

Slim of niet?
Cognitie of zelforganisatie

Charlotte K. Hemelrijk

Slim of niet?
Cognitie of zelforganisatie

Rede

Uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt
van hoogleraar in de 'zelforganisatie van sociale systemen'
aan de Rijksuniversiteit Groningen
op dinsdag 8 juni 2010

door

Charlotte K. Hemelrijk

Mijnheer de Rector Magnificus, zeer gewaardeerde toehoorders,

Veel diersoorten leven in groepen. In deze groepen vertonen zij complex sociaal gedrag: visscholen, bijvoorbeeld, bewegen als één geheel.

Vogels, zoals spreeuwen, coördineren in gigantische zwermen van de wonderbaarlijkste vormen. Het sociaal gedrag van apen is complex: hun vlooi-gedrag lijkt erop te wijzen dat hun vriendschapsrelaties ingewikkeld zijn.

Deze complexiteit wordt meestal toegeschreven aan die van de individuen, dat wil zeggen, aan hun hoge cognitie of aan hun complexe instinct. Modellen van zelforganisatie tonen echter aan dat ingewikkeld gedrag ook kan ontstaan door de wisselwerking tussen cognitief eenvoudige individuen en hun omgeving¹⁻³. Een slagzin bij dit onderzoek is dan ook: ‘Het geheel is meer dan de som der delen’. Dat wil zeggen, omgezet voor ons onderzoek: ‘De hele groep is meer dan de som der individuen’.

In dit soort onderzoek zijn belangrijke bijdragen geleverd betreffende sociale insecten en apen, in Nederland door Paulien Hogeweg⁴, en in België door Jean-Louis Deneubourg⁵. Hun werk is voor velen een grote bron van inspiratie.

Vandaag zal ik deze benadering toelichten aan de hand van ons eigen onderzoek en wel met drie computermodellen. Ze betreffen het complexe sociale gedrag van apen, de vorm van visscholen en die van spreeuwendzwermen.

Sociale organisatie bij apen

Egalitair en despotisch

Empirisch

Beginnen we bij de apen. In hun groepen concurreren ze om voedsel en dergelijke⁶. Dit uit zich in competitieve interacties, zogenaamde dominantie interacties. Wanneer van twee individuen meestal dezelfde wint, wordt dit individu de dominant of de hoger gerangde genoemd en degene die meestal verliest is de ondergeschikte of de lager gerangde.

Wanneer we de uitkomsten van de dominantie-interacties bijhouden voor alle individuen van de groep, verkrijgen we de 'pikorde' of de dominantie-hiërarchie. Deze kan steil zijn of vlak. Als de hogere in rang altijd van de lagere wint, is de hiërarchie steil en de gemeenschap despotisch⁷. Heeft iedereen ongeveer evenveel kans te winnen, dan is de hiërarchie vlak en de gemeenschap egalitair.

Het blijkt dat despotische en egalitaire soorten apen in allerlei eigenschappen verschillen⁸. Dit is uitgebreid onderzocht in het apen-genus van de makaken waartoe ook de u bekende resusaap behoort.

Zo is bijvoorbeeld in despotische soorten de agressie veel feller: individuen bijten elkaar, terwijl bij egalitaire soorten agressie milder is; hier blijft het bij staren en dreigen. De agressie van despotische soorten is ook asymmetrischer: Conflicten ontstaan van één kant, zelden wordt er teruggebeten. Bovendien is in despotische groepen de fysieke onderlinge afstand groter.

Model

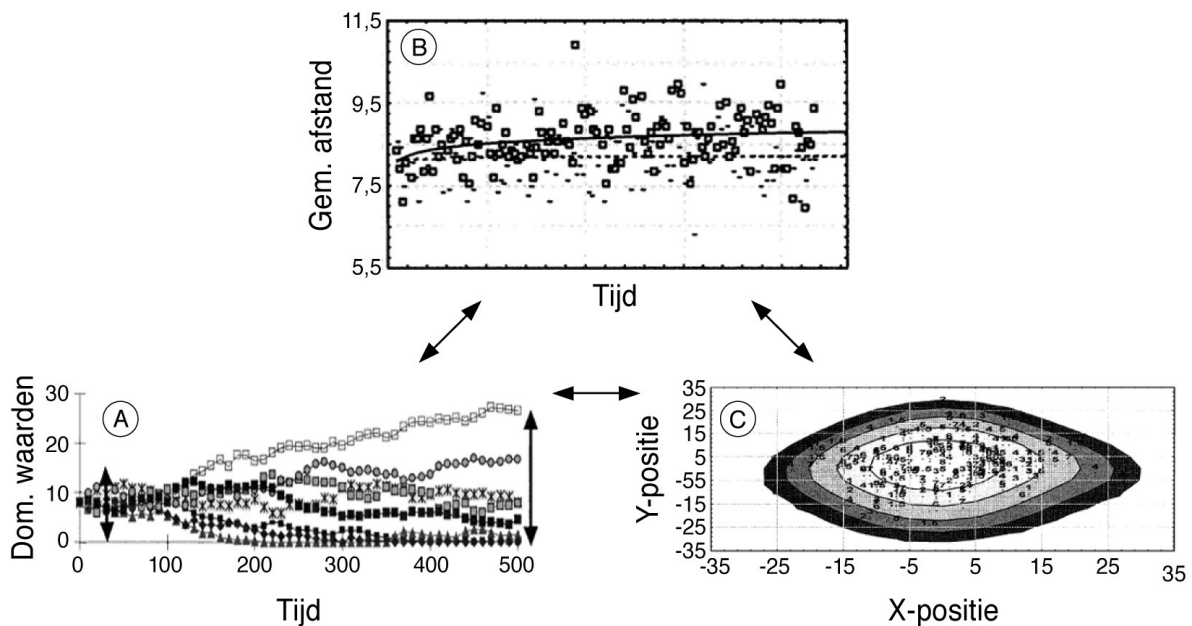
Mijn model, genaamd *dominantiewereld*, verklaart al deze verschillen tussen egalitaire en despotische groepen door zelforganisatie, als gevolg van het interne verschil in één enkele eigenschap, nl. de felheid van agressie⁹.

