

ethologie

DE BIOLOGIE VAN GEDRAG



Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie

Wageningen - 1973

Eerste druk : 1973

Tweede druk: 1976

ISBN 90 220 0465 1

Copyright: Pudoc, Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen, 1973

Omslagfoto: Gerrit Jan Koster, Bennekom

Afgebeelde objecten welwillend beschikbaar gesteld door Gemeentelijk Museum voor Mechanisch Speelgoed, Deventer

Druk omslag: Zuid-Nederlandsche Drukkerij N.V., 's-Hertogenbosch

Druk tekst: A. Verweij, Wageningen

Inhoud

Inleiding

G. P. Baerends <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Groningen (Haren)</i>	7
--	---

Gedrag als aanpassingsfenomeen, een beschouwing over de functie van gedrag

J. van den Assem <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	17
---	----

Veroorzaking van gedrag, ethologisch bezien

J. J. A. van Iersel <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	39
--	----

Veroorzaking van gedrag, fysiologisch bezien

L. de Ruiter <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Groningen (Haren)</i>	79
--	----

Gedrag en erfelijkheid

G. A. van Oortmerssen <i>Genetisch Instituut der Rijksuniversiteit te Groningen</i>	115
---	-----

Evolutie en gedrag

K. Kortmulder <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	136
--	-----

Ontogenie en gedrag

J. P. Kruijt <i>Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Groningen (Haren)</i>	158
--	-----

Vergelijkend en fysiologisch-psychologisch onderzoek van leerprocessen

J. H. M. Vossen *Psychologisch Laboratorium der Katholieke Universiteit te Nijmegen* 182

De rol van leerprocessen in natuurlijke situaties

P. Sevenster *Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden* 205

Sociale relaties bij dieren

J. A. R. A. M. van Hooff *Laboratorium voor Vergelijkende Fysiologie der Rijksuniversiteit te Utrecht* 223

De geklede aap tussen ethologie en antropologie

F. Sierksma *Faculteit der Godgeleerdheid der Rijksuniversiteit te Leiden* 257

De ethologische benadering van menselijk gedrag

G. P. Baerends *Zoölogisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Groningen (Haren)* 288

Literatuur 325

Register 344

G. P. BAERENDS

Meer dan ooit bestaat er in onze samenleving belangstelling voor de wetenschappelijke achtergronden van het gedrag. Gedrag is veelal de oorzaak van vreugde en verdriet; ieder mens is zich bewust, dat het gedrag van anderen en van hemzelf voor hem van beslissende betekenis kan zijn en bijvoorbeeld leven of dood kan veroorzaken, tot rijkdom of armoede kan leiden. Het eigen gedrag wordt afgesteld op het gedrag dat men bij anderen waarneemt. Vroeger waren deze anderen duidelijk beperkt in aantal; ze bevonden zich overwegend in een relatief klein geografisch gebied en stemden in een aantal opzichten, zoals ras en cultuur, grotendeels overeen. Tegenwoordig worden wij echter door pers, radio en televisie geconfronteerd met het gedrag van ontelbaar velen en met gedragingen van grote verscheidenheid en wij beseffen dat, onafhankelijk van de afstand, al dit gedrag onze belangen beslissend zal kunnen beïnvloeden. Met de vriendelijke elementen in het gedrag van al die anderen houden wij ons gewoonlijk maar in beperkte mate bezig (meestal vormen ze dan ook geen 'nieuws'), maar gedragsvormen die wij als onvriendelijk ervaren en die wij niet begripen verontrusten ons. Of zulke verontrustende gedragingen per hoofd van de wereldbevolking, nu talrijker voorkomen dan vroeger zal moeilijk statistisch te toetsen zijn; dat de gemiddelde mens – vooral in de 'ontwikkelde' landen – tegenwoordig dagelijks meer verontrustend gedrag in een of andere vorm op zich af ziet komen dan vroeger het geval was lijkt ook zonder zo'n toets wel een aanvaardbare stelling.

Met de groei van de problematiek omtrent het gedrag is een toename van het onderzoek van menselijk gedrag gepaard gegaan. Naast filosofie en ethiek, die zich al vanouds met menselijk gedrag bezig hielden, hebben zich psychiatrie, psychologie, pedagogie, culturele antropologie, sociologie en criminologie als eigen takken van wetenschap ontwikkeld. Nog slechts enkele tientallen jaren geleden is

daar de ethologie aan toegevoegd en aan deze tak van wetenschap waren de hier in druk verschijnende symposium-voordrachten gewijd.

Ethologie zou men kunnen omschrijven als de biologische benadering van problemen betreffende het gedrag van dieren en van de mens. De Biologische Raad achtte het zijn taak in een symposium over gedrag juist dit biologische aspect naar voren te brengen; niet omdat dit belangrijker zou zijn dan andere aspecten en zou moeten prevaleren, maar omdat het binnen het door deze Raad bestreken gebied valt en geheel ligt in de huidige neiging om de mens te beschouwen als een onderdeel dat paste en moet blijven passen in de totale biosfeer.

De biologische benadering impliceert een natuurwetenschappelijke methodiek. Dat het gedrag van de mens niet in de eerste plaats vanuit de natuurwetenschappen benaderd werd, laat zich begrijpen. Vooral in die culturen waarin zich wetenschap heeft ontwikkeld, bestaat veelal de neiging de nadruk te leggen op het unieke van de mens, dus op de verschillen met ander leven en met de niet levende natuur. In eerste instantie valt dan ons hoog ontwikkelde denkvermogen op en zo lijken de geesteswetenschappen het aangewezen milieu om menselijk gedrag te bestuderen. In dit kader heeft zich dan ook aanvankelijk de menselijke psychologie ontwikkeld. Maar dat dit niet de enig mogelijke benadering is bleek vooral toen naast het gedrag van de mens, ook dat van dieren studie-object werd. Bij de menselijke psychologie lag het voor de hand om gedachten en gevoelens als belangrijke primaire oorzaken voor gedrag te aanvaarden. Het is bij de mens immers mogelijk om over zulke subjectieve belevenissen door zelfanalyse en door praten met anderen (dus met introspectieve methoden) informatie te verkrijgen. Bezwaarlijker wordt dit echter al bij mensen, of bij jonge kinderen, waarmee men niet goed of in het geheel niet spreken kan. Bij dieren, tenslotte, is kennis over subjectieve gevoelens, waarvan men alleen maar kan aannemen of geloven dat ze wel of niet bestaan, onmogelijk. De dierpsychologie kon van het gedrag van dieren beschrijvingen geven, maar beschouwingen over mogelijk eraan ten grondslag liggende gevoelens en gedachten konden slechts op speculaties berusten. Wanneer men pretendeert zulke gevoelens, zoals wij ze zelf kennen, in een dier te kunnen waarnemen (sympathetische intuïtie, Bierens de Haan) dan gaan wij antropomorfistisch tewerk, dan wordt in feite een mens in een dier 'hineininterpretiert'. Ook al zouden wij op deze wijze toch enig begrip voor het gedrag van het dier

kunnen krijgen, de studie van dierengedrag zal dan nooit een onafhankelijke bron kunnen zijn voor een beter begrip van menselijk gedrag. Dat kan slechts wanneer wij natuurwetenschappelijk werken, d.w.z. als oorzaken van gedrag alleen die factoren in beschouwing nemen, die voor ons objectief waarneembaar en liefst ook meetbaar zijn. En die natuurwetenschappelijke werkwijze kan ook rechtstreeks op menselijk gedrag worden toegepast.

De natuurwetenschappelijke methode heeft langs tenminste drie verschillende wegen toegang gekregen tot het gedragsonderzoek.

In de eerste plaats via een uitbreiding van de fysiologie van de zintuigen en de fysiologische mechanismen die de ontvangen informatie verder verwerken en in gedrag tot uiting brengen: de fysiologische psychologie of biopsychologie.

In de tweede plaats via een poging om het gedrag in al zijn ingewikkeldheid op te bouwen op grond van de kennis van het fysiologisch best bekende en meest eenvoudige gedragsmechanisme: de reflex. Het is de grote verdienste van de Russische onderzoeker Pavlov geweest, dat hij met zijn ontdekking van de voorwaardelijke reflex bij zijn bekende goed gestandaardiseerde proeven met kwijlende en maagsap afscheidende honden, deze belangrijke weg heeft opengelegd. Zijn werk is niet alleen nog steeds fundamenteel in het hedendaagse gedragsonderzoek in de USSR en andere Oosteuropese landen; het is tevens de grondslag van het meeste gedragsonderzoek in Noord Amerika, sinds in 1913 de Amerikaanse hoogleraar Burnham zijn leerlinge Florence Mateer stimuleerde om proeven met voorwaardelijke reflexen bij kinderen te doen. Zo werd de voorwaardelijke reflex – de mogelijkheid om de opwekking van een reflex door middel van een leerproces te koppelen aan een willekeurige nieuwe omgevingsprikkel – het uitgangspunt voor het door Watson gestichte 'behaviorism', dat op de Amerikaanse 'comparative psychology' een blijvende stempel heeft gedrukt. Bij deze oorsprong is het begrijpelijk, dat het hoofddoel van dit gedragsonderzoek is om het mechanisme van leerprocessen te doorgronden. De gedachten zijn daarbij gericht op toepassing bij de mens; dieren worden gebruikt omdat men daarmee, om ethische redenen, wel en met de mens niet kan experimenteren; het bijvoeglijk naamwoord 'comparative' houdt niet meer vergelijking in dan men in de medische fysiologie tussen proefdier en mens pleegt te maken.

Anders is dit bij de derde wijze waarop gedrag natuurwetenschap-

pelijk wordt aangepakt, bij de ethologie¹. Deze ontstond binnen de zoölogie; de onderzoekers waren dus primair geïnteresseerd in de bestudeerde diersoort zelf. Vergelijken heeft hier een betekenis die dieper gaat, dezelfde als in de vergelijkende anatomie, namelijk het doorgronden van fylogenetische verwantschappen en van het evolutieproces, maar nu in verband met gedrag. Een biologische benadering houdt dan ook meer in dan alleen een natuurwetenschappelijke. Het is kenmerkend voor de biologie dat men, na de beschrijving van een fenomeen, drie principieel verschillende vragen kan stellen, namelijk: (1) de vraag naar de oorzaken waardoor het fenomeen, telkens wanneer het zich voordoet, tot stand komt (inclusief de veroorzaking tijdens de ontwikkeling van elk individu); (2) de vraag naar de functie van het fenomeen, dus de overlevingswaarde ('survival value') voor het individu en zijn nakomelingschap en (3) de vraag naar de wijze waarop het fenomeen in de loop van de evolutie zijn vorm heeft gekregen.

Bij een goede biologische benadering van gedrag is men er zich van bewust dat gedragingen, onafhankelijk ervan hoe zij veroorzaakt worden, bepaalde functies dienen en al evoluerend op een historische ondergrond zijn ontstaan, waarbij ze zich voor de vervulling van die functies hebben aangepast. Gedrag is hierdoor vaak aan voorwaarden en beperkingen gebonden, die men onvoldoende begrijpen kan als men zich (zoals in het behaviorism en ook wel in de fysiologische psychologie) tot het onderzoek van de veroorzakende factoren beperkt. Wisselwerking tussen de verschillende categorieën van vragen werkt uitermate bevruchtend en hier ligt de belangrijke waarde van de biologische benadering van het gedragsonderzoek.

De ethologie vindt haar oorsprong bij onderzoekers die in het veld de 'levensgeschiedenis' van diersoorten bestudeerden: bij ornithologen als Howard, Selous en Huxley, bij entomologen als Fabre, Ferton, de Peckham's en bij all-round veldbiologen als Heimans en Thijssse in ons eigen land, alsmede bij virtuosen in het houden en kweken van dieren in gevangenschap, die men relatief veel in het Duits sprekende gebied van Europa vindt, zoals Heinroth en zijn beide echtgenoten.

¹ De term ethologie werd in 1846 door John Stuart Mill (in: *A System of Logic*, New York: Harper and Bros) voorgesteld voor: 'the scientific study of the lawful formation of human character'.

Lorenz, een leerling van Heinroth, die ook in de eerste plaats een dierenkweker was, kan als de grondlegger van de ethologie worden beschouwd omdat hij als eerste getracht heeft de zwakke basis van de ouderwetse subjectieve dierpsychologie door een op objectief onderzoek gerichte theoretische uitgangsstelling te vervangen. Hoe men tegenwoordig ook over de afzonderlijke elementen uit deze 'kapstok van grondslagen' mag denken, ze hebben hun heuristische waarde voor het onderzoek bewezen en zijn – ondanks de dringende noodzaak van herziening – nog steeds waardevol. De kracht van Konrad Lorenz ligt in het doen en interpreteren van waarnemingen, niet in het uitvoeren van (vooral kwantitatieve) experimenten. Dat de ethologie tot haar huidige betekenis is uitgegroeid is eraan te danken dat het complementaire experimentele aspect door Niko Tinbergen werd ontwikkeld, na 1935 in geregeld persoonlijk contact met Lorenz. De experimentele aanpak van Tinbergen was sterk geïnspireerd door het zintuigfysiologische onderzoek van de grote bijenkenner Von Frisch, die overigens echter zelf in de ontwikkeling van de ethologie geen rechtstreeks aandeel nam.

Het bestaan van verschillende richtingen in het gedragsonderzoek gaf, en geeft nog wel eens, aanleiding tot onderlinge strijd, ook omdat jongere takken van wetenschap zich nogal eens door aanvallen op oudere plegen te rechtvaardigen en zo ook in de wetenschap generatieconflicten kunnen oproepen. Niet op wetenschappelijke feiten berustende uitgangspunten kunnen daartoe het hunne bijdragen. Dit alles geldt vooral voor de botsing tussen ethologische gedachtengangen en de denkwijze van de 'comparative psychology'. Ethologen hebben het oudere behaviorism gebrek aan interesse voor de verschillen in gedrag tussen de door hen bestudeerde laboratoriumratten, katten, duiven of mensen verweten, ze hebben gewezen op de soms belachelijke conclusies die uit deze omissie voortvloeien, maar ze hebben aanvankelijk het voortreffelijke gehalte van de experimenteertechniek en van de verwerking van waarnemingsgegevens over het hoofd gezien. Ethologen werden er door hun vergelijkende waarnemingen toe gebracht om de nadruk te leggen op de erfelijke basis, het zogenaamde 'aangeboren karakter', van zelfs vrij ingewikkelde gedragingen. De 'behavioristen' onderzochten het leervermogen van dieren in meestal aan de menselijke maatschappij ontleende proefsituaties (doolhoven en 'problem boxes') en hadden geen oog voor soortspecifieke verschillen. Noch de Amerikaanse, noch de Sovjetrussische filosofische of

ideologische achtergronden waren dan ook bijzonder geschikt om de gedachte aan erfelijk bepaalde verschillen in gedrag te stimuleren, de meer feodale toestanden in de centraaleuropese bakermat van de ethologie leende zich daar beter voor! Maar de confrontatie van opvattingen leidde ook hier nader tot de waarheid. Zoals Kruijt in zijn voordracht duidelijk zal maken, beseffen nu de meeste ethologen wel, dat aan de ontwikkeling in het individu van zogenaamd aangeboren soortspecifieke gedragingen leerprocessen kunnen meewerken, zonder dat een genetische grondslag van zulke gedragingen behoeft te worden ontkend.

Het buiten beschouwing laten van gevoelens is vooral vaak voor psychiaters een onbevredigend element in de biologische benaderingswijze, ook al realiseren ze zich de betrekkelijke waarde van de informatie die gesprekken met patiënten opleveren. Het ligt trouwens in de lijn van consequent biologisch denken om althans de hypothese te poneren, dat zulke gevoelens functies hebben en dan is het inderdaad een ernstig nadeel, ze buiten beschouwing te moeten laten. Men zal deze functies alleen maar bij de mens kunnen onderzoeken en wel met psychiatrische, psychologische en ethologische methoden. De beide eerste omdat ze op het werken met subjectieve belevenissen zijn ingesteld, maar ook de laatste om beter los te raken van het vooroordeel over de dominerende positie, die deze gevoelens in het menselijk gedrag zouden bekleden.

Ethologie en behaviorism hebben gemeen, dat ze zich vrijwel niet begeven op het niveau van het zeer ingewikkelde menselijke gedrag, zoals dat voortdurend op ons afkomt. Deze richtingen zijn daaraan nog onvoldoende toe en ze worden niet gedwongen zich met dat moeilijkste niveau bezig te houden, zoals de psychiatrie en psychologie die zich verplicht en geroepen voelen om de noden, die juist daar optreden, te lenigen. Voordat onderzoekers van de verschillende richtingen elkaars methoden bekritisieren of benijden, zullen ze er goed aan doen zich te realiseren, dat de verfijning van de methode zeer vaak omgekeerd evenredig is met de gecompliceerdheid van de op te lossen problemen en dat aanpak op elk niveau van ingewikkeldheid nuttig is en vaak een speciale mentale instelling van de onderzoeker vraagt. De problematiek van het gedrag is zo veelvormig en complex dat een werkelijk multidisciplinaire aanpak vereist is. Daarbij zal niet alleen waardering voor het werk binnen andere disciplines moeten ontstaan, maar ook een zich wederzijds inleven in de gestelde

vragen, de gevolgde methodiek en de gebezigde vaktaal.

Vertrouwen in de betekenis van de ethologie voor de studie van menselijk gedrag kan nog nauwelijks gegrond zijn op de resultaten van studies van de mens met ethologische methoden. Zoals uit de slotvoordracht zal blijken zijn die nog schaars en van relatief recente datum. Dat zulk vertrouwen toch bestaat, blijkt uit de belangstelling voor de ethologie bij psychiaters, psychologen en sociologen, die zich daarbij echter vaak onvoldoende realiseren hoe wankel ook de basis van de ethologie nog is. De lectuur van een groot aantal recente meer of minder verdienstelijke populaire boeken (Ardrey, Eibl-Eibesfeldt, Lorenz, Morris, Wickler; in alfabetische volgorde) heeft soms wel tot overschatting van de onmiddellijke mogelijkheden van de ethologie geleid. Daarom is er bij de organisatie van dit symposium naar gestreefd, niet alleen de potenties van de ethologie te demonstreren, maar ook te laten zien, dat er met vele moeilijkheden en onzekerheden wordt geworsteld. De voordrachten zullen hoofdzakelijk over onderzoek aan dieren gaan.

Allereerst zal Van den Assem bespreken, hoe men op verantwoorde wijze de vraag naar de functie of functies van een gedraging stelt en deze op experimentele wijze tracht te beantwoorden. De in zijn voordracht geschetste ethologie grenst aan de oecologie, de wetenschap die de vragen wil beantwoorden welke factoren het al of niet voorkomen van een soort en diens aantalsterkte bepalen.

In de daaropvolgende drie voordrachten worden vragen over de veroorzaking van gedrag gesteld.

Van Iersel zal zich daarbij op het standpunt stellen, dat hij het dier intact wil laten om door nauwkeurige waarnemingen (enerzijds meting van prikkels die het dier uit de omgeving opvangt, anderzijds van gedragingen, die het uitvoert) conclusies te kunnen trekken over de aard van de mechanismen die zich in het dier moeten bevinden. Het dier is daarbij een 'black box', waarvan men uit anatomisch en fysiologisch onderzoek wel mag geloven dat er zich aan de ene kant zintuigen en aan de andere kant spieren bevinden, maar over de verdere eigenschappen waarvan – in het bijzonder de binnen de black box vervulde functies – men uitsluitend tot hypothesen kan trachten te komen door het verrichten van liefst kwantitatieve waarnemingen, gecombineerd met experimentele manipulatie van de omgeving. Het zal blijken, dat in de black box een voor het gedrag van de soort specifieke organisatiestructuur aanwezig is.

De Ruiter schrikt er als fysioloog niet voor terug, de black box voorzichtig en beetje bij beetje open te maken om aan de hand van fysiologische experimenten na te gaan welke in de box aanwezige apparatuur nu wel op welke wijze de door de etholoog gesignaleerde functies van de organisatiestructuur zou kunnen vervullen. Eigenlijk vindt hij dan telkens weer nieuwe 'black boxes', maar die zijn nu kleiner en worden steeds talrijker. Een reeks van fysiologen van verschillende pluimage kan zo verder doorgaan, tot aan moleculaire biologen toe. Ieder zal op het door hem bestudeerde niveau moeten bijdragen aan de kennis van de keten van steeds ingewikkelder processen waardoor eenvoudige reacties het complexe gedrag veroorzaken dat we om ons heen waarnemen.

Van Oortmerssen zal zich afvragen, of verschillen tussen de organisatiestructuren van verschillende soorten op een genetische basis kunnen berusten en welke regels er dan voor de erfelijkheid van gedragseigenschappen gelden.

Evolutie komt tot stand door toetsing van de overlevingswaarde van eigenschappen tegenover de natuurlijke selectie. De voordrachten over de functie en over de genetische achtergronden hebben dus een basis gelegd voor de voordracht van Kortmulder over de evolutie van gedrag, die mede tot stand komt door een aantal mechanismen die Van Iersel in zijn bijdrage ter sprake brengt.

Vervolgens bespreekt Kruijt het probleem hoe de genetisch doorgegeven informatie over gedragseigenschappen via ontwikkelingsprocessen in het individu tot uitvoerbaar gedrag worden gerealiseerd. De genen kunnen zich hierbij van leerprocessen bedienen zonder dat het soortspecifieke karakter van een gedraging daardoor wordt aangetast. Hij zal het waarschijnlijk maken, dat bij de ontogenetische ontwikkeling van gedragingen steeds genetische informatie en door ervaring verkregen informatie met elkaar geïntegreerd samenwerken en hij zal betogen, dat een scheiding tussen aangeboren en aangeleerde gedrags-elementen in principe onjuist is en niet bevorderlijk voor een goede vraagstelling bij het ontogenetische gedragsonderzoek.

De factoren die het tot stand komen van leerprocessen bevorderen, zowel bij de vorming van soortspecifiek gedrag als bij die van voor een individu typische gedragingen, zal door een welkome gast in de ethologenkring, de psycholoog Vossen, nourri dans le sérail de la psychologie américaine, worden behandeld. Na hem zal Sevenster demonstreren hoe een combinatie van het ethologische en het be-

havioristische denken kan helpen bij een experimentele aanpak van de rol die leerprocessen onder natuurlijke omstandigheden van een dier spelen en van de wijze waarop die tot stand komen.

Gedrag is een onontbeerlijke component voor het tot stand brengen en handhaven van sociale systemen. Na een inzicht te hebben gegeven in de vele vormen van sociale systemen die bij dieren bestaan en van de wijze waarop deze door gedrag tot stand komen, zal Van Hooff bijzondere aandacht wijden aan de apen, een diergroep die hij zelf intensief bestudeert en waarin sociale systemen voorkomen die op die van de mens gelijken.

De auteur van de op één na laatste bijdrage is in dit gezelschap niet verzeild geraakt door een omzetting van e, t en h, een foutje dat bibliothecarissen, zettters of typisten nogal eens maken. Hij is werkelijk een multidisciplinair man, theoloog van oorsprong, etnoloog door eruditie en etholoog door belijdenis. De moeilijke opdracht om een beeld te geven van de interacties tussen ethologie en culturele antropologie is door Sierksma aan de hand van het onderwerp kleding en mode uitgevoerd. Onvermijdelijk komen bij deze vergelijking gedrags-eigenschappen naar voren, als exploratie en nieuwsgierigheid, creativiteit, fantasie, versiering en spel, vreugde en verdriet, die in de menselijke cultuur zo'n belangrijke rol spelen maar waaraan de ethologie eigenlijk nog niet is toegekomen en die zich dus vooral voor een verkennende, speculatieve en soms speelse behandeling lenen.

Tenslotte zal het weer mijn taak zijn om de kern van de voordrachten kort samen te vatten en aan de hand hiervan enig inzicht te geven in hoe bij een aantal verschillende problemen van menselijk gedrag met de toepassing van ethologische methoden een begin wordt gemaakt.

Ruim twintig jaar geleden ruilde Niko Tinbergen zijn hooglerschap in Leiden voor een lectoraat in Oxford. Hij hoopte hiermee de ontwikkeling van de ethologie in de Angelsaksische landen en daarmee in de gehele wereld te dienen en deze hoop is ongetwijfeld in vervulling gegaan. Bij zijn afscheid nam een aantal van zijn leerlingen zich voor hun erkentelijkheid voor zijn leiding uit te drukken in een bundel bijdragen. Dit goede voornemen werd echter niet ten uitvoer gebracht, maar gelukkig vond de beoefening van de ethologie in Nederland wel doorgang. Bijna alle sprekers op dit symposium zijn òf rechtstreeks òf indirect leerlingen van Niko Tinbergen. Dit symposium biedt de gelegenheid, het gemaakte verzuim te herstellen. Met

instemming van de Biologische Raad is deze bundel daarom aan onze leermeester opgedragen als dank voor zijn grote verdienste voor de ontwikkeling van de ethologie in het algemeen en die in ons land in het bijzonder.

