden die ze zijn.

Door bonobo's te bestuderen, kunnen we iets over onszelf te weten komen omdat we een gemeenschappelijke voorouder hebben (de Waal 1997). In plaats van de vraag te stellen welke soort, de bonobo of de chimpansee, het meeste op ons lijkt, is het beter zich af te vragen welke elementen van ons sociaal leven we met de één dan wel met de ander gemeen hebben en welke elementen alleen bij ons voorkomen (de Waal 1988). Misschien hebben bonobo's eigenschappen van onze voorouder bewaard die we in onszelf moeilijk terug kunnen vinden. De bonobo vormt ongetwijfeld een onmisbaar deel in de reconstructie van de menselijke evolutie en hun gedrag zal onvermijdelijk een aantal gekoesterde opvattingen over het verloop van de menselijke evolutie ontzenuwen.

Samenvatting

In de eerste plaats werd er getracht een overzicht te geven van de bevindingen van John T. Manning.

Hij vond dat de relatieve lengte van de wijsvinger (2D) en de ringvinger (4D) een eigenschap was die beïnvloed wordt door een prenatale blootstelling van de foetus aan testosteron- en oestrogeenconcentraties. Testosteron stimuleert de prenatale groei van de wijsvinger en oestrogeen stimuleert prenatale groei van de ringvinger.

Deze lengteverhouding (2D:4D ratio) is seksueel dimorf bij de mens. Mannen hebben typisch een lage 2D:4D ratio, wat wil zeggen dat zij in de uterus blootgesteld worden aan hoge concentraties testosteron en lage concentraties oestrogeen. Typisch voor vrouwen is de hoge 2D:4D ratio. Zij kwamen in de uterus in contact met hoge gehalten oestrogeen en lage gehalten testosteron.

Deze ratio wordt vastgelegd rond de 14^{de} week van de zwangerschap en blijft stabiel vanaf een leeftijd van twee jaar. Uit onderzoek bleken alle relaties tussen 2D:4D ratio en foetale sekssteroiden sterker te zijn in de rechterhand dan in de linkerhand. Dit wijst op het feit dat rechter 2D:4D gevoeliger is voor effecten ten gevolge van de relatieve foetale testosteron- en oestrogeenconcentraties.

Manning en zijn collega's (1998b) vonden dat lage 2D:4D ratio's in mannen geassocieerd zijn met hoge aantallen spermatozoiden. 2D:4D ratio kan dus negatief correleren met mannelijk reproductief succes. Hoge 2D:4D ratio's zijn dan weer geassocieerd met hoge gehalten oestrogeen en luteïniserend hormoon en kunnen dus bij vrouwen positief correleren met vruchtbaarheid.

Testosteron kan ook negatieve effecten hebben op de ontwikkelende foetus. Geschwind en Galaburda (1985) suggereerden dat prenataal testosteron de neiging heeft om de groei van bepaalde zones in de linkerhemisfeer te vertragen, terwijl gelijkaardige zones in de rechterhemisfeer gestimuleerd worden om te groeien. Hierdoor worden taalvaardigheden negatief beïnvloed en wordt de kans op linkshandigheid groter. Verder zal een foetus die hoge testosteronconcentraties produceert, betere rechterhemisfeervaardigheden vertonen zoals wiskundige en muzikale talenten.

2D:4D ratio zou bepaalde ziektes kunnen “voorspellen” en gebruikt kunnen worden bij het stellen van een diagnose. Er werden relaties vastgesteld tussen 2D:4D ratio enerzijds en geboortegewicht, hartinfarcten, borstkanker, autisme, aangeboren bijnierhyperplasia (CAH), type II diabetes en vatbaarheid voor virussen als HIV anderzijds.

Er bleek ook een relatie tussen 2D:4D ratio en seksuele geaardheid te zijn. Homoseksuele vrouwen hebben lagere 2D:4D ratio's dan heteroseksuelen, wat waarschijnlijk aangeeft dat de eerstgenoemden hogere prenatale testosteronconcentraties ondervonden. Bij mannen namen prenatale androgenen toe in de sequentie heteroseksualiteit, homoseksualiteit, biseksualiteit.

Tenslotte ging Manning (2002) de relatie tussen 2D:4D ratio en muzikaal vermogen (potentiële mannelijke hofmakerij) na en onderzocht hij de correlatie tussen 2D:4D ratio en een mogelijke plaatsvervanger van male-male competitie, namelijk competitie sport.

In de tweede plaats werd er nagegaan of de 2D:4D ratio bij onze nauwste verwant, de bonobo, ook seksueel dimorf was en indien ja, of er een verband te vinden was tussen 2D:4D ratio en een aantal fysische en gedragsmatige kenmerken. Zoniet, werd de vraag gesteld of het voorkomen van een lage of hoge 2D:4D verhouding een voordeel voor bonobo's met zich meebrengt.

Om de 2D:4D ratio te bepalen, werden metingen genomen van de wijs- en ringvinger met behulp van een zelfgemaakt schuifpasser voor zowel de linker- als de rechterhand van een aantal bonobo's uit Dierenpark Planckendaal te Mechelen. Na statistische analyse bleken alle bonobo's, behalve Zomi en Zamba, een lage 2D:4D ratio te bezitten. Er kon dus geen seksueel dimorfisme in 2D:4D ratio vastgesteld worden.

Om het gedrag van bonobo's beter te leren kennen, werd de hele gemeenschap geobserveerd gedurende een periode van 22 dagen. Hierbij ging de aandacht vooral naar agressieve uitingen met als doel het opstellen van een dominantiehiërarchie.

Vervolgens heb ik getracht de lage 2D:4D verhouding bij bonobo's in verband te brengen met een aantal gedragskenmerken zoals het uiten van fysieke agressie bij vrouwelijke individuen, sociale status in de gemeenschap, een meer uitgesproken voorkeur voor links bij moeilijke handelingen en een eventueel hoog visueel-ruimtelijk inzicht. Het staat echter vast dat nog meer onderzoek betreffende de relatie tussen de lage 2D:4D ratio bij bonobo's en gedragskenmerken gewenst is.

Referentielijst

- Adams, M.R., J.K. Williams, and J.R. Kaplan. 1995. Effects of androgens on coronary heart atherosclerosis and atherosclerosis-related impairment of vascular responsiveness. *Arteriosclerosis, Thrombosis, and Vascular Biology* 15:562-570.
- Archer, J. 1991. The influence of testosterone on human aggression. *British Journal of Psychology* 82(1):1-28.
- Bailey, A. A. & Hurd, P.L. 2004. Finger length ratio (2D:4D) correlates with physical aggression in men but not in women. *Biological Psychology* (in press).
- Bailey, A.A., D. Wahlsten, and P.L. Hurd. 2004. Digit ratio (2D:4D) and behavioural differences between inbred mouse strains. *Genes, Brain and Behaviour* (in press).
- Baumeister, R.F. 2000. Gender differences in erotic plasticity: the female sex drive as socially flexible and responsive. *Psychological Bulletin* 126:347-374.
- Benderlioglu, Z. & Nelson, R.J. 2004. Digit length ratios predict reactive aggression in women but not in men. *Hormones and behaviour* 46:558-564.
- Bjorntorp, P. 1991. Adipose tissue distribution and functions. *International Journal of Obesity* 15:67-87.
- Blanchard, R., K.J. Zucker, S.J. Bradley, and C.S. Hume. 1995. Birth order and sibling sex ratio in homosexual male adolescents and probably prehomosexual feminine boys. *Developmental Psychology* 31(1):22-30.
- Boesch, C., G. Hohmann, and L.F. Marchant. 2001. Behavioural diversity in chimpanzees and Bonobos. Cambridge University Press.
- Bortels, I. 2002. Effecten van verandering in accommodatie en groepsgrootte op de agressiviteit en de bestaande dominantiehierarchie van een groep bonobo's (*Pan paniscus*) in gevangenschap. Licentiaatthesis, Universiteit Antwerpen.
- Brinton, L.A., C.M. Butler, N.A. Potishman, B. Newman, R.C. Millikan, D. Brogan, M.D. Gammon, and C.A. Swanson. 2000. Menstrual risk factors and early-onset breast cancer. *Cancer causes and control* 11(5):451-458.
- Brown, W.M., C.J. Finn, and S.M. Breedlove. 2002a. Sexual dimorphism in digit length of laboratory mice. *Anat. Rec.* 267:231-234.
- Brown, W.M., M. Hines, B.A. Fane, and S.M. Breedlove. 2002. Masculinized finger length patterns in human males and females with congenital adrenal hyperplasia. *Hormones and Behavior* 42:380-386.
- Buck, J.J., R.M. Williams, I.A. Hughes, and C.L. Acerini. 2003. *In utero* androgen exposure and 2nd to 4th digit length ratio-comparisons between healthy controls and females with classical congenital adrenal hyperplasia. *Human Reproduction* 18(5):976-979.
- Budaev, S.V. 1999. Sex differences in the big five personality factors: testing an evolutionary hypothesis. *Personal and Individual Differences* 26:801-813.
- Burley, N.T. & Foster, V.S. 2004. Digit ratio varies with sex, egg order and strength of mate preference in zebra finches. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271:239-244.
- Chamberlain, N.L., E.D. Driver, and R.L. Miesfeld. 1994. The length and location of CAG trinucleotide repeats in the androgen receptor N-terminal domain affect transactivation function. *Nucleic Acids Research* 22(15):3181-3186.
- Cillo, C., A. Faiella, M. Cantile, and E. Boncinelli. 1999. Homeobox genes and cancer. *Experimental cell research* 248: 1-9.
- Clark, M.M. & Galef, B.G. Jr. 1995. Prenatal influences on reproductive life history strategies. *Tree* 10:151-153.
- Cohen, J. 1992. A power primer. *Psychological Bulletin* 112(1):155-159.