Dit model bestaat uit een virtuele wereld, waarin virtuele apen bewegen en groepen vormen. Aan het begin hebben zij allemaal dezelfde kans om te winnen, dus dezelfde dominantie waarde. Als zij te dicht bij elkaar komen, volgt er een dominantie-interactie. De uitkomst ervan is zelfversterkend, met andere woorden, na het verliezen van een interactie is de kans groter de volgende ook te verliezen. Omgekeerd, na een overwinning is de volgende overwinning waarschijnlijker. Vergelijkbare effecten zijn aangetoond in veel diersoorten en worden ook beweerd voor mensen¹⁰: Nadat iemand een tenniswedstrijd heeft gewonnen, is de kans groter dat hij ook de volgende wedstrijd wint, zelfs als de tegenstander sterker is.

We onderzochten in het model welk effect een verschil in felheid heeft op de sociale organisatie⁹. Bij dreigen (dus als dominantie-interacties mild zijn), zijn de zelfversterkende effecten van winnen en verliezen zwak, maar bij bijten (als de interacties fel zijn), hebben de uitkomsten een sterkere uitwerking op het zelfvertrouwen van de individuen. Daardoor ontwikkelen zich bij felle agressie bepaalde gedragspatronen via een ingewikkelde terugkoppeling met zelforganisatie (Figuur 1).

Bij felle agressie (door de grote effecten van elke interactie) ontwikkelt zich de dominantie-hiërarchie sterk en er ontstaan grote verschillen in winkans tussen de individuen (Figuur 1A). Dat betekent dat de ondergeschikten steeds weer vluchten. Daardoor worden de onderlinge afstanden groter (Figuur 1B) en komen de lager gerangden aan de rand van de groep terecht en de dominanten in het centrum (Figuur 1C).

Al deze eigenschappen van de sociale organisatie bij felle agressie in het model, evenals het ontbreken van deze patronen bij milde agressie, komen overeen met die in de natuur bij despotische en egalitaire makaken. In het model ontstaan zij als gevolg van slechts een verschil in één enkele interne eigenschap, te weten de felheid van agressie.



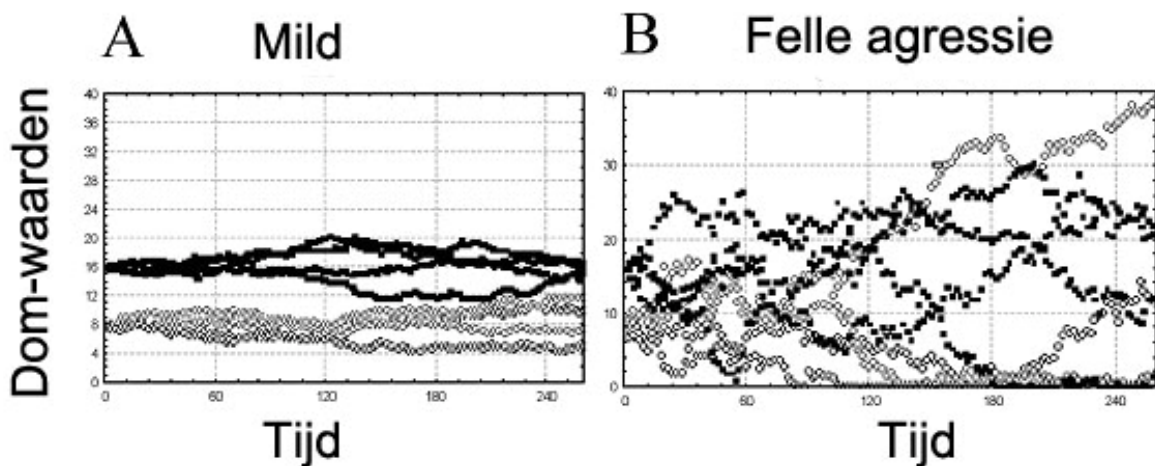
Figuur 1. Wisselwerking tussen zelfversterkende effecten van dominantie interacties en ruimtelijke structuur¹¹ A) Ontwikkeling der dominantie-waarden over de tijd, B) Afstand over de tijd bij felle agressie (open blokken) en milde agressie (streepjes), C) Centralisatie van dominanten, donkerdere kleuren zijn gebieden met meer ondergeschikten.

Dominantie-relaties tussen de seksen

Model

Het model levert ook een voorspelling op¹². Deze betreft de dominantie-relaties tussen de seksen bij apen. Bij echte apen worden mannetjes geacht dominant te zijn over vrouwtjes: geen wonder, zij kunnen 1,5 tot 2 keer zo

groot zijn (makaken en gorilla's). Ons model voorspelt echter dat bij felle agressie sommige vrouwtjes toch dominant worden over mannetjes. Dit verschijnsel ontstaat als volgt: zowel bij milde agressie (Figuur 2A) als bij felle agressie (Figuur 2B) laten we de vrouwtjes starten met de helft van de dominantie van die van de mannetjes (bijvoorbeeld 8 voor de vrouwtjes en 16 voor de mannetjes). Bij milde agressie, zien we dat vrouwtjes ondergeschikt blijven, omdat de hiërarchie zich nauwelijks ontwikkelt. Bij felle agressie echter, worden sommige vrouwtjes dominant over bepaalde mannetjes. Dit komt doordat die mannetjes verslagen zijn door andere mannetjes. Door de felheid waarmee dit gebeurt, heeft dit grote invloed op hen en zo worden ze heel laag in rang. Over hen zijn de vrouwtjes dus dominant. Geldt dit verschil in vrouwelijke dominantie ook voor echte apen?