Gedrag als aanpassingsfenomeen, een beschouwing over functie van gedrag

J. VAN DEN ASSEM

De vraag waartoe

Vragen naar de functie – dat is de biologische betekenis – van gedrag, is vragen waartoe een dier doet zoals het doet. Meestal is dit de eerste vraag die gesteld wordt bij het zien van een bepaald concreet gedragspatroon, hoewel de vraag dan vaak niet in de waartoe maar in de waarom vorm wordt gegoten, wat een beetje dubbelzinnig is, omdat dit ook een vraag naar de veroorzaking inhoudt. Vrijwel iedereen zal zich een meer of minder juiste mening gevormd hebben over de functies van gedragingen die hij waarneemt, terwijl waarschijnlijk velen tamelijk in het ongewisse zullen verkeren bij problemen van veroorzaking of ontogenie van gedrag, om maar enkele willekeurige punten te noemen. Om deze reden gaat in deze reeks voordrachten een beschouwing over de functie vooraf aan die over de veroorzaking, ook al is de ontwikkeling van het ethologische onderzoek juist andersom verlopen. De oorzaak dáárvan hoop ik hieronder duidelijk te kunnen maken.

Wat wordt onder gedrag verstaan?

Alvorens in te gaan op de begrippen functie en aanpassing van gedrag zou ik eerst twee algemene opmerkingen willen maken.

Ten eerste, wat moet onder gedrag worden verstaan? Een strikte definitie van gedrag is lastig te geven, omdat er geen duidelijke grens valt te trekken tussen gedrag en allerlei fysiologische processen. Ik zou daarom het begrip ruim willen opvatten (ongeveer in de zin van Van Dale, die het als 'handel en wandel, doen en laten' omschrijft), en wel als iedere uitwendig waarneembare (of waarneembaar te maken) activiteit van het intacte organisme. Deze definitie leidt natuurlijk tot grensgevallen waarbij het bijna een kwestie van smaak wordt of men daar van gedrag wenst te spreken of niet. Moet bijvoorbeeld

de hartslag gedrag worden genoemd, of maakt de ademhalingsmotoriek deel uit van het gedrag? Bij het laatste geval zou ik menen van wel, ze valt binnen het kader van mijn definitie, zeker in die gevallen waar ingewikkelder bewegingspatronen erbij een rol gaan spelen (zoals bijvoorbeeld bij langdurig onder water verblijvende zoogdieren). Verder behoren tot het gedrag allerlei autonome activiteiten voor zover ze uitwendig waarneembaar zijn, zoals circulatie effecten (meer of minder doorbloed raken van de huid, blozen), of thermoregulatie effecten (opzetten van haar of verenkleed). Andere, op het eerste gezicht wellicht extreme voorbeelden van gedragingen zijn slapen, of zich-dood-houden. Mede op grond van goede fysiologische argumenten dienen ze als activiteiten te worden opgevat, en passen ze binnen het begrip gedrag. Een dier gedraagt zich eigenlijk altijd, ook al lijkt het op het eerste gezicht niets te doen.

Strikt genomen kunnen ook planten gedrag vertonen, maar dit aspect blijft hier buiten beschouwing.

Vorm en activiteit

De tweede algemene opmerking is dat ieder organisme gekenmerkt wordt door een bepaalde structuur. Bij een levend organisme zijn structuur en activiteit onverbrekkelijk aan elkaar gebonden. Van puur structuur is alleen sprake bij fossielen, of opgezette beesten – een soort kunstmatige fossielen eigenlijk – gehuisvest in inrichtingen van Natuurlijke Historie, met veel nadruk op de laatste term. Aan zulke conservaten ontbreekt ten ene male een zeer wezenlijke biologische dimensie: activiteit. Activiteiten die inherent zijn aan het levende organisme betreffen fysiologische processen en gedragspatronen, twee activiteitsuitingen op een verschillend niveau van ingewikkeldheid, maar logisch niet goed scheidbaar. Iedere activiteit, en dus elk gedrag, is als het ware verankerd in een structuur. De enige uitzondering mij bekend op deze regel is de glimlachende Cheshire Cat die Alice in Wonderland ontmoette; dit dier was immers in staat zichzelf op zodanige wijze in het niets op te lossen dat tenslotte slechts de glimlach, in de lucht hangend, zichtbaar bleef (Lewis Carroll, 1865). Maar omdat ethologie een wetenschap is van deze wereld, doen verschijnselen die zich in Wonderland kunnen afspelen hier niet ter zake.

Gedrag en structuur gaan dus steeds samen. Voor een goed begrip van gedrag als aanpassingsfenomeen is het zich realiseren van deze

twee-eenheid van belang: een aanpassing van een gedragsaspect moet tot stand komen in wisselwerking met de daarbij horende structuren. Het passen van gedrag bij een structuur kan met ieder willekeurig voorbeeld worden geïllustreerd. Ik gebruik ervoor het onderzoek van De Ruiter (1955) over tegenschaduw (countershading) bij rupsen. Zover ik weet is dit het eerste ethologische onderzoek met een functionele vraagstelling, waarvan de strikt geformuleerde hypothesen met kwantitatief onderzoek werden getoetst. De essentie ervan komt op het volgende neer.

Een egaal gekleurd drie-dimensionaal voorwerp zal in een omgeving met een eenzijdige belichting (zoals in de natuur meestal is aan te treffen) lichter lijken aan de zijde die naar het licht is gericht, en donkerder aan de zijde van het licht af: een gevolg van schaduwwerking. Vele rupsen nu blijken te beschikken over een gradiënt in hun pigmentering, die, wat detail betreft, van soort tot soort verschilt. Steeds echter wordt door een rups haar donkerder kant naar het licht gedraaid, waardoor het effect van de schaduwwerking teniet wordt gedaan, tegenschaduw dus. Het dier verliest daardoor als het ware zijn ruimtelijke eigenschappen, en het contrast met de achtergrond wordt goeddeels opgeheven. De hypothese stelt dat een rups daardoor beter beschermd is tegen visueel jagende roofvijanden. De bij de structuur passende gedragscomponenten bestaan in dit geval uit het aannemen van een bepaalde houding, met een bepaalde oriëntatie ten opzichte van de lichtval, en het gedurende de dag achterwege laten van iedere andere openlijke activiteit. De Ruiter kon aantonen dat in een vrijwel natuurlijke omgeving, roofvijanden (in zijn geval gaaien) inderdaad rupsen met een werkzame tegenschaduw veel moeilijker vonden dan gelijksoortige prooien waarvan de tegenschaduw onwerkzaam gemaakt was. Bovendien bleek dat gaaien werkelijk van schaduwwerking gebruik kunnen maken bij het vinden van prooi.

Effect en functie

Ieder gedrag, iedere activiteit, leidt tot een aantal effecten als gevolg van het uitvoeren van dat gedrag. We mogen deze effecten echter niet zonder meer met even zovele functies van die activiteit gelijk stellen. Ik wil dit duidelijk maken aan een gedragspatroon van het mannetje driedoornstekelbaars en wel aan het z.g. waaieren (Van Iersel, 1953).

Een waaierende stekelbaars neemt een bepaalde houding aan (kop wat lager dan het staartdeel, de lichaamsas maakt een hoek van ongeveer 30° met de horizontaal) en hij staat op een bepaalde plaats (met zijn snuitpunt vlak voor de opening van zijn nest). Daarbij voert hij een bepaald patroon van motorcoördinaties uit: hij maakt namelijk met zijn borstvinnen bewegingen als om achteruit te zwemmen, met zijn staart echter bewegingen als om vooruit te zwemmen. De bewegingen van borstvinnen en staart zijn absoluut gesynchroniseerd. De krachten die uit de zwembewegingen met de borstvinnen en de staart resulteren, heffen elkaar op: het dier blijft precies op de plaats.

Een effect van de staartbewegingen is het tot stand komen van een naar achteren gerichte waterstroom; de borstvinnen daarentegen veroorzaken een waterstroom die naar voren is gericht.

Het waaiergedrag treedt onder speciale omstandigheden op, namelijk dan wanneer een nestbezitter eieren in zijn nest heeft. De ontwikkeling van deze eieren blijkt alleen voortgang te kunnen vinden als de nesteigenaar op gezette tijden waaierbewegingen kan uitvoeren. Wordt het dier weggevangen, dan sterft het legsel na korte tijd. Een legsel dat uit een nest wordt gehaald en in langzaam stromend water wordt gelegd, kan zich echter op de normale wijze ontwikkelen. Voor een goede ontwikkeling hebben stekelbaars-embryonen een regelmatige toevoer van zuurstof en afvoer van stofwisselingsprodukten nodig. In deze behoefte wordt voorzien doordat de, door de bezitter van het nest opgewekte, voorwaartse waterstroom op het nest is gericht. Het water in het nest raakt daardoor in beweging en een regelmatige en voldoende verversing van het water rond de eieren komt tot stand. Het is zelfs zo dat de waaierinspanning van het mannetje, uitgedrukt in waterverplaatsing per tijdseenheid, gelijke tred houdt met de zuurstofbehoefte van de zich ontwikkelende embryonen: naarmate de eieren ouder worden, wordt er meer gewaaierd.

In dit voorbeeld lijkt alles erop te wijzen dat hier sprake is van een bij elkaar passen, of, zo men wil, van een handeling die verricht wordt juist terwille van zijn effect; van een handeling die gericht is op het bereiken van een bepaald doel. Het is voor een stekelbaars die in het water stilstaat immers bepaald niet noodzakelijk dit tot stand te brengen met behulp van zo'n ingewikkelde motoriek als die welke gebruikt wordt bij het waaieren, laat staan nog dat bij stilstaan een waterstroom opgewekt zou moeten worden die precies over het nest strijkt, en die bovendien nog kwantitatieve relaties blijkt te vertonen

met de inhoud van dat nest. Zo'n samenloop van omstandigheden is dermate onwaarschijnlijk dat een andere verklaring dan 'toeval' op zijn plaats is.

Functie en aanpassing

Zo'n verklaring kan worden gevonden in het kader van de neo-darwinistische theorie in termen van selectie, aanpassing en functie. De waaierhandeling is aan de functie die ze vervult (namelijk ventilatie van de eieren) aangepast door de werking van natuurlijke selectie, die, op grond van bepaalde gunstige effecten, dit gedrag heeft ontwikkeld, en zo ver als mogelijk heeft vervolmaakt. Het opwekken van een waterstroom over het nest, als gevolg waarvan de eieren worden geventileerd, mag om die reden de functie van het waaieren worden genoemd. De waterstroom die door de staartbewegingen wordt opgewekt en achterwaarts is gericht, vervult in dit verband geen directe ventilatiefunctie; het is een noodzakelijk gevolg van de bewegingen die met de staart worden uitgevoerd, het is slechts een effect van het waaieren, géén functie ervan.

In wat algemenere termen gesteld zou ik als de functie van een handeling willen noemen dát effect waaraan die handeling is aangepast, d.w.z. waartoe zij door de werking van natuurlijke selectie is gevormd om het teweeg te brengen. Natuurlijke selectie kan deze gevolgen teweegbrengen op grond van een verschillend gemiddeld voortplantingssucces. Het ontstaan en het instand houden van aanpassingen behoren tot de meest wezenlijke biologische vraagstukken; ze hebben betrekking op een uniek biologisch proces.

Natuurlijke selectie en evolutie van gedrag komen uitgebreid ter sprake in de bijdrage van Kortmulder; ik vestig ook de aandacht op de voordracht van Bakker (Bakker, 1967). Wel wil ik er hier nog op wijzen dat het streven naar een zo groot mogelijk voortplantingssucces niet een ontwikkeling behoeft in te houden tot zich ongebreideld voortplanten op korte termijn. Bij vele diersoorten is juist een tendens in omgekeerde richting waarneembaar. Ieder uitstel van reproductie van een overigens geslachtsrijp dier, waardoor zijn kans op nakomelingen kleiner wordt, is echter, gezien binnen het kader van de darwinistische theorie, een ontwikkeling die slechts schijnbaar dit gevolg heeft. In werkelijkheid is dit uitstel, in het licht van deze theorie, de prijs die moet worden betaald om tenslotte tot een uitkomst te gera-

ken die gemiddeld kans op groter nakomelingschap oplevert dan zonder dit uitstel het geval zou zijn.

Voortbestaan van het individuele organisme

In lang niet alle definities van biologische functie wordt dit begrip betrokken op de mate waarin het bijdraagt tot voortplantingssucces, of de mate waarin het een bijdrage levert aan de volgende generatie. Die definities blijven hier verder buiten beschouwing, maar één ervan, die gedrag op een centrale plaats stelt, wil ik graag even nader bespreken. Het gaat om een definitie van Jeuken (1958), opgesteld in een artikel met de titel 'Function in biology'. Zijn omschrijving van biologische functie luidt in een vrije vertaling, waarbij, naar ik hoop, de essentie ervan geen geweld is aangedaan, als volgt: 'De biologische functie van een bepaald, gestructureerd onderdeel van het organisme is zijn activiteit, voor zover die bijdraagt tot de harmonische ontwikkeling en het harmonisch instandhouden van het organisme.'

Het lijkt me dat er enige argumenten voor de ontoereikendheid van deze definitie zijn aan te voeren. Een punt waar men niet goed raad mee weet is natuurlijk de term 'harmonisch', wat is dat precies? Maar het wezenlijke tekort zit volgens mij vooral in de beperking tot het instandblijven van het individuele dier. Er zijn immers talloze voorbeelden van gedrag te geven waaraan moeilijk een biologische betekenis kan worden ontzegd, maar die voor een harmonisch (wat dat ook zijn mag) ontwikkelen en instandblijven van een individu van geen betekenis zijn. Het hiervoor besproken waaieren is zo'n geval; voor het individu dat dit gedrag vertoont heeft het geen direct aantoonbaar effect op zijn harmonisch instandblijven, waaieren is echter van grote biologische betekenis.

Een ander voorbeeld, uit zeer vele, is de indrukwekkende paaitrek van zalm uit zee naar gebieden ver landinwaarts in de bovenstroom van rivieren, waarbij die dieren gebruik blijken te maken van bijna fantastische oriëntatie- en navigatiemechanismen. Direct na de voortplanting sterven de volwassen dieren en drijven in alle staten van ontbinding weer stroomafwaarts. Of, een nog extremer voorbeeld: het voortplantingsgedrag van sommige bidsprinkhanen. Gedurende de paring – een handeling toch, naar ik mag aannemen, van een onbesproken biologische betekenis – wordt het mannetje door het wijfje opgegeten. Bij sommige soorten schijnt zelfs de ejaculatie op gang te

komen door het wegvallen van een remmende werking van bepaalde delen van het zenuwstelsel gelegen in de kop, op het moment dat dit laatste onderdeel wordt verwijderd. Verwijdering ervan heeft in ieder geval geen nadelig effect op de kans op bevruchting. Van een harmonisch voortbestaan van het individu is in dit voorbeeld zeker geen sprake, maar een functionele betekenis is het uitgevoerde gedrag moeilijk te ontzeggen. Juist omdat het in de ethologie zo vaak blijkt dat een bepaald gedragspatroon ten detrimente is van het individu dat het uitvoert, maar tegelijkertijd zijn voortplantingssucces gunstig beïnvloedt, geloof ik dat voor een definitie van functie en aanpassing van gedrag niet het instandblijven van het individu maatgevend moet zijn, maar zijn voortplantingssucces, of, beter, de mate waarin zijn eigenschappen door zijn nakomelingen aan de eigenschappen van de volgende generatie bijdragen.

Functie, aanpassing en doelgerichtheid

Aangepast gedrag, door natuurlijke selectie tot stand gekomen, is doelgericht. Ik moet er direct aan toevoegen, en dit met nadruk onderstrepen omdat dit punt nog steeds aanleiding blijkt te geven tot misverstand, dat doelgerichtheid zoals hier bedoeld helemaal niets van doen heeft met bepaalde teleologische beschouwingen die sinds de oudheid met het begrip in verband zijn gebracht. Bij het tot-stand-komen van aangepast gedrag spelen zogenaamde doelloorzaken in aristotelische (of eigenlijk in thomistische) zin geen enkele rol. Een aanpassing komt tot stand door oorzaak-gevolg processen, precies zoals de wijze waarop het uitvoeren van een concreet gedragspatroon op een concreet moment tot stand komt. Weliswaar zijn vragen naar functie en veroorzaking elkaar aanvullende vragen, die op elk niveau van biologisch onderzoek zijn te stellen (in de fysiologie bijvoorbeeld net zo goed als in de ethologie), maar de methode van onderzoek van beide vragen is steeds dezelfde, namelijk het doen van logische experimenten waarin oorzaak-gevolg relaties worden getoetst door de proefresultaten te vatten in meetbare grootheden. Dat het natuurwetenschappelijke onderzoek naar de functie van gedrag later op gang is gekomen dan dat naar de veroorzaking is mede het gevolg van de ongelukkige verbinding van het begrip functie met doelloorzaken. Deze werden door velen als een soort verklarend principe aanvaard. Dit heeft lang een rem gezet op verder onderzoek. Het is, geloof ik,

een van de grote verdiensten van Tinbergen dat hij heeft aangetoond dat onderzoek met een functionele vraagstelling wel degelijk openstaat voor een objectieve experimentele analyse. Als de vragen maar op de goede manier worden gesteld, d.w.z. de hypothesen op zo'n wijze worden geformuleerd dat ze met experimenteel werk kunnen worden getoetst. Dit is in principe mogelijk als het begrip functie wordt gekoppeld aan een objectief meetbare grootheid, zoals bijvoorbeeld voortplantingssucces.

Kwantitatief gedragsonderzoek met een functionele vraagstelling

Ik geloof dit punt niet beter te kunnen illustreren dan met een onderzoek van Tinbergen zelf, waarbij de volgorde: waarneming, vraagstelling, precisering van de waarneming, hypothesevorming, proefopstelling en toetsen van de hypothese aan de proefresultaten in duidelijke stappen wordt gemaakt (Tinbergen et al., 1962).

De waarneming is dat een broedende kokmeeuw de eischaal uit het nest verwijdt nadat een jong is uitgekomen. De handeling lijkt onbelangrijk, want de reeks: oppikken van de schaal, ermee wegvliegen, haar laten vallen, en weer naar het nest terugkeren, is vaak een zaak van niet meer dan enkele seconden. Op de gehele duur van de broedperiode een te verwaarlozen kleinigheid. Ook deze schijn blijkt te bedriegen.

De vraagstelling is tweeledig. 1° De vraag naar de veroorzaking: welke prikkels roepen dit gedrag op? Dit aspect blijft hier onbesproken. 2° De vraag naar de functionele betekenis: heeft dit gedrag overlevingswaarde?

De precisering van de waarneming leert dat niet alleen eischalen, maar ook allerlei andere voorwerpen, zo die in het nest terechtkomen, uit het nest worden verwijderd. En ook, dat dit gedrag gedurende de gehele broedcyclus is op te roepen; het is dus niet beperkt tot de enkele dagen rond het uitkomen van de jongen.

Er zijn nu een aantal hypothesen op te stellen: de schalen zouden gevaar voor beschadiging van het kuiken kunnen opleveren, of ze zouden over een nog niet uitgekomen ei kunnen schuiven en het uitkomen van zo'n ei kunnen verhinderen, of ze zouden een mechanische belemmering voor het broeden kunnen opleveren, of ze zouden een bron kunnen zijn van infectie vanwege erin achtergebleven organische resten. Alleen argumenten zijn hiertegen aan te voeren, o.a.

dat er meeuwe- en sternesoorten blijken te zijn die de schalen helemaal niét verwijderen, zonder daarvan duidelijk nadeel te ondervinden. Eén van de meest waarschijnlijke overblijvende hypothesen is dat de eieren van de kokmeeuw gecamoufleerd zijn, en dat de aanwezigheid van eischalen door hun witte binnenzijde deze camouflage teniet doet.

Dan volgen de proeven. Dat kokmeeuweieren inderdaad gecamoufleerd zijn kon worden aangetoond door op een terrein buiten de meeuwenkolonie normale en witgemaakte eieren uit te leggen: details van de opstelling laat ik achterwege. In deze proeven traden zwarte kraaien als roofvijand op. De witte eieren werden in veel grotere aantallen gevonden dan de normale. Normale eieren, uitgelegd zonder en met een eischaal ernaast, bleken een verschillende overlevingskans in de proef te vertonen. Eieren met een schaal ernaast werden in veel grotere aantallen gevonden dan eieren zonder meer. In volgende proeven bleek dat de afstand tussen ei en schaal gecorreleerd was met de overlevingskans van het ei: schaal op 15 cm leidde veel vaker tot verlies dan schaal op 1 of 2 meter.

De conclusies uit deze proeven luiden dat kraaien buiten de kolonie uitgelegde eieren van kokmeeuwen roven, dat daarbij normaal gekleurde eieren minder worden gevonden dan het geval zou zijn als ze wit waren gekleurd, dat hun kleur een zekere mate van bescherming biedt tegen de roofvijand, dat de aanwezigheid van een eischaal de kans op roven doet stijgen, maar dat de ongunstige werking van de schaal afneemt met een toename van haar afstand tot het ei. De camouflage-hypothese lijkt dus nogal aannemelijk.

Een merkwaardig fenomeen is nog dat bij kokmeeuwen de wegdraaghandeling pas enkele uren na het uitkomen van het kuiken optreedt, in tegenstelling tot bijvoorbeeld scholeksters, waar een ouder prompt reageert. Scholeksterjongen blijven maar een paar uur in het nest, en men zou daarom verwachten dat de wegdraaghandeling bij die soort juist minder functioneel zou zijn dan bij de kokmeeuw. Tinbergen maakte aannemelijk dat het uitstel het effect is van een tegenselectie, veroorzaakt door rovende soortgenoten. Andere kokmeeuwen roven namelijk, als ze een kans krijgen, de pas uit het ei gekropen, nog natte, kuikens, die kennelijk gemakkelijk naar binnen glijden. Opgedroogde kuikens echter kunnen niet meer zomaar worden doorgeslikt. Dit zou, ondanks de ongunstige effecten, tot de ontwikkeling van een uitstelperiode hebben kunnen leiden.

De ruimte ontbreekt om erop in te gaan hoe dit eischaalverwijderen past in het geheel van gedragingen van de kokmeeuw dat dient om de schade, die door verschillende roofvijanden wordt toegebracht, te beperken. Onderzoek hiernaar vond plaats door Tinbergen en zijn leerlingen, o.a. Kruuk (1964). Roofvijanden hebben van hun kant echter weer gedragingen ontwikkeld die erop gericht zijn het door kokmeeuwen beoogde effect zoveel mogelijk teniet te doen. Croze (1970) bijvoorbeeld toonde aan dat kraaien het vermogen bezitten om zeer snel een zoekbeeld van een prooi te vormen, en dat ze het specifieke zoeken koppelen aan een beperkt gebied, waardoor hun zoekefficiëntie zeer toeneemt. Tot zover dit voorbeeld als illustratie van een onderzoek met een functionele vraagstelling.

Functie en oorzaak

Zoals hiervoor reeds uiteengezet is, zijn er dus twee beschouwingswijzen mogelijk waarmee gedrag bestudeerd kan worden: één die zich richt op de factoren die het gedrag veroorzaken, en één die zich richt op de factoren die met de functie van gedrag te maken hebben. Toch worden deze zaken nogal eens met elkaar verward, doordat men functionele factoren aanwijst als veroorzakende factoren. Dat er een wezenlijk verschil tussen beide bestaat, kan ik weer het best met een goed voorbeeld toelichten.

Ik ontleen dit aan het werk van Pittendrigh (1958) met *Drosophila*'s. Deze vliegjes zijn gevoelig voor uitdrogen. Ze bezitten allerlei structuren en gedragspatronen die gezien kunnen worden als aanpassingen om vochtverlies tot een minimum te beperken. Extreem gevoelig voor uitdrogingsschade zijn de pas uit de pop gekropen dieren. In te droge lucht kunnen ze namelijk hun vleugels niet strekken, waardoor deze organen verschrompelde stompjes blijven, met velerlei nadelige gevolgen voor het betreffende dier. Vleugels worden niet alleen gebruikt om te vliegen, maar spelen bijvoorbeeld ook een belangrijke rol bij het voorspel tot de paring. Het ontpoppen nu blijkt bij een aantal soorten in een nauw omschreven tijdsperiode plaats te vinden, namelijk in de vroege ochtenduren, wanneer, zoals bekend, de vochtigheidsgraad van de lucht relatief hoog is. De functie van ontpoppen op dat moment is het zoveel mogelijk beperken van vochtverlies als het dier in een extra gevoelige fase verkeert. Toch speelt de vochtigheidstoestand van de lucht zelf geen rol bij de veroorzaking

van het op dat bepaalde tijdstip uit de pop kruipen; het is zelfs de vraag of het popstadium van *Drosophila* over middelen beschikt om de vochtigheidstoestand van de lucht te registreren. De directe veroorzakende factor blijkt te zijn de wisseling van donker naar licht op een veel eerder tijdstip. Een *Drosophila* kan niet à la minute uit haar pop kruipen. Daartoe moeten reeds een aantal uren tevoren (het is dan nog nacht) allerlei irreversibele processen in gang gebracht zijn. Het uur waarop deze processen worden ingezet, wordt bepaald door een inwendig klokmechanisme, dat in een eenmaal tot ontpoppen gereed gekomen dier start bij de overgang van nacht naar dag, één etmaal voor het werkelijk tot ontpoppen komt. Dus: overgang van nacht 1 naar dag 1 (bij het licht worden) start de klok; een gefixeerd aantal uren daarna, temperatuursonafhankelijk (het is inmiddels ergens in nacht 2), wordt het eigenlijke ontpoppingsproces ingezet, zodanig dat het dier in de vroege ochtend van dag 2 uit de pop kruipt onder zo gunstig mogelijke luchtvochtigheidsconditie. Dit voorbeeld toont dus een volkomen scheiding tussen de factoren die met de functie en die met de veroorzaking van dat gedrag samenhangen.