- Coolidge, J.R., H.J. 1933. *Pan paniscus*: Pygmy chimpanzees at the Yerkes Center. *Yerkes Newsletter* 13(1): 2-7.
- Darwin, C. 1871. *The descent of Man, and selection in relation to sex*. London: Raven press.
- Dawood, K., R.C. Pillard, C. Horvath, W. Revelle, and J.M. Bailey. 2000. Familial aspects of male homosexuality. *Archives of sexual behaviour* 29(2): 155-163.
- De Vries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour* 55:827-843.
- De Waal, F. 1988. *Verzoening: vrede stichten onder apen en mensen*. Uitgeverij Het Spectrum bv.
- De Waal, F. & Lanting, F. 1997. *Bonobo: de vergeten mensaap*. Natuur en techniek, Beek.
- De Waal, F. 2001. *Tree of origin: what primate behaviour can tell us about human social evolution*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, and London, England.
- Djian, P., J.M. Hancock, and H.S. Chana. 1996. Codon repeats in genes associated with human diseases: Fewer repeats in the genes of nonhuman primates and nucleotide substitutions concentrated at the sites of reiteration. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 417-421.
- Dugatkin, L.A. & Godin, J.J. 1998. How females choose their mates. (<http://my.dreamwiz.com>)
- Dunbar, R. & Barrett, L. 2001. *Apen: onze verwanten*. Tirion Uitgevers bv. Bosch & Keuning.
- Dupain, J., L. Van Elsacker, C. Nell, P. Garcia, F. Ponce, and M.A. Huffman. 2002. New evidence for leaf swallowing and *Oesophagostomum* infection in bonobos (*Pan paniscus*). *International Journal of Primatology* 23(5): 1053-1062.
- Fink, B., J.T. Manning, and N. Neave. 2004. Second to fourth digit ratio and the 'big five' personality factors. *Personal and Individual Differences* 37:495-503.
- Fink, B., J.T. Manning, N. Neave, and K. Grammar. 2004. Second to fourth digit ratio and facial asymmetry. *Evolution and Human Behaviour* 25: 125-132.
- Firman, R.C., L.W. Simmons, J.M. Cummins, and P.L. Matson. 2003. Are body fluctuating asymmetry and the ratio of 2nd to 4th digit length reliable predictors of semen quality? *Human Reproduction* 18(4): 808-812.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. London: Clarendon Press.
- Furuichi, T. 1997. Agonistic interactions and matrifocal dominance rank of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology* 18(6): 855-876.
- Gangestad, S.W., R. Thornhill, and R.A. Yeo. 1994. Facial attractiveness, developmental stability and fluctuating asymmetry. *Ethology and Sociobiology* 15: 73-85.
- Gangestad, S.W. & Thornhill, R. 1999. Individual differences in developmental precision and fluctuating asymmetry: a model and its implications. *J Evol Biol* 12: 402-416.
- Garn, S.M., A.R. Burdi, W.J. Babler, and S. Stinson. 1975. Early prenatal attainment of adult metacarpal-phalangeal rankings and proportions. *American Journal of Physical Anthropology* 43:327-332.
- Geschwind, N. & Galaburda, A.M. 1985. Cerebral lateralization: biological mechanisms, associations, and pathology. 1.A. hypothesis and a program for research. *Archives of neurology* 42(5): 428-459.
- Goodman, F.R. & Scambler, P.J. 2001. Human HOX gene mutations. *Clin Genet* 59: 1-15.
- Goymann, W., M.L. East, and H. Hofer. 2001. Androgens and the role of female "hyperaggressiveness" in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Hormones and behaviour* 39: 83-92.
- Grammar, K. & Thornhill, R. 1994. Human facial attractiveness and sexual selection: the role of symmetry and averageness. *J Comp Psychol* 108: 233-242.

- Heikkilä, M. 2002. Development of the adreno-genital system, female sex determination, ovarian and adrenal gland ontogeny regulated by WnT-4 in mice. Oulu University Press. (<http://herkules.oulu.fi/isbn9514266844X/isbn951426844X.pdf>)
- Hohmann, G. & Fruth, B. 2001. Use and function of genital contacts among female bonobos. *Anim. Behav.* 60:107-120.
- Huysseune, A. 2004. Morfologie en systematiek: Vertebraten II. Faculteit Wetenschappen, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent.
- Idani, G. 1991. Social relationships between immigrant and resident bonobo (*Pan paniscus*) females at Wamba. *Folia Primatologica* 57:83-95.
- James, W.H. 1996. Evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels at the time of conception. *J. theor. Biol.* 180: 271-286.
- James, W.H. 1997. A potential mechanism for sex ratio variation in mammals. *J. theor. Biol.* 189:253-255.
- James, W.H. 2004. Further evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels around the time of conception. *Human Reproduction* 19(6): 1250-1256.
- Kimura, D. & Carson, M.W. 1995. Dermatoglyphic asymmetry: relation to sex, handedness and cognitive pattern. *Person. Individ. Diff.* 19(4):471-478.
- Lippa, R.A. 2003. Are 2D:4D finger-length ratios related to sexual orientation? Yes for men, no for women. *Journal of Personality and Social Psychology* 85(1):179-188.
- Lutchmaya, S., S. Baron-Cohen, P. Raggatt, R. Knickmeyer, and J.T. Manning. 2004. 2nd to 4th digit ratios, fetal testosterone and estradiol. *Early human development* 77:23-28.
- Manning, J.T., D. Scutt, and D.I. Lewis-Jones. 1998a. Developmental stability, ejaculate size, and sperm quality in men. *Evolution and human behaviour* 19: 273-282.
- Manning, J.T., D. Scutt, J. Wilson, and D.I. Lewis-Jones. 1998b. The ratio of 2nd to 4th digit length: a predictor of sperm numbers and concentrations of testosterone, luteinizing hormone and oestrogen. *Human Reproduction* 13(11):3000-3004.
- Manning, J.T., R.L. Trivers, R. Thornhill, and D. Singh. 1999. The mystery of female beauty. *Nature* 399:214-215.
- Manning, J.T., L. Barley, J. Walton, D.I. Lewis-Jones, R.L. Trivers, D. Singh, R. Thornhill, P. Rohde, T. Bereczkei, P. Henzi, M. Soler, and A. Szwed. 2000. The 2nd:4th digit ratio, sexual dimorphism, population differences, and reproductive success: evidence for sexually antagonistic genes? *Evolution and Human Behavior* 21:163-183.
- Manning, J.T. & Bundred, P.E. 2000. The ratio of 2nd to 4th digit length: a new predictor of disease predisposition? *Medical Hypotheses* 54(5):855-857.
- Manning, J.T., S. Baron-Cohen, S. Wheelwright, and G. Sanders. 2001a. The 2nd to 4th digit ratio and autism. *Developmental Medicine and Child Neurology* 43:160-164.
- Manning, J.T., P. Henzi, and P.E. Bundred. 2001b. The ratio of 2nd to 4th digit length: a proxy for testosterone, and susceptibility to HIV and AIDS? *Medical Hypotheses* 57(6):761-763.
- Manning, J.T. & Taylor, R.P. 2001. 2nd to 4th digit ratio and male ability in sport: implications for sexual selection in humans. *Evolution and Human Behavior* 22:61-69.
- Manning, J.T. 2002. Digit ratio. New Brunswick, NJ: Rutgers University Press.
- Manning, J.T., S. Martin, R.L. Trivers, and M. Soler. 2002. 2nd to 4th digit ratio and offspring sex ratio. *J. theor. Biol.* 217:93-95.
- Manning, J.T., P.E. Bundred, D.J. Newton, and B.F. Flanagan. 2003a. The second to fourth digit ratio and variation in the androgen receptor gene. *Evolution and Human Behavior* 24(6): 399-405.