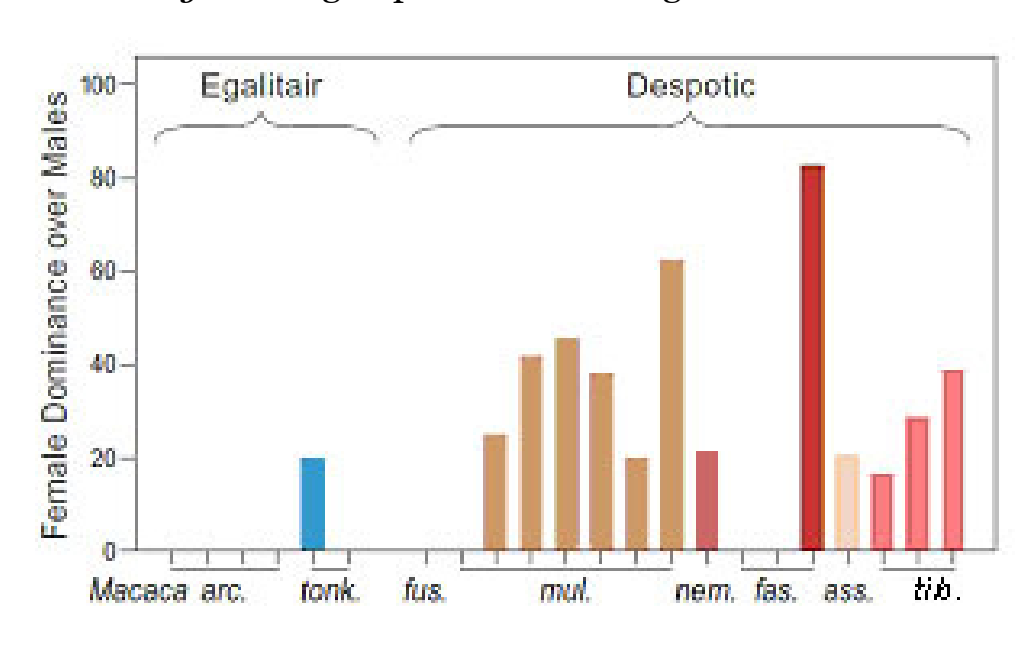


Figuur 2. Ontwikkeling van dominantie (i.e. de winkans) van mannetjes (zwarte blokken) en vrouwtjes (open cirkels) in een groep in DominantieWereld bij milde agressie (A) en felle agressie (B)^{9, 13}

Empirisch

Van dominantie-interacties van echte apen worden veel gegevens in de wetenschappelijke literatuur gepubliceerd. Onze analyse daarvan bevestigt

de voorspelling van ons model (Figuur 3)¹⁴: Op de verticale as ziet u de vrouwelijke dominantie (aangeduid als het percentage mannen waarover vrouwen gemiddeld dominant zijn in de groep). Op de horizontale as ziet u de egalitaire groepen links, despotische rechts. Inderdaad is in despotische groepen de dominantie van vrouwen over mannen groter dan in egalitaire soorten. Echter, u ziet in figuur 3 dat er veel variatie is tussen de afzonderlijke groepen binnen de soorten, te weten bij mulatta (0% tot 60%) en bij fascicularis (daar zelfs 0% tot 80%). Met Jan Wantia ontdekten we dat deze variatie binnen een soort kan ontstaan door verschil in het percentage mannetjes in de groep. In het model bleken de vrouwtjes dominanter te zijn over mannetjes naarmate het percentage mannen in de groep groter is. Dit komt opnieuw doordat mannetjes meer te lijden hebben van andere mannen. In ons werk met Karin Isler bleek dat dit ook het geval is bij echte apen¹⁴. Vrouwelijke dominantie ontstaat dus als een gevolg van de *wisselwerking* tussen groepsleden onderling.



Figuur 3. Vrouwelijke dominantie over mannen voor diverse soorten makaken aangegeven in verschillende kleuren (Macaca arctoides, tonkeana, fuscata, mulatta, nemestrina, fascicularis, assamensis, Tibetana), zowel in gemeenschappen die egalitair zijn (links) als despotisch (rechts)¹⁴

Vriendschappelijk gedrag

Empirisch

Daarnaast vertonen apen zogenaamd *vriendschappelijk* gedrag, vooral in de vorm van vlooi gedrag. Hierbij halen ze vuiltjes uit de vacht van anderen. Dit gedrag wordt door biologen beschouwd als altruïstisch, omdat het meer voordeel biedt aan de gevloide dan degene die vlooit. Zulk ‘altruïstisch’ gedrag zou alleen maar kunnen blijven bestaan in de evolutie als het geruild wordt voor dezelfde of andere diensten¹⁵. Primatologen onderzochten veelvuldig of het vlooi gedrag inderdaad geruild wordt voor vlooi gedrag of voor seks of voor steun in gevechten.

Cognitief worden de individuen geacht de ruil zelf actief te regelen: apen zouden precies bijhouden hoe vaak ze gevlooid zijn door anderen en dat dan naar behoren terugbetalen¹⁶.

Daarnaast menen primatologen dat apen vlooi gedrag ook gebruiken ter ‘verzoening’ van een gevecht¹⁷. Inderdaad is het statistisch aangetoond, dat ze kort na een gevecht hun tegenstander extra vaak vlooiën. Men veronderstelt dat ze dit doen met de bedoeling om de verstoorde relatie met hun tegenstander te herstellen. Ze zouden zich dus het gevecht en de tegenstander herinneren en een verzoenende instelling hebben.

Ook bleek het dat de patronen van *vriendschappelijk* gedrag verschillen tussen despotische en egalitaire soorten.

Model

Deze gedragspatronen kunnen echter ook vanzelf (door zelforganisatie) ontstaan zonder dat de dieren van ruilhandel of verzoening kennis hebben of er instinctmatig een gevoel voor hebben. Dat blijkt uit ons model *GrooFiWorld* dat wij in samenwerking met Ivan Puga-Gonzales ontwikkeld hebben door vlooi gedrag toe te voegen aan ons vorige model¹⁸.

In het nieuwe model vertonen de individuen vooral vlooigedrag als ze een ander ontmoeten van wie ze vrezen een gevecht te verliezen. Ze vlooien vanwege de kalmerende werking, een effect dat is aangetoond in veel soorten apen. (Zie filmpjes op onze website [www.rug.nl/biol/hemelrijk 'GroofiWorld'](http://www.rug.nl/biol/hemelrijk/GroofiWorld)).

Als gevolg van deze regels ontstaan, in het model, diverse patronen vanzelf, zoals wederkerigheid, uitwisseling, en, tot onze verbazing, ook verzoening en zelfs, net als in de natuur, minder verzoening in despotische groepen. Al deze verschijnselen treden vanzelf op, zonder dat ontvangen en verleende diensten in hun geheugen worden bijgehouden, zonder de wens tot ruil of de wens tot verzoening van een verstoorde relatie. Maar hoe dan wel?