Aanpassing en noodzaak

De creatieve werking van natuurlijke selectie berust in wezen op een eenvoudig principe, en wel: een statistisch ongelijke kans op het leveren van een bijdrage aan de volgende generatie voor de onderscheiden individuen in een populatie. Natuurlijke selectie werkt daarbij niet als een soort voorzienigheid, d.w.z. ze is niet in staat om een gedrag dat in de toekomst eens belangrijk zou kunnen worden met het oog daarop in reserve te houden. Gedragspatronen raken niet aangepast terwille van de een of andere toekomstige onontbeerlijkheid, maar uitsluitend en alleen als ze actueel gekoppeld zijn aan een wat hogere dan de gemiddelde opbrengst aan nakomelingen. Daarbij komt nog dat de evolutie opportunistisch verloopt binnen de – uiteraard beperkte – mogelijkheden die van soort tot soort zullen verschillen. Ik kan dit punt weer het best illustreren met een voorbeeld en neem daarvoor opnieuw het waaiergedrag van de driedoornstekelbaars.

De kans op nakomelingschap moet, geredeneerd in het kader van de darwinistische theorie, voor stekelbaarzen die op de een of andere wijze een waterbeweging in de buurt van door hen bevruchte eieren teweegbrachten, wat groter zijn geweest dan voor dieren die deze

eigenschap misten. Doordat op dit effect natuurlijke selectie kon aangrijpen, is het ventileren in de loop van de evolutie geworden tot wat het nu is, in zijn tamelijk geperfectioneerde vorm. Een aantal stekelbaarssoorten ventileert het legsel met behulp van vinbewegingen, maar er is tenminste één soort die hetzelfde effect op een totaal andere wijze bereikt, namelijk door het aanzuigen van water uit het nest met behulp van pompbewegingen van mond- en kieuwholte. De geopende bek wordt daarbij in de opening van het nest gehouden, het doorgezogen water treedt langs de kieuwdeksels weer naar buiten.

Ventilatie van het legsel is in de huidige situatie een absolute noodzakelijkheid; het wordt door stekelbaarzen met behulp van verschillende technische oplossingen gerealiseerd. In principe zouden ook nog andere oplossingen denkbaar zijn. Alles wijst erop dat op ventilatie een grote selectiedruk gestaan heeft (d.w.z. dat iedere, ook zeer kleine, verbetering een sterke vergroting van het voortplantingssucces inhield), maar dat ventilatiegedrag als aanpassing is gerealiseerd, komt uitsluitend doordat de ontwikkeling ervan binnen de beperkte mogelijkheden lag, niet omdat de ontwikkeling noodzakelijk zó moest zijn. Er zou een vele malen beter aangepaste stekelbaars te bedenken zijn (en dat geldt voor iedere diersoort) dan de werkelijk gerealiseerde. (Wij leven absoluut niet in de beste van alle denkbare werelden.) Dat die beter aangepaste diersoort niet bestaat, is voor een belangrijk deel het gevolg van een historische ontwikkeling. Ieder organisme draagt in zekere zin zijn verleden in zichzelf.

Aanpassing en voordeel

Het waaiergedrag van de driedoornstekelbaars is weliswaar onder de huidige omstandigheden direct noodzakelijk om jongen voort te brengen, maar dat wil niet zeggen dat het dan ook tot in de hoogste perfectie is ontwikkeld, of alleen maar voordelige effecten met zich meebrengt. Nu is de perfectie van waaieren inderdaad vrij groot: een kunstmatig geventileerd legsel met een continue toevoer van vers water komt niet eerder uit dan een normaal geventileerd legsel, maar louter van voordeel is waaieren niet. In een slootsituatie namelijk, met een aantal nestbezitters in elkaars nabijheid, is niet zelden waar te nemen dat als een bepaald dier zich voor zijn nest opstelt en begint te waaieren, dit voor een of meer van zijn burens het sein lijkt om een aanval op dat nest te ondernemen, een aanval die soms het roven

van eieren uit dat nest tot gevolg heeft.

Een ander voorbeeld wordt gegeven door Kruuk (1964). Jonge kokmeeuwen reageren op het alarmgeluid van hun ouders met dekking zoeken en zich verder stil houden in een ineengedoken houding. Meestal heeft dit gedrag een gunstig effect. Het zich stil tegen de grond gedrukt houden kan echter catastrofaal zijn voor een kuiken als de roofvijand een egel blijkt te zijn. Dit beest, dat vooral op de geur zoekt, kan namelijk zo'n stilzittend kuiken gemakkelijk overweldigen, terwijl het bij een actief kuiken geen enkele kans maakt, integendeel, zelfs op de loop gaat als zo'n dier hem aanvalt (wat in Kruuk's proeven het geval was met solitair gehouden kuikens bij confrontatie met een egel, waarbij dus geen ouderdieren aanwezig waren die een alarmgeluid konden produceren).

Aanpassing als deel van een geheel

Het gedragsrepertoire van elk dier bestaat uit een groot aantal functionele patronen, die echter geenszins los van elkaar als even zovele aanpassingen functioneren. Elk gedrag hangt met andere patronen samen, of het heeft gevolgen die op zichzelf weer voorwaarde geweest kunnen zijn voor verdere ontwikkelingen. Ik wil dit nader toelichten.

Bij de driedoornstekelbaars lijkt het afzetten van eieren als legsel pas mogelijk nadat een zekere mate van ventilatie gegeven is (althans bij een zuurstofbehoefte die vergelijkbaar is met de huidige): losse eieren ontwikkelen zich zonder meer, maar in een klompje eieren treedt altijd sterfte op als er niet wordt geventileerd. Het teweegbrengen van een zekere mate van ventilatie veronderstelt weer het vermogen op gezette tijden naar een zelfde plaats terug te keren, in dit geval dus naar de plaats waar de eieren zich bevinden. Het vermogen om bepaalde gedragspatronen met een bepaalde plaats te verbinden moet aan het ontstaan van ventileren vooraf gegaan zijn. Een andere voorwaarde tot het ontwikkelen van wat gewoonlijk 'broedzorg' wordt genoemd, is in dit voorbeeld het ontstaan van een rem op het eten van eieren. (Stekelbaarzen die geen nest verzorgen, behandelen eieren als voedsel.) Het samenvoegen van eieren tot een legsel en het bewaren van legfels op een vaste plaats zal zeker van invloed geweest zijn op het gedrag van eierrovers, zowel soortgenoten als dieren van andere soorten daaronder begrepen. Het lijkt dan ook niet onaanvaardbaar te veronderstellen dat een eigenaar die voortdurend in de

buurt van zijn legsel blijft daarvan voordeel kan ondervinden, en wel te meer als hij over gedragspatronen zou kunnen beschikken die de kans op verstoring van het broed door eierrovers geringer maken; dit in vergelijking tot in dit opzicht minder effectieve soortgenoten. Het verdedigen van een territorium, zoals bij de driedoorn optreedt, vindt in dit punt wellicht zijn oorsprong.

Het bouwen van een nest lijkt eveneens een ontwikkeling waarop geselecteerd is op grond van de bescherming die een nest aan een legsel kan bieden, maar een zekere mate van ventilatie moet weer gegeven zijn om eieren met succes in een nest te kunnen bewaren. Het construeren van een nest dat een nog betere bescherming biedt en daaraan gekoppeld de ontwikkeling van een zo effectief mogelijke ventilatie, zijn voor de hand liggende processen. Nestbouw brengt met zich mee dat een tot leggen bereid wijfje haar eieren in zo'n nest moet kunnen afzetten. Misschien heeft oorspronkelijk het wijfje de plaats van afleggen bepaald (ergens op een geschikte plek in de vegetatie) en heeft het mannetje vervolgens zich op die plaats gevestigd en de eieren verzorgd. Bij de huidige driedoornstekelbaars gaat nestbouw (door het mannetje) aan het afleggen vooraf. Het wijfje moet dus op een tevoren vaststaande plaats tot afleggen gebracht worden. Om op die plaats te kunnen komen – op het goede moment en in de juiste conditie – is het nodig dat zowel mannetje als wijfje over gedragspatronen beschikken die tot dit beoogde doel leiden. De driedoorn blijkt een heel repertoire van zulk gedrag (in de ethologie gedrag met signaalfunctie genoemd) tot zijn beschikking te hebben.

Met de hiervoor gegeven opsomming wil ik niet de indruk vestigen de organisatie van het voortplantingsgedrag van de driedoorn te verklaren. Integendeel, ik probeer aan te tonen hoezeer allerlei gedragsaanpassingen deel uitmaken van een complex dat maakt dat, functioneel gezien, een stekelbaars in zijn omgeving is wat hij is.

Aanpassing als speciaal geval

Esther Cullen (1957) geeft voor de drieteenmeeuw een vergelijkbare beschouwing, waarbij ze stelt dat de voor meeuwen afwijkende manier van nestelen van deze soort – op smalle richels van steil uit zee oprijzende rotsen – allerlei aanpassingen in het gedrag meebrengen. Haar begrip aanpassing geeft echter aanleiding tot enige kritiek die ik wil gebruiken om nog eens te onderstrepen dat een aanpassing een

speciaal geval is, tot stand gekomen door een speciale ontwikkeling. Een eigenschap die ook zonder zo'n speciale ontwikkeling kan worden begrepen mag men geen aanpassing noemen. De critiek slaat op die aanpassingen die tot stand zouden zijn gekomen door geringe predatiedruk (er zijn namelijk ter plaatse weinig of geen rovers die een bedreiging kunnen vormen voor de inhoud van het nest). Voorbeelden zijn het vrijwel geheel ontbreken van de alarmroep, het niet verwijderen van faecaliën en eischalen uit het nest, de niet-cryptische tekening van de eieren zelf, het niet individueel herkennen van de jongen door de ouders. Maar dat zijn nu juist allemaal eigenschappen waaraan geen doelgerichte ontwikkeling ten grondslag behoeft te liggen, en die evengoed begrepen kunnen worden door het ontbreken van selectie op die punten. Om hier toch van aanpassingen te spreken lijkt me onjuist, omdat dit aan het begrip aanpassing zijn zin ontnemt.

Aanpassing, individu versus populatie of soort

Vaak wordt men geconfronteerd met de uitspraak dat een bepaald gedragspatroon dient tot instandhouding van de soort. Een dergelijke formulering kan een slordige manier van uitdrukken zijn terwijl iets anders wordt bedoeld, maar een aantal auteurs blijkt dit punt letterlijk op te vatten. Het gaat hier om een ingewikkelde materie waarover diepgaand verschil van mening mogelijk blijkt. De lezer kan een uitstekende uiteenzetting van de kernproblemen vinden in een boek van George C. Williams getiteld 'Adaptation and natural selection' (uitgave van 1966). Williams wijst erop dat er een zeer wezenlijk verschil bestaat tussen een populatie met aangepaste individuen en een aangepaste populatie met individuen. Men moet goed bedenken dat de tweede mogelijkheid – de aanpassing van een groep of populatie als geheel – niet met natuurlijke selectie zou zijn te begrijpen: natuurlijke selectie werkt op het niveau van individuen (en niet op dat van populatie of soort). Natuurlijke selectie kan slechts leiden tot de eerste mogelijkheid: de populatie met aangepaste individuen. Alleen dan is het geoorloofd de werking van een andere, en veel ingewikkelder soort van selectie (groepsselectie) als noodzakelijke verklaring te aanvaarden, als kan worden aangetoond dat er aanpassingen bestaan die niet het gevolg kunnen zijn van de werking van natuurlijke selectie. Zolang die noodzaak er niet is, blijft het onjuist het begrip groeps-

selectie als verklaring te hanteren.

Wat dient eigenlijk onder een aangepaste groep te worden verstaan? Een grote moeilijkheid blijkt zich al direct voor te doen bij het aangeven van kenmerken op grond waarvan een groep als geheel aangepast moet worden genoemd, of bij het formuleren van criteria waaraan een groepsaanpassing moet voldoen. Is bijvoorbeeld een bepaalde groep of populatie meer aangepast dan een andere als ze uit meer individuen bestaat, of juist geringer in aantal is, of minder schommelingen vertoont in het totale aantal gerekend over een bepaalde periode, of minder vaak een kritische minimumwaarde nadert, of een bepaalde concrete verhouding tussen mannetjes en wijfjes vertoont, of een bepaalde verhouding tussen volwassen en juveniel? Enzovoorts. Er zijn geen dwingende redenen aan te geven om het één boven het ander te stellen. Williams meent dat veel onderzoekers het begrip groepsaanpassing zonder noodzaak hanteren. Zijn zienswijze impliceert natuurlijk niet dat groepen of populaties uit individuen zouden bestaan die geen relaties met elkaar onderhouden. Integendeel, voor ieder individu maakt de populatie waar het toe behoort deel uit van zijn omgeving waaraan het kan zijn aangepast. Populaties vertonen structuur (men denke bijvoorbeeld aan sociale rangorde, of groepering op grond van territoriumbezit), maar deze structuren vallen binnen de verklaringsmogelijkheden van natuurlijke selectie.

Aantalsregulatie als groepsaanpassing

Volgens een aantal auteurs beschikken populaties wel degelijk over groepsaanpassingen. Wynne-Edwards (1962, 1964) bijvoorbeeld stelt dit expliciet voor het mechanisme dat het aantal individuen in een populatie reguleert. Omdat in de theorieën van Wynne-Edwards de functie van gedrag zo belangrijk is, en vooral ook omdat de mening steeds meer veld wint dat bepaalde gedragspatronen inderdaad van groot belang zijn bij de regulatie van aantallen (zie b.v. samenvattingen in Watson, 1970), zou ik graag op enkele gedragsaspecten van deze problemen willen ingaan.

Het is een ervaringsfeit dat over een lange reeks van jaren gezien, geboorte en sterfte in natuurlijke populaties ongeveer aan elkaar gelijk zijn, niettegenstaande de aanzienlijke schommelingen die beiden van jaar tot jaar kunnen vertonen (Wolda, 1967). De verklaring die Wynne-Edwards geeft voor het min of meer constant blijven van aan-

tallen individuen in een populatie komt, samengevat, op het volgende neer. Weliswaar bepaalt uiteindelijk de beschikbare hoeveelheid voedsel hoeveel individuen in een populatie in een bepaalde omgeving kunnen voorkomen, maar zelden of nooit leeft een populatie zo op het randje dat de voedselvoorraad ook daadwerkelijk limiteert. Lang voordat voedsel beperkend zou kunnen gaan werken blijkt het totale aantal individuen gestabiliseerd te raken op een veel lager, het zogenaamde optimale niveau. Temidden van overvloed maakt dus iets dat de individuen zich niet ongelimiteerd voortplanten, maar zich als het ware een geboortebeperring opleggen; in zekere zin ook vergelijkbaar met het leven van de rente, zonder het rentedragende kapitaal aan te tasten. Omdat het vermogen tot regulatie van het aantal, en het zo optimaal mogelijk houden ervan, voor het voortbestaan van de populatie zeer voordelig is, moet het, volgens Wynne-Edwards, een produkt zijn van selectie. Niet van natuurlijke selectie, want die is immers ontoereikend en zou (steeds volgens Wynne-Edwards) op den duur juist tot ongebreidelde vermeerdering moeten leiden, maar van groepsselectie. Omdat voedsel zelf niet de direct regulerende factor kan zijn, moet iets anders ervoor in de plaats zijn getreden, iets dat echter wel met voedsel in verband kan worden gebracht. Territoriumbezit nu zou zo'n andere factor zijn; territoriumgedrag, of gedrag dat aanleiding geeft tot het handhaven van een sociale rangorde, zou een aantalsregulatie tot stand kunnen brengen.

Niet alleen is gedrag belangrijk bij het beperken van aantallen, het speelt ook (nog steeds volgens Wynne-Edwards) een belangrijke rol bij het vaststellen van het totale aantal dieren dat in een populatie aanwezig is. Omdat in deze theorie de voortplanting tot functie heeft het verschaffen van de noodzakelijke aanvullingen op geleden verliezen, is het nodig de omvang van deze aanvullingen te kunnen vaststellen. Allerlei vormen van gesynchroniseerd sociaal gedrag die optreden op het moment waarop ze volgens de theorie het meest effectief zouden zijn, namelijk aan het begin van het voortplantingsseizoen, zouden in dit verband een rol spelen.

Omdat territoriumgedrag in deze theorie zo'n belangrijke rol speelt, wil ik aan de hand van enkele proeven met stekelbaarzen nagaan of dit gedrag inderdaad invloed kan uitoefenen op het aantal dieren in een populatie die zich kunnen voortplanten, en op de mate waarin ze dat kunnen doen, d.w.z. op het aantal nakomelingen dat ze kunnen voortbrengen. (Voor verdere gegevens zie Van den Assem, 1967).

Territoriumgedrag van de driedoornstekelbaars

Een stekelbaarsmannetje vestigt zich aan het begin van het voortplantingsseizoen op de slootbodem, en beperkt zijn verdere activiteit tot een klein gebied waaruit soortgenoten worden verjaagd. Zo'n gebied wordt een territorium genoemd. Patterson (1965) toonde aan dat bij de kokmeeuw het instandhouden van een territorium alleen mogelijk is door bepaald gedrag. De aanwezigheid van een territoriumbezitter op zichzelf heeft enig effect, maar het uitvoeren van, met name agressief gedrag, bleek noodzakelijk om zich volledig te kunnen handhaven. Bij stekelbaarzen liggen deze zaken waarschijnlijk precies zo.

Een stekelbaarzeterminitorium moet aan bepaalde eisen voldoen om te kunnen functioneren. De afmetingen ervan bijvoorbeeld zijn belangrijk. Er bestaat een kritische afmeting. Krijgt een stekelbaarsmannetje de beschikking over een kleiner oppervlak dan bouwt hij geen nest, of eerst na langere tijd; het duurt ook veel langer voor zo'n mannetje – als het nest eenmaal klaar is – een tot leggen bereid wijfje naar dat nest leidt, vergeleken met een mannetje dat wel de beschikking heeft over voldoende ruimte.

In een gecompliceerde proefsituatie, met een aantal territoriumbezittende dieren tesamen in een zeer groot aquarium, bleek dat niet alle territoria even groot waren. De dieren met grote gebieden bleken meer agressie te vertonen ten opzichte van hun burens dan omgekeerd. Als in zo'n situatie een rijp wijfje werd geïntroduceerd, bleek dat dieren met een groot gebied met meer succes baltten dan de eigenaars van een klein territorium, ook al volgde zo'n wijfje in verloop van een proef verschillende mannetjes vóór ze in het nest van een hunner tot afleggen kwam. In vergelijking tot de situatie met één mannetje duurde het veel langer voor het wijfje naar het nest werd geleid; keer op keer werd een balts door vlagen van agressief gedrag tussen burens onderbroken. Als een wijfje al in een nest van een klein gebied tot afleggen kwam, bleek de kans groot dat een ander dan de nest-eigenaar als eerste door het nest kroop om de eieren te bevruchten. Ook tijdens het verzorgen van de eieren bleek een mannetje met een groot gebied bevoordeeld boven één met een klein. In de eerste plaats werden minder vaak eieren uit zijn nest geroofd (dit verlies bedroeg in de grote territoria gemiddeld 15, in de kleine 60% van het totale aantal gelegde eieren). In de tweede plaats bleek dat in situaties met burens het waaieren bij herhaling werd onderbroken door interacties

met die buren, met als gevolg een minder frequent, maar vooral ook een minder langdurig waaiëren. De ontwikkeling van de eieren raakte in zulke situaties duidelijk ten achter; soms trad een vrij aanzienlijke sterfte op. De eigenaars van grote territoria hadden naar verhouding minder zich vertraagd ontwikkelde eieren in hun nest.

Uit deze gegevens blijkt dat het bezit van een groot gebied voordelig is. We nemen even aan dat een groter dan gemiddeld gebied samenhangt met een hoger dan gemiddeld niveau van agressie van de eigenaar. Watson (1964) bijvoorbeeld kon in proeven de afmetingen van territoria wijzigen door het agressieniveau van zijn dieren te manipuleren. Dat er geen steeds verdergaande selectie op toenemende mate van agressie plaats vindt, moet liggen aan het feit dat nog sterker agressieve dieren weliswaar een groter gebied zouden kunnen verdedigen, maar in het nadeel zouden zijn wanneer het om andere essentiële verrichtingen gaat (bijvoorbeeld in effectiviteit van hun balts). In ons laboratorium proberen we deze factoren verder te analyseren, onder andere door selectie van twee stekelbaarslijnen: één hyper-agressief en één hypo-agressief. Een vergelijking van hun reproductief succes in concurrentie met elkaar en met het wild type, zal meer gegevens kunnen opleveren over de functie van territoriumgedrag in verband met territoriumgrootte.

Territoriumgedrag en aantalsbeperking

Het ligt voor de hand dat een terrein met beperkte afmetingen, een sloot bijvoorbeeld, niet een onbeperkt aantal stekelbaarzen kan huisvesten. Als de territoria een functionele minimumafmeting hebben bereikt, is het gebied verzadigd. Nu blijkt die verzadigingswaarde geen vast getal; ze hangt namelijk nauw samen met de manier waarop de dieren zich hebben gevestigd, met als uitersten enerzijds een volledig na elkaar en anderzijds een volledig tegelijkertijd zich vestigen (Van den Assem, 1967). In het laatste geval wordt steeds de hoogste dichtheid bereikt. In een verzadigd gebied lukt het later komende stekelbaarzen niet meer zich in te dringen. Dat zulke dieren wel degelijk in een goede conditie zijn, blijkt uit een eenvoudige proef: ze gaan ogenblikkelijk tot vestigen en verdedigen van een territorium over als ze daartoe de kans krijgen (bijvoorbeeld bij het scheppen van enkele vacatures door het wegvangen van eigenaars). Op grond van zulke gegevens kan men concluderen dat door territoriumgedrag inderdaad

de aantallen zich voortplantende stekelbaarzen in een populatie, althans plaatselijk, worden beperkt.

Voor andere dieren is dit geopperd als waarschijnlijk; onder andere door Kluyver (1951) voor de koolmees. Een aantal oecologen heeft echter het denkbeeld dat territoriumgedrag oorzaak zou kunnen zijn van aantalsbeperkingen met klem bestreden. Lack (1966) bijvoorbeeld deed dit op grond van zijn eigen mezenwerk. Lack redeneerde dat aantalsbeperking door territoriumgedrag, zo dit al voorkomt, alleen mogelijk zou zijn in een jaar met hoge dichtheid; in een jaar met lage dichtheid zou het dan niet werkzaam moeten zijn. Dit lijkt logisch, maar is onjuist. Ook in een jaar met een lage dichtheid kan een bepaald gebied immers volledig bezet zijn; er is geen enkele reden om aan te nemen dat territoriumafmetingen niet zouden kunnen variëren. Een variabele dichtheid zou bij mezen, net zo goed als bij stekelbaarzen, het gevolg kunnen zijn van de manier van vestigen. Onlangs zijn daarover gegevens beschikbaar gekomen door het werk van J. R. Krebs (1970), die de invloed van territoriumgedrag op de broeddichtheid van koolmezen heeft onderzocht (in hetzelfde gebied bij Oxford waarin Lack zijn waarnemingen deed). Krebs heeft er inderdaad evidentie voor gevonden dat een sterkere mate van tegelijkertijd zich vestigen samenging met het bereiken van hogere dichtheden. Ook bij koolmezen lijkt het territoriumgedrag dus een van jaar tot jaar wisselende verzadigingsdichtheid te bewerkstelligen, die niet direct met een uitwendige factor zoals bijvoorbeeld de beschikbare hoeveelheid voedsel (de factor waar Lack altijd naar verwijst) samenhangt.

Dit alles wettigt echter nog niet de conclusie dat het territoriumgedrag een aanpassing zou zijn om de populatiedichtheid te beperken, zoals door Wynne-Edwards wordt bedoeld. De gevonden manier van aantalsbeperking lijkt niet meer dan een noodzakelijk effect van territoriumgedrag, dat zelf functioneel is in een ander verband, bijvoorbeeld bij het zich verschaffen van een gebied waarin het mogelijk is zich voort te planten met een zo gering mogelijke kans op storing door soortgenoten, of met zo gering mogelijke kans op gegrepen te worden door een roofvijand.

Ook volgens Chitty (1967) zou gedrag een belangrijke rol spelen bij de regulering van aantallen in dierlijke populaties. Chitty stelt als hypothese dat alle diersoorten over gedragspatronen beschikken (met name over vormen van agressief gedrag, wat iets anders is dan ongeremd erop los bijten), die een ongelimiteerde toename van aantallen

verhinderen. Hij neemt aan dat de individuen van alle diersoorten in staat zijn zich op een of andere wijze te verdelen over de beschikbare ruimte, als gevolg van onderlinge en wederzijdse beïnvloeding door hun gedrag. (De preciese manier waarop die ordening tot stand komt is afhankelijk van zowel eigenschappen van de betreffende individuen zelf – leeftijd, geslacht, ervaring, enz. – als van eigenschappen van de omgeving – klimaatsfactoren, terreingesteldheid, verdeling van het voedsel over het terrein, enz.) Chitty neemt ook aan dat dit gedrag overlevingswaarde heeft, en dat er voortdurend op wordt geselecteerd. Hij redeneert nu als volgt. Een toename van de populatiedichtheid zal een zekere mate van onderlinge verstoring (mutual interference) teweegbrengen. Onder die omstandigheden van toenemende concurrentie zal selectie optreden ten gunste van agressieve individuen (die immers in staat moeten worden geacht, ondanks de ongunstige omstandigheden, nog tot voortplanting te kunnen komen, en die zodoende in het voordeel zijn ten opzichte van minder agressieve soortgenoten). Dit zal leiden tot een afremmen van de aantalsvermeerdering binnen de populatie door geringer wordende reproductie en door hogere mortaliteit en emigratie. Toenemende agressiviteit zal steeds hand in hand gaan met een toenemende rem op aantalsvermeerdering.