- Manning, J.T., M. Callow, and P.E. Bundred. 2003b. Finger and toe ratios in humans and mice: implications for the aetiology of diseases influenced by HOX genes. *Medical Hypotheses* 60(3):340-343.
- Manning, J.T. & Robinson, S.J. 2003. 2nd to 4th digit ratio and a universal mean for prenatal testosterone in homosexual men. *Medical Hypotheses* 61(2):303-306.
- Manning, J.T., S. Wood, E. Vang, J. Walton, P.E. Bundred, C. van Heyningen, and D.I. Lewis-Jones. 2004. Second to fourth digit ratio (2D:4D) and testosterone in men. *Asian J. Androl.* 6:211-215.
- Martin, S.M., Manning, J.T., and Dowrick, C.F. 1999. Fluctuating asymmetry, relative digit length, and depression in men. *Evolution and Human Behavior* 20:203-214.
- Mazur, A. & Booth, A. 1998. Testosterone and dominance in men. *Behavioral and brain sciences* 21:353-397.
- McCrae, R.R. & Costa, P.T. 1997. Personality trait structure as a human universal. *American Psychologist* 52(5):509-516.
- McFadden, D. & Bracht, M.S. 2003. The relative lengths and weights of metacarpals and metatarsals in baboons (*Papio hamadryas*). *Hormones and Behavior* 43:347-355.
- McFadden, D. & Bracht, M.S. 2005. Sex differences in the relative lengths of metacarpals and metatarsals in gorillas and chimpanzees. *Hormones and behaviour* 47:99-111.
- McFadden, D. & Shubel, E. 2002. Relative lengths of fingers and toes in human males and females. *Hormones and Behavior* 42:492-500.
- Miller, G.F. 2000. Evolution of human music through sexual selection. In: The origins of music, ed. N.L. Wallin, B. Merker, and S. Brown. Cambridge, Mass: MIT press.
- Neave, N., S. Laing, B. Fink, and J.T. Manning. 2003. Second to fourth digit ratio, testosterone and perceived male dominance. *Proc. R. Soc. Lond.* 270: 2167-2172.
- Olson, M.V. & Varki, A. 2003. Sequencing the chimpanzee genome: insights into human evolution and disease. *Nature Rev Genet* 4: 20-28.
- Phelps, V. R. 1952. Relative index finger length as a sex-influenced trait in man. *American Journal of Human Genetics* 4: 72-89.
- Poulin, M., R.L. O'Connell, and L.M. Freeman. 2004. Picture recall skills correlate with 2D:4D ratio in women but not men. *Evolution and Human Behavior* 25:174-181.
- Putz, R. & Pabst, R. 2000. Sobotta: Atlas van de menselijke anatomie deel 1. Bohn Stafleu Van Loghum, Houten/Diegem.
- Putz, D.A., S.J.C. Gaulin, R.J. Sporer, and D.H. McBurney. 2004. Sex hormones and finger length: What does 2D:4D indicate? *Evolution and Human Behavior* 25:182-199.
- Raes, H. 2003. Dierenfysiologie II: Homeostasisregulatie. Faculteit Wetenschappen, Vakgroep Biologie, Universiteit Gent.
- Reber, A.S. 1985. The Penguin Dictionary of Psychology. London: Penguin Books.
- Rice, W.R. 1984. Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism. *Evolution* 38(4): 735-742.
- Rice, W.R. 1996a. Evolution of the Y sex chromosome in animals. *Bioscience* 46(5):331-343.
- Rice, W.R. 1996b. Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* 381: 232-243.
- Robinson, S.J. & Manning, J.T. 2000. The ratio of 2nd to 4th digit length and male homosexuality. *Evolution and Human Behavior* 21:333-345.
- Roney, J.R., J.C. Whitham, M. Leoni, A. Bellem, N. Wielebnowski, and D. Maestripieri. 2004. Relative digit lengths and testosterone levels in Guinea baboons. *Hormones and Behaviour* 45:285-290.
- Sadalla, E.K., D.T. Kenrick, and B. Vershure. 1987. Dominance and heterosexual attraction. *Journal of Personality and Social Psychology* 52(4):730-738.

- Sanders, G. & Wenmoth, D. 1998. Verbal and music dichotic listening tasks reveal variations in functional cerebral asymmetry across the menstrual cycle that are phase and task dependent. *Neuropsychologia* 36(9):869-874.
- Sanderson, M., M.A. Williams, J.R. Daling, V.L. Holt, K.E. Malone, S.G. Self, and D.E. Moore. 1998. Maternal factors and breast cancer risk among young women. *Paediatric and Perinatal Epidemiology* 12:397-407.
- Sannen, A., M. Heistermann, L. Van Elsacker, U. Möhle, and M. Eens. 2003a. Urinary testosterone metabolite levels in bonobos: a comparison with chimpanzees in relation to social system. *Behaviour* 104: 683-696.
- Sannen, A., L. Van Elsacker, M. Heistermann, and M. Eens. 2003b. Urinary testosterone metabolite levels and dominance rank in male and female bonobos (*Pan paniscus*). *Primates* (prov. accepted).
- Sannen, A., L. Van Elsacker, M. Heistermann, and M. Eens. 2003c. Testosterone and dominance rank in male and female bonobos (*Pan paniscus*). (In prep.).
- Schultz, A.H. 1924. Growth studie on primates bearing upon man's evolution. *American Journal of Physical Antropology* 7:149-164.
- Schwarz, E. 1929. Das Vorkommen des Schimpansen auf den linken Kongo-Ufer. *Rev. Zool. Bot. Afr.* 16: 425-426.
- Singh, D., M. Vidaurri, R.J. Zambarano, and J.M. Dabbs, Jr. 1999. Lesbian Erotic Role Identification: Behavioral, Morphological, and Hormonal Correlates. *Journal of Personality and Social Psychology* 76(6):1035-1049.
- Stevens, J. 2000. Intraseksuele competitie en interseksuele strategieën bij mannelijke bonobo's (*Pan paniscus*) in gevangenschap. Licentiaatthesis, Universiteit Antwerpen.
- Trichopoulos, D., H.O. Adami, and L.B. Signorello. 1998. Towards an understanding of breast cancer etiology. *Cancer Biology* 8:255-262.
- Van Hooff, J.A.R.A.M. 1974. A structural analysis of the social behaviour of a semi-captive group of chimpanzees. In: *Social communication and movement*, Von Cranach & Vin (ed.), Academic Press, London. Pp 75-162.
- Vervaecke, H., H. De Vries, and L. Van Elsacker. 1999. An experimental evaluation of the consistency ability and agonistic dominance in different social contexts in captive bonobos. *Behaviour* 136: 423-442.
- Vervaecke, H., H. De Vries, and L. Van Elsacker. 2000a. Dominance and its behavioral measures in a captive group of bonobos (*Pan paniscus*). *International Journal of Primatology* 21(1):47-68.
- Vervaecke, H., H. De Vries, and L. Van Elsacker. 2000b. Function and distribution of coalitions in captive bonobos (*Pan paniscus*). *Primates* 41(3):249-265.
- Vervaecke, H. 2002. De bonobo's: Schalkse apen met menselijke trekjes. Davidsfonds, Leuven.
- Wei, M., S.P. Gaskill, S.M. Haffner, and M.P. Stern. 1997. Waist circumference as the best picture of non-insulin-dependent diabetes mellitus (NIDDM) compared to body mass index, waist:hip ratio and other anthropometric measurements in Mexican Americans: A seven-year prospective study. *Obesity Research* 5:16-23.
- Wilson, G.D. 1983. Finger length as an index of assertiveness in women. *Personality and Individual Differences* 4: 111-112.

Bijlagen

A. Ethogram

Het onderstaande ethogram is gebaseerd op het groepseigen ethogram voor de bonobo's van Planckendael (Vervaecke *et al.* 2000a). De geobserveerde gedragingen werden gedefinieerd volgens dit ethogram, maar verder verfijnd in functie van de noden van deze studie.

Het ethogram bevat agressieve, affiliatieve, submissieve en overige gedragingen. De opbouw is als volgt: een symbool voor het aanduiden van een gedrag, de benaming van dat gedrag en de beschrijving ervan.

1. AGRESSIEVE GEDRAGINGEN

Categorie.A. Agressieve interacties

		Type I: Niet-uitgelokte agressie
2	Pesten	Een herhaaldelijke poging om iemand te storen. Deze gedragingen bevatten al vanaf de start een tendens zich te zullen terugtrekken en gaan vaak gepaard met typische pestpiepen. Soms vertoont de actor een pilo-erectie, maar nooit een speelgezicht.
		Type II: Reactie op uitgelokte agressie
5	Intentie	De actor maakt plots een dreigende hand- of lichaamsbeweging naar de ontvanger toe.
6	Korte charge	De actor rent kortstondig (enkele stappen), maar agressief in de richting van een individu (het slachtoffer). Dit gedrag gaat vaak gepaard met gespannen lippen en/of vocalisatie. Bij charges is er vanaf de start een duidelijke richting van de agressie, terwijl deze vastberadenheid afwezig kan zijn bij bluffgedrag.
7	Lange charge	Hetzelfde gedrag als het voorgaande (korte charge), maar over een lange afstand.
		Type III: Agressief gedrag met een onduidelijke initiële richting
DD	Gerichte display	De actor rent gespannen tot of langs een ander individu, mogelijk een voorwerp voor zich uitduwend. Bij aanvang van dit gedrag is vaak de richting van de agressie niet helemaal duidelijk (↔ charge).
MD	Mutuele display	Twee individuen doen tegelijkertijd een gerichte display naar elkaar toe.
QA	Clash	Twee vrouwtjes rennen op elkaar in, vaak als gevolg van een mutuele display.

Nota:

Contact-agressie: Elk van bovengenoemde agressieve gedragingen kunnen al dan niet gepaard gaan met lichamelijk contact, zoals bijten, slaan, ...

Categorie.B. Niet-gerichte agressies

Type I: Niet-uitgelokte agressie		
UD	Ongerichte display	Een blufvertoning in het niets, niet gericht naar een ander individu. Vaak wordt er een voorwerp vooruit geduwd om de actie te versterken.
PD	Parallele display	Twee individuen voeren tegelijk een ongerichte display uit langs elkaar (in dezelfde of tegenovergestelde richting)

2. AFFILIATIEVE GEDRAGINGEN

Categorie.C. Seksuele affiliaties

Mast	Masturbatie	De eigen genitaliën betasten met de hand, de voet of een voorwerp.
SI	Seksinspectie	De genitaliën van een ander bekijken of besnuffelen, zonder aanraking.
SI AT	Tactiele seksinspectie	Hetzelfde gedrag als hierboven beschreven (seksinspectie), maar met fysiek contact: aanraking van de genitaliën met de hand of de mond.
SP	Sekspresentatie	De eigen genitaliën aanbieden aan een ander.
COP	Copulatie	Seksuele interactie met een intromissie, een beweging van het bekken en een ejaculatie.
NCM	Niet-reproductieve seks	Alle seksuele interacties behalve copulatie: penis-rubbing, genito-genitaal rubbing, ...

Categorie.D. Niet-seksuele affiliaties

F	Volgen	Het ene individu volgt een ander welbewust van op een korte afstand.
EMB	Omarmen	Het ene individu slaat zijn arm(en) om een ander.
BuW	Buddy Walk	Twee individuen wandelen naast elkaar, waarbij minstens één van beide de ander omarmt.
MW	Mount Walk	Een individu wandelt al leunend op de ander mee in dezelfde richting.