Beginnen we met wederkerigheid. Wederkerigheid betekent dat apen vaker diegenen vlooien door wie ze zelf vaker worden gevlooid.

In het model ontstaat dit doordat virtuele apen meer gelegenheid hebben om bepaalde individuen te vlooien dan anderen. Dit komt door de ruimtelijke structuur en die is weer het gevolg van de dominantie interacties (Figuur 1C).

Vervolgens verzoening: Wanneer er direct na een gevecht vlooigedrag tussen tegenstanders wordt waargenomen, noemt men dit verzoening. In het model gebeurt dit ook. Hier ontstaat het echter doordat de virtuele apen meer gelegenheid hebben om direct na het gevecht te vlooien met hun tegenstander dan op een ander tijdstip. Dat komt doordat hun tegenstander na het gevecht natuurlijk dichterbij is dan anders.

Net als in despotische groepen bij apen is er in het model bij felle agressie minder 'verzoening' dan bij milde. Dit komt doordat bij felle agressie er minder wordt gevlooid. Dit komt weer doordat in despotische groepen de dominanten vaker actief zijn dan in egalitaire groepen, omdat zij zich in despotische groepen in het centrum van de groep bevinden, dus aan alle

kanten omgeven door anderen, terwijl ondergeschikten zich aan de buitenkant van de groep ophouden (Figuur 1C), en daardoor minder mogelijkheden hebben tot interactie. Deze ruimtelijke configuratie ontstaat als gevolg van de dominantie interacties en het groeperen. Tegelijkertijd vlooien dominanten minder vaak, want zij zijn vaker agressief. Daardoor is er minder vlooi gedrag in despotische groepen en dus automatisch ook minder zogenaamde verzoening.

Conclusie

In onze modellen leiden dominantie-interacties dus tot een ruimtelijke verdeling van individuen (Figuur 1C) en gecombineerd met de gedragsregel om te vlooien wanneer een gevecht te riskant is, voert dit tot patronen van vlooi gedrag. Deze patronen zijn praktisch gelijk aan die beschreven voor echte apen. Ze ontstaan echter zonder de door vele primatologen veronderstelde cognitie. Ons model laat dus zien dat apen misschien minder berekenend zijn in hun dagelijks leven (dus niet minder intelligent) dan tot nu toe vaak wordt gedacht. Het belang van deze verklaringen voor echte apen moet verder aan de hand van testbare voorspellingen onderzocht worden.

Tot zover het complexe sociale gedrag van apen. Kunnen modellen van zelforganisatie ons ook inzicht geven in bewegende groepen individuen, zoals visscholen en vogelzwermen?

Zwermgedrag

Visscholen

Empirisch

Visscholen zijn meestal langwerpig in vorm. Dit wordt geacht *adaptief* te zijn (dat wil zeggen, overlevingsvoordelen te hebben), omdat roofvissen meestal aan de voorkant zouden aanvallen¹⁹: als die het smalst is zou dus de school slecht zichtbaar zijn voor roofvissen. De vraag is echter hoe deze schoolvorm ontstaat. Het lijkt onwaarschijnlijk dat de vissen zelf actief proberen deze vorm te organiseren. Daarom onderzochten we of ze misschien ontstaat door zelforganisatie.

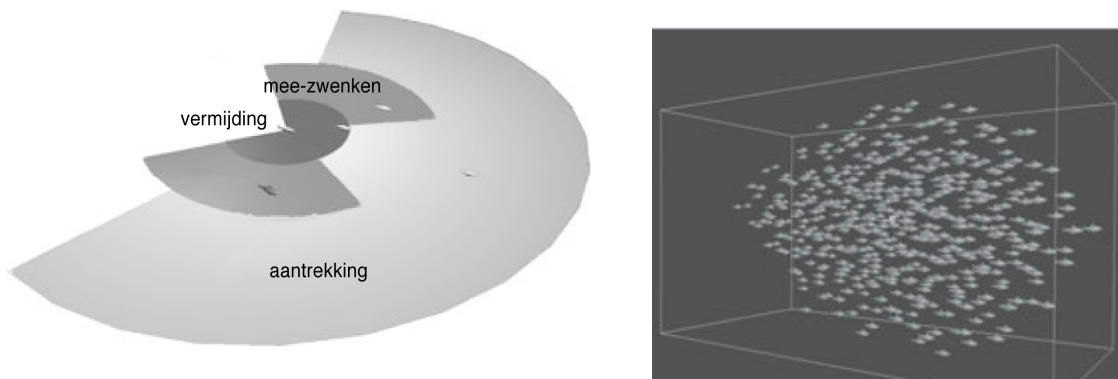
Model

In onze modellen ‘zwemmen’ virtuele ‘vissen’ in een virtuele ‘ruimte’. Zij worden aangetrokken tot andere vissen die zich op enige afstand bevinden, ze vermijden botsingen met vissen die vlakbij zwemmen en volgen de zwenkingen van anderen op middelgrote afstand (Figuur 4A)^{20,21}. Zo ontstaat een stabiele school. (Figuur 4B, filmpje op [www.rug.nl/biol/hemelrijk free-roaming school](http://www.rug.nl/biol/hemelrijk/free-roaming-school)).

Tot onze verrassing bleek dat zowel in onze modellen van twee dimensies als in die van drie dimensies²²⁻²⁴ deze virtuele scholen langwerpig zijn, net als bij echte vissen.

Hoe ontstaat deze langwerpige vorm? Deze ontstaat doordat de voortbewegende individuen afremmen om niet tegen anderen op te botsen, terwijl ze tegelijkertijd tot hen aangetrokken worden. Bijvoorbeeld, de zwarte vis is te dicht bij zijn voorganger op tijdstip 1 (Figuur 5).