Selectie op agressie zal niet onbeperkt kunnen doorgaan in dezelfde richting; het eindpunt van de selectie zal dan ook niet onveranderlijk bij een extreem agressief type liggen. Het is zeer waarschijnlijk dat naast positieve ook negatieve effecten een rol gaan spelen en de overhand kunnen gaan krijgen, zeker als factoren die een hoge agressie bevorderen gekoppeld zijn aan factoren die de algehele levensvatbaarheid van een individu ongunstig beïnvloeden. (Zie ook wat hiervoor op pag. 35 over dit punt is opgemerkt in verband met het onderzoek aan stekelbaarzen.) Chitty stelt dat als de omgeving van een individu in een populatie met afnemende aantallen verschilt van die van een individu in een populatie die een aantalstoename vertoont, het redelijk is te veronderstellen dat dieren die het best passen bij de ene omgeving tegelijkertijd minder goed passen bij de andere. Op grond van recent onderzoek is het niet al te speculatief te veronderstellen dat de genetische samenstelling van populaties in betrekkelijk korte tijd aan aanzienlijke veranderingen onderhevig kan zijn. In dit opzicht is de hypothese niet onwaarschijnlijker dan andere. Chitty's zienswijze verdient in ieder geval de voorkeur boven die van Wynne-Edwards, omdat het onwaarschijnlijke mechanisme van groepsselectie er niet bij

te hulp wordt geroepen. Van doorslaggevende betekenis is echter dat Chitty's veronderstellingen zo zijn geformuleerd dat ze proefondervindelijk kunnen worden getoetst. Hoewel dit laatste nog niet op voldoende schaal is gedaan, en het dus veel te vroeg is om te kunnen vaststellen hoe algemeen geldig die denkbeelden zijn, geven de resultaten van recent onderzoek er zeker steun aan. Ik doel hier op experimenten met muizen verricht door Ch. J. Krebs (1970) en medewerkers. Krebs stelde dat volgens de hypothese veranderingen in gedrag meetbaar moeten zijn die parallel lopen met veranderingen in de dichtheid. Inderdaad vond hij veranderingen in de mate van agressie bij dieren afkomstig uit veldpopulaties, waarin de dichtheden in de loop van de tijd veranderden als hij deze dieren in het laboratorium op zo gestandariseerd mogelijke wijze testte. Ook stelde hij vast dat verschillend agressieve typen verschillen in overlevingskans vertoonden.

Waarschijnlijk spelen bij de regulerende werking van agressie die effecten ervan een rol, die de onderlinge afstand tussen de individuen doen toenemen (veranderingen in territoriumgedrag, of aanzetten tot emigratie, bijvoorbeeld). Hoe echter de gedragsveranderingen in een populatie tot stand komen is onbekend, evenals het antwoord op de vraag of het hier werkelijk om genetische veranderingen gaat. Het ligt in de bedoeling dit soort problemen ook met de geselecteerde lijnen van stekelbaarzen te onderzoeken. Stekelbaarzen hebben wellicht bij een onderzoek naar de betekenis van agressie bepaalde praktische voordelen boven knaagdieren: kuit van een rijp wijfje bijvoorbeeld is gemakkelijk af te strijken; een zo verkregen legsel kan met homvocht van een geselecteerd mannetje worden samengebracht, waarop bevruchting volgt. Op deze wijze te werk gaande is het misschien mogelijk de beschikking te krijgen over uitzonderlijk agressieve individuen, ook als zou blijken dat zo'n hoge agressie een normale voortplanting (via balts, bevruchting en broedzorg) onmogelijk maakt.

Deze bijdrage over gedrag en functie vertoont grote leemten. Veel is onbesproken gelaten; niets is bijvoorbeeld vermeld over de functie van gedrag als signaal, over communicatiesystemen, of over de functie van gedrag als ethologische barrière tussen soorten. Verschillende functionele aspecten van gedrag zullen nog ter sprake worden gebracht in andere bijdragen, onder andere in die van Kortmulder en Van Hooff.

J. J. A. VAN IERSEL

Inleiding

Wanneer we het gedrag van een dier observeren, dringen zich vele vragen aan ons op; vragen die ofwel de functie, ofwel de veroorzaking van dat gedrag betreffen. Anderen in dit boek schenken aandacht aan vragen naar functie; wij zullen ons bezighouden met vragen, die te maken hebben met de veroorzaking van gedrag.

Niet voor niets werd in laatste zin 'vragen' als meervoud gebruikt. Wat zijn veroorzaking betreft, kan men gedrag immers beschouwen als de resultante van vele invloeden die op een concreet organisme inwerken, en hebben ingewerkt. Enerzijds zijn dit factoren, die in de ontogenie een rol speelden en daardoor mede determinerend geworden zijn voor de vorm waarin het adulte gedrag zich aan ons voor doet. Dat gedrag een erfelijke basis bezit is onmiskenbaar; dat het modificeerbaar is tengevolge van leerprocessen is eveneens duidelijk. Kruijt, Van Oortmerssen en Sevenster gaan in dit boek hier verder op in. Naast factoren die hun werking verder terug in de tijd uitoefenden, zijn er anderzijds factoren, die onmiddellijk werken en in meer directe zin aanleiding geven tot het geobserveerde gedrag. We weten, dat externe factoren een rol spelen. Het oplossen van vraagstukken van perceptie, zoals de aard en de mate van specificiteit van prikkels uit het milieu, is dus van groot belang. Niet alle potentiële informatie uit de buitenwereld wordt ten alle tijde benut (zie hiervoor bijvoorbeeld Marler, 1961). We weten ook, dat meer algemene uitwendige invloeden, zoals licht en temperatuur, belangrijk zijn, vooral in verband met de regulatie van cyclisch weerkerend gedrag (bijvoorbeeld reproductie) of de regulatie van ritmen met kortere tijdschaal (bijvoorbeeld dagritmen). Er is een overvloed aan literatuur op dit terrein. Het is voorts een ieder duidelijk, dat een organisme niet lukraak een stand inneemt in de ruimte, noch zich willekeurig voort-

beweegt. Er is veel onderzoek gedaan naar: de factoren die oriëntatie veroorzaken, de factoren die de stand van het organisme bepalen, de bestudering van een handeling door uitwendige factoren zodat gerichtheid op een bepaald object tot stand komt (de z.g. taxis-component; Lorenz & Tinbergen, 1938), en tenslotte de bestudering van het organisme als het zich als geheel verplaatst in de ruimte. Dit laatste betreft het zogenaamde zoekgedrag, in vorm dikwijls variabel gedrag met behulp waarvan een dier biologisch belangrijke 'doelen' bereikt, zoals een partner, nestplaats, prooi, gastheer, een goed overwinteringsgebied, etc. (zie voor wat het verschijnsel van de trek betreft het werk van Kramer, Matthews, Perdeck, Groot, Griffin en vele anderen).

Al de genoemde gebieden van onderzoek leveren bijdragen die noodzakelijk zijn, willen we uiteindelijk integraal begrijpen hoe gedrag, c.q. de handelingen van een dier veroorzaakt worden. Het spreekt vanzelf, dat in dit exposé beperking geboden is. Het voorgaande diende ertoe een kader aan te geven, waarbinnen zich causale vraagstellingen bewegen kunnen. Volledigheid is niet nagestreefd. In deze bijdrage zullen we ons, na een meer algemene discussie over bepaalde begrippen, beperken tot een gebied van vraagstellingen, dat tot doel heeft de ordening in de tijd van de diverse handelingen te analyseren. Observatie leert immers, dat in de stroom van handelingen geen chaotisch door elkaar voorkomen optreedt van alles waartoe een organisme in staat is. Het effect van de ordening is, dat het organisme op bepaalde ogenblikken het biologische doel 'bereikt'.

Handeling, vast patroon

Alles wat een dier doet, kan men als gedrag betitelen. Zonder te vervallen in discussies over definities van gedrag, is het hier voldoende vast te stellen, dat gedrag bestaat uit brokstukken. Vele hiervan zijn zo stereotiep in hun vorm, dat men ze keer op keer als hetzelfde brokstuk herkent. Het zal niemand moeite kosten om na enige observatie een handeling als het 'zandhappen', waarmee een in reproductieve fase verkerende mannelijke driedoornige stekelbaars een nestkuiltje in de bodem graaft, te herkennen, of bij dezelfde soort een handeling als het 'ventileren', tengevolge waarvan een waterstroom over en door het nest ontstaat, keer op keer juist te benoemen. Het is eenvoudig bij huid- of verenverzorging bepaalde poetsbewegingen te onderscheiden; bij interactie tussen rivalen naast aanval en bijten de

z.g. dreigbewegingen te catalogiseren of de inventaris, die bij paringspel of paarvorming vertoond wordt, vast te stellen.

Natuurlijk is het niet zo, dat een bepaalde handeling elke keer op exact dezelfde wijze wordt uitgevoerd. Een bron van variabiliteit ligt in het feit, dat vele handelingen gericht zijn op een object in de buitenwereld; afhankelijk van de plaats daarvan zullen er in het geobserveerde motorpatroon componenten voorkomen, die voortdurend onder invloed van richtende externe prikkels een sturende invloed hebben op de handeling als geheel (taxis-component). De ventilatie-handeling van de stekelbaars is hier een voorbeeld van. Men kan soms observeren, dat het mannetje zich bij deze handeling niet precies in de lijn van de nestas voor de nestopening opstelt, doch een kleine afwijking naar links of rechts vertoont. Deze wordt gecorrigeerd terwijl het ventileren doorgaat. Dat deze correctie onder invloed staat van richtende prikkels uit de omgeving (o.a. het nest) kan men aantonen door de stand van de nestas hetzij in het horizontale, hetzij in het verticale vlak te veranderen. De stand van de romp van de ventilerende stekelbaars volgt deze veranderingen in beide vlakken.

Ondanks deze variabiliteit eigen aan (vele) handelingen blijven deze toch goed determineerbaar, tengevolge van het vaste patroon van spiercontracties. Deze vaste kern is in zijn vorm niet moduleerbaar door externe prikkels. Het motorpatroon van de bewegende borstvinnen en staart tijdens het genoemde ventileren verandert niet, ondanks variabele stand van de romp en duur van de ventileerhandeling. Vele voorbeelden van dergelijke vaste motorpatronen zijn te geven. Zo'n vast patroon zou tot stand kunnen komen tengevolge van proprioceptieve prikkels, door een in het centrale zenuwstelsel vastgelegde coördinatie of door een combinatie van beide mogelijkheden. In het Engels wordt gesproken van 'fixed action patterns', in het Duits van 'Erbkoördination'. De bijdrage van Kruijt licht ons in over de waarde van het voorvoegsel 'Erb' in de Duitse term. Het is voor ons voldoende vast te stellen, dat vele onderdelen van gedrag, de handelingen, gekenmerkt zijn door dergelijke stereotiepe motorpatronen; ze zijn daardoor elementen waarmee men in de gedragsanalyse werkt. De inventaris van dergelijke, dikwijls zeer soortspecifieke handelingen noemt men het ethogram van een soort.

Naast deze (min of meer) stereotiepe brokstukken van gedrag (handelingen) bestaan er ook qua vorm veel flexibeler gedrags-elementen. Men hoeft maar te denken aan ingewikkelde vormen van zoekgedrag.

De vorm daarvan (bijvoorbeeld bij het zoeken van nestmateriaal of voedsel) is dikwijls moeilijk voorspelbaar. Ten dele moet men dit zeker toeschrijven aan het feit, dat de sturende externe prikkels niet gemakkelijk localiseerbaar zijn.

Reflex, reactie, actie

In de tijd van het behaviorism (Watson) werd, onder invloed van Pavlov's experimenten, gedrag als een bundel van onvoorwaardelijke en voorwaardelijke reflexen beschouwd. Het organisme was een reflexmachine. Klassieke reflexen nu zijn stereotiep in hun motoriek (kniepees-, ooglid-, krabreflex) en inderdaad zijn, zoals reeds gezegd, handelingen eveneens stereotiep in hun vorm. Het lijkt zinvol ons af te vragen, of handelingen nog andere (meer fysiologische) karakteristieken met klassieke reflexen gemeen hebben. Dit is inderdaad het geval. Verschijnselen als latentietijd (overigens natuurlijk aanwezig bij elk proces), summatie, na-ontlading, c.q. -effect, 'vermoeidheid', wederzijdse inhibitie, komen ook bij handelingen voor die men niet zo direct bij reflexen rekent.

Latentietijd De latentietijd van een klassieke reflex ligt in de grootteorde van een honderdtal milliseconden en is des te korter naarmate de prikkel sterker is. Ook complexere handelingen hebben een latentietijd, zij het een veel langere, doch dit is gezien het groter aantal schakels tussen binnenkomst van prikkel en activering van effectoren niet verwonderlijk. De specifieke roep die een vink uit na het zien van een roofvijand (bijvoorbeeld een uil) bezit een gemiddelde latentietijd van twee seconden; een tijd, die langer wordt als andere prikkels worden aangeboden, die op grond van onafhankelijke gegevens als zwakker moeten worden gekwalificeerd (Hinde, 1960).

Bij vele handelingen is het echter een opmerkelijk feit, dat de sterkte, die een uitwendige prikkel moet bereiken, wil een reactie optreden, met de tijd enorm kan variëren. De 'antwoordbereidheid' van het organisme schommelt sterk. Prikkels van, fysisch gesproken, constante sterkte wekken zeer variabele sterkten van antwoord op; sterke prikkels hebben soms geheel geen effect, zwakke kunnen sterke reacties oproepen. Stekelbaarsmannetjes kunnen onder bepaalde condities baltsen tegen opstijgende luchtbelletjes of drijvende blaadjes.

Het optreden van fluctuaties in bereidheid tot reactie vormt een

grote moeilijkheid bij het bepalen van latentietijden. Men moet met grote aantallen individuen werken, d.w.z. bij een gemiddelde bereidheid, of experimenteren met zo homogeen mogelijk uitgangsmateriaal. Meestal zullen beide methoden tegelijk worden toegepast. Het vaststellen van het absolute minimum van latentietijd kan in principe slechts gebeuren bij maximale bereidheid tot reactie. De bepaling van de (verschillen in) drempelwaarde van prikkels heeft te kampen met dezelfde moeilijkheden.

Na-ontlading Bij een klassieke reflex betekent dit, dat de motoriek na beëindiging van de prikkel nog actief blijft. Deze na-ontlading (after-discharge) treedt des te langer op, naarmate de prikkel sterker is.

Een analoog voorbeeld bij handelingen is o.a. te vinden in de eirolbeweging van de gans. Met deze beweging, bestaande uit het uitstrekken van de hals, het brengen van de snavel achter een uit het nest gerold ei en het intrekken van de nek, wordt het ei, in de koers gehouden door balancerende zijdelingse bewegingen van de snavel, weer in het nest teruggebracht. Wegname van het ei halverwege de intrekbeweging, doet weliswaar de zijdelingse bewegingen van de snavel stoppen (taxis-component), maar vormt geen beletsel voor het volledig afmaken van de intrekbeweging zelf (vast patroon) (Lorenz & Tinbergen, 1938).

Een ander analoog is te vinden in het doorgaan met roepen van een vink na wegname van een roofvijand; in dit geval bestaat er ook een positieve correlatie tussen de duur van het na-effect en de sterkte van de prikkel zoals deze gemeten kan worden aan de roepfrequentie tijdens de aanbieding daarvan (Hinde, 1960).

Een waarschuwing is hier op zijn plaats. Het na-effect in het laatste voorbeeld zou tot stand kunnen komen, doordat het dier een associatie gevormd heeft tussen de roofvijand en de plaats waar het object zich bevond. Strikt genomen wordt dan de handeling steeds opgewekt door externe stimulatie, in tegenstelling tot de na-ontlading zoals deze bij reflexen wordt geregistreerd. Of alle gevallen van na-effect op deze wijze verklaard moeten worden, blijft een open vraag. Een stekelmannetje vertoont baltsbewegingen gedurende de na-effect-periode zeker niet altijd in relatie tot de plaats waar het wijfje zich bevond. Het is duidelijk, dat in sommige gevallen bij handelingen gesproken mag worden van na-ontlading. In andere gevallen is het voorzichtig-

heidshalve beter de term na-effect te gebruiken. Tijdens die na-effect-periode bestaat er een tijdelijke sterke verlaging in bereidheid tot het uitvoeren van dezelfde reactie.

Summatie Men kent bij reflexen het verschijnsel van summatie. Prikkel, ieder op zich te zwak om een reflex op te wekken, kunnen ten gevolge van repeterend aanbieden cumuleren en zo toch aanleiding geven tot het optreden van de reflex. Ook kan summatie optreden bij een gelijktijdig toedienen van prikkels op verschillende plaatsen. Een sterker effect wordt dan geregistreerd, vergeleken met het effect van separate prikkeling. Bij gedragingen, waaraan men niet direct het begrip reflex verbindt, zijn analoge verschijnselen te vinden. Prechtl (1953) onderzocht de bedelbeweging (sperren) van jongen van diverse zangvogels in het nest. Tactiele (stoten tegen de nestrand), visuele en acoustische prikkels veroorzaken ieder op zich de reactie, als de jongen in een fase zijn van bereidheid tot sperren. Jonge vliegenvangers en kneuen reageren uiteindelijk, wanneer een serie tactiele prikkels (twee seconden tussenpozen), ieder op zich te zwak om sperren op te wekken, wordt aangeboden (summatie in de tijd). Het simultaan aanbieden van twee of drie soorten van prikkels levert een grotere kans op sperren op dan separate aanbieding daarvan. Wanneer men twee soorten van prikkels, ieder op zich te zwak, gelijktijdig aanbiedt, kan de sperhandeling volgen. Dit versterkend effect van gelijktijdig aanbieden is in meer gevallen aangetoond. Waar het uiteindelijk om gaat is blijkbaar het 'getotaliseerde' (geïntegreerde) effect van alle prikkels. In de Duitse literatuur heet dit het 'Reizsummen'-fenomeen (in het Engels: 'heterogeneous summation'). Wij zouden kunnen spreken van 'synchrone prikkelversterking', om het risico te vermijden, dat men het woord 'som' als een aritmetische additie interpreteert.

Vermoeidheid Bij continue prikkeling dooft een reflex uit (na ongeveer 20 seconden bij de krabreflex van de hond); prikkeling op een andere plaats doet de reflex in volle sterkte weer optreden. Zo ook neemt het kolderen van de kalkoense haan af op een repeterende geluidsprikkel; de afname is specifiek voor de gebruikte toonhoogte (Schleidt, 1954). De bedelbeweging van jonge vinken in het nest wordt door repeterende visuele stimulatie uitgeput; is echter weer volledig opwekbaar wanneer een tactiel kanaal voor prikkeling wordt

gebruikt. Toediening van de prikkels in omgekeerde volgorde levert een identiek resultaat op (Prechtl, 1953). De 'vermoeidheid' is in deze gevallen 'prikkel-specifiek'. Er zijn ook gegevens, die er op wijzen dat niet alle 'vermoeidheids'-verschijnselen prikkel-specifiek zijn. Men spreekt dan van 'reactie-specifiek'. Het roepen van de vink, eenmaal uitgeput op de situatie 'uil', is ook niet meer opwekbaar door presentatie van een hermelijn, op zich zelve een prikkel, die een sterke reactie oproept (Hinde, 1954). Een verdeling in 'prikkel-' en 'reactie-specifiek' is uiteraard slechts een eerste stap in de analyse waar we de bron voor het uitdoven van de reactie moeten zoeken. In het geval van de bedelbeweging is de afname van de reactie ook niet te wijten aan zintuig adaptatie; dezelfde visuele prikkel wekt namelijk na uitputting van de bedelbeweging wel een andere reactie op: de jongen 'drukken zich in het nest'. Ook kan men niet stellen, dat de vermoeidheid in de effectoren zetelt, aangezien de bedelbeweging in volle sterkte opwekbaar blijft via een andere zintuig modaliteit.

Net als bij een reflex is er na uitputting een periode voor herstel nodig. Na uitputting op de prikkel 'uil' is de roepreactie van de vink na 30 minuten in 50% van de gevallen op te wekken en praktisch even sterk door een voor de tweede maal aangeboden uil als door een hermelijn. Het is misschien goed er op te wijzen, dat dergelijke kort durende fluctuaties in bereidheid tot reactie niet te onderscheiden zijn van fluctuaties ten gevolge van kortdurende leerprocessen en vergeten van het geleerde.

Zonder op andere overeenkomsten tussen handelingen en klassieke reflexen in te gaan, stellen we resumerend, dat ze verscheidene karakteristieken gemeen hebben. Er is dan ook niets tegen om in het ethogram van een dier vanouds als reflexen betitelde handelingen op te nemen (bijvoorbeeld de krabreflex).

Toch is duidelijk, dat de bereidheid tot uitvoering van vele handelingen bij het intacte dier sterk schommelt. Bovendien bestaat er geen eenvoudige relatie tussen prikkel- en antwoordsterkte. Reflexen hebben daarentegen een vrij stabiele drempelwaarde, terwijl de relatie tussen de sterkte van prikkel en antwoord van relatief eenvoudige kwantitatieve aard is. Deze verschillen moeten we echter niet te absoluut opvatten. Er zijn aanwijzingen, dat ook bij reflexen (bijvoorbeeld de kniepeesreflex) de bereidheid tot uitvoeren ervan schommelt ten gevolge van invloeden uit hogere hersendelen.

Een laatste punt dat bespreking verdient, betreft het standpunt van diegenen, die stellen dat gedrag spontaan, dus niet réactief maar geheel actief kan aflopen. Reflexen zouden die eigenschap missen. Inderdaad zijn gevallen van optreden van handelingen geregistreerd bij afwezigheid van specifieke uitwendige prikkeling. Een mannetjes-stekelbaars in broedzorg kan staande ergens in zijn territorium korte vlaagjes van ventileeractiviteit vertonen; normaal wordt deze opgewekt door prikkels uitgaande van nest en eieren. Het is in zeker opzicht academisch te blijven twisten of bij dergelijke 'vacuüm'- of 'Leerlauf'-handelingen misschien toch nog een zeer zwakke (onspecifieke) externe prikkel ter opwekking onontbeerlijk is. Zeker is, dat men experimenteel spontaan gedrag kan opwekken. Het kakelen van een hen, dat in het begin van het experiment alleen door prikkeling via een in het centrale zenuwstelsel geïmplanteerde elektrode opwekbaar is, wordt bij voldoende snelle opeenvolging van prikkelingen op een zeker moment spontaan. Na prikkelbeëindiging blijft het kakelen in vlagen optreden (Von Holst & Von Saint Paul, 1963). Er is geen reden te veronderstellen, dat de vlaagjes van 'spontaan' kakelen telkens werden opgewekt door een onspecifieke externe prikkel. Het veronderstelde verschil met een reflex is echter wederom niet absoluut. Het lukte Franzisket (1963) namelijk om het optreden van een typische reflex spontaan te 'maken'. Hij bestudeerde de kwaakreflex bij kikkers, die normaliter door tactiele prikkeling van een bepaald gedeelte van de rughuid wordt opgewekt. Na een trainingsperiode van drie weken, met per dag 500 stimulaties, registreerde hij ongeveer tweemaal per dag spontaan optreden van kwaken, iets wat geen enkele maal gedurende weken voor de 'training' was opgetreden.

Is het nu zo, dat we alle handelingen reflexen moeten noemen? Dit is voor een belangrijk deel een kwestie van definitie. Indien men uitsluitend let op het réactieve van een reflex, dan is er geen reden om enig onderscheid te maken. Indien men echter let op schommelingen in bereidheid om te reageren op externe prikkels, dan is er reden om minstens van graduele verschillen tussen handelingen en klassieke reflexen te spreken. Men zou zich dat kunnen voorstellen als een continuüm, met aan de ene kant de reflex als een simpele bouwsteen van gedrag waarvan het optreden absoluut afhankelijk is van externe prikkeling met een relatief scherp kwantitatief verband tussen prikkel- en

antwoordsterkte, geleidelijk overgaand in reacties die in sterkte minder gebonden zijn aan de sterkte van de uitwendige prikkel naar, zo men wil, absolute actie aan de andere kant, waarbij het organisme tot bewegingen komt, die op het moment van uitvoering volledig op inwendige veroorzaking terug te voeren zijn.

Het verschijnsel van de spontaniteit van gedrag betekent niet, dat er voor dat gedrag geen veel vroeger in de tijd specifieke uitwendige prikkel zou zijn geweest. Bovendien, ook al zou men kunnen uitsluiten, dat er een zodanige prikkeling heeft plaatsgehad, dan nog zullen allerlei milieufactoren (mede)verantwoordelijk gesteld moeten worden voor de interne toestand, die op een goed moment in actie resulteert. Een organisme is niet op te vatten als een gesloten geheel. De term 'spontaan' zegt alleen, dat we voor het optreden van een bepaalde handeling geen direct aantoonbare externe factor kunnen aanwijzen. Als zodanig verklaart de term niets.