GP	Vlooi-presentatie	Een individu biedt een lichaamsdeel aan met de intentie gevlooid te worden.
G	Vlooiën	De verzorging van de vacht van een groepslid. Dit wordt bij primaten vaak aangewend als een sociaal bindende interactie.

3. SUBMISSIEVE GEDRAGINGEN

Flee	Vluchten	Een individu vlucht op een agressie (type II en III) van een ander individu zonder een signaal van spel. Het vluchten duurt minstens tot de initiële agressie is gestopt.
P	Peering	Het staren in het gezicht van een ander groepslid binnen armlengte (bv. terwijl de ander eet, aan 't vlooiën is, ...)
CRO	Crouch	Een individu buigt door de knieën, drukt zichzelf tegen de grond en grijnst meestal in de richting van de agressor.
GRIN	Horizontal bared-teeth face	Een individu trekt nerveus zijn mondhoeken op en ontbloot stil de op-elkaar-gesloten tanden in de richting van een ander individu (vaak binnen armlengte). Dikwijls geïnterpreteerd als angst of onzekerheid.

4. OVERIGE GEDRAGINGEN

Tantrum	Tantrum	Een individu gooit zich hysterisch krijsend neer op de grond of op een zitplank en maakt heftige draaibewegingen.
1	Displacement	Een individu gaat weg kort nadat een ander binnen één meter genaderd is.
MWI	Mensen werpen iets	Het publiek werpt de dieren op het buiteneiland iets toe, dat al dan niet eetbaar is.
Vis	Visible	Een individu is terug zichtbaar, na even uit het zicht van de observator te zijn verdwenen.
Invis	Invisible	Een individu is onzichtbaar (bv. verdwenen in struikgewas, ...) voor de observator.

B. Observaties

Di 17/08/04: Observatietijd: 13.40 – 18.00

Za 5 Vi Flee

Zo 5 Vi

Dj 5 Zo

Dj 5 Za

Zo 2 Dj

Dj 6 Zo Flee

Za UD

Za DD Re

Zo UD

Zo DD Re Flee

Vi 2 Zo

Dj 2 Vi

Vi 5 Dj Flee

Vi 6 Dj Flee

Dj 2 Za

Re UD

Ki 5 Zo Flee

Voedselcontext: avondeten

Re DD Dj

Dj 2 He

Dj 2 Ki

Dj 5 Za

Re UD

Re UD

Re UD

Vi UD

Vi UD

Za 2 Dj

Dj 5 Za

De gegevens van de eerste observatiedag werden niet gebruikt in de verwerking, aangezien deze eerste dag diende om de verscheidene dieren en gedragingen van elkaar te leren onderscheiden.

Woe 18/08/04: Observatietijd: 12.30 – 18.00

Zo P Re

Zo 5 Ki

Ki 5 Zo

Zo 5 Ki Flee

Zo 2 Za

Za 5 Zo

Vi 6 Ki Flee

Re ? Ki Flee

Re 5 Dj Flee

PD Za & Vi

Re 2 Za

Zo 5 Re

Voedselcontext: publiek

Re 5 Dj Flee

Re 5 Ki Flee

Zo 5 Za

Vi 6 Za Flee

Re 6 Vi Flee

He 5 Dj Flee

Vi 5 Za Flee

Re 6 He

Za P He

He 6 Re Flee

Za DD Zo
Dj 6 Za Flee
Re DD Zo Flee
Za DD Zo
Ki 5 Dj
Dj 5 Za Flee
Ki 5 He
Zo 2 Za
Za 5 Dj Flee
Za 5 Zo Flee
Dj 5 Za Flee
Dj 5 Zo Flee
Zo 5 Dj Flee
Vi P Ki
Vi P Ki
Vi P Ki
Za DD Zo
He 5 Zo
Dj 2 Zo
Ki 6 Vi Flee
Ki 5 Vi Flee
Ki 2 Vi
Za P Re
Za P Re
Vi 2 Ki Flee
Dj 5 Za Flee
Voedselcontext: avondeten
Vi UD
Vi UD
Vi DD He
Re UD
Dj 5 Za Flee
Re DD Za
Vi P He

Do 19/08/04: Observatietijd: 10.20 – 17.40

Voedselcontext: ontbijt

Re UD
He UD
Re 5 He
Re DD Vi
Re DD Vi
PD Ki & Vi
Ki 2 Zo
Ki 2 Za
Ki 5 Za
He 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
Zo 5 Dj Flee
He 6 Dj Flee
He 6 Dj Flee
Re 5 Zo
Dj 2 Za
Dj 2 Zo
Dj 5 Zo
He 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
Re 2 Zo Flee
Re 5 Za

Dj 2 Za
PD Dj & Za
PD Dj & Zo
Re 5 Dj Flee
Dj UD
Za 5 Zo Flee
Zo 2 Dj 5 Zo
He 5 Dj Flee
Zo 6 Za Flee
Zo 2 Dj
Zo P Ki
Dj 2 Zo
He 5 Dj Flee

Ki UD

Ki UD

Ki UD

He 5 Dj Dj Cro

Za 2 He 5 Za

Voedselcontext: publiek

Ho P Re

Zo P He

Zo P He

Za 2 Zo 2 Za

Ho 5 Zo

Dj 5 Zo

He 6 Dj Flee

Za 6 Vi Flee

Vi 5 Zo

Dj 5 Zo

Ki 2 Za

Ki 2 Za

Ki 2 Za

Dj 2 Zo

Za 2 Ki

Za 2 Ki

Za 2 Ki

Ki 5 Za Flee

PD Dj & Vi

PD Dj & Vi

Dj 5 Za Flee

Za 2 Vi

Za 2 Vi

Dj 5 Zo Flee

Dj 5 Zo

Dj 5 Za

Dj 2 Za

Dj 2 Zo

Za 6 Dj Flee

He 5 Dj Flee

Re UD

Re UD

Re UD

Re 5 Vi

Dj P Ki

Re UD

Re UD

Za 2 Zo

Vi 5 Za

Re 5 Dj Flee

Re 2 Dj

Re 5 Dj Flee
PD Ho & Ki
Ho 5 Ki Flee
Re 6 Vi Flee
Re UD
Re 6 Vi Flee
Re 6 Za Flee
Za 6 Re Flee
Zo 6 Re Flee
PD Vi & Dj
Vi 5 Zo Flee
Za 5 Zo Flee
Za 5 Zo Flee
Dj 2 Vi
Zo 2 Dj 5 Zo
Za 2 Ki 5 Za
Ki 5 Za
Ki 5 Za
He 6 Dj Flee
Zo 2 Za 5 Zo Flee
Ki 2 Za
Ki 5 Vi
Dj 2 Ki 5 Dj Flee
Dj 5 Za
Dj 6 Zo Flee
Dj 6 Zo Flee
Dj 2 Ki 2 Dj Flee
Re UD
Re UD
Dj DD Zo
PD Dj & Re
Dj UD
Dj UD
Zo UD
Za 2 Zo Flee
Vi UD
Vi UD
Re UD (5x)
Dj UD
Ki UD
Voedselcontext: avondeten
Re UD
PD Dj & Zo
He 5 Dj Flee
Re UD
Re UD
Za P Ki

Vrij 20/08/04: Observatietijd: 9.20 – 13.00 / 13.35 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt
Za 2 Dj 5 Za Flee
Dj 5 Zo Flee
Re UD
Dj 5 Za Flee
Dj 5 Za
He 5 Dj Flee
Zo P Za
Dj 5 Zo
Dj 5 Zo 6 Dj
Za 5 Zo 5 Za

Dj 6 Zo Flee
Zo 2 Dj 6 Zo Flee
Dj 2 Zo Flee
Dj 2 Vi
Zo P Vi
Dj P Vi
Dj P Ki
Za P Ki
Zo P Ki
Ki 5 Dj Flee
Dj 2 Zo Flee
He 6 Dj Flee
Zo P Dj
Zo P Ki
Dj 5 Zo Flee

Za P Ho
Zo P Dj
Zo P Vi
Dj P Vi
Dj P Vi
Vi 5 He 6 Vi Flee
Vi 5 He 5 Vi Flee
He 2 Vi 5 He 6 Vi Flee
Dj 5 Ki
Vi 5 He 7 Vi Flee
Vi 2 He 7 Vi Flee
Dj P Vi
He 5 Vi Flee
Dj 2 He 5 Dj Flee
Za P Zo
Re 5 Dj Flee
Dj 2 Za
Ho 5 Dj Flee
Zo 2 Za 5 Zo Flee
Dj P Ki
Ki 5 Dj Flee
Ho 5 Dj Flee
Zo 2 Za 5 Zo
Zo 5 Za 5 Zo Flee
Zo P Dj
Zo P He
Re 5 Dj
Za 2 Zo 6 Za Flee
Dj UD
Za 5 Zo
Za 5 Zo
Zo 2 Dj 5 Zo Flee
Zo 2 Re 5 Zo
Za 5 Zo
Re UD
Re UD
Re 2 Zo
Re 5 Zo
Dj 5 Zo
Re UD
Zo 5 Re
Za 5 Dj 5 Za
Zo 2 Vi 5 Zo Flee
Dj 5 Za
He 5 Dj Flee

Zo 2 Dj 5 Zo Flee
Dj UD
Dj 2 Ki 5 Dj
PD Ki & Dj
Re UD
Zo 2 Ki
Za 2 Ki
Ki 5 Za
Dj 5 Za
Dj UD
Zo 2 Za 5 Zo
Za 5 Zo
Re UD (5x)
PD Dj & Vi
Voedselcontext: avondeten
Dj 5 Zo Flee
Re UD (5x)
Dj 5 Ki Flee
Re DD Zo
Dj 5 Re