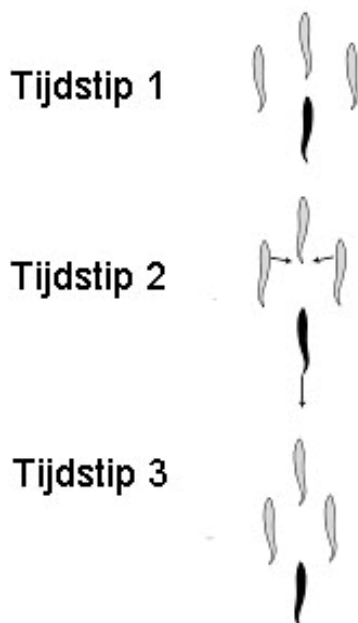
Slim of niet?



Figuur 4. Model van visscholen. A) Interactie zones van vermijding, mee-zwenken en aantrekking. B) Een langwerpige school van 600 individuen (zie lengte en breedte van het kader).

Op tijdstip 2 heeft de zwarte afgeremd en kunnen de vroegere burens zijwaarts naar binnen schuiven op de plaats die nu is opengevallen. Zo is op tijdstip drie de school langwerpig geworden²⁵.

De langwerpige vorm komt dus vanzelf tot stand door *zelforganisatie!* Weer zijn er, naast de regels voor groeperen en coördineren, geen afzonderlijke regels nodig.



Figuur 5. Schematische weergave van het ontstaan van een langwerpige school door het afremmen van de zwarte vis om botsingen te vermijden²⁵.

Empirisch

Een dergelijk model leidt ook tot voorspellingen²². Eén ervan is dat grotere scholen langwerpiger zijn, omdat ze dichter zijn en omdat er daardoor dus meer botsingen moeten worden vermeden. En de grotere dichtheid van grotere scholen komt weer doordat in grotere scholen alle individuen tot een groter aantal groepsgenoten worden aangetrokken.

Deze voorspelling hebben we bevestigd voor scholen van de vissoort de harder, in een aquarium. Dit gebeurde in samenwerking met Eize Stamhuis en een groot aantal studenten, die heel nauwkeurig de driedimensionale positie van elke vis in de school hebben vastgesteld²⁵.

Spreeuwendzwermen

Bij spreeuwen is de vorm van de zwerm anders. Ze zijn zelden langwerpig en heel variabel. Hoe ontstaat nu deze zeer variabele vorm?

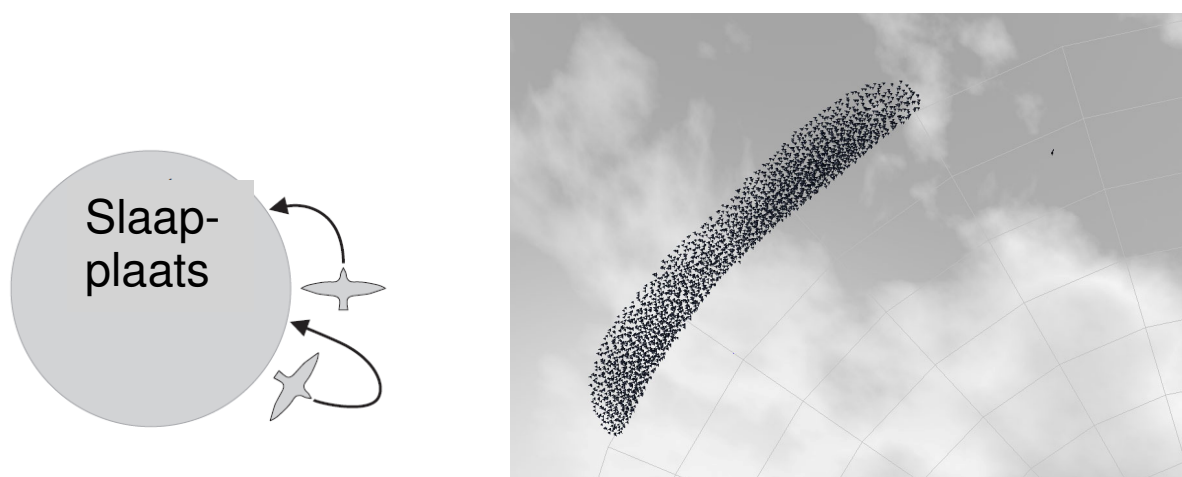
In ons project StarFlag van het Europese Framework onderzochten we dit met Hanno Hildenbrandt en Claudio Carere voor de spreeuwen bij Rome. In Rome dansen de spreeuwen voor het slapengaan in massale groepen van tientallen duizenden boven hun slaappleaats, te weten de olijfbomen bij het station Termini. Hun zwermen nemen allerlei vormen aan (Figuur 6). Hun dichtheid verandert voortdurend en neemt toe en af op wonderbaarlijke wijze. Zulk zwermgedrag is zo bijzonder dat Selous²⁶ in de jaren dertig het in zijn wetenschappelijk werk toeschreef aan hoge cognitie, en zelfs aan telepathie. Wij onderzochten of het ook met minder toekan en door zelforganisatie kan ontstaan.



Figuur 6. Spreeuenzwerm boven Rome, A) Zwerm aangevallen door roofvogel, B) Spreeuwen gaan hellend door de bocht (foto's van Claudio Carere).