Men gebruikt de term 'spontaan' in twee betekenissen. Ten eerste spreekt men er van als een dier vanuit een toestand van rust zonder aanwijsbare externe oorzaak plotseling een bepaald gedrag vertoont, zoals de ventileerbewegingen van de ergens rustig in zijn territorium staande stekelbaars. Aangezien men ook kan stellen, dat een dier nooit iets doet, kan men dit ook beschrijven door te zeggen, dat het gedrag *a* (rust) naar gedrag *b* (ventileren) zonder aanwijsbare verandering in de buitenwereld, overgaat. Deze formulering maakt duidelijk, dat beide betekenissen, waarin het woord 'spontaan' wordt gebruikt formeel identiek zijn. De term wordt namelijk ook gebruikt wanneer een overgang van handeling *a* naar handeling *b* optreedt bij afwezigheid van de 'normale' prikkel voor *b*. Een voorbeeld moge dit laatste verduidelijken. Een mannetjesstekelbaars begint met de eerste handeling van het paringsspel (zigzaggen) als hij een wijfje in balts-houding ziet; nadert zij in deze houding, dan kan het mannetje de volgende handeling 'leiden naar het nest' uitvoeren (reactieketen). De overgang van zigzaggen naar leiden kan echter ook optreden zonder dat het wijfje de nadering uitvoert, m.a.w. kan spontaan verlopen.

De hiervoor beschreven verschijnselen:

- 1 de sterke fluctuaties in antwoordbereidheid,
- 2 het bestaan van een na-effect en
- 3 de spontaniteit, hebben naast nog een tweetal karakteristieken (deze worden hierna behandeld) aanleiding gegeven tot de introductie van een begrip als drang (motivatie).

Het voorbeeld van een 'spontane' overgang van handelingen verwijst naar een iets ruimer te omschrijven karakteristiek van gedrag.

4 Handelingen, waarvan de effecten tesamen voor een organisme functioneel belangrijke gevolgen hebben (het verkrijgen van een nest, partner, voedsel etc.) blijken niet willekeurig in de tijd voor te komen. Ze treden op in vlagen en grosso modo gesproken in een bepaalde volgorde. Deze volgorde is zeker niet altijd terug te voeren op een eenvoudige reactieketen, waarbij het effect van handeling *a*, de prikkel vormt voor handeling *b*, etc.

5 Het is tenslotte karakteristiek voor gedrag, dat het dikwijls doelgericht is. Onder doel kan men verstaan het bereiken van een in- of uitwendige toestand, waarvan de percipiëring leidt tot het beëindigen van een complex systeem van handelingen. Het organisme gaat door met een bepaald type van gedrag tot dit gevolg is bereikt. Wanneer men het zeer incomplete nestbegin van een driedoornige stekelbaars vervangt door een gereed nest van een soortgenoot, houdt de nestbouw-activiteit veel sneller op, en kan het mannetje na korte tijd volledig paringsspel laten zien, iets waartoe hij tijdens de bouw van het nest niet of zwak in staat is. Omgekeerd geeft vervanging van een volledig nest door een nestbegin heroptreden van een vlaag nestbouw en een daling van sexuele activiteit (fig. 1). Een organisme kan ook meerdere wegen benutten om tot een doel te komen. Een mannetjesstekelbaars die nog zonder nest is, kan soms op slag een bos wier in zijn territorium accepteren om er een wijfje heen te leiden.

De genoemde karakteristieken van gedrag gaan dikwijls hand in hand. Een dier kan 'spontaan' opstaan en op zoek gaan naar voedsel; al zijn handelingen zijn dan gericht op het verkrijgen ervan; hij is gevoelig voor uitwendige prikkels, die met voedsel of een manier om het te verkrijgen te maken hebben; de bereidheid om er op te reageren fluctueert en zal tenslotte de waarde nul bereiken als een zekere verzadiging is bereikt, terwijl verscheidene (eventueel aangeleerde) wegen van reactie benut worden. Het is begrijpelijk, dat op het gegeven niveau van analyse een hypothetische variabele: drang of motivatie, te hulp wordt geroepen teneinde de (samenhang van de) verschijnselen te verklaren.

Het woord motivatie is zoals vele andere termen filosofisch belast; zijn oorspronkelijke betekenis geeft aan wat men simpelweg denkt:

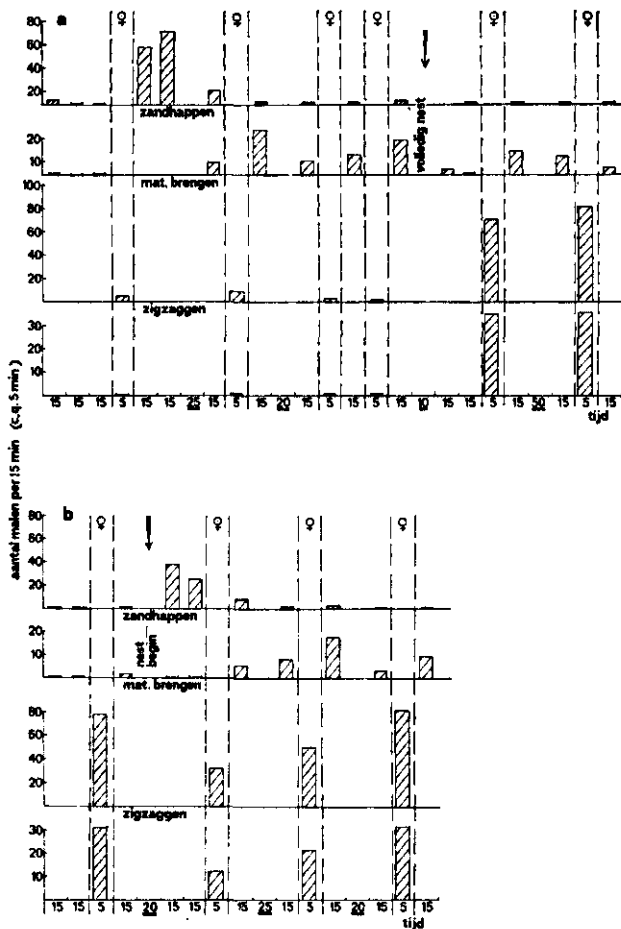


Fig. 1. Registratie nestbouwactiviteiten per 15 minuten (zandhappen en materiaal brengen) tijdens nestbouw, en baltsactiviteiten bij de mannelijke driedooranstekelbaars tijdens wijfjes-tests (benadering van het vrouwtje met zigzaghandelingen en leiddbeweging naar het 'nest'). Het vrouwtje wordt aangeboden in een brede glazen buis op standaard afstand van het nest; ondanks dat zij niet volgen kan, worden toch leiddbewegingen uitgevoerd. In fig. 1a is een nestbegin verwisseld tegen een volledig nest; in fig. 1b (hetzelfde dier, volgende dag) is het volledige nest tegen een nestbegin verruild. Gedurende de onderstreepte perioden is de waarneming onderbroken.

het organisme wordt door iets interns aangezet, gedwongen tot het uitvoeren van gedrag totdat een zeker doel wordt bereikt.

De term motivatie wordt meestal niet gebruikt, als de fluctuatie in bereidheid tot reactie blijkt te berusten op zintuig-adaptatie of op effector-vermoeidheid. Ook fluctuaties tengevolge van leerprocessen worden meestal uitgesloten. Leerprocessen kunnen ook aanleiding zijn tot toe- of afname in frequentie van bepaalde handelingen, gevolgd door af- respectievelijk toename tengevolge van bijvoorbeeld het uitblijven van beloning of het wegvallen van gewinning. Het is niet eenvoudig, c.q. onmogelijk, de invloed van leerprocessen op fluctuaties in 'natuurlijk' gedrag te traceren. Aan de ene kant komt dit omdat wij niet weten of en zo ja wat een organisme als een beloning of straf 'beschouwt'; aan de andere kant is de eis dat tengevolge van leerprocessen een persistente verandering in gedrag moet optreden slechts op arbitraire wijze te hanteren. Fluctuaties tengevolge van leerprocessen met korte tijdschaal zijn dientengevolge niet te onderscheiden van fluctuaties tengevolge van schommeling in motivatie.

Alvorens over te gaan tot een bespreking van een aantal problemen, die samenhangen met het motivatie onderzoek, is het nuttig eerst een tweetal algemene opmerkingen te maken.

1 Het is niet zinvol een begrip als motivatie te hanteren, wanneer het principieel onmogelijk zou zijn de sterkte er van op andere wijze uit te drukken dan door referentie aan de schommelingen in sterkte van het openlijk gedrag zelve. We vervallen dan in een cirkelredenering. Het begrip motivatie wordt immers ingevoerd om juist deze schommelingen begrijpelijk te maken. Onafhankelijke grootheden die gebruikt worden als maat voor motivatiesterkte zijn bijvoorbeeld in het geval van honger deprivatieduren; in andere gevallen veronderstelde variaties in hormoonspiegels, of variaties in de activiteitstoestand van (delen van) het centrale zenuwstelsel. Men kan eventueel denken aan een variabele, die resulteert uit de interactie van diverse in het organisme werkende factoren. Het voorgaande impliceert, dat motivatie aanwezig kan zijn of, anders gezegd, dat de variabele een zekere sterkte kan hebben, ook al uit deze zich niet in openlijk gedrag. Wanneer een hongerig dier bij het zien van een roofvijand plotseling met voedselzoeken stopt, neemt men aan dat de hongermotivatie blijft bestaan. Deze aanname speelt dikwijls een rol bij bepaalde gedachtengangen, zoals bij die, die het optreden van een bepaald gedrag in zogenaamde conflictsituaties verklaren. We zullen

hier nog in het kort op terugkomen.

2 We moeten ons altijd blijven realiseren, dat we met het woord motivatie een hypothetische variabele 'binnen het vel' van het organisme bedoelen. Of een enkelvoudige variabele bestaat en hoe het mechanisme werkt, dat er aan ten grondslag ligt, blijft een kwestie van fysiologische experimenten. Er is niet één principiële reden, waarom de diverse karakteristieken van gedrag, zoals hier boven genoemd, terug te voeren zouden zijn op een enkele in sterke fluctuerende interne variabele. Toch wordt dit gemakkelijk gedaan. Het is echter bij voorbaat niet te zeggen, of een interne factor, die gedrag bijvoorbeeld mede initieert, ook aangewezen moet worden als de factor, die de voortzetting van datzelfde gedrag bepaalt totdat het doel is bereikt. In het navolgende komen we ook hierop in het kort nog terug.

Algemene drang (motivatie) en specifieke motivaties

Een eerste kwestie, die besproken moet worden, is de waarde van een concept als 'algemene drang'. Dit speelt een rol in bepaalde uit Amerikaanse scholen van psychologen stammende theorieën. Het is een hypothetische variabele, die de intensiteit van alle gedrag van een organisme bepaalt, echter niet de aard van het gedrag. Intensiteit is in deze theorie geen scherp omschreven begrip; het kan betekenen fluctuerende frequenties van een bepaald gedrag, of een kortere of langere tijdsduur van optreden, of het slaat bijvoorbeeld op de kracht waarmee een bijtbeweging wordt uitgevoerd. De aard van het gedrag (eet-, sexueel, agressief gedrag) wordt door de aard van uitwendige prikkels bepaald, eventueel op basis van leerprocessen. Naast deze specificerende werking hebben uitwendige prikkels bovendien een versterkend effect op de hoogte van de 'algemene drang'. Dit laatste effect hebben ze gemeen met alle entero- en proprioceptieve prikkels en hormooninvloeden.

Praktisch gesproken is het niet eenvoudig om na te gaan of het concept waardevol is. Het doormeten van de intensiteit van alle gedragingen bij veronderstelde hogere of lagere sterkte van algemene drang is ondoenlijk. Er zijn wel factoren aan te wijzen, die een algemeen activerend effect hebben. Temperatuurverlaging kan bij een insect gepaard gaan met complete verstarring. Het is voorts bekend, dat uitwendige prikkels naast hun specifieke effecten ook het reticulair systeem in het centrale zenuwstelsel beïnvloeden. Een zekere

algemene fysiologische activatie (arousal) is een voorwaarde, opdat gedrag op geïntegreerde wijze af kan lopen.

Met uitsluiting van dergelijke algemene arousal-effecten, zijn experimentele gegevens multi-interpretabel. Miller (1948) dresseerde ratten op een bepaalde drinkplaats. Hongerige dieren – honger is een de algemene drang verhogende factor – liepen sneller (dus met grotere intensiteit) naar de drinkplaats dan niet hongerige. Deze grotere drinkintensiteit is echter ook anders te verklaren dan op grond van een toename in algemene drang. De de toestand honger vergezellende effecten in perifere organen (keel, maag etc.) kunnen ten dele identiek zijn met of sterk lijken op effecten, die met de toestand dorst gepaard gaan. Het 'sneller naar de drinkplaats lopen' hoeft men dan niet te verklaren met een door de factor honger toegenomen 'algemene drang', doch kan het gevolg zijn van een specifiek dorstiger zijn der hongerige ratten.

Een ander bezwaar tegen het idee van een algemene drang is, dat manipulatie van bepaalde factoren niet leidt tot op grond van de idee te voorspellen gevolgen. Zo kan verandering in de uitwendige prikkeltoestand tot gevolg hebben, dat een gedragstype plotseling wegvalt, in plaats van dat het toeneemt. Een lichte elektrische schok (drangverhogende factor) doet een dier meestal stoppen met gedrag waarmee het bezig was. Een stekelbaarsmannetje in broedzorg, dat regelmatig (bijvoorbeeld 10 maal per 5 minuten) het nest komt ventileren, gaat op slag over tot minutenlang vechten zodra een rivaal het territorium binnendringt; men zou minstens ook toename in het ventileren verwachten, hetzij in frequentie, hetzij in duur. Manipulatie van inwendige factoren voert eveneens niet altijd tot het op grond van een 'algemene drang' theorie te verwachten effect. Voedseldeprivatie geeft bij het Guinees biggetje geen toename van seksuele activiteit (Jarmon & Gerall, 1961).

Resumerend kan gesteld worden, dat het denken in termen van meerdere specifieke motivaties, zonder algemene arousal-effecten uit het oog te verliezen, een vruchtbaarder weg voor de analyse opent. Dit betekent natuurlijk niet, dat er geen onderlinge beïnvloeding tussen specifieke motivaties zou kunnen bestaan.

Specifieke motivaties

De in de praktijk gehanteerde onderscheiding in motivaties berust in

feite meestal op functionele gronden, d.w.z. men onderscheidt op basis van het gemeenschappelijk effect van handelingen. Termen als nestbouw- of broedzorggedrag, met ieder een specifieke motivatie, wijzen hierop. Al die handelingen die leiden tot de constructie van een nest, c.q. tot het grootbrengen van jongen, worden als behorend tot één systeem beschouwd. Helaas is er nog te weinig onderzoek verricht om tot de generaliserende conclusie te komen, dat wat we op grond van effect bij elkaar groeperen, ook op grond van een 'causale' analyse als een groep bij elkaar horende handelingen moet beschouwd worden.

Men kan verschillende methoden gebruiken om na te gaan welke handelingen als groep tesamen genomen kunnen worden zonder de norm van het gemeenschappelijk effect te hanteren. Het doel van deze benaderingswijzen is om uiteindelijk tot uitspraken omtrent gemeenschappelijke veroorzaking van handelingen te komen.

1 In de eerste plaats kan men bepalen welke handelingen in hun frequentie van optreden tesamen fluctueren. Indien dit zich voordoet bij een groep handelingen, kan men (voorlopig) stellen, dat ze een gemeenschappelijke causale factor (motivatie) bezitten. De tijdschaal die gekozen wordt is natuurlijk belangrijk. Als men de frequentie van broedzorg-, seksuele- en nestbouwhandelingen van een mannelijke steekels in de winter en in het voorjaar bestudeert, zal men tot de conclusie komen, dat deze drie groepen bijeen horen. Bestudeert men de situatie binnen een reproductieve periode, dan zal men constateren, dat de bereidheid tot balts handelingen op een willig wijfje praktisch afwezig is tijdens de fase van het bouwen van het nest, maar sterk stijgt na gereedkomen ervan (zie fig. 1).

Tijdens de seksuele fase – een beschrijvende term, die aangeeft dat de bereidheid tot balts hoog is – treden nog nestbouwhandelingen op, doch hun kans op optreden fluctueert ook nu tesamen in de tijd. Het ligt (voorlopig) voor de hand twee gedragssystemen, nestbouw en balts te onderscheiden.

2 In de tweede plaats wordt sequentie-analyse toegepast. Men bepaalt hoeveel kans er is dat handelingen *a*, *b*, *c*, etc. op elkaar volgen of aan elkaar voorafgaan in de tijd. Deze kans wijkt dikwijls af van wat men op grond van een toevalsverdeling zou verwachten. Indien de afwijking significant blijkt te zijn, is er een argument om dergelijke koppels of grotere groepen van handelingen tesamen te nemen. Als dan vervolgens de koppelingskansen van zulke positief met elkaar

gecorrleerde sets met een aantal andere handelingen gelijkzinnige (negatieve) verbanden vertoonden, is er reden om tot grotere groeperingen over te gaan.

Door toepassing van de gevoelige methode van factor-analyse kan men tot een meer verfijnde analyse komen. Dit procédé geeft antwoord op de vraag of de correlaties tussen vele variabelen beschreven ('verklaard') kunnen worden in termen van een kleiner aantal hoofdfactoren. Zo lukte het Wiepkema (1961) aan te tonen, dat voor het begrijpen van de tijdsvolgorde van een twaalfstal handelingen, die een mannelijke bittervoorn kan uitvoeren bij aanwezigheid van een ander mannetje, een willig of onwillig wijfje, de aanname van een drietal hoofdfactoren, c.q. een drietal gedragssystemen, eventueel ieder met eigen motivatie, voldoende was.

3 Een volgende stap in de analyse is, dat men tracht veronderstelde motivatie-bepalende factoren of condities te variëren en dat men nagaat of dit tot in principe voorspelbare veranderingen in frequenties of sequenties van handelingen leidt. Hormoonniveau's kunnen gevarieerd worden, zo ook tijdsduren van deprivatie in geval van honger of dorst. Indien diverse manipulaties (in het geval van dorst zoals het variëren van de deprivatieduur, het verhogen van het zoutgehalte in het voedsel van het organisme, water onttrekking door temperatuursverhoging, etc.) gelijkzinnige effecten blijken te hebben op zoveel mogelijk maten waarmee men (bijvoorbeeld drink)gedrag kan meten, wordt dit wederom als een argument gezien, een motivatie aan een groep van handelingen toe te kennen. Maten, in verband met drinkgedrag zouden kunnen zijn: de hoeveelheid gedronken water, het aantal complete drinkbewegingen, de snelheid van de drinkbeweging, de duur van het zoeken naar water, de mate van tolerantie t.a.v. een water-onaantrekkelijk-makende stof, etc. etc.

Analyses als bedoeld onder punt 1, 2 en 3 zijn nog niet veel uitgevoerd. Ze blijven noodzakelijk om de volgende redenen:

a De aan de subjectieve sfeer ontleende onderscheidingen krijgen een objectievere fundering. Wij ervaren introspectief, dat we bepaalde handelingen verrichten, doordat we ons hongerig voelen, etc.

b De functionele onderscheidingen, die men maakt op grond van voor het organisme biologisch functionele effecten van gedrag (nest, het krijgen van een partner, voedsel, etc.) hoeven niet a priori samen te vallen met onderscheidingen, die men op grond van causale redeneringen moet maken.

c Een zo extensief en zo kwantitatief mogelijke analyse zal ons leren hoe sterk de gelijkzinnigheid in frequentieschommelingen, c.q. de koppeling van handelingen in de tijd is. De correlaties zijn, ofschoon aanwezig, zeker niet perfect. Zowel correlaties tussen karakteristieken van één handeling (latentietijd, snelheid van uitvoering, frequentie, etc.), als verbanden tussen verschillende handelingen waarvan men veronderstelt dat ze door één motiefatiefactor worden beïnvloed, zijn dikwijls niet sterk. Als voorbeeld van het laatste kan het werk van Hinde (1958) aan het nestbouwgedrag van het kanariewijfje dienen. Het verzamelen van materiaal, het rondragen ervan en het in het nest brengen (gevolgd door diverse bouwhandelingen in het nest) zijn wat de eraan bestede tijd betreft, positief gecorreleerd; bovendien staan de drie handelingen in dezelfde zin onder invloed van oestrogenen en nemen zij gezamenlijk af door prikkels uitgaande van het nest. Er zijn voorts aanwijzingen dat de opeenvolging van verzamelen, rondragen en naar het nest brengen, en zitten in het nest, niet uitsluitend als reactieketen is te begrijpen; zitten en bouwen kan (zelfs zonder materiaal in de nestholte) optreden zonder voorafgaand materiaal zoeken. Er is dus reden om een nestbouwmotivatie aan te nemen. De correlaties zijn echter, ofschoon steeds positief, soms aan de lage kant. Het is voorts zo, dat de correlaties anders komen te liggen, wanneer men in plaats van bijvoorbeeld de totale aan bouwen bestede tijd, een andere maat kiest om het bouwen als geheel te karakteriseren. Als zodanig kan bijvoorbeeld het aantal malen werkelijk materiaal in het nest brengen (een maat voor de effectiviteit van het bouwen) dienen. Dit betekent, dat het denken in termen van een enkelvoudige motiefatiefactor op een bepaald punt in de analyse onvruchtbaar wordt, aangezien de keuze van de variabele, die deze factor zou moeten representeren, arbitrair wordt (zie Hinde, 1954).

Een concept als motivatie is nuttig op een bepaald niveau van analyse; het behoort echter geen verdergaande research te blokkeren. Enkele verwachtingen voortkomend uit een te simpele voorstelling van motivatie zullen nu besproken worden.

Begin en einde van het optreden van een gedragssysteem

Een simplistische voorstelling van motivatie voert licht tot de veronderstelling, dat zowel het begin als het einde van het optreden van een gedragssysteem mede door de motivatie wordt bepaald: immers

motivatie als enkelvoudige factor is er of is er niet. Uit een dergelijke gedachtengang vloeit ook het idee voort, dat het verrichten van de z.g. eindhandeling van een serie de kans op het volvoeren van eraan voorafgaande handelingen (of zoekgedrag) zal doen afnemen. Experimentele gegevens zijn hier echter mee in tegenspraak. Uit de analyses van Hinde (1958) volgt, dat de vlagen van werkelijk bouwen in het nest door het kanariewijfje (eindhandeling) korter zijn wanneer ze binnen vijf seconden door een nieuwe verzamelvlaag (zoekgedrag) worden gevolgd, dan wanneer dit niet het geval is. Het lijkt er op, dat de eindhandeling kan worden afgebroken 'ten gunste' van nieuw zoekgedrag, in plaats van dat het volvoeren daarvan de neiging tot zoeken doet afnemen. Een ander voorbeeld is te ontleen aan werk aan de stekelbaars. Meting van het baltsgedrag van de mannelijke stekelbaars leert, dat dit onmiddellijk daalt tot nul na de bevruchting van de door het wijfje in het nest gedeponeerde eieren. Ongeveer een uur na de bevruchting is het mannetje weer tot een tweede bevruchting in staat. Het is verleidelijk te denken dat de bevruchting (eindhandeling) een motivatie reducerende factor is. Onderzoek leert echter dat deze geen enkele invloed heeft op de val en het heroptreden van het baltsgedrag (Sevenster-Bol, 1962; zie fig. 2). Een even sterke val en identieke opbouw worden geregistreerd bij mannetjes die na balts en bevruchting na één minuut een leeg nest krijgen in plaats van het nest plus legsel als bij mannetjes die dezelfde procedure ondergaan met uitsluiting van de bevruchting. Deze wordt door een eenvoudige mechanische interventie verhinderd. De verwisseling tegen het lege nest is noodzakelijk, omdat het mannetje na één minuut verandering alsnog tot bevruchting van het verse legsel zou overgaan. Controleproeven wezen uit, dat het verwisselen van nesten als zodanig geen effect heeft op de seksuele activiteit. Ook zonder voorafgaande balts, geven mannetjes, die al of niet een vers afgestreken legsel bevruchten, geen verschil te zien in het verloop van hun baltsactiviteit. Tenslotte blijkt de aanwezigheid van het legsel de opbouw van baltsactiviteit te vertragen, wegname ervan geeft een versneld herstel, identiek voor gevallen met en zonder bevruchting. De conclusie moet zijn, dat het legsel – overigens het noodzakelijk gevolg van een gelukte balts – en niet de bevruchtingsbeweging zelf of de consequenties daarvan, een remmende terugkoppeling heeft op de seksuele motivatie of precieser beschreven een verschuiving teweeg brengt tussen de seksuele en de agressieve activiteit. De curve voor deze laatste bereidheid ver-

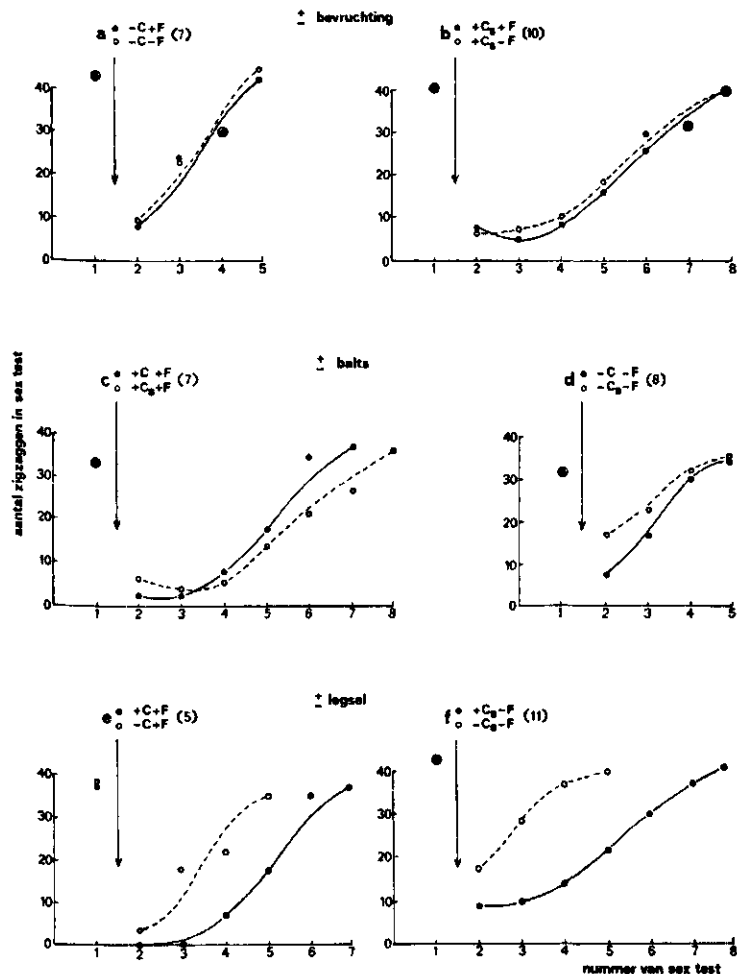


Fig. 2. Gemiddeld verloop van sexuele activiteit (zigzaggen; ordinaat), van mannetjes driedoornstekelbaars; opeenvolgende sex tests (duur 1 minuut, interval 10 minuten; abscis). Elk punt berust op een aantal waarnemingen, aangegeven door het getal tussen haakjes. C = legsel afgezet na balts; C_s = afgestreaken legsel, direct gepresenteerd; F = bevruchting; — = afwezig (bij F) of wegname na korte aanwezigheid (bij C en C_s); + = plaats gevonden (F) of permanente aanwezigheid (C en C_s). De pijlen geven het tijdstip aan waarop de diverse manipulaties hebben plaatsgevonden. Naar A. Sevenster-Bol (1962).

loopt namelijk tegengesteld aan die voor de baltsactiviteit. Dat de sexuele motivatie niet nul is geworden, blijkt nogmaals uit het feit, dat direct na de bevruchting balts wel op te wekken is, mits men een willig wijfje op grotere afstand van het nest aanbiedt. Een te simpele voorstelling van de motivatiefactor, als zowel begin als eind van het optreden van een gedragssysteem bepalend, voert ons op een dwaalspoor; zo ook het idee, dat het volvoeren van de eindhandeling (altijd) zou leiden tot een verminderde bereidheid tot het uitvoeren van voorafgaande handelingen.