Za 21/08/04: Observatietijd: 9.45 – 13.00 / 13.30 – 18.00

Voedselcontext: ontbijt
Ki UD
Dj P Vi
Dj 2 Vi
He 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
Dj 2 Zo
He 5 Dj Flee
Zo 2 Za 5 Zo
Dj 2 Zo 6 Dj Flee
Dj 2 Zo
Zo 2 Ho 5 Zo Flee
Zo 2 Ho 5 Zo Flee
Dj 2 Zo 5 Dj Flee
Dj 5 Zo Flee
Dj 5 Zo
Za 2 Dj 5 Za
Ho 6 Dj Flee
Za 5 Zo
Za 5 Zo 5 Za Flee
Zo 2 Dj 5 Zo Flee
Re 5 Ki Flee
Dj 5 Zo
Za 5 Zo 5 Za Flee

Zo 5 Dj 5 Zo Flee
Dj 2 Zo 5 Dj Flee
Dj 5 Zo
He 5 Dj Flee
PD Vi & Re
Vi 5 Za
PD Zo & Vi
Dj 2 He 5 Dj Flee
Dj 5 Zo
Ki 2 Ho 5 Ki Flee
Ho 5 Dj Flee
Ki 2 Ho 5 Ki Flee
Vi 5 Zo
He 5 Vi Flee

Ki UD
Ki UD
Vi 2 He 7 Vi Flee
Ho 5 Vi
He 5 Dj Flee
Vi 2 He 5 Vi Flee
Ho 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
Ki UD
Ki UD
Vi P He
Vi 2 He 6 Vi Flee
Za 5 Ki Flee
Re 5 Zo Flee
Zo P Dj
Dj 5 Za Flee
Dj 5 Vi Flee
Re 2 Za 6 Re Flee
Zo 5 Re
He 5 Za Flee
Za 2 He 5 Za Flee
Zo 5 Za 5 Zo Flee
Zo 2 Dj 5 Zo Flee
Za 2 Dj 5 Za Flee
Za 2 Dj 5 Za Flee
Za 2 Dj 5 Za Flee
Dj 5 Vi
Dj 2 Zo 5 Dj Flee
Re UD
Re UD
Re 5 Dj Flee
Zo 2 Dj 5 Zo Flee
Zo 5 Dj 5 Zo Flee
Dj 5 Zo Flee
Za 5 Zo Flee
Re 5 Za Flee
Za 5 Dj Flee
Zo 2 Dj 5 Zo Flee
Zo 2 Dj 5 Zo Flee
Vi UD
Re UD
Zo 2 Za 6 Zo Flee
Dj 5 Zo Flee
Dj 2 Zo Flee
Zo DD Dj
Zo UD

Ma 23/08/04: Observatietijd: 9.15 – 13.00 / 13.30 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

Re 5 Vi
Re 5 Dj Flee
Re 5 Zo Flee
Dj 2 Zo Flee
Ho 5 Dj Flee
PD Dj & Ki
Dj 2 Ki 5 Dj Flee
Dj 2 Ki 6 Dj
Ki 5 Dj Flee

Ki 5 Dj 5 Ki Flee
Ki 5 Dj
Dj 5 Zo
He 5 Dj Flee
Dj 2 Zo 5 Dj Flee
Voedselcontext: publiek
Dj 5 Ki Flee
PD Dj & Ki
Za 2 Zo
He 5 Zo

Re 5 Vi Flee
Zo 2 Ki 5 Zo Flee
Dj 5 Za
Za 5 Dj Flee
Zo 5 Dj 5 Zo Flee
Dj 5 Ki 5 Dj Flee
Ki 5 Dj Flee
Re UD
Za 2 Re 5 Zo
Re 5 Vi Flee
Dj 5 Zo
Dj 5 Zo
Re UD
Re UD
Re UD
Dj 5 Za Flee
Dj 2 Zo 5 Dj Flee
Dj 2 Zo 5 Dj Flee
He 5 Vi Flee
Re UD
Re UD
Re UD
Vi 5 Dj Flee
Za 5 Zo Flee

Voedselcontext: avondeten
Re UD
Re UD
PD Re & Dj
Re P He
Dj 6 Zo Flee
Dj 5 Zo Flee
Dj 5 Zo 5 Dj Flee
Re 5 He
Ho 6 Re Flee
He 6 Re Flee
Ki UD
He 7 Re Flee
He 5 Dj Flee
Re 5 Dj Flee

Di 24/08/04: Observatietijd: 9.25 – 13.00 / 13.30 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt
Ki UD
Dj 5 Za Flee
PD Zo & Re
Zo UD
He 5 Dj Flee

Dj 5 Za
Za 2 Dj
PD Vi & Dj

Vi UD
Vi UD
Vi UD
Vi UD
PD Dj & Zo
Ki UD
Dj 5 Zo
Dj 5 Zo
He 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
Dj 5 Zo
Dj 2 Ki 5 Dj
Za 2 Zo
Za 2 Dj 5 Za Flee
Za 2 Dj 5 Za Flee
He UD
Vi 5 He
Za 5 Zo
Vi 2 Zo
He 7 Vi Flee
He 5 Vi Flee
PD Dj & Vi
Ho 5 Dj Flee
Re UD
Dj UD
Dj DD Zo
PD Dj & Vi
PD Dj & Vi
Re UD
Dj UD
Dj UD
Dj UD
Dj DD Zo
Zo 5 Dj 5 Zo Flee
PD Ki & Za
Ki UD

Voedselcontext: avondeten

Re UD (5x)
Za 2 Dj 5 Za
Za 2 Dj 5 Za Flee
Dj 5 Za Flee
Dj 5 Za Flee
Dj 5 Za
PD Re & Dj
He 5 Za Flee
PD Dj & Ki

Woe 25/08/04: Observatietijd: 9.55 – 13.00 / 13.30 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

Ki UD
Zo P Vi
Zo P Dj
Zo P Dj
Dj 5 Zo
He 5 Dj Flee
Dj 5 Zo

Dj 5 Za
He 5 Dj Flee
Vi 5 Dj
PD Dj & Zo

Vi DD Zo
Vi 5 He 5 Vi Flee
He 5 Vi Flee
PD Dj & Za
Re UD
PD Dj & Re
Re UD
Re 5 Vi Flee
Za 5 Zo 5 Za
Dj P Ho
Re UD
Za UD
Zo 5 Za Flee
Za 5 Zo
Vi 5 Za Flee
Za 5 Ki 5 Za
Za 5 Zo

Voedselcontext: avondeten

Re UD (6x)
Re 5 He 5 Re Flee
Re 5 Ho 5 Re Flee
Re 5 He 7 Re Flee
Ho 7 Re Flee
Re 5 He
Ho 5 Re Flee

Do 26/08/04: Observatietijd: 10.08 – 13.00 / 13.30 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

Za 5 Zo Flee
Vi 5 He
Vi 5 Zo
Dj 5 Vi
Za 2 He

Vi 5 Za Flee
PD Re & Dj
Vi 5 Dj
Vi 5 Za
Dj 2 Ki 5 Dj
He 6 Vi Flee
He 5 Vi Flee
Vi 5 He
Vi 5 He
Vi 5 He Flee
Vi 5 Dj Flee
Ki UD
Ki UD
Vi 5 He 7 Vi Flee
Vi 5 He 5 Vi Flee
PD Ki & Dj
Za UD
Re UD
He 5 Ho Flee
Zo 6 Za Flee
Zo 5 Za Flee
Re DD Vi
He 6 Re Flee
Ki 6 Re Flee
PD Ho & Ki
PD Ki & Dj
Voedselcontext: publiek

Zo 5 Za
Ki DD He
PD Ho & Ki
Za 5 Zo
PD Ki & Ho
PD Re & Za
PD Re & Za
PD Ki & Dj
Za UD
Za 5 Ki
Zo 5 Za 5 Zo Flee
Re 5 Ki
Voedselcontext: avondeten
Re UD (6x)
Za P He

Vrij 27/08/04: Observatietijd: 9.40 – 13.00 / 13.15 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt
PD He & Vi
Vi 5 He
Vi 5 He 6 Vi Flee
Ki UD
Ki UD
Ki UD
Vi UD
Vi UD
PD Ki & Dj
Ki DD Dj
Zo P Vi
Za P Vi
Vi 5 Za
Dj 2 Zo
He 5 Dj Flee
PD Zo & Vi
Re 5 Vi Flee
Zo P Ki
Dj 5 Ki
Dj 5 Ki
Vi 5 He
Ki 5 Dj
Dj 5 Ki
Ki 5 Dj
Re 5 Dj Flee
Zo 5 Vi
Vi 2 He
Vi 5 Dj
Vi 5 He 5 Vi Flee
Vi 5 Dj Flee
Vi 5 Dj Flee
Vi 2 Dj Flee
Vi 2 He 7 Vi Flee
Re UD
Voedselcontext: avondeten
Dj P Re
Re UD (13x)
He P Re
Re P He
Dj 5 Za Flee
Re DD Vi
Vi P He

Vi P He
Ki P He
Dj 5 Ki 5 Dj Flee

Za 28/08/04: Observatietijd: 9.20 – 13.00 / 13.30 – 18.00

Voedselcontext: ontbijt

Za P Vi

Re 5 He
Re P He
Re 5 Vi Flee
Vi 5 Zo Flee
Re UD
He 5 Dj Flee
Vi 5 Zo
Za 5 He
Re UD
Re DD He
Re 5 He 6 Re Flee
Vi 5 Za
He 5 Vi Flee
REST
He 6 Dj Flee
Ki UD
Vi 5 He
Re 5 Vi

Voedselcontext: avondeten

Re UD (8x)
Dj 2 Zo
Dj 5 Vi Flee
Vi 5 Dj
Ki 2 Dj 5 Ki Flee
Ki 2 Dj
Ki 2 Dj
Ki 2 Dj Flee
Dj 2 Ki
Dj 5 Ki
Dj 5 Ki 5 Dj
Dj 2 Ki 5 Dj
Dj 5 Ki
Dj UD
Dj UD
Vi UD
Zo 5 Za Flee