Model

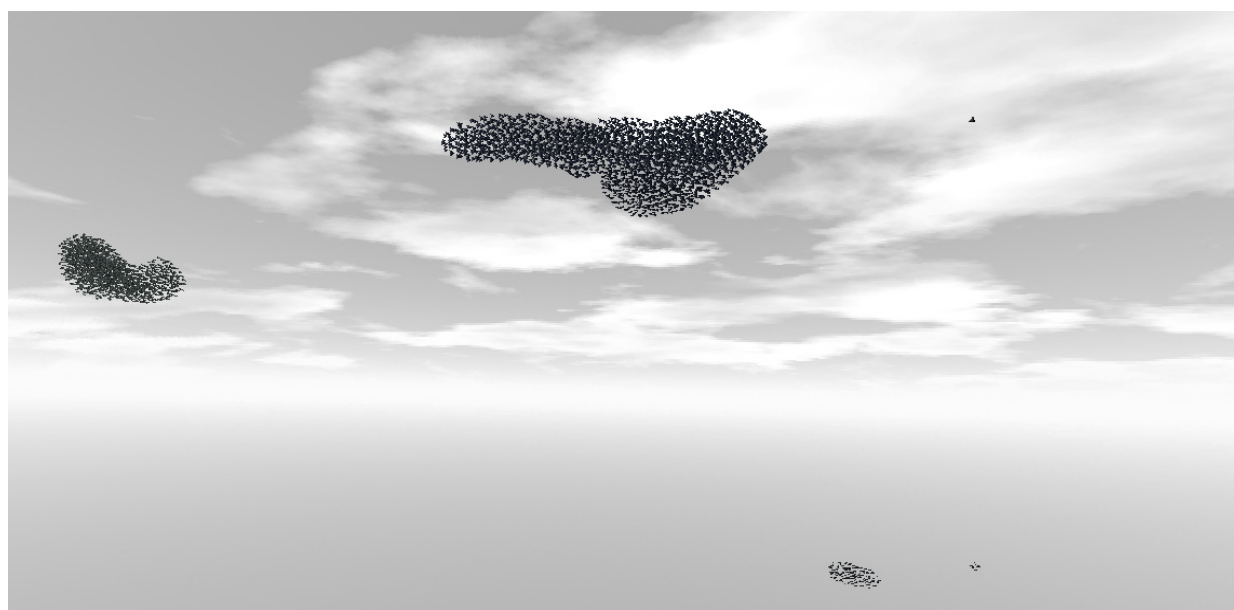
Hiertoe hebben we ons model van visscholen uitgebreid²⁷. Net zoals de echte spreeuenzwermen moeten de virtuele zwermen nu boven hun slaappleats blijven. Daartoe geven we in het model, de slaappleats als een rond gebied weer en dwingen we de virtuele vogels om te keren zodra ze over de rand vliegen (Figuur 7A).



Figuur 7. Het spreeuwenmodel: A) de aantrekking tot de slaappleats. B) de beweging van de zwerm rond de rand van de slaappleats

Als gevolg van deze extra gedragsregel is de zwermvorm bijzonder langgerekt geworden en cirkelt rond de rand van de ronde slaapplaats (Figuur 7B). Dit lijkt helemaal niet op een spreekuwendzwerm! Wat ontbreekt er dus aan ons model?

Het vlieggedrag ontbreekt! Als vogels met constante snelheid rechtdoor vliegen, is er een bepaalde opwaartse kracht die hen op gelijke hoogte houdt. Als een spreekuwend door de bocht wil gaan, moet hij i.v.m. zijn grote snelheid over zijn schouder hellen in de richting van de bocht (Figuur 6B). Hierdoor verliest hij opwaartse kracht en daalt hij. Deze aerodynamiek en het hellen in bochten hebben we toegevoegd in het model. Daardoor zien de zwermen er in het model nu heel anders uit (Figuur 8, film [5000 birds in a model](http://www.rug.nl/biol/hemelrijk) op www.rug.nl/biol/hemelrijk).



Figuur 8. Spreekuwendzwermen in ons model, StarDisplay²⁷

Ze zijn heel variabel, zowel in vorm als dichtheid. In tal van eigenschappen zijn de kunstmatige zwermen volkomen gelijk aan de echte spreekuwendzwermen in Rome zoals onderzocht in ons StarFlag project^{28, 29}.

Conclusie

Hiermee hebben we aangetoond dat de veranderingen in vorm en dichtheid van spreekwenzwermen grotendeels kunnen ontstaan door zelforganisatie, te weten door de combinatie van coördinatie met groepsgenoten en de aerodynamiek van vlieggedrag.

Tot zover ons langlopende onderzoek.

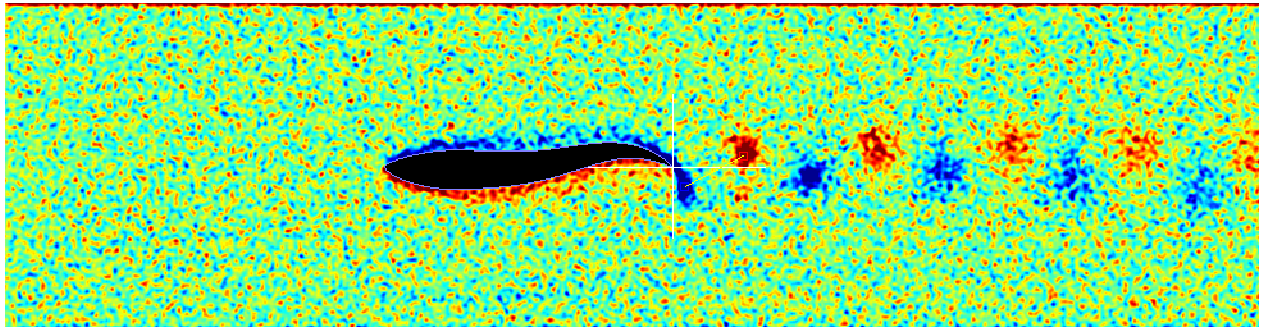
Kortlopend onderzoek

Visscholen en hydrodynamica

In ons kortlopende onderzoek bestuderen we onder andere de interactie van vissen met hun omgeving.

Het blijkt dat het vissen minder energie kost om in scholen te zwemmen dan afzonderlijk en dat het zeer energiebesparend is om achter in de school te zwemmen. Dit energetische voordeel ontstaat waarschijnlijk doordat vissen gebruik maken van het kielzog van anderen.

Omdat dit moeilijk meetbaar is in echte vissen, zijn wij begonnen dit in een model te onderzoeken samen met Daan Reid en met de natuurkundige Johan Padding. In het model^{30, 31} zorgen de botsingen tussen de ongeveer 30 miljoen waterdeeltjes ervoor dat het kielzog van zwemmende vissen vanzelf ontstaat (Figuur 9, filmpje [mullet](http://www.rug.nl/biol/hemelrijk) op www.rug.nl/biol/hemelrijk).



Figuur 9. Computermodel van zwemmende harder en van zijn kielzog, dat ontstaat door botsingen tussen 30 miljoen deeltjes ([mullet](http://www.rug.nl/biol/hemelrijk) op www.rug.nl/biol/hemelrijk).