De volgorde van handelingen

Men stelt een oplopende motivatie dikwijls aansprakelijk voor de opeenvolging van verschillende handelingen in een sequentie. Eenvoudige ketens van reacties worden hierbij uiteraard uitgesloten. Het hebben van materiaal in de bek zal de wijfjeskanarie allicht stimuleren tot ronddragen ervan. De gedachtengang is, dat bij zwakkere motivatie handeling *a* zou kunnen optreden; bij sterkere handeling *b*. In sommige gevallen is er evidentie voor zo'n stelling. Gardner (1964) onderzocht het voedselzoekgedrag van springspinnen. Deze bouwen geen web, doch jagen lopend. Als eerste reactie op een prooi vertonen zij een oriëntatiehandeling, dan een snel toelopen, gevolgd door een toesluipen, preparatie voor het bespringen en de sprong. Bij lage hongermotivatie (gedefinieerd op grond van korte deprivatietijd, c.q. sterke verzadigingsgraad) treedt geen of nauwelijks oriëntatie op; bij stijgende honger breekt de keten na oriëntatie af, bij nog sterkere hongermotivatie wordt de keten tot het einde toe uitgevoerd.

Zo eenvoudig ligt de zaak niet altijd. De nestbouwactiviteit van de mannelijke stekelbaars begint met (a) zandhappen zodat een kuil ontstaat, (b) vervolgens treedt zoeken, oppakken, en ook brengen van materiaal op, (c) meestal snel gevolgd door plakken over het nestmateriaal, waarbij een niersecreet wordt afgescheiden dat als kitsubstantie dienst doet (en door andere handelingen die het materiaal vastleggen) en (d) handelingen die het ontstaan van een opening en tunnel in het materiaal tengevolge hebben. Het aantal malen zandhappen gedurende de zandhapvlaag is zeer variabel: 24-384 maal (mediaan 150) tot aan de eerste keer materiaal brengen. Deze fase duurt ongeveer een uur. Het eerste brengen van materiaal verschijnt meestal na de top van de zandhapactiviteit. Het is onwaarschijnlijk,

dat het uitvoeren van de zandhapbeweging zelf (inclusief alles wat daarbij gepercipieerd kan worden, zoals de zwaarte van het weggedragen zand) een belangrijke rol speelt bij de regulering van de overgang van zandhappen naar materiaal brengen. De grote variatie in het aantal malen zandhappen pleit hiertegen, temeer omdat men zeer langdurige (langer dan vier uur) vlagen kan opwekken door een mannetje materiaal aan te bieden achter glas, zodat het wel zichtbaar, maar niet transporteerbaar is. Het aantal malen zandhappen stijgt dan tot gemiddeld 650 maal (290 bij de controle; Schütz & Tschanz, 1971). De kuil (het effect van de zandhapactiviteit) speelt daarentegen wel een regulerende rol. Vult men deze aan het eind van de vlaag, dan ontstaat een tweede golf van zandhappen, terwijl het materiaal brengen tijdelijk verminderd wordt of stopt. Het plotseling geven van een volledige kuil, korte tijd nadat het mannetje met zandhappen is begonnen, bekort de zandhapactiviteit en versnelt het optreden van materiaal brengen (fig. 3). Bij uitblijven van deze laatste activiteit (of gevolgen daarvan: het aanwezig zijn van een groen laagje materiaal in de kuil) gaat de zandhapactiviteit zeer veel langer door. Ofschoon men niet van een reactieketen in directe zin kan spreken, hoeft men voorlopig ook niet een toename in één nestbouw motivatiefactor aan te nemen om de volgorde in handelingen te begrijpen.

Er zijn echter gegevens, die erop wijzen dat de toestand complexer is. (a) Sommige vissen beginnen niet met zandhappen, doch met (ongericht) materiaal slepen; de regulerende werking van de kuil is afwezig. (b) Verhoging van de temperatuur van het water, waarin vissen zonder enige mogelijkheid tot zandhappen of materiaal brengen gehouden worden, kan tot gevolg hebben dat ze direct op vlakke bodem met bouwen beginnen, zodra ze in een geschikt milieu worden gebracht. (c) Indien geen materiaal gebracht kan worden – het is zichtbaar, maar niet bereikbaar –, gaat het mannetje tenslotte over tot het brengen van zand, zodat een zand-plak nest ontstaat. Behalve de regulerende invloed van de kuil, is er een andere factor (motivatie), die zorgt voor een zekere ordening in de tijd. Er zijn aanwijzingen dat de hoogte van de spiegel van testosteron hierbij een rol speelt (Smith & Hoar, 1967). Het is ook niet uitgesloten dat prikkels uitgaande van de kuil een verhogend effect hebben op de nestbouwmotivatie. De gegeven voorbeelden leren, dat de simpele voorstelling, dat het mechanisme van opeenvolging van handelingen (ordering) altijd zou berusten op een fluctuatie van motivatie, misleidend is. Motivatie is

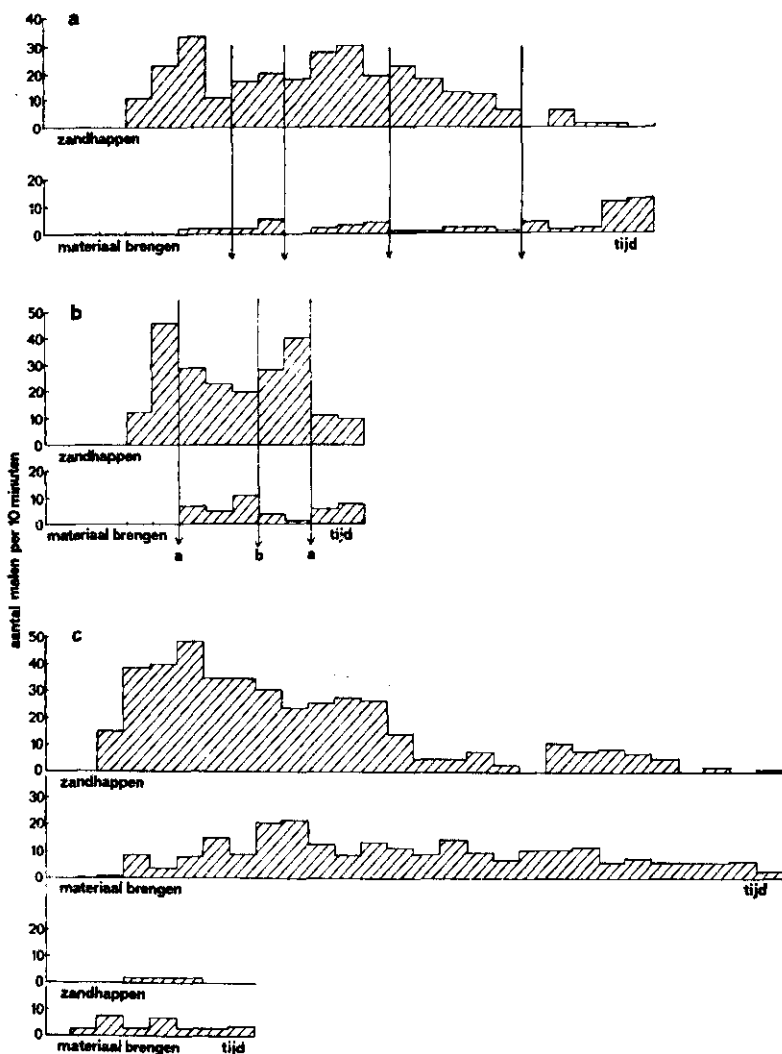


Fig. 3. Frequentie van zandhappen en materiaal brengen (per 10 minuten) tijdens nestbouwfase van mannetjes driedoornstekelbaars. Pijlen (fig. 3a) geven opvullen van kuil aan (het reeds aanwezige materiaal bleef op de vlakke nestplaats aanwezig). In fig. 3b geven de pijlen a aan, dat het kleine nestkuiltje ineens verdiept werd tot een grote kuil, pijl b dat de nestkuil werd opgevuld. Fig. 3c: een ongestoorde bouwfase.

een concept, dat op zich niets zegt over het mechanisme waardoor de verschijnselen, die tot de introductie ervan leiden, tot stand komen. Analyse is noodzakelijke. Een korte bespreking van z.g. motiverende factoren lijkt hier op zijn plaats.

Externe prikkels

1 Dat externe prikkels een handeling kunnen opwekken is zonder meer duidelijk. Een mannelijke stekelbaars reageert onmiddellijk met aanval en eventueel bijten zodra een rivaal het territorium binnenzwemt. Externe factoren hebben echter meer gevolgen.

2 Ze kunnen ook motiverend werken. Een eerste aspect hiervan is, dat een permanente invloed van uitwendige prikkels aanwezig is ter handhaving van een bepaalde bereidheid. Verwijdert men uit een territorium van een driedoornstekelbaars een deel van de optische structuur (bijvoorbeeld wegname van een aantal planten), dan registreert men een val in bereidheid tot het uitvoeren van agressief gedrag tegen een rivaal, die onder standaardcondities wordt aangeboden. Herstel van de optische elementen doet deze bereidheid weer op het oorspronkelijke niveau terugkeren.

3 Een ander aspect van deze motiverende invloed van uitwendige prikkels is demonstreerbaar in het z.g. na-effect. Het ventileren van de mannelijke stekelbaars wordt in de broedzorgfase o.a. opgewekt door prikkels tengevolge van de ademhaling van de eieren: CO_2 -productie en/of O_2 -tekort. Ondanks wegname van het legsel blijft het mannetje, zij het op lager niveau, het lege nest ventileren. Doorstroming van het lege nest met water, verzadigd met CO_2 en arm aan zuurstof, geeft een onmiddellijk verhoging van het ventileren. Controleproeven tonen aan, dat deze verhoging niet een gevolg is van de doorstroming zelf. Beëindiging van de doorstroming, gevolgd door krachtig doorzuigen van het nest (wegname van de prikkel) resulteert niet in een directe val tot het oorspronkelijke niveau. Dit gebeurt geleidelijk; het na-effect duurt ongeveer een kwartier (fig. 4) (Sevenster, 1961).

4 Behalve dit effect op korte termijn, is er ook een motiverend effect op het ventileren te demonstreren, dat op de lange baan plaatsvindt. Een normale broedzorgcyclus van de driedoornige stekelbaars vertoont een oplopende ventileeractiviteit. De top wordt bereikt op of vlak voor de dag van het uitkomen der eieren. Deze toename is niet alleen te verklaren uit de toename in sterkte van prikkeling ten-

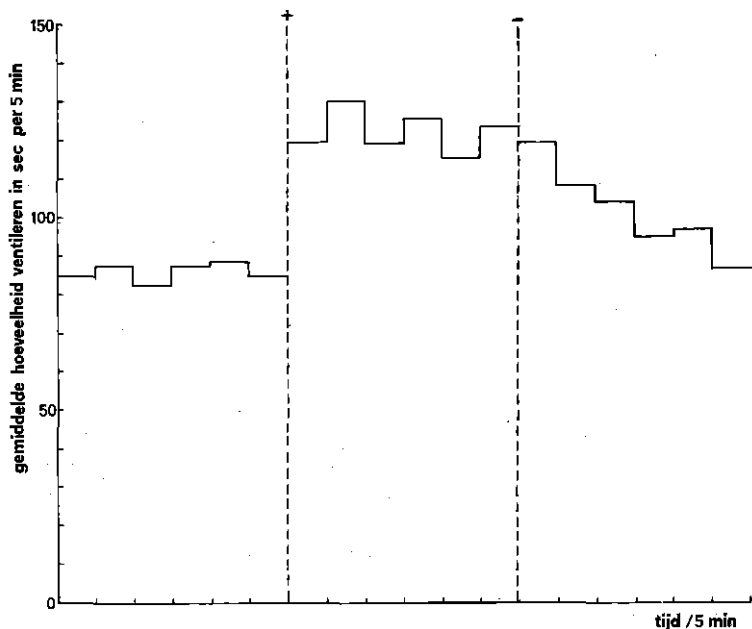


Fig. 4. Effect van CO_2 -water op het broedzorg ventileren van de mannelijke stekelbaars. Ordinaat: ventileren in seconden; abscis: tijd per 5 minuten; gemiddelde van 20 gevallen. Fase 1: ventileer-niveau voor een leeg nest (legsel tijdelijk verwijderd), + = begin doorvoer CO_2 -water, — = einde hiervan. Naar Sevenster (1961).

gevolge van de ontwikkeling der eieren. Een verwisseling van een oud legsel voor een vers resulteert niet in een val van het ventileren tot een niveau passend bij de uitwendige prikkelsterkte van het verse legsel. Het ventileren gaat door op een veel hoger niveau, relatief des te hoger naarmate men de verwisseling later in de cyclus uitvoert. Soms is er nauwelijks sprake van een daling (fig. 5) (Van Iersel, 1953). Blijkbaar wordt door het durend aanwezig zijn van eieren gedurende de eerste dagen van de cyclus een min of meer autonoom werkende tendens tot sterk ventileren opgewekt.

Het is natuurlijk niet zeker, dat, wat betreft het primaire effect van de uitwendige prikkel, sprake is van verschillende mechanismen wanneer men spreekt van opwekkende en motiverende effecten. Elke

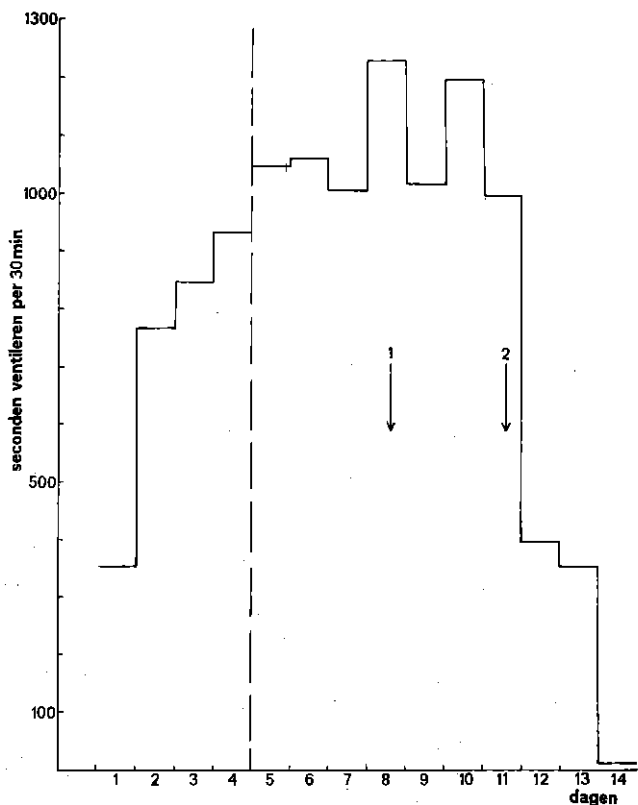


Fig. 5. Ventilatieactiviteit van mannelijke driedoornstekelbaars (twee leg-sels). Ordinaat: ventileren in seconden over 30 minuten; abscis: dagen; temperatuur 19°C. Op dag 4 zijn de twee vier-dagen-oude leg-sels verwis-seld tegen twee verse. Op dag 8 (pijl 1) kwamen de oorspronkelijke leg-sels uit in een ander aquarium (het is normaal dat dit uitkomen gepaard gaat met (bijna) de hoogste ventilatieactiviteit van de cyclus), op dag 11 (pijl 2) kwamen de ondergeschoven eieren uit. Naar Van Iersel (1953).

opwekking van gedrag kan terzelfdertijd motiverend zijn. Interne ef-fecten, korter of langer durend, kunnen de antwoordbereidheid van het organisme veranderen; in een aantal gevallen zeer waarschijnlijk op basis van hormonale verschuivingen.

Hormonen Deze vallen in de categorie van binnen het organisme werkende factoren. Het is niet mijn taak om er diep op in te gaan; een korte aanduiding over twee wegen van actie lijkt echter op zijn plaats.

Hormonen kunnen via veranderingen in perifere organen gedrag beïnvloeden. Prolactine heeft bij duiven invloed op de vorming van kropmelk, het voedsel van de jongen. Locale verdoving van de gezwellen krop belet de melding van deze perifere verandering aan het centrale zenuwstelsel. Dit heeft tot gevolg, dat de voedselgeefbewegingen bij de volwassen duif niet ontstaan; er ontstaat geen broedzorggedrag (Lehrman, 1955). Een ander voorbeeld van een hormoon-effect via verandering in de perifere organen is te vinden in het werk van Hinde & Steel (1964). De onder hormonale beïnvloeding staande broedvlek van de wijfjeskanarie speelt via een toegenomen gevoeligheid voor tactiele prikkels van de nestkom een rol bij de regulatie van de hoeveelheid nestbouw, selectie van nestbouw materiaal (veren of gras), eilegdatum, etc.

Naast perifere werkingen kunnen hormonen hun invloed ook direct uitoefenen op het centrale zenuwstelsel. Met behulp van de autoradiografische techniek is na te gaan in welke delen van het centrale zenuwstelsel bepaalde hormonen selectief worden opgenomen (Michael, 1961: oestrogenen bij de kat). Applicatie van kleine hoeveelheden hormonen op bepaalde plaatsen in het centrale zenuwstelsel doet bepaalde gedragssystemen volledig tot ontwikkeling komen. Als voorbeeld moge dienen het werk van Harris en medewerkers (1958) over de invloed van oestrogenen op het ontstaan van receptiviteit bij de kat, de invloed van androgenen op het ontstaan van balts bij gecastreerde mannelijke duiven (Hutchison, 1967) of op copulatiegedrag van gecastreerde mannetjesratten (Lisk, 1967) en hanen (Barnfield, 1964).

Endogene activiteit van het centrale zenuwstelsel Al sinds lang kan men het centrale zenuwstelsel niet meer opvatten als een inactief telegraafstelsel, dat slechts zou reageren op in- en uitwendige prikkels. Het centrale zenuwstelsel blijkt zelf een bron van activiteit te zijn.

Neuronen (en zintuigcellen) kunnen 'spontane' activiteit vertonen. Met een bepaalde (rust)frequentie worden zonder aanwijsbare afferente toevoer impulsen gegenereerd. Deze activiteit leidt op zichzelf

niet tot gedrag. Gelijktijdige actie van vele zenuwcellen is daar onontbeerlijk voor. In 1931 werd door Adrian al vastgesteld, dat ook stukken zenuwweefsel (buikstreng van *Dytiscus*) tot spontane activiteit in staat zijn. Van alle sensorische toevoer verstoken, in fysiologische zoutoplossing of eigen lichaamsvloeistof liggende, weefselstukken vertonen uren of dagen lang produktie van impulsen. Dit is geen artefact. Men kan met behulp van elektroden ook in het intacte organisme spontane activiteit registreren.

Registratie van spontane activiteit geeft natuurlijk geen uitsluitel omtrent het mechanisme. Het woord 'spontaan' wordt hier in gelijke zin gebruikt als bij het spreken over spontaan gedrag. Om het misverstand te vermijden, dat 'spontaan' identiek zou zijn met 'oorzaakloos', wordt ook wel gesproken van 'endogene activiteit van het centrale zenuwstelsel'. Externe beïnvloeding bestaat; de endogene activiteit is sterk afhankelijk van de chemische samenstelling van het medium, waarin het zenuwweefsel zich bevindt. Het aantal deelnemende cellen en de frequentie van impulsproduktie is daarvan afhankelijk.

Men kan zich verschillende mechanismen voorstellen, die tot endogene activiteit aanleiding geven. Het kan een kwestie zijn van samenspel tussen processen in de celmembraan van het neuron en factoren uit de directe omgeving ervan. Zulke (pacemaker) cellen kunnen andere cellen beïnvloeden en op die wijze kan endogene activiteit van een weefseldeel tot stand komen. De constructie van een aantal cellen in een gesloten circuit kan een tweede soort van mechanisme ten gevolge hebben. Het is gemakkelijk in te zien, dat, gegeven bepaalde verhoudingen tussen snelheid van impulsgeleiding en duur van de refractaire periode van de cellen in zulk een gesloten circuit, een eenmaal gegenereerde impuls eindeloos kan circuleren. Endogene activiteit kan dus berusten op verschillende mechanismen en bezit wat dat betreft als begrip dezelfde status als het begrip motivatie.

Vanuit het standpunt van de gedragsfysiologie is de relevante vraag of endogene activiteit van zenuwweefsel kan leiden tot gedrag. Sommige onderzoekers zien er niet veel meer in dan 'ruis'. Het doorslaggevende experiment is uiteraard, dat ondanks onderbreking van alle afferente toevoer, toch de door een stukje zenuwweefsel verzorgde motoriek nog in staat blijft tot het uitvoeren van handelingen behorend tot het ethogram. Dit is een zeer strenge eis; uitval van gedrag na een dergelijke diep ingrijpende operatie hoeft nog niet te beteke-

nen, dat endogene activiteit geen rol speelt bij de opwekking van gedrag. De gevolgen van de operatie als zodanig zijn moeilijk te evalueren. Uit het werk van Von Holst (1969) aan de voortbeweging van wormen en de zwembewegingen van vissen is in ieder geval duidelijk geworden, dat deze coördinaties voor een groot deel terug te voeren zijn op endogene activiteit in de buikstreng, respectievelijk het ruggemerg. Afferente toevoer kon niet helemaal gemist worden, doch is aspecifiek in die zin, dat het er in het geval van de zwembewegingen niet toe deed welke dorsale wortel werd gespaard. Wilson (1961) toonde aan, dat endogene activiteit aansprakelijk is voor het handhaven van een grondritme bij de vliegbewegingen van sprinkhanen. Afferente toevoer (zoals proprioceptieve) beïnvloedt weliswaar amplitudo en frequentie, doch is niet primair verantwoordelijk voor het ritme als zodanig. We kunnen in het algemeen stellen, dat tonische afferente toevoer, die leidt tot ritmiek in motorische produktie het bestaan van endogene activiteit impliceert.

Wegens het curieuze van het geval wordt tot slot het werk van Roeder (1963) en medewerkers aangehaald. Zij bestudeerden het copulatiegedrag van bidsprinkhanen. Het stilzittende wijfje reageert met prooivanggedrag op een brede scala van objecten die haar naderen. Een mannetje dat op copulatie uit is, ontkomt daar niet altijd aan. Het consumeren van zijn kop hoeft echter niet het mislukken van de copulatie tot gevolg te hebben. Zulk een gedecapiteerd 'mannetje' ontwikkelt pootbewegingen, die hem naast en op het wijfje kunnen brengen, waarna vastgrijpen volgt en, door adequate bewegingen van het copulatieapparaat, geslaagde overdracht van de spermatofoor plaatsvindt. Experimenteel gedecapiteerde mannetjes vertonen hetzelfde gedrag, wanneer men ze tactiel met wijfjes in contact brengt. Roeder toonde door registratie via elektroden aan, dat het volledig gedenerveerde terminale ganglion van de buikstreng een sterke endogene activiteit vertoont. Vanuit dit ganglion wordt de motoriek van abdomenwand en copulatieapparaat verzorgd. Het is natuurlijk geenszins uitgesloten, dat bij een eventueel gedecapiteerd mannetje de copulatiebewegingen mede beïnvloed worden door afferente toevoer, al was het alleen maar om de bewegingen van abdomen en copulatieapparaat te sturen (taxis-component). De geregistreerde endogene ritmiek zou echter zeer wel aansprakelijk gesteld kunnen worden voor de grondvorm van de spiercoördinaties.