Ma 30/08/04: Observatietijd: 10.40 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

Ki 5 Zo
Zo P Dj
Ki 5 Zo

Ki UD
PD Ki & Dj
Re 5 Zo Flee
He 5 Vi Flee
Re UD
Re 5 He
Re P He
Dj P Ho
Za 2 Zo
Re P He
Re P He

Dj 2 Zo
Za 5 Zo
Za 5 Zo 6 Za Flee
Dj 5 Zo
Za 2 Zo 6 Za Flee
Zo 5 Za
Ho & He Hugging
Vi 5 Za
Re 5 Za
Re 5 Za
Za 5 Zo Flee
Za 2 He
Za 2 He
Za 2 He
Za 2 He 5 Za Flee
Re UD
Ki 5 Vi Flee
PD Dj & Vi
PD Vi & Zo
Dj P Ho
Dj P Ho
Re UD
Ki 5 Zo
Ki 5 Zo
Zo 2 Ki
Ki 5 Zo
Ki 5 Zo
PD Dj & Vi
Za 5 Zo
Voedselcontext: avondeten
Dj 5 Ki Flee
Ki 5 Dj Flee
Ho 5 Zo Flee

Di 31/08/04: Observatietijd: 10.30 – 13.00 / 13.30 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

Dj UD
Ki UD
Re UD
Vi P He
Re 5 Dj Flee
Za P Vi
Za P Vi
Dj 2 Ki
Za P Vi
Vi 5 Za
Vi 5 Za Flee
Ki 5 Zo Flee
Zo 5 Za Flee
PD Ki & Re
Ki UD
Za 2 Zo
Re UD
Zo 5 Dj
Zo 5 Dj
Voedselcontext: nootjes
Re UD
Re P He
Re P He
He 5 Za Flee

Re 5 Zo Flee
Vi P He
Vi 5 Zo
Dj 5 Zo
Re P He
Re 5 Za Flee
Za 5 Re
Zo 5 Dj 5 Zo
Re 5 Dj
Re 5 Dj Flee
Ki DD Dj
Dj UD
Vi DD Dj
MD Re & Zo
Re UD
Ki DD Dj
Ki 2 He
Ki 2 Ho
Re UD
Ki 5 Vi
Za P Vi
Za P Ki

Woe 01/09/04: Observatietijd: 10.10 – 13.00 / 13.30 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

PD Re & Vi
PD Re & Vi
Re 6 Dj Flee
Dj P He
Zo P He
Za 5 Zo
Re DD He
Zo UD
PD Vi & He
Ho 6 Ki Flee
Re 5 Zo
Re 5 Za
Vi 5 Za
Ho 5 Za
Re 5 Zo
Re 5 Zo
Re 5 Dj Flee
Vi 5 Zo 6 Vi Flee
REST
Za 6 Re Flee
Re UD
Zo UD
Re UD
Re 5 Za
Vi 2 He 6 Vi Flee
Za 5 Zo
Re 5 Za
PD Re & He
Voedselcontext: avondeten
Vi 2 He 5 Vi Flee
Vi P He
Vi P He
Vi P He
Vi P He
Zo DD Vi

Za 5 Zo

Do 02/09/04: Observatietijd: 10.35 – 13.35 / 14.05 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

Ki UD
Ki UD
Re P He
Za 5 Zo
Zo 5 Ho
Zo 2 Ho 5 Zo Flee
Vi P He
Re P Zo

Zo UD

Zo 2 Za

Re 5 Za

Re 5 Zo Flee

Zo 5 Za

Zo 5 Za Flee

Ho 5 Dj Flee

Vi 5 He

Re UD

He 5 Vi

Voedselcontext: savooi en nootjes

He 5 Vi Flee
He 6 Vi Flee
He 6 Dj Flee
He 5 Vi
He 6 Vi Flee
Vi 5 Ho 5 Vi Flee
Ho 5 Vi Flee
Re 6 Dj Flee

Vi 5 Za

REST

Voedselcontext: publiek

Vi 5 Ho
He 7 Vi Flee
PD He & Vi
Re 5 Zo
Re UD
PD Dj & Ki
Zo 5 Za
Ki 5 Vi
Re DD Zo

REST

Voedselcontext: avondeten

Re UD
Vi P Ki
Za 5 Zo 5 Za Flee
Za 5 Zo

Vrij 03/09/04: Observatietijd: 10.00 – 17.45

Voedselcontext: ontbijt

Ki UD
Re UD
Re UD
Re UD
Re 5 Dj Flee
He P Re
He P Re
Zo 5 Za

Re 5 Vi Flee
Ki 5 Zo
Re DD He
Vi P He
Dj 5 Ki Flee
Dj 2 Ki
Ki 5 Dj Flee
Ki 5 Dj
Ki 5 Dj
Ki 5 Dj 5 Ki
Ki 5 Dj 5 Ki
Dj P Ki
Za 5 Zo 5 Za Flee
He 5 Dj Flee

Za 2 Dj
Dj 5 Za
Za 2 Zo
Dj 5 Za
Za P Dj
He 5 Dj Flee
Dj 5 Za Flee
Dj UD
Dj UD
Ki 5 Za
Re 5 Ki
Re UD
Dj UD

Voedselcontext: honing

Re 5 Dj Flee
Ho 5 Re Flee
Re 5 Dj Flee
Vi 5 Za
Ho 5 Vi Flee
Vi 5 Dj Flee
Re 5 Vi Flee

REST

Voedselcontext: publiek

Ho 5 Ki
Ho 5 Ki
Re UD
Re 5 Zo
He UD
Ho 5 Zo
Re 5 Zo
He 6 Ki Flee
Re 5 Za
Re 5 Zo Flee
Vi 5 Zo
He 5 Vi Flee
Re 5 Za
Ho 5 Zo
Dj P Ki
Za P Ki
Zo P Ki

Re 5 He
Dj 5 Za
Re UD
Re 5 Vi

Voedselcontext: avondeten

Re UD

Re UD
Re UD
Re 5 Dj
Vi 5 Za Flee
Re 5 Dj Flee
Za 2 Zo 5 Za Flee
Za 2 Zo 5 Za
Za 5 Zo 5 Za Flee
Zo 2 Dj
Zo 5 Dj 5 Zo

Za 04/09/04: Observatietijd: 9.40 – 18.00

Voedselcontext: ontbijt

Re 5 Dj Flee
Re 5 Ho
He 5 Ho Flee
Re 5 Ho
Ho P He
Za P He

Dj UD

Vi 5 He 5 Vi Flee

PD Vi & He

PD Vi & Za

Ho 5 Zo

Ho 5 Vi Flee

PD Za & Vi

Za 5 Zo 5 Za Flee

Za 5 Zo

Za 5 Zo

Dj UD

PD Dj & Vi

He 6 Vi Flee

He 6 Vi Flee

He 7 Vi Flee

Vi 5 He

Vi 5 He

Vi 5 He

Voedselcontext: publiek

Ho 5 Zo Flee

Ho 5 Zo

Ho 5 He

Dj 5 Za

Re UD

Voedselcontext: nootjes

Re 5 Dj Flee

Vi 2 He

Vi 2 He

Vi 2 He 5 Vi Flee

Za 5 Zo

Vi 2 He

Za P Re

Voedselcontext: publiek

Re UD

Ho 5 Zo Flee

Re UD

Voedselcontext: avondeten

He 5 Dj Flee

Vi P He

Ho 5 Dj 5 Ho

He 6 Dj Flee

Zo UD
PD Dj & Vi
Vi UD
Re UD

Ma 06/09/04: Observatietijd: 8.50 – 17.30

Voedselcontext: ontbijt

Re UD
Re UD
Za 5 Ki
Za 5 Ki
Ki 5 Zo
Re DD Vi
Zo 5 Za 5 Zo Flee

Re 5 Vi Flee

REST

Dj 5 Zo

Zo 5 Ho 5 Zo Flee

REST

Voedselcontext: avondeten

Re DD Ki
Re UD (5x)
He P Re
Re DD Vi
Re P He
Dj 5 Zo
Vi P He
Vi P He
Ho P He
Ho P He
Ho P He

Di 07/09/04: Observatietijd: 8.50 – 13.00 / 13.30 – 17.30

Voedselcontext: ontbijt

Re UD
Zo 5 Za Flee
Re P He
Zo P He
Za P He
Za P He
Za P He
Vi P He
Vi P He
Vi P He
Zo P He
Zo P He
Zo P He
Zo P He
Zo P He
He 5 Dj Flee
Zo P Dj
Re 5 Dj Flee
Dj 5 Zo

Dj P Ki

Zo 5 Za Flee

Zo 2 Za

Dj 5 Zo

Dj P Za

Za 2 Dj 5 Za Flee

Re UD

Zo 2 Za

Dj 5 Za
Za 5 Dj
DJ 5 Za
Za 5 Dj 5 Za Flee
Dj 5 Zo 5 Dj Flee
Zo 5 Dj Flee
Re UD
Re UD
Vi UD
Zo 5 Dj
PD Vi & Za
Dj 5 Za
Re 5 Dj Flee
Dj UD
Vi P He
Vi P He
Re P He
Re P He
Zo 5 Za 5 Zo Flee
Vi 5 Dj Flee
Voedselcontext: avondeten
 Zo P Vi
 Vi 5 Dj
 Vi 5 Dj