Persoonlijkheid bij vissen

Verder onderzoekt Johanneke Oosten (in ons samenwerkingsproject met Ton Groothuis) zogenaamde ‘persoonlijkheden’ bij vissen. Zo wordt er gezegd dat een vis een dappere persoonlijkheid heeft, als hij niet alleen sneller agressief is tegen zijn groepsgenoten, maar ook gemakkelijker roofvissen benadert. Verschillen in persoonlijkheid tussen vissen worden vaak toegeschreven aan genetische verschillen. Ons onderzoek laat evenwel zien dat zelfs onder genetisch identieke vissen zogenaamde persoonlijkheden kunnen ontstaan door verschillen in individuele ervaringen: zoals de gewenning aan een nabij roofdier of concurrentie om voedsel vlakbij het roofdier. Voorzichtige vissen kunnen zo dapperder worden naarmate hun groepsgenoten voorzichtiger zijn³².

Verbergen en terugvinden van voedsel door kraaiachtigen

Een extreem voorbeeld van een heel groot leervermogen vinden we bij veel soorten van kraaien. Zij verstoppen hun voedsel op soms wel duizenden plekjes om het later weer terug te vinden en op te eten. Experimenten laten zien dat ze daarbij ook fouten maken. Wat voor cognitie bestuurt dit geheugen?

In ons samenwerkingsproject met Rineke Verbrugge, laat Elske van der Vaart met haar model zien dat het terugvinden van het voedsel kan worden verklaard door cognitieve regels gebaseerd op twee zaken: namelijk een betere herinnering aan voedsel dat verstopt is op plekjes die de vogel vaker heeft bezocht en aan voedsel dat korter geleden is verstopt^{33, 34}.

Dit model zal zij verder uitbreiden om na te gaan welke cognitie minimaal nodig is om diefstal te voorkomen, een verschijnsel dat vaak waargenomen wordt bij kraaiachtigen.

Slotwoord

Slim of niet?

Ik heb u laten zien dat modellen van zelforganisatie vaak aantonen dat dieren misschien minder berekenend zijn dan men geneigd is te denken. Ook in de werkelijkheid kunnen veel van de patronen van gedrag ontstaan door de wisselwerking tussen de individuen onderling en die met hun omgeving. Dit levert hypothesen op die getest moeten worden aan echte dieren.

De essentie is dus: Het geheel is meer dan de som der delen.

Ik heb gezegd.

Dankwoord

Eerst wil ik het College van Bestuur van de faculteit Wiskunde en Natuurwetenschappen, de benoemingscommissie en andere betrokkenen hartelijk danken voor het in mij gestelde vertrouwen.

In mijn onderzoeksløopbaan heb ik na mijn promotieonderzoek aan de Universiteit van Utrecht, lange tijd (11 jaar) aan de Universiteit van Zürich in Zwitserland gewerkt, waar ik o.a. mijn Habilitatie deed. Daarna ben ik als een zogenaamde Rosalind Franklin Fellow teruggekeerd naar Nederland en wel naar de Universiteit Groningen. Ik wil nadrukkelijk mijn dankbaarheid uitdrukken voor de oprichting van dit fellowship en mijn hoop uitspreken dat meer vrouwen hoogleraar zullen worden en dat vrouwen ook vaker hoge bestuursfuncties zullen gaan bekleden.

Ik heb op al deze plekken een fijne tijd gehad en wil mijn collega's, mijn AIO's en mijn grote aantal studenten (ongeveer 70) daarvoor hartelijk danken!

Enkele wetenschappers die zeer belangrijk zijn geweest voor mijn wetenschappelijke vorming wil ik hier speciaal noemen:

- mijn promotor, de primatoloog, Prof. Dr. Jan van Hooff, die mij kritisch heeft leren denken,
- de Zwitserse primatoloog, Prof. Dr. Hans Kummer, voor zijn enorme aversie tegen anthropomorphisme,
- de Engelse primatoloog (in Zwitserland), Prof. Dr. Bob Martin, voor zijn rotsvaste vertrouwen in mij en in de controversiële uitkomsten van mijn modellen,
- de Zwitserse natuurkundige en onderzoeker van kunstmatige intelligentie, Prof. Dr. Rolf Pfeifer, voor zijn enthousiasme voor alles wat met eenvoudige regels verklaard kon worden en omdat ik bij hem mocht leren modelleren (Bij hem kwam ik terecht dank zij mijn vroegere

echtgenoot, Dr. René te Boekhorst, die ook een grote invloed heeft gehad) en

- de theoretisch bioloog, Prof. Dr. Franjo Weissing die mij als Rosalind Franklin Fellow uitnodigde in zijn groep en me daarmee weer terugbracht in de biologie en in Nederland.

Tevens bedank ik mijn huidige samenwerkingspartners, Ton Groothuis, Johan Padding, Eize Stamhuis, Rineke Verbrugge en mijn AIO's en Postdoc, Hanno Hildenbrandt, Hanspeter Kunz, Johanneke Oosten, Ivan Puga, Daan Reid, Elske van der Vaart, voor de stimulerende samenwerking.

Ik dank ook mijn bevriende collega's, van wie ik er maar enkele kan noemen, Catholijn Jonker, Martha Merrow, Petra Rudolf, Ria Broer, Fred Keijser, Andreas Flache en Anita Buma.

In de toekomst hoop ik op een goede samenwerking met Prof. Dr. Jan Komdeur met wie ik een nieuwe basiseenheid, 'gedragsecologie en zelforganisatie' ga opzetten.

Mijn familie en vrienden ben ik zeer dankbaar voor de manier waarop zij met ons meeleeften in Zwitserland alsook in Nederland. Het voert te ver om al mijn vrienden hier bij name te noemen, maar Mariëtta van Maastricht, jou (en Ton) wil ik wel speciaal bedanken omdat je optreedt als medeorganisatrice van de feestelijkheden.

De stimulans van mijn ouders, Jaap en Stien, om toch vooral altijd door te werken is zeker één van de oorzaken dat hun beide dochters nu hoogleraar zijn. Ik dank jullie zeer voor jullie positieve levenshouding. Emily, Sjoerd, Ruben, Esther en Daniël dank ik voor de gezellige uitjes die we samen hadden, hoewel, merkwaardigerwijs, de frequentie lager ligt nu we terugzijn in Nederland, dan toen we nog in Zwitserland woonden.