Om de endogene activiteit zichtbaar te maken was decapitatie no-

dig. Blijkbaar gaan er inhibitieve invloeden uit van de hersenen en het suboesophageale ganglion. Er zijn mannetjes, die er in slagen om, zonder hun kop te verliezen, een aantal wijfjes te bevruchten. Men kan zich afvragen, hoe in deze intacte dieren de inhibitieve invloed op de thoracale en terminale ganglia wordt weggenomen. Aan een zenuwpreparaat van een kakkerlak demonstreerde Roeder, dat inhibitie vanuit de hogere centra werd onderdrukt onder invloed van een neurosecreet, afkomstig uit de in de kop gelegen corpora cardiaca. De vermelde gegevens maken het zeer waarschijnlijk, dat ook in de intacte bidsprinkhanen endogene activiteit van de buikstreng-ganglia aanwezig zal zijn tijdens het copulatiegedrag. Ook bij de kakkerlak is endogene activiteit in deze ganglia aangetoond; bij een gedecapiteerd dier uit deze zich in zwakke bewegingen van het copulatieapparaat. Gedecapiteerde mannetjes konden echter niet tot copulatiegedrag gebracht worden. De visie, dat op grond van een bij insecten voorkomend fysiologisch bouwplan bij de bidsprinkhaan een adaptatie is opgetreden, zodat ook na vangst door het wijfje copulatie mogelijk blijft, is waarschijnlijk de juiste.

Hoe dit ook moge zijn, er is suggestieve evidentie voor de idee, dat endogene activiteit van voldoende 'kaliber' kan zijn om (mede) verantwoordelijk gesteld te worden voor het opwekken van normale handelingen. Een belangrijk punt is ook, dat zulke activiteit zo lang kan persisteren, dat overeenkomst bestaat met de tijdschaal waarin gedragsveranderingen zich plegen af te spelen. Er is op zich fysiologisch niets tegen de veronderstelling, dat toename van endogene activiteit in bepaalde delen van het centrale zenuwstelsel een bron kan zijn voor het ontstaan en het continueren van zoekgedrag. We moeten echter bedenken, dat de mate van endogene activiteit durend onder invloed staat van het milieu, dat ten aanzien van het bestudeerde systeem, het centrale zenuwstelsel, extern genoemd moet worden.

De bespreking van motiverende factoren is niet volledig geweest. Dit hoeft geen verwondering te wekken. De processen in het organisme bezitten een grote mate van complexiteit. Inwendige prikkels kunnen in principe dezelfde motiverende effecten hebben als uitwendige; neurohormonen zullen zeker een rol spelen. Een nog praktisch onontgonnen gebied van onderzoek betreft de interacties tussen verschillende motiverende factoren. Is het desondanks mogelijk, om te spreken van een soort van resultante als gevolg van deze interacties? Het is

nuttig in dit verband een korte bespreking te wijden aan een begrip als 'centrale excitatie toestand'.

Centrale excitatie toestand

Wanneer er (betrekkelijk langzame) veranderingen in bereidheid tot het uitvoeren van een bepaald gedrag plaatsvinden, terwijl er reden is te veronderstellen, dat gemiddeld genomen de sterkte van van buiten het centrale zenuwstelsel gelegen factoren constant is, dan moet men deze veranderende bereidheid wel terugvoeren op veranderingen in de toestand van (delen van) het centrale zenuwstelsel. Zulk een toestand zou kunnen ontstaan en eventueel in stand kunnen worden gehouden door de actie van motiverende factoren, inclusief endogene activiteit van het centrale zenuwstelsel zelf. Uitgaande van deze gedachten, is men er toe gekomen te spreken van centrale excitatie toestanden. Deze zouden het organisme predisponeren tot een gemakkelijker uitvoeren van bepaalde handelings-complexen wanneer adequate externe prikkels aanwezig zijn. Er is evidentie, dat in het centrale zenuwstelsel structuren bestaan, die de coördinatie van handelingen beheersen. Dit is op zichzelf nog geen argument om specifieke toestanden aan te nemen, maar het bestaan ervan is wel een prerequisite wil aan een begrip als centrale excitatie toestand enige zin worden verleend.

Er zijn verschillende methodieken in gebruik, om iets van de structurele werkzaamheid van het centrale zenuwstelsel te achterhalen. Als zodanig kunnen genoemd worden: gelocaliseerde vernietiging van hersengebiedjes, applicatie van hormonen en andere stoffen in het centrale zenuwstelsel, elektrische stimulatie en registratie van hersenactiviteit met behulp van elektroden bij zich zo vrij mogelijk bewegende dieren. Elke methode heeft natuurlijk zijn intrinsieke bezwaren; de interpretatie is des te overtuigender, wanneer het gebruik van diverse methodieken tot eenzelfde conclusie leidt.

Uit de tot nu toe bekende gegevens kan men tot de voorzichtige slotsom komen, dat er inderdaad systemen in het centrale zenuwstelsel (zoals in de hypothalamus) bestaan, waarvan de activering leidt tot gedrag, dat niet te onderscheiden is van dat, wat we observeren bij het ongestoorde intacte dier. Het is ook van groot belang, om na te gaan of activering van dergelijke systemen leidt tot de gevolgen, die verbonden zijn aan het optreden van z.g. gemotiveerd gedrag. Een

redelijk goed uitgewerkt geval is te vinden in het werk dat Miller (o.a. 1960) en medewerkers hebben gedaan aan eetgedrag van ratten. Stimulatie van een bepaald hypothalamus gebied bracht een verzadigde rat weer tot eten, wat eventueel gepaard ging met toepassing van aangeleerde gewoonten om aan voedsel te komen (zie ook Andersson & Wyrwicka, 1957, voor drinkgedrag bij geiten). De elektrische stimulatie moest versterkt worden wanneer tegelijkertijd een de honger reducerende stof als dextro-amfetamine werd toegediend. Het stoppen van de stimulatie kon voorts gebruikt worden als een beloning om dressuren tot stand te brengen; de functie van de stimulatiebeëindiging is dus equivalent met die van de voedselgift in normale gevallen van dressuur. Dat het geactiveerde systeem een zekere mate van specificiteit bezat, werd aangetoond door aan een matig dorstige rat, die bezig was met drinken, een 'eetprikkel' te geven; de rat stopte met drinken en ging op zoek naar voedsel.

Een ander interessant gegeven uit dergelijke experimenten is, dat de activatie van een neurale systeem ook effect heeft op de gevoeligheid van het organisme voor uitwendige prikkels; eventueel ook voor die, die ontstaan tengevolge van het opgewekte gedrag zelf. Ratten, waarvan het 'eetsysteem' geprikkeld werd, kozen uit aangeboden vloeibaar voedsel een voedselrijke vloeistof en lieten water staan. Von Holst & Von Saint Paul (1963) beschrijven eveneens een interessant experiment. Zij werkten met kippen met permanent geïmplanteerde elektroden en vonden, dat vanuit diverse gebieden gedrag opwekbaar was, dat te beschrijven viel als 'motorische onrust'. De hen of de haan liep onrustig heen en weer. Bij een bepaalde prikkelplaats bleven ze dit doen ondanks aanbieden van soortgenoten of andere objecten. Aanbieding van een opgezette hermelijn deed echter de motorische onrust op slag overgaan in agressief gedrag ten opzichte van dit object, gevolgd door vluchtgedrag bij continuering van de elektrische stimulatie. In andere prikkelgebieden bleek de motorische onrust geassocieerd te zijn met waterconsumptie of, om een zeer specifieke neiging te noemen, met het hakken naar de kop van een tegenstander. Het voorbeeld leert, dat het niet voldoende is om het opgewekte gedrag te karakteriseren met een neutrale term, zoals 'locomotie'. De uitwendige situaties moeten als het ware 'afgetast' worden om tot de juiste naamgeving van het geactiveerde systeem te besluiten (zie de opmerking over de qualificatie van zoekgedrag op blz. 74). Het voorbeeld leert ons bovendien, dat tengevolge van een

prikkel in het centrale zenuwstelsel niet alleen gedrag (locomotie) wordt opgewekt, doch tevens een specifieke gevoeligheid voor bepaalde externe prikkels wordt geïnduceerd.

Tenslotte moet opgemerkt worden, dat activering van een bepaald neurale systeem een zekere persistentie van bereidheid met zich meebrengt. Aan de ene kant lukt het om spontaniteit te induceren, aan de andere kant kost het tijd om gedrag van een organisme horend bij stemming a over te voeren in gedrag horend bij stemming b. In het artikel van Von Holst & Von Saint Paul (1963) staan voorbeelden. Wanneer de frequentie van stimulatie van een hersengebiedje wordt opgevoerd – de sterkte van de stimulatie is overigens net voldoende om openlijk gedrag te induceren – kan verlaging van de drempelwaarde optreden, die zover gaat, dat het proefdier zonder enige verdere stimulatie volhardt in het geïnduceerde gedrag. Zo ook kan met behulp van een in sterkte en duur adequate stimulatie, een dier, dat uit zichzelf bezig is met een bepaald type van gedrag er, om het zo maar eens te zeggen, vanaf gebracht worden met dit gedrag door te gaan. Uiteraard kan elk gedrag door zeer sterke stimulatie tot zwijgen worden gebracht, maar in het door Von Holst beschreven geval was de stimulatie zwakker en was, kortdurend gegeven, slechts aanleiding tot een korte onderbreking van het lopende gedrag door het gedrag, dat hoorde bij de activatie van het gebruikte prikkelgebied. Werd het alternatieve gedrag langduriger opgewekt, dan resulteerde de ingreep in het uitblijven van het lopend gedrag, na beëindiging van het geïnduceerde. De 'zentrale Umstimmung' kost dus tijd.

Resumerend kunnen we stellen, dat er neurale, tot op zekere hoogte specifiek werkende systemen bestaan, die als functie hebben, dat (a) handelingen in een zekere samenhang aflopen en (b) de gevoeligheid voor bepaalde uitwendige prikkels wordt 'geregeld'. Eenmaal actief blijven deze systemen een tijd lang actief. Het is niet erg zinvol zich deze centrale excitatie toestand voor te stellen als te berusten op de aanwezigheid van een soort 'reservoir', dat 'leegloopt' in motorische actie. Vooral de veranderingen in de gevoeligheid zijn moeilijk in zo'n voorstelling in te passen. Men zou dan eerder verwachten, dat de uitwendige prikkeling hoe langer hoe aspecifieker zou kunnen zijn.

Het is ook niet zinvol zich voor te stellen, dat de centrale excitatie toestand zou berusten op activiteit van scherp gelocaliseerde gebiedjes in de hersens. Natuurlijk bestaat er een zekere localisatie; men kan niet alles opwekken vanuit elke prikkelplaats. Een te starre voorstel-

ling van zaken voert echter ook op dwaalsporen en wel om de volgende redenen:

1 Vanuit bepaalde prikkelpunten zijn slechts bepaalde handelingen op te wekken, nimmer het grotere complex waarin de handelingen binnen het normale gedrag gepast zijn. Uit andere prikkelpunten is wel geïntegreerder gedrag opwekbaar, doch het bezit dan nog niet alle kenmerken van normaal gedrag. Complexe interacties tussen bijvoorbeeld diencefalon en telencefalon gebieden zijn soms onmisbaar om werkelijk normaal gedrag te veroorzaken.

2 Vanuit verschillende prikkelpunten kunnen dezelfde handelingen opgewekt worden. Een dergelijke ongelocaliseerde strooiing is zeker ten dele terug te voeren op het feit, dat men niet onderzocht heeft welk groter systeem feitelijk geactiveerd was (zie het voorbeeld van de 'motorische onrust'), maar is zeker ook ten dele het gevolg van het feit, dat handelingen ingepast zijn in verschillende gedragssystemen. Het is dan niet zo verwonderlijk, dat er meerdere connecties bestaan met een bepaald neuromotorisch apparaat.

3 Vanuit één en hetzelfde prikkelpunt kan in de loop van enkele uren het optreden van verschillende handelingen worden geïnduceerd. Dit wijst er op, dat door verhoudingen elders in het centrale zenuwstelsel bepaald wordt wat het uiteindelijke resultaat van de stimulatie zal zijn.

4 Als door gelocaliseerde laesies specifieke gedragscomplexen zijn uitgevallen, kunnen deze weer na verloop van tijd optreden. Blijkbaar bestaat er voldoende plasticiteit in gespaarde delen van het centrale zenuwstelsel om functies over te nemen.

Ofschoon de voorstelling van een te starre localisatie dus onjuist is, kunnen we een begrip als centrale excitatie toestand benutten om aan te geven, dat er structuren bestaan, die op de één of andere manier door motiverende factoren zo beïnvloed worden, dat ze coördinerend en regulerend werken. Daarmee heeft het begrip een zekere verklarende status ten aanzien van het proces, dat we gedrag noemen, doch heeft het dit niet, wanneer we vragen naar de mechanismen, die fysiologisch gesproken aansprakelijk zijn voor het bereiken van die toestand.

Conflict

Het is zonder meer aannemelijk, dat een organisme voortdurend bloot

staat aan een diversiteit van uitwendige prikkels. Meer dan één gedragssysteem zal tegelijkertijd geactiveerd worden. Het voedselzoeken van een hongerig dier kan onmiddellijk stoppen zodra een prikkel tot vlucht verschijnt. We nemen niet aan, dat hongermotivatie ineens afwezig zou zijn op het moment dat 'vlucht' of 'zich dekken' optreedt. In zulke gevallen wordt de term conflict gebruikt.

Het is niet erg zinvol te trachten een definitie van deze, uiteraard vage, term te geven. Zinvoller lijkt het kort een tweetal mogelijkheden te bespreken, die in zulke situaties voor kunnen komen.

Gedragsinhibitie We spreken van gedragsinhibitie indien interne causale factoren van twee soorten van gedrag tegelijk aanwezig zijn, doch slechts één soort wordt uitgevoerd of wanneer de ander op zijn minst een zekere graad van onderdrukking ondergaat. Het ventileren van een mannelijke stekelbaars in broedzorg wordt sterk gereduceerd, indien men een willig wijfje aanbiedt gedurende vijf minuten (fig. 6).



Fig. 6. Effect van een wijfjes test op ventileren van een mannelijke driedoornstekelbaars in broedzorgfase (gemiddelde van 16 gevallen). Ordinaat: ventileren in seconden per 5 minuten; abscis: tijd; ♀-test 5 minuten. Aangegeven is voorts het gemiddeld aantal zigzaggen, dat het mannetje vertoont in, voor en na de wijfjestest. Naar Sevenster (1961).

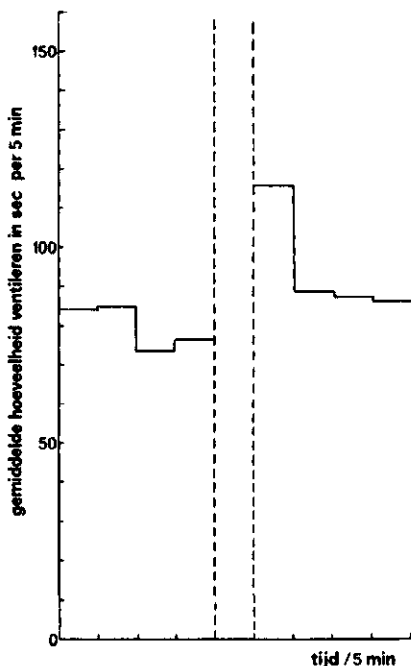


Fig. 7. Effect van 5 minuten 'afhouden van nest' op het ventileren van de driedoornstekelbaars in broedzorg (gemiddelde van 13 gevallen). Ordinaat: ventileren in seconden per 5 minuten; abscis: tijd. De stippellijnen geven de afhoudperiode van 5 min. aan. Naar Sevenster (1961).

Het mannetje gaat in de eerste dagen van de broedzorgcyclus over tot balts. Deze reductie in ventileren herstelt zich langzaam na wegnahme van de wijfjesprikkel; dit herstel is gecorreleerd met een geleidelijke afname in 'vacuüm' balts activiteit. Men mag hier met recht spreken van inhibitie van broedzorggedrag, omdat de vijf minuten durende onderbreking van het ventileren op zichzelf een stijging in ventileeractiviteit tengevolge had moeten hebben. Ten eerste is de sterkte van de uitwendige prikkel tengevolge van de afname in ventileren toegenomen; ten tweede heeft een onderbreking van ventileren zonder meer een toename tengevolge. Op drie manieren teweeg gebrachte interrupties van ventileren voor een leeg nest, tonen dit aan (fig. 7); zelfs ontstaat deze toename na interruptie van ventileren zon-

der nest. Sommige mannetjes blijven dan ventileren op de plaats van het nest.

Soms wordt gesteld dat gedragsinhibitie niet meer is dan dat het organisme de tijd ontbreekt gedrag *a* uit te voeren zolang hij met *b* bezig is. Dit is formeel gesproken natuurlijk juist en geldt altijd aangezien het organisme nooit niets doet. Zulk een redenatie brengt de analyse echter geen stap verder. De werkelijk biologisch relevante vraag is hoe het komt, dat de beschikbare tijd op een bepaalde wijze verdeeld wordt.

Het verschijnsel van gedragsinhibitie vraagt om verder onderzoek. De mechanismen zullen, zoals bij zovele verschijnselen van een complex geheel, divers zijn. Tijdelijke uitsluiting van een op zich geactiveerd gedragssysteem zou tot stand kunnen komen op basis van 'concurrentie' aan de receptorische kant. Dit kan dan weer een perifere kwestie zijn; bepaalde zintuigen kunnen zo georiënteerd worden, dat andere in ongunstige positie komen. Convergentie van twee ogen op hetzelfde object, scherpstelling, etc. maken een organisme tijdelijk speciaal toegankelijk voor optische prikkeling, mogelijk terzelfdertijd minder voor acoustische.

Men kan overigens de vraag stellen waardoor een dergelijke specifieke attentie tot stand komt. Er zijn aanwijzingen dat dit samenhangt met de motivatietoestand. Dit is des te evidentier als het informatie betreft, die via één zintuig binnenkomt. Een mannetjes stekelbaars reageert sterker met vechten op van onder rood gekleurde modellen dan op anders gekleurde, rood nestmateriaal geniet echter geen voorkeur tijdens de nestbouw.

Bij het kwalificeren van sommige soorten van zoekgedrag is het aan de vorm van het zoekgedrag al te zien om welke motivatie het gaat. Gesuperponeerd op het normale locomotiepatroon wijst bepaalde motoriek erop welk gedeelte van de omgeving wordt afgespeurd. Een nestmateriaal-zoekende stekelbaars is één en al oog voor de bodem van het territorium. Hij zwemt en staat dikwijls in een naar beneden gerichte stand. In andere gevallen laat een organisme niet veel meer zien dan het locomotiepatroon. Achteraf wordt dan op grond van het selectief openstaan voor bepaalde prikkels (keuze van objecten) gededuceerd tot de motivatie, die zulke locomotie zou kunnen beheersen.

De specifieke attentie, die het verschijnsel van gedragsinhibitie be-

grijpelijk zou kunnen maken, moet men opvatten als een vrij centraal in het centrale zenuwstelsel gebeurend proces. Tot seksuele activiteit geneigde mannetjesratten kunnen in een olfactometer gemakkelijk discrimineren tussen de geuren van een receptief en een niet-receptief wijfje. Deze discriminatie valt weg na castratie. Dit betekent niet dat gecastreerde mannetjes het vermogen tot deze discriminatie verloren hebben. Men kan ze met behulp van dezelfde geurdiscriminatie conditioneren op een drinkplaats (Carr & Caul, 1962). Het effect van het sexhormoon in intacte dieren zou men kunnen omschrijven als sensitizerend: deze motiverende factor maakt ergens in de 'keten' prikkel-effector één of meer mechanismen gevoelig, zodat seksueel actieve mannetjes reageren op de geur van willige wijfjes. In een conflict-situatie zou nu één gedragssysteem kunnen prevaleren boven een ander, omdat mechanismen die hiermee te maken hebben (iets) meer gesensitiseerd zijn. Het is natuurlijk ook niet uitgesloten dat delen van deze centrale mechanismen in directe zin inhibitief op elkaar inwerken.

Het is tenslotte denkbaar dat gedragsinhibitie meer aan de effectorische kant wordt gerealiseerd. Bepaalde effectoren worden gebruikt in verscheidene motorcoördinaties. Dit betekent de mogelijkheid van 'concurrentie' om deze effectoren.

De opbouw van het gedrag in de tijd gedurende een fase van relatieve gedragsinhibitie (zie fig. 6) is van hetzelfde type als we reeds bespraken. Vlaagjes van regelmatige terugkeer naar het nest om te ventileren wisselen af met kortdurende perioden van meer of minder sterk 'vacuüm' baltsgedrag. Bij andere vormen van conflictgedrag kan de afwisseling van twee gedragssystemen sneller in de tijd en met grotere starheid optreden. De alternantie tussen (agressief) naderen tot en zich verwijderen van een object (vlucht) is een voorbeeld (approach-avoidance conflict). De term successieve ambivalentie wordt gebruikt om dergelijke vormen te beschrijven. Ik wil hier niet verder op ingaan, maar wel enige aandacht schenken aan een andere mogelijkheid waarin 'concurrentie' zich kan uiten. Er is evidentie, dat twee motivaties zich tegelijkertijd in één en dezelfde handeling kunnen uitdrukken. In zulke gevallen spreekt men van simultane ambivalentie.

Simultane ambivalentie Bij de simultane ambivalentie kan het niet gaan om prioriteit aan de receptorische kant; dergelijke handelingen

treden dan ook op indien één en hetzelfde object (rivaal, partner) twee (of meer) motivaties tegelijk opwekt. Sommige dreigbewegingen bijvoorbeeld meent men, wat hun veroorzaking betreft, als simultaan ambivalente handelingen te kunnen begrijpen. De evidentie voor deze stelling, gerangschikt van meer algemene naar meer specifieke aard, is de volgende:

1 De dreigbewegingen treden op in situaties waar men conflict kan verwachten; bijvoorbeeld aan de grens van territoria of bij niet wijken van de opponent.

2 De gedragscontext, waarin de dreigbewegingen voorkomen, wijst op gelijktijdig geactiveerd zijn van agressie en vlucht. Ze worden dikwijls vergezeld door alternerend benaderen en afkeren van de opponent. Sequentie-analyse leert hoe groot de kans is dat een bepaalde dreigbeweging gevolgd wordt door 'puur' aanval, c.q. 'puur' vlucht. Wanneer men aanneemt, dat de motivaties, die veronderstellenderwijs de dreigbeweging tot stand brengen, langer persisteren dan de duur van de dreiging zelf, volgen uit zo'n analyse conclusies omtrent de verhouding in sterkte van die motivaties tijdens de dreigbeweging. Proefmethodisch en wat de interpretatie betreft bestaan bij zulke sequentie-analyses een aantal moeilijkheden. In de eerste plaats mag de sequentie niet bepaald worden door een verandering in uitwendige prikkelsituatie. Noch de aangevallene, noch de aanvaller mogen van plaats of houding veranderen. Het vluchten van de bedreigde, nadat een dreigbeweging is vertoond, kan op zichzelf voldoende verklaring zijn voor een eventuele koppeling van dreiggedrag door en aanval van de dreiger. Vlucht van de bedreigde zou immers systematisch aanval van de dreiger kunnen opwekken. Zo ook mag de dreiger zich al dreigend niet verplaatsen. Daardoor immers zou de uitwendige prikkelsituatie zo veranderd kunnen worden, dat deze sterkere agressie opwekkende prikkels bevat. In de tweede plaats volgen dikwijls verschillende soorten van dreigbewegingen elkaar op, zodat men deductie op deductie moet stapelen, om tot een suggestie omtrent de motivatie van bewegingen te komen, die zelden of nooit door 'pure' aanval of vlucht gevolgd worden (zie voor beschouwingen hierover Tinbergen, 1959).

3 In een enkel geval is experimenteel nagegaan of dreigbewegingen inderdaad optreden bij gelijktijdig aanbieden van de prikkelsituaties voor aanval en vlucht, zoals deze eerst experimenteel waren vastgesteld. Blurton-Jones (1960, 1968) kwam tot positieve resultaten. Zo

had 'bijmenging' van vluchtprikkels in een agressieve prikkelsituatie tot gevolg, dat een bepaalde dreigbeweging van de koolmees toenam in frequentie.

4 Een nauwkeurige analyse van de vorm, die een bepaalde beweging kan aannemen, voert tot nog specifiekere evidentie over het simultaan ambivalente karakter van een beweging. Indien men van een handeling, die in volledige vorm bestaat uit vier motorcomponenten, slechts de vormen A, AB, ABC en ABCD registreert, is er geen reden om tot ambivalente veroorzaking te besluiten. De aanname van een toenemende sterkte van één factor is voldoende. Anders wordt het, wanneer ook combinaties als AC, ACD, BC, etc. voorkomen. Aanname van minstens twee factoren lijkt dan noodzakelijk.