Woe 08/09/04: Observatietijd: 10.20 – 13.00 / 13.30 – 17.30

Voedselcontext: ontbijt

 He 5 Vi Flee
 Vi P He
 Vi P He
 Vi P He
 Za P Ki
 Zo P Vi
 Za 5 Zo
 Zo 5 Ho 5 Zo Flee
 Re 5 Vi Flee
 Zo 5 Ho 5 Zo Flee
 Za 5 Zo
 Vi 5 Zo Flee
 Zo 2 Vi 5 Zo Flee
 Zo 2 Dj
 Vi 5 Zo Flee
 Vi 5 Dj
 Dj 5 Zo 5 Dj Flee
 Zo 2 Vi 5 Zo Flee
 Zo 2 Dj 5 Zo
 Re 5 Za
 Dj 5 Zo 5 Dj Flee
 Re DD Za
 Dj 5 Ki
 Zo 5 Za
PD Zo & Za
Re UD
Re UD
Vi 5 Zo 5 Vi Flee
Voedselcontext: nootjes
 Ho 5 Dj Flee
 Ho 5 Dj Flee
 Dj P Ho
 Dj P Ho

Zo 5 Za 5 Zo Flee
PD Zo & Za
Vi 5 He 6 Vi Flee
Vi 5 He 5 Vi Flee
Vi 5 He
Vi 2 Zo
Vi 2 Zo
Za 5 Zo 5 Za Flee

Zo 5 Dj
Zo 5 Za Flee
Re 5 Dj Flee
Vi 5 Zo Flee
He 5 Re Flee
Re UD
Vi 5 Dj Flee
He 5 Dj Flee
Voedselcontext: avondeten
Re UD
Re UD
He 5 Vi Flee
Vi P He
Re DD Ki
Vi P He

Do 09/09/04: Observatietijd: 10.10 – 13.00 / 13.30 – 17.30

Voedselcontext: ontbijt
Re DD He
Ho 5 Zo Flee
Zo 2 Ho 5 Zo Flee
Vi P He
Ho 5 Zo Flee
Vi P Re
He 5 Vi Flee
Vi P He
Re 5 Dj Flee
Re 5 Za
Zo 2 Ho 5 Zo Flee
Vi P He
Za 5 Ki 5 Za Flee
Dj 2 He 5 Dj Flee
Vi P He
Vi p He
Dj 5 zo Flee
Za 2 Zo
Za 5 Ki 5 Za Flee
He 5 Dj Flee
Dj 2 He 5 Dj Flee
Za 5 Zo 5 Za
Za 5 Zo 6 Za Flee
Vi 5 Za
Zo P Vi
Vi 5 Zo Flee
Re UD
Vi 5 He
Vi 5 Dj Flee
Zo 5 Dj 5 Zo
Zo 2 Ho 5 Zo Flee
Zo 2 Ho 5 Zo Flee
Zo 2 Ho
Zo 2 Ho 5 Zo Flee

Zo 2 Dj 5 Zo
Zo 2 Za
Za 2 Zo 7 Za Flee
Voedselcontext: avondeten
Re UD
Re UD
Re UD
Re DD Ki

Vrij 10/09/04: Observatietijd: 10.50 – 13.00 / 13.30 – 17.30

Voedselcontext: ontbijt
Ki UD
Re DD Dj
Re 5 Zo
Zo 5 Za Flee
Re UD

Re UD
Zo 2 Dj 5 Zo
Zo P Ki
Dj 5 Za Flee
Za 2 Zo 5 Za Flee
Zo 5 Dj 5 Zo Flee
Zo 5 Za
Zo 2 Za
Za 5 Zo
REST
Zo 2 Vi 5 Zo Flee
Zo 2 Vi
Za 5 Zo
Zo 2 Vi 5 Zo Flee
Zo P Vi
Re 5 Za
Zo P Re
Za 5 Zo
Zo 2 Dj 5 Zo

Voedselcontext: avondeten
Vi P He
Vi 5 Zo
Vi 5 Za Flee
Dj 2 Ki
Dj 2 Ki
Vi 5 Za
Dj 2 Ki 5 Dj Flee

Za 11/09/04: Observatietijd: 9.20 – 13.00 / 13.30 – 17.30

Voedselcontext: ontbijt
Za 2 Re 5 Za
Dj 5 Zo

Zo 2 Za
REST
He 5 Dj Flee
SLEEP & GROOM
Re UD

Voedselcontext: avondeten
Re UD
Re UD

C. Metingen van wijs- en ringvinger

Hermien

Rechterhand: Wijsvinger: 8,2 ; 8,2 ; 8,3 ; 8,4 ; 8,3 cm
Ringvinger: 9,2 ; 9,2 ; 9,3 cm

Linkerhand: Wijsvinger: 8,2 ; 8,4 ; 8,4 ; 8,3 ; 8,4 cm
Ringvinger: 9,1 ; 9,2 ; 9,1 ; 9,3 cm

Hortense

Rechterhand: Wijsvinger: 8,2 ; 8,1 ; 8,3 ; 8,1 ; 8,2 ; 8,3 ; 8,2 cm
Ringvinger: 9,0 ; 8,9 ; 9,1 ; 8,9 cm

Linkerhand: Wijsvinger: 8,3 ; 8,2 ; 8,3 ; 8,2 ; 8,1 ; 8,2 ; 8,4 ; 8,3 cm
Ringvinger: 9,0 ; 9,1 ; 8,9 ; 9,2 ; 9,0 ; 9,1 ; 8,9 cm

Kidogo

Rechterhand: Wijsvinger: 7,6 ; 7,7 ; 7,7 ; 7,5 ; 7,5 ; 7,7 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,5 ; 7,4 ; 7,6 ; 7,7 cm
Ringvinger: 7,9 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,5 ; 7,5 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,5 cm

Linkerhand: Wijsvinger: 7,8 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,7 ; 7,9 ; 7,7 ; 7,6 ; 7,7 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,6 cm
Ringvinger: 8,3 ; 8,5 ; 8,4 ; 8,5 ; 8,4 ; 8,2 ; 8,4 ; 8,5 ; 8,4 ; 8,5 ; 8,4 ; 8,3 cm

Vifijo

Rechterhand: Wijsvinger: 7,2 ; 7,2 ; 7,4 ; 7,5 ; 7,4 ; 7,3 ; 7,2 ; 7,3 ; 7,2 ; 7,5 ; 7,5 cm
Ringvinger: 7,8 ; 8,0 ; 8,1 ; 7,9 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,0 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 cm

Linkerhand: Wijsvinger: 7,3 ; 7,4 ; 7,6 ; 7,4 ; 7,3 ; 7,6 ; 7,4 ; 7,5 ; 7,6 ; 7,5 cm
Ringvinger: 7,9 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,1 ; 8,0 cm

Djanao

Rechterhand: Wijsvinger: 7,6 ; 7,5 ; 7,8 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,6 cm
Ringvinger: 8,1 ; 8,2 ; 8,3 ; 8,1 ; 8,2 ; 8,3 ; 8,1 ; 8,2 ; 8,2 ; 8,2 ; 8,3 cm

Linkerhand: Wijsvinger: 7,5 ; 7,6 ; 7,3 ; 7,8 ; 7,6 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,7 ; 7,8 ; 7,6 ; 7,5 cm
Ringvinger: 8,4 ; 8,5 ; 8,3 ; 8,3 ; 8,3 ; 8,4 ; 8,5 ; 8,3 ; 8,3 ; 8,2 ; 8,3 cm

Zomi

Rechterhand: Wijsvinger: 7,2 ; 7,2 ; 7,2 ; 7,2 cm
Ringvinger: 7,4 ; 7,5 ; 7,4 ; 7,5 cm

Linkerhand: Wijsvinger: 7,2 ; 7,2 ; 7,1 ; 7,2 cm
Ringvinger: 7,5 ; 7,6 ; 7,5 ; 7,6 cm

Zamba

Rechterhand: Wijsvinger: 6,5 ; 6,8 ; 6,5 ; 6,6 ; 6,6 cm
Ringvinger: 7,0 ; 7,1 ; 6,8 ; 7,0 ; 7,1 cm

Linkerhand: Wijsvinger: 6,8 ; 6,7 ; 6,8 ; 6,7 ; 6,8 cm
Ringvinger: 7,0 ; 6,9 ; 7,0 ; 6,8 ; 7,0 cm

D. MatMan

Peering

	He	Re	Ki	Ho	Vi	Dj	Zo	Za
He	*	14	1	2	30	1	10	6
Re	4	*	0	1	1	1	2	3
Ki	0	0	*	0	4	6	6	5
Ho	0	0	0	*	0	6	0	1
Vi	0	0	0	0	*	5	8	6
Dj	0	0	0	0	0	*	8	1
Zo	0	1	0	0	0	0	*	1
Za	0	0	0	0	0	1	1	*

Reorder Matrix to Fit Linear Hierarchy

Matrix: Sheet2

	Number of Inconsistencies	Total Strength of Inconsistencies
Initial	3	4
Final	0	0

Linear Hierarchy

Matrix

Sheet6

Matrix total	136
Landau's linearity index (h)	0,833333
Linearity index h' (corrected for unknown relationships)	0,880952
Expected value of h or h'	0,333333
Maximum number of circular triads	20
Expected number of circular triads	14
Actual number of circular triads	3,5
Kendall's coefficient of linearity (K)	0,825
Chi-square value (degrees of freedom)	43 21

Directional consistency index **0,897059**

Number and % of unknown relationships	4 14,29%
Number and % of one-way relationships	20 71,43%
Number and % of two-way relationships	4 14,29%
Total number of relationships	<u>28 100%</u>