Slim of niet?

Mijn kinderen, Rafaël en Rebecca, dank voor jullie liefde, warmte en gezelligheid.

Ten slotte wil ik al degenen die aanwezig waren bij mijn oratie hartelijk bedanken. Dit maakte het tot een erg feestelijke gebeurtenis.

Charlotte K. Hemelrijk

Literatuur

1. Hemelrijk, C.K. (ed.) Self-organisation and evolution of social systems (Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2005).
2. Hemelrijk, C.K. Understanding social behaviour with the help of complexity science (Invited paper). *Ethology* 108, 655-671 (2002).
3. Camazine, S. et al. Self-Organization in Biological Systems (eds. Anderson, P.W., Epstein, J.M., Foley, D.M., Levin, S.A. & Nowak, M.A.) (Princeton University Press, Princeton and Oxford, 2001).
4. te Boekhorst, I.J.A. & Hogeweg, P. Selfstructuring in artificial 'CHIMPS' offers new hypotheses for male grouping in chimpanzees. *Behaviour* 130, 229-252 (1994).
5. Deneubourg, J.L. & Goss, S. Collective patterns and decision-making. *Ethology, ecology and evolution* 1, 295-311 (1989).
6. Drews, C. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125, 283-313 (1993).
7. Vehrencamp, S.L. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour* 31, 667-682 (1983).
8. Thierry, B. in *Natural conflict resolution* (eds. Aureli, F. & de Waal, F.B.M.) 106-128 (University of California Press, Berkeley, 2000).
9. Hemelrijk, C.K. An individual-oriented model on the emergence of despotic and egalitarian societies. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*. 266, 361-369 (1999).
10. Hsu, Y., Earley, R.L. & Wolf, L.L. Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews* 81, 33 – 74 (2006).
11. Hemelrijk, C.K. Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour* 59, 1035-1048 (2000).
12. Hemelrijk, C.K. Female Co-dominance in a virtual world: ecological, cognitive, social and sexual causes. *Behaviour* 140, 1247-1273 (2003).

13. Hemelrijk, C.K., Wantia, J. & Datwyler, M. Female co-dominance in a virtual world: Ecological, cognitive, social and sexual causes. *Behaviour* 140, 1247-1273 (2003).
14. Hemelrijk, C.K., Wantia, J. & Isler, K. Female dominance over males in primates: Self-organisation and sexual dimorphism. *PLoS ONE* 3, e2678 (2008).
15. Trivers, R.L. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46, 35-57 (1971).
16. de Waal, F.B.M. *Chimpanzee Politics: sex and power among apes* (Harper and Row, New York, 1982).
17. Aureli, F. & de Waal, F.B.M. (eds.) *Natural conflict resolution* (University of California press, Berkeley, 2000).
18. Puga-Gonzalez, I., Hildenbrandt, H. & Hemelrijk, C.K. Emergent patterns of social affiliation in primates, a model. *Plos Computational Biology* 5, e1000630. doi:10.1371/journal.pcbi.1000630 (2009).
19. Bumann, D., Krause, J. & Rubenstein, D. Mortality risk of spatial positions in animal groups: the danger of being in the front. *Behaviour* 134, 1063-1076 (1997).
20. Huth, A. & Wissel, C. The analysis of behaviour and the structure of fish schools by means of computer simulations. *Comments in Theoretical Biology* 3, 169-201 (1993).
21. Couzin, I.D., Krause, J., James, R., Ruxton, G.D. & Franks, N.R. Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology* 218, 1-11 (2002).
22. Hemelrijk, C.K. & Hildenbrandt, H. Self-organized shape and frontal density of fish schools. *Ethology* 114, 245-254 (2008).
23. Hemelrijk, C.K. & Kunz, H. Density distribution and size sorting in fish schools: an individual-based model. *Behavioral Ecology* 16, 178-187 (2005).
24. Kunz, H. & Hemelrijk, C.K. Artificial fish schools: collective effects of school size, body size, and body form. *Artificial Life* 9, 237-253 (2003).

25. Hemelrijk, C.K., Hildenbrandt, H., Reinders, J. & Stamhuis, E.J. The emergence of the oblong shape of schools of fish: models and empirical data. (Submitted).
26. Selous, E. Thought transference (or what?) in birds (Constanble and Company Ltd., London, 1931).
27. Hildenbrandt, H., Carere, C.C. & Hemelrijk, C.K. Self-organised complex aerial displays of thousands of starlings: a model. arXiv:09082677v1 (Available at <http://arxiv.org/abs/0908.2677>) (2009).
28. Carere, C. et al. Aerial flocking patterns of wintering starlings, *Sturnus vulgaris*, under different predation risk. *Animal Behaviour* 77, 101-107 (2009).
29. Ballerini, M. et al. Empirical investigation of starling flocks: a benchmark study in collective animal behaviour. *Animal Behaviour* 76, 201-215 (2008).
30. Reid, D., Padding, J.T., Hildenbrandt, H. & Hemelrijk, C.K. Study of flow around fish-like shapes using Multiple-Particle Collision Dynamics (subm.).
31. Reid, D.A.P.H., Hildenbrandt, H., Padding, J.T. & Hemelrijk, C.K. Flow around fishlike shapes studied using multiparticle collision dynamics. *Physical Review E (Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics)* 79, 046313 (2009).
32. Oosten, J., Magnhagen, C. & Hemelrijk, C.K. Boldness by habituation and social interactions: a model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64, 793-802 doi:10.1007/s00265-009-0896-1 (2010).
33. van der Vaart, E., Verbrugge, R. & Hemelrijk, C.K. in *Proceedings of the 9th International Conference on Cognitive Modeling*. (eds. Howes, A., Peebles, D. & Cooper, R.) 412-417 (Manchester, UK., 2009).
34. van der Vaart, E., Hemelrijk, C.K. & Verbrugge, R. in *Proceedings of the 31st Annual Meeting of the Cognitive Science Society* (eds. Taatgen, N.A. & van Rijn, R.) 2420-2425 (Cognitive Science Society, Austin, TX, 2009).