Zo'n vorm analyse is des te overtuigender, als motorcomponenten identiek zijn met componenten, die optreden bij 'zuivere' agressie of vlucht. Het uit de draagveren nemen van de vleugelpols bij bepaalde dreigbewegingen van zilvermeeuwen wordt als agressieve component beschouwd. Observatie leert, dat (a) bij 'pure' agressie met de vleugels wordt geslagen en dat (b) bij 'gewoon' opvliegen of bij vluchten door weg te vliegen de polsen pas op het allerlaatste ogenblik te voorschijn komen. Het feit, dat dit onderdeel niet voorkomt bij de dreigbewegingen van de Skua's, een verwante groep meeuwen, steunt de interpretatie. In hun vechtgedrag komt slaan met de vleugels niet voor.

De snelle afwisseling in de tijd van dergelijke simultaan ambivalente bewegingen en elementen, die men tot één van de 'pure' gedragssystemen moet rekenen wijst erop, dat we niet moeten denken aan verschuivende motivatiesterkten op basis van veranderende hormoonspiegels, doch veeleer aan snel wisselende toestanden in het centrale zenuwstelsel.

Een organisme kan in conflictsituaties nog andere gedragingen dan de hier beschreven mogelijkheden laten zien. Niet alles kan besproken worden. Het voorgaande maakte hopelijk voldoende duidelijk, hoe men probeert het gedrag van een dier in zulke situaties analytisch te benaderen.

Slotopmerkingen

Heeft het, na de door ons gemaakte excursie in het gebied der 'motivatie-analyse' nog zin een begrip als motivatie te handhaven? We

moeten bedenken, dat het een begrip is, dat wordt gebruikt zowel wanneer het gaat over soorten van gedrag binnen één soort, als ook wanneer gedrag van verschillende soorten wordt bestudeerd. Niemand meent, dat de mechanismen in al die situaties identiek zullen zijn.

Een begrip als motivatie zal (voorlopig?) echter toch waarde hebben op een bepaald niveau van analyse. In de eerste plaats, omdat het verwijst naar enige algemene karakteristieken van vele soorten van gedrag. Het geeft iets aan van de relatieve autonomie die een organisme bezit, in zijn reacties ten opzichte van het externe milieu. In de tweede plaats zal het een klassificerende rol blijven spelen, al zal mogelijk altijd meningsverschil blijven bestaan over hoeveel soorten van handelingscomplexen onderscheiden moeten worden. Daar de classificatie o.a. geschiedt op basis van een gemeenschappelijk fluctueren in bereidheid tot het uitvoeren van een bepaald complex van handelingen, heeft het begrip motivatie in de derde plaats een zekere verklarende betekenis, ofschoon het nooit iets zeggen kan over de mechanismen, die een rol spelen bij het tot stand komen van die ordening. Wat dat betreft speelt het, speciaal wanneer kwantitatieve analyses worden uitgevoerd, een heuristische rol. Problemen worden aangereikt aan die analytici, die zich bezighouden met onderzoek van zenuwstelsel etc., indien ze althans geïnteresseerd zijn in het begrijpen van gedrag, zoals dat door het intacte organisme wordt uitgevoerd. Goede gedragsanalyses zullen voorkomen, dat te simpele antwoorden worden gegeven door hen, die op minder complex niveau analyseren; aan de andere kant zullen neurofysiologen, etc. gedragsonderzoekers dienen te behoeden voor te simpele voorstellingen aangaande de werking van inwendige systemen. Het kennis nemen van elkaars resultaten, beter nog samenwerking in teamverband tussen gedragsonderzoekers, neurofysiologen, endocrinologen, etc., is van groot belang, teneinde het doel te bereiken: begrip voor de wijze waarop ordening in gedrag tot stand komt.

Veroorzaking van gedrag, fysiologisch gezien

L. DE RUITER

Het probleem

Of wij de oorzaken van een bepaald gedragspatroon kennen, moet daaruit blijken of wij betrouwbare voorspellingen kunnen doen over het al dan niet optreden van dat gedrag. Aldus geformuleerd laat het probleem van de veroorzaking van gedrag zich op verschillende manieren benaderen. Men kan zich beperken tot zuivere gedragswaarnemingen. Dan moet worden vastgesteld welke voorgeschiedenis van het individu en welke kenmerken van zijn actuele omgeving het optreden van het onderzochte gedrag in de hand werken. Andere artikelen in dit boek tonen duidelijk aan dat deze puur ethologische benadering modellen van de structuur van gedrag oplevert, die aanzienlijke voorspellende waarde hebben.

Daarnaast is een heel andere benadering mogelijk. Gedrag is een samenspel van activiteiten van uitvoerende organen (effectoren), waarbij vooral de spieren op de voorgrond treden. Dit samenspel wordt gedirigeerd door het centrale zenuwstelsel (czs) in nauwe samenwerking met het endocriene systeem, dat alle hormoonklieren omvat. De zintuigen geven het czs inlichtingen over de toestand in en om het lichaam. De manier waarop het czs die informatie verwerkt tot bevelen aan de effectoren wordt bepaald enerzijds door de erfelijk gedetermineerde constitutie van het czs, anderzijds door in de loop van het individuele leven opgedane en in het czs geregistreerde ervaringen.

Wisten wij genoeg van de eigenschappen van de zintuigen en de effectoren, en vooral van die van het czs zelf, dan zouden wij kunnen voorspellen wat voor gedrag het individu onder gegeven omstandigheden zal uitvoeren, ook al hadden wij nooit enige gedragswaarneming gedaan. De beschikbare fysiologische kennis is echter nog totaal ontoereikend om een dergelijk neurofysiologisch model van gedrag op te stellen. Wel is de fysiologie nu zo ver, dat onderzoek in deze rich-

ting met succes kan worden ondernomen. Daarvan geeft dit artikel enkele voorbeelden, alle ontleend aan onderzoek aan vertebraten, hoofdzakelijk aan zoogdieren. (Een goed overzicht van stand en problemen van de gedragsfysiologie geeft Milner (1971).)

Iets over het zenuwstelsel

Het czs van de vertebraten bestaat uit hersenen en ruggemerg. Het is hoofdzakelijk opgebouwd uit twee soorten cellen: gliacellen en zenuwcellen (neuronen). De gliacellen zijn de talrijkste. Zeker zijn zij van groot belang als leveranciers van bedrijfsstoffen voor de neuronen, maar in detail is van hun functie nog maar weinig bekend. Meer weten wij van de zenuwcellen (fig. 1). Hun aantal varieert van miljoenen bij lagere soorten, tot omstreeks tien miljard bij de mens. Elk neuron heeft enkele uitlopers, waaronder altijd één lange, axon of zenuwvezel genaamd, die zelfs centimeters of decimeters lang kan zijn. Het axon vertakt zich een aantal malen en elk takje vormt één of meer

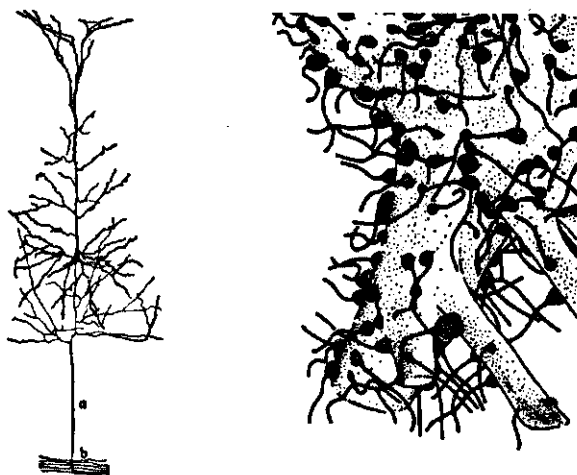


Fig. 1. Links: zenuwcel uit de schors van de grote hersenen, met een aantal dendrieten, en één axon (a) dat zich bij een bundel (b) gelijksoortige axonen van andere neuronen voegt. Rechts: gedeelte van het cellichaam van een neuron met daarop gelegen synapsen. (rechter figuur uit Schadé, De functie van het zenuwstelsel, Aula)

contactpunten, z.g. synapsen, op andere zenuwcellen. Gemiddeld gesproken ontvangt elk neuron zodoende honderden of duizenden synapsen van andere neuronen op zijn cellichaam en op de kortere uitlopers (dendrieten) daarvan. Het geeft op zijn beurt ook weer synapsen af aan een dergelijk aantal zenuwcellen. Het enorme aantal neuronen in aanmerking genomen, zal duidelijk zijn dat de bedrading van het zenuwstelsel nauwelijks te ontwarren is. Weliswaar hebben de neuroanatomen verfijnde hulpmiddelen ontwikkeld om vast te stellen welke neuronen met elkaar verbonden zijn, maar de netwerken die daarmee aan het licht worden gebracht zijn zo ingewikkeld, dat de anatoom vaak slechts kan gissen naar hun functies.

Ook fysiologen houden zich intensief met het czs bezig. (Een elementaire inleiding tot de zenuw- en zintuigfysiologie is o.a. te vinden in Dijkgraaf & Vonk (1971b, p. 4-82 en 133-255).) Reeds lang is bekend dat de zenuwvezels informatie doorgeven in het lichaam. Daartoe moeten de berichten worden omgezet in een code. Het is niet helemaal onjuist hier een analogie te trekken met de morse-code die in de telegrafie wordt gebruikt, maar in detail zijn er veel verschillen. In het czs is de z.g. actiepotentiaal de eenheid van de code. Bij een rustende zenuwcel draagt de celmembraan overal, op cellichaam en uitlopers, aan de buitenzijde een positieve elektrische spanning ten opzichte van het inwendige van de cel. Geleidt de cel een signaal, dan verdwijnt deze z.g. rustpotentiaal op het punt waar het signaal zich bevindt. Deze gedepolariseerde plek op de celmembraan schuift met grote snelheid (variërend van minder dan 1 tot 100 m/sec, afhankelijk van de bouw en dikte van de zenuwvezel) langs het axon voort. Dit proces noemt men actiepotentiaal of zenuwimpuls. Op een gegeven plaats duurt de depolarisatie slechts ca. 0,001 sec, omdat terstond de rustpotentiaal zich herstelt. Zodoende kan het axon verscheidene honderden actiepotentialen per seconde vervoeren. Ieder bericht dat het czs doorgeeft, bestaat uit een reeks van dergelijke impulsen.

De actiepotentiaal bereikt tenslotte alle synapsen die het neuron vormt. In de synaps moet het bericht worden overgedragen op de volgende cel. Vrijwel steeds gebeurt dit langs chemische weg. In het uiteinde van het axon is een z.g. neurotransmitter-substantie opgeslagen. Arriveert een actiepotentiaal ter plaatse, dan wordt een kleine hoeveelheid van deze stof uitgestort in het smalle spleetje tussen het axon en de volgende cel. De transmitter hecht zich aan bepaalde

moleculen in het oppervlak van deze laatste. Dit veroorzaakt een elektrische verandering in het volgende neuron. Deze verandering kan van tweeërlei soort zijn, al naar de aard van de beschouwde synaps. Sommige synapsen veroorzaken een kleine depolarisatie van de volgende cel. Eén zo'n synaps kan niet meer teweeg brengen dan een plaatselijke potentiaalschommeling, die spoedig weer verdwijnt. Worden echter een aantal zulke synapsen op dezelfde cel tegelijk geactiveerd, dan tellen hun effecten bij elkaar op en kan de depolarisatie zo sterk worden, dat in de volgende cel een actiepotentiaal ontstaat die tot aan het eind van haar axon wordt voortgeplant. Synapsen die dit depolariserende effect hebben noemt men exciterend. In andere, z.g. inhiberende, synapsen gebeurt juist het tegenovergestelde. Hetzij omdat het axon een andere transmitter afgeeft, hetzij door de andere geaardheid van de transmitterbindende moleculen in de membraan van de volgende cel, is hier het effect een versterking van de polarisatie van deze laatste. Dientengevolge kan dit neuron moeilijker tot het afvuren van een actiepotentiaal komen. Voor beide soorten synaps geldt dat de uitgestorte transmitter in een tijd van slechts enkele milliseconden weer uit de synapsspleet wordt verwijderd. Het onderzoek naar de chemische aard van de transmitters en naar de processen van hun synthese, uitstorting, en verwijdering uit de synapsspleet, is nog in volle gang. Omstreeks een half dozijn transmitterstoffen zijn thans ontdekt. Van meer dan de helft van alle neuronen van het czs is echter nog niet bekend wat voor transmitter zij gebruiken. De lijst kan dus zeker nog groeien. Zover bekend maakt elk neuron slechts één bepaalde transmitter.

De hier beschreven inzichten hebben geleid tot ontwikkeling van een aantal technieken voor onderzoek aan het czs. Men kan fijne, naaldvormige elektroden in de hersenen brengen zonder noemenswaardige schade aan te richten. Men kan zulke elektroden ook permanent implanteren, zodat zij kunnen worden benut voor onderzoek naar hersenfuncties bij niet genarcotiseerde individuen, die ongestoord hun normale gedrag vertonen. Eventueel kan men dan zelfs gebruik maken van draadloze verbinding van de elektroden met de elektronische apparatuur die voor het experiment benodigd is. In de eerste plaats kan men de elektrodes benutten voor het registreren van de eigen elektrische activiteit der neuronen op een bepaald punt van de hersenen. Dit is de z.g. afleidtechniek. Door deze te combineren met gelijktijdige gedragsobservatie kan men inzicht krijgen in de gedragsfunctie van het hersengebied waarin de elektrode zich bevindt. Anderzijds kan men de elektroden gebruiken om elektrische

prikkels toe te dienen aan een klein stukje hersenweefsel, waardoor dit gebied tot het afvuren van actiepotentialen wordt gedwongen. In plaats van elektrische prikkeling kan men ook lokale chemische prikkeling gebruiken met behulp van een fijne, permanent geïmplanteerde injectienaald. Als prikkelstof kan bijvoorbeeld dienen één van de thans bekende neurotransmitters, of een synthetisch analoon daarvan, of farmaca die aanmaak of afbraak van transmitters beïnvloeden. Welke prikkelmethode men ook gebruikt, ook hier moet de ingreep worden begeleid door nauwkeurige gedragsobservatie. Als derde techniek voor hersenonderzoek valt te noemen het uitschakelen van bepaalde delen van de hersenen. Soms is reversibele (chemische) uitschakeling mogelijk, maar meestal gaat het om blijvende beschadiging (laesie): door een in het te onderzoeken gebied gebrachte elektrode wordt een stroompje gestuurd dat sterk genoeg is om de neuronen in de onmiddellijke nabijheid te doden. Vervolgens gaat men bij het proefdier na, welke gedragsverandering de uitschakeling teweeg heeft gebracht.

Hoe verfijnd deze technieken ook zijn, de analyse van de gedragsfuncties van het czs blijft moeilijk. Fysiologisch beschouwd zijn de hersenen zo mogelijk nog ingewikkelder dan al uit het anatomische onderzoek was gebleken. Afleidproeven tonen dat geen onderdeel van de hersenen van een intact, niet genarcotiseerd dier ooit in rust is. Zelfs tijdens de slaap trekken onophoudelijk stromen van actiepotentialen door allerlei mazen van het netwerk. Ieder neuron wordt steeds gebombardeerd door honderden exciterende en inhiberende impulsen. Telkens als daarbij de balans doorslaat ten gunste van excitatie, vuurt het neuron zelf een actiepotentiaal af, waarmee het weer honderden of duizenden andere cellen beïnvloedt. Uit het wisselende gedrag van een individu blijkt, dat het czs van moment tot moment verschillende commando's afgeeft. Deze verschillen, zelfs dat tussen waken en slapen, berusten echter niet zozeer op verandering in de totale hoeveelheid activiteit in de hersenen, als wel op subtiele veranderingen in het verdelingspatroon over de verschillende neuronen. De vraag dringt zich dan op, hoe zulk subtiel functioneren mogelijk is. Veeleer lijkt het czs immers zo georganiseerd dat zijn activiteit chaotisch moet worden, want elke cel is direct of indirect met praktisch alle andere verbonden, en over allerlei zintuigingen worden onophoudelijk stortvloeden van actiepotentialen aangevoerd.

Wij moeten concluderen dat het systeem te complex is dan dat zijn gedragsfuncties kunnen worden voorspeld door onderzoek vanuit het niveau van de afzonderlijke neuronen en hun verbindingen. Wij

moeten de omgekeerde weg bewandelen: eerst proberen uit nauwkeurige analyse van het gedrag zelf vingerwijzingen te halen wat voor functies het czs vervult, en met die leidraad op zoek gaan naar de hersenmechanismen voor die functies.

De fysiologie van gedragssystemen

Voor de fysioloog is dan ook heel belangrijk dat de etholoog tot de conclusie komt dat gedrag een ordelijke structuur heeft, waarin afzonderlijke elementen (handelingen) tot gedragssystemen zijn gebundeld. In de bijdrage van Van Iersel is dit nader uitgewerkt; hier hoeven alleen een paar punten te worden gememoreerd, die voor dit artikel van belang zijn.

Globaal kan men de elementen die onder een bepaald systeem ressorteren, indelen in eindhandelingen en inleidend (appetitief) gedrag. Eindhandelingen (bijvoorbeeld happen, kauwen, slikken bij eetgedrag) zijn alleen mogelijk in één scherp omschreven uitwendige situatie (voedsel direct beschikbaar); zij zijn dan ook van een tamelijk stereotiep, voor alle individuen van een soort gelijkvormig karakter. Wat voor inleidend gedrag (bijvoorbeeld zoeken en bemachtigen van voedsel) nodig is om de juiste situatie voor de eindhandeling te realiseren, hangt sterk van het milieu af. Daarom kan het inleidende gedrag heel verschillende handelingen omvatten bij individuen die verschillende milieuervaringen hebben opgedaan.

Niettemin geldt voor ieder element van inleidend zowel als van eindgedrag, dat het een responsie van effectoren is op een bepaalde constellatie van uitwendige zintuigprikkelers. Daartoe moet een neuronen netwerk in het czs de schakel vormen tussen de betrokken zintuigen en effectoren. De fysioloog moet dus ten eerste de ligging en werking van deze neuronale responsiemechanismen nagaan, ten tweede de ophelderen hoe zij tot gedragssystemen zijn gebundeld.

Wij concentreren ons op de tweede vraag. Relevant daarvoor is het gedragsgegeven dat een individu in een constant milieu soms meer, soms minder (of zelfs niet) bereid is een gegeven responsie te vertonen waarvoor dat milieu de vereiste prikkels biedt. Het feit dat deze fluctuaties gelijk op gaan voor bepaalde groepen handelingen, levert het criterium voor het bundelen van zo'n groep tot een gedragsstelsel. Blijkbaar moduleert één en hetzelfde stel 'motivatiefactoren' de activiteit van alle onder het stelsel ressorterende responsiemecha-

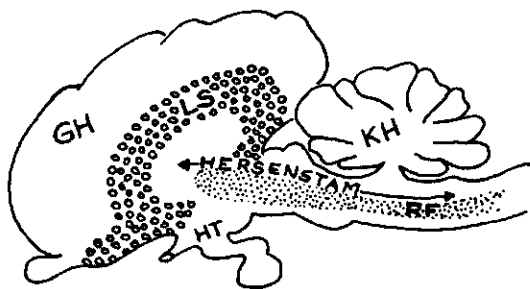


Fig. 2. Schematische aanduiding van de ligging van enkele anatomische hoofdafdelingen van het centrale zenuwstelsel. HT: hypothalamus; RF: reticulaire formatie; GH: grote hersenen; KH: kleine hersenen; LS: limbisch systeem.

nismen. Gedragsgegevens wijzen er verder op dat de oorsprong der motivatiefactoren deels ligt in de interne toestand van het lichaam, deels ook in de actuele uitwendige situatie. Of een gegeven gedragsstelsel op een bepaald moment aan bod komt in het uitgevoerde gedrag, hangt niet alleen af van de intensiteit van de 'eigen' motivatiefactoren voor dat stelsel (bijvoorbeeld het hongerniveau in geval van eetgedrag), maar bovendien van concurrentie van andere systemen (verhinderende van eetgedrag door vlucht bij dreigend gevaar).

Als de hersenfysioloog zich waagt aan onderzoek naar deze verschijnselen van 'specifieke motivatie' en 'interactie', die bepalen hoe het individu zich uiteindelijk zal gedragen, begint hij bij voorkeur met een relatief eenvoudig gedrag zoals eten of drinken.

Eetgedrag¹ Globaal kunnen wij de hersenen van zoogdieren indelen in hersenstam, kleine hersenen en grote hersenen. Het gedeelte van de hersenstam, dat aan de onderzijde de hypofyse draagt, heet hypothalamus (fig. 2). Elektrische en chemische prikkeling van de hypothalamus bij niet genarcotiseerde proefdieren heeft interessante effecten

¹ Een iets meer uitgewerkte samenvatting van de gedragsfysiologie van voedsel- en wateropname is door mij gegeven in Dijkgraaf & Vonk (1971a, p. 226-280). Voor brede overzichten, samengesteld door talrijke specialisten, zij verwezen naar Code (1967) en Morgane (1969).

op het gedrag. Welk effect wordt verkregen hangt onder meer af van de plaats van de elektrode.

Zo kan prikkeling van bepaalde plaatsen in de laterale hypothalamus (LH) het proefdier terstond tot eetgedrag brengen, ook al was het tevoren geheel verzadigd. Heeft het een voerbakje voor zich, dan gaat het terstond tot de eindhandelingen over; moet eerst inleidend gedrag worden verricht, dan blijkt de prikkeling ook dit te activeren. Kunstmatige prikkeling van de LH activeert in feite het volledige gedragssysteem van voedselopname (zie echter ook p. 110). Wij kunnen nu vermoeden dat het in de onderhavige proeven geprikkelde deel van de LH ook in het normale bedrijf van het czs tot taak heeft de motivatie te leveren voor de responsiemechanismen van het eetgedragssysteem.

Wat bepaalt dan het activiteitsniveau van dit 'hongercentrum'² in de LH? Een individu dat de vrije beschikking heeft over voedsel, eet juist zoveel als nodig is om het voedselverbruik in het lichaam te compenseren. Weliswaar kan de stofwisseling tijdelijk putten uit de voedselreserves van het lichaam, maar op wat langere termijn beschouwd worden deze reserves toch op constant peil gehouden door voedselopname. Dit wettigt het vermoeden dat de LH inlichtingen ontvangt in hoeverre in de voedselreserves en elders in het lichaam tekorten bestaan, en dat hij het eetgedrag activeert naar gelang van deze signalen. Voedsel kan twee verschillende functies vervullen in het lichaam, die kunnen worden samengevat met de trefwoorden bouwstof en brandstof. Althans wat de brandstoffunctie aangaat, blijkt de LH inderdaad de zojuist bedoelde rol te spelen.

Om dit te verifiëren moeten wij weten wat voor signalen over de brandstofsituatie uit het lichaam naar het czs komen, en waar deze worden verwerkt. De gegevens dienaangaande kunnen als volgt wor-

² De term 'centrum' dateert uit de tijd toen men vermoedde dat de zenuwcellen belast met de verzorging van een bepaalde functie op één bepaalde plaats in het czs waren geconcentreerd. Thans is bekend dat elke grotere functie wordt verzorgd door een netwerk van neuronen dat zich over vrijwel alle anatomische afdelingen van het czs kan uitstrekken. Blijkt het mogelijk een functie door ingrijpen op een bepaalde plaats in de hersenen diepgaand en specifiek te beïnvloeden, dan gebruikt men voor het aldaar gelegen, kennelijk relatief belangrijke deel van het netwerk vaak nog de term centrum.

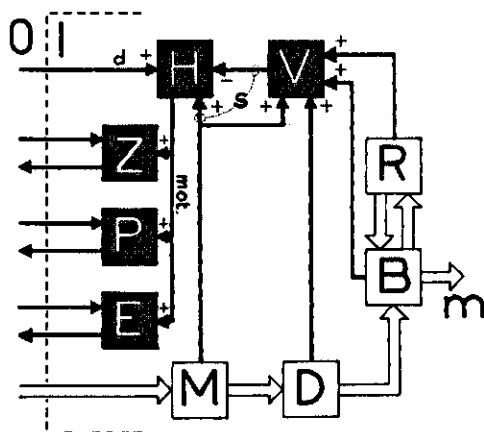


Fig. 3. Globaal schema van de regulatie van eetgedrag. Open pijlen symboliseren brandstoftransport, zwarte pijlen de loop van (nervuze of humore) signalen. O: omgeving; I: individu. Z, P, E: centraalnervuze mechanismen voor uitvoering van resp. voedsel zoeken, voedsel bemachtigen en eten, elk als reactie op de adequate uitwendige situatie. H: faciliterend hersennetwerk voor alle eethandelingen (o.a. in laterale hypothalamus); V: netwerk voor inzameling van alle verzadigingssignalen (o.a. in ventromediale hypothalamus gelocaliseerd).

Eetgedrag (Z, P, E) wordt slechts uitgevoerd indien de motivatie (de output van H) een positieve waarde heeft. Deze output is de resultante van de door H ontvangen signalen: d: 'aantrekkelijkheid' van de uitwendige voedselsituatie (beoordeeld mede op grond van vroegere milieuervaring), en S: het totaal der verzadiging (resp. eetlust) bepalende negatieve en positieve signalen uit het lichaam.

Uitvoering van Z, P, E wijziget de situatie van het individu in zijn