Number and % of tied relationships 2 7,14%

Improved Linearity Test using h' Index

Number of Randomizations 10000

Right tailed probability **0,0025**

Left tailed probability 0,9976

Fleeing upon aggression

	He	Ho	Re	Ki	Vi	Dj	Zo	Za
He	*	2	8	1	38	48	1	5
Ho	0	*	5	4	5	10	16	0
Re	4	0	*	5	18	24	11	6
Ki	1	0	1	*	4	18	2	3
Vi	2	0	0	1	*	12	12	7
Dj	0	0	0	6	2	*	35	22
Zo	0	0	2	1	3	16	*	24
Za	0	0	3	1	1	4	19	*

Reorder Matrix to Fit Linear Hierarchy

Matrix: Sheet1

	Number of Inconsistencies	Total Strength of Inconsistencies
Initial	2	2
Final	0	0

Linear Hierarchy

Matrix Sheet1

Matrix total	413
Landau's linearity index (h)	0,809524
Linearity index h' (corrected for unknown relationships)	0,821429
Expected value of h or h'	0,333333
Maximum number of circular triads	20
Expected number of circular triads	14
Actual number of circular triads	4
Kendall's coefficient of linearity (K)	0,8
Chi-square value (degrees of freedom)	42 21

Directional consistency index **0,675545**

Number and % of unknown relationships	1	3,57%
Number and % of one-way relationships	11	39,29%
Number and % of two-way relationships	16	57,14%
Total number of relationships	<u>28</u>	<u>100%</u>

Number and % of tied relationships 1 3,57%

Improved Linearity Test using h' Index

Number of Randomizations 10000

Right tailed probability **0,010899**

Left tailed probability 0,989201

E. Statistische analyse

Normaliteittest

L_female : Test for Normality for ratio

The UNIVARIATE Procedure
Variable: ratio

Tests for Normality

Test	Statistic		p Value	
Shapiro-Wilk	W	0.947429	Pr < W	0.2018
Kolmogorov-Smirnov	D	0.157425	Pr > D	0.0945
Cramer-von Mises	W-Sq	0.088374	Pr > W-Sq	0.1555
Anderson-Darling	A-Sq	0.530277	Pr > A-Sq	0.1650

L_male : Test for Normality for ratio

The UNIVARIATE Procedure
Variable: ratio

Tests for Normality				
Test	Statistic		p Value	
Shapiro-Wilk	W	0.894711	Pr < W	0.0101
Kolmogorov-Smirnov	D	0.165736	Pr > D	0.0555
Cramer-von Mises	W-Sq	0.161123	Pr > W-Sq	0.0169
Anderson-Darling	A-Sq	1.070505	Pr > A-Sq	0.0072

R_female : Test for Normality for ratio

The UNIVARIATE Procedure
Variable: ratio

Tests for Normality				
Test	Statistic		p Value	
Shapiro-Wilk	W	0.928458	Pr < W	0.1139
Kolmogorov-Smirnov	D	0.174018	Pr > D	0.0822
Cramer-von Mises	W-Sq	0.091179	Pr > W-Sq	0.1413
Anderson-Darling	A-Sq	0.57303	Pr > A-Sq	0.1256

R_male : Test for Normality for ratio

The UNIVARIATE Procedure
Variable: ratio

Tests for Normality				
Test	Statistic		p Value	
Shapiro-Wilk	W	0.942524	Pr < W	0.3811
Kolmogorov-Smirnov	D	0.151565	Pr > D	>0.1500
Cramer-von Mises	W-Sq	0.051204	Pr > W-Sq	>0.2500
Anderson-Darling	A-Sq	0.356819	Pr > A-Sq	>0.2500

Wilcoxon rank voor linkerhand

The SAS System
The NPAR1WAY Procedure

Wilcoxon Scores (Rank Sums) for Variable ratio Classified by Variable sex					
sex	N	Sum of Scores	Expected Under H0	Std Dev Under H0	Mean Score
F	26	611.50	702.0	56.151707	23.519231
M	27	819.50	729.0	56.151707	30.351852

Average scores were used for ties.

Wilcoxon Two-Sample Test	
Statistic	611.5000
Normal Approximation	
Z	-1.6028
One-Sided Pr < Z	0.0545
Two-Sided Pr > Z	0.1090
t Approximation	

Wilcoxon Two-Sample Test	
One-Sided Pr < Z	0.0575
Two-Sided Pr > Z	0.1150
Z includes a continuity correction of 0.5.	

Rechterhand t test

Right Hand: Differences in mean between male and female
The TTEST Procedure

Statistics											
Variable	sex	N	Lower CL Mean	Mean	Upper CL Mean	Lower CL Std Dev	Std Dev	Upper CL Std Dev	Std Err	Minimum	Maximum
ratio	F	22	0.9158	0.9264	0.937	0.0184	0.0239	0.0342	0.0051	0.8913	0.973
ratio	M	16	0.911	0.9223	0.9337	0.0157	0.0213	0.033	0.0053	0.8889	0.9577
ratio	Diff (1-2)		-0.011	0.004	0.0193	0.0186	0.0229	0.0297	0.0075		

T-Tests					
Variable	Method	Variances	DF	t Value	Pr > t
ratio	Pooled	Equal	36	0.54	0.5958
ratio	Satterthwaite	Unequal	34.4	0.55	0.5890

Equality of Variances					
Variable	Method	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
ratio	Folded F	21	15	1.26	0.6555

F. Berekenen van 2D:4D ratio

Linkerhand

aap	sex	wijsvinger	ringvinger	ratio
Hermien	F	8,2	9,1	0,901099
Hermien	F	8,4	9,2	0,913043
Hermien	F	8,4	9,1	0,923077
Hermien	F	8,3	9,3	0,892473
Hortense	F	8,3	9	0,922222

Hortense	F	8,2	9,1	0,901099
Hortense	F	8,3	8,9	0,932584
Hortense	F	8,2	9,2	0,891304
Hortense	F	8,1	9	0,9
Hortense	F	8,2	9,1	0,901099
Hortense	F	8,4	8,9	0,94382
Kidogo	M	7,8	8,3	0,939759
Kidogo	M	7,6	8,5	0,894118
Kidogo	M	7,6	8,4	0,904762
Kidogo	M	7,7	8,5	0,905882
Kidogo	M	7,9	8,4	0,940476
Kidogo	M	7,7	8,2	0,939024
Kidogo	M	7,6	8,4	0,904762
Kidogo	M	7,7	8,5	0,905882
Kidogo	M	7,6	8,4	0,904762
Kidogo	M	7,6	8,5	0,894118
Kidogo	M	7,6	8,4	0,904762
Kidogo	M	7,6	8,3	0,915663
Vifijo	M	7,3	7,9	0,924051
Vifijo	M	7,4	8,1	0,91358
Vifijo	M	7,6	8,1	0,938272
Vifijo	M	7,4	8,1	0,91358
Vifijo	M	7,3	8,1	0,901235
Vifijo	M	7,6	8,1	0,938272
Vifijo	M	7,4	8,1	0,91358
Vifijo	M	7,5	8,1	0,925926
Vifijo	M	7,6	8,1	0,938272
Vifijo	M	7,5	8	0,9375
Djanao	F	7,5	8,4	0,892857
Djanao	F	7,6	8,5	0,894118
Djanao	F	7,3	8,3	0,879518
Djanao	F	7,8	8,3	0,939759
Djanao	F	7,6	8,3	0,915663
Djanao	F	7,6	8,4	0,904762
Djanao	F	7,5	8,5	0,882353
Djanao	F	7,7	8,3	0,927711
Djanao	F	7,8	8,3	0,939759
Djanao	F	7,6	8,2	0,926829
Djanao	F	7,5	8,3	0,903614
Zomi	F	7,2	7,5	0,96
Zomi	F	7,2	7,6	0,947368
Zomi	F	7,1	7,5	0,946667
Zomi	F	7,2	7,6	0,947368
Zamba	M	6,8	7	0,971429
Zamba	M	6,7	6,9	0,971014
Zamba	M	6,8	7	0,971429
Zamba	M	6,7	6,8	0,985294
Zamba	M	6,8	7	0,971429

Rechterhand

aap	sex	wijsvinger	ringvinger	ratio
Hermien	F	8,2	9,2	0,891304
Hermien	F	8,2	9,2	0,891304
Hermien	F	8,3	9,3	0,892473

Hortense	F	8,2	9	0,911111
Hortense	F	8,1	8,9	0,910112
Hortense	F	8,3	9,1	0,912088
Hortense	F	8,1	8,9	0,910112
Vifijo	M	7,2	7,8	0,923077
Vifijo	M	7,2	8	0,9
Vifijo	M	7,4	8,1	0,91358
Vifijo	M	7,5	7,9	0,949367
Vifijo	M	7,4	8,1	0,91358
Vifijo	M	7,3	8,1	0,901235
Vifijo	M	7,2	8	0,9
Vifijo	M	7,3	8,1	0,901235
Vifijo	M	7,2	8,1	0,888889
Vifijo	M	7,5	8,1	0,925926
Vifijo	M	7,5	8,1	0,925926
Djanao	F	7,6	8,1	0,938272
Djanao	F	7,5	8,2	0,914634
Djanao	F	7,8	8,3	0,939759
Djanao	F	7,6	8,1	0,938272
Djanao	F	7,6	8,2	0,926829
Djanao	F	7,6	8,3	0,915663
Djanao	F	7,5	8,1	0,925926
Djanao	F	7,6	8,2	0,926829
Djanao	F	7,6	8,2	0,926829
Djanao	F	7,6	8,2	0,926829
Djanao	F	7,6	8,3	0,915663
Zomi	F	7,2	7,4	0,972973
Zomi	F	7,2	7,5	0,96
Zomi	F	7,2	7,4	0,972973
Zomi	F	7,2	7,5	0,96
Zamba	M	6,5	7	0,928571
Zamba	M	6,8	7,1	0,957746
Zamba	M	6,5	6,8	0,955882
Zamba	M	6,6	7	0,942857
Zamba	M	6,6	7,1	0,929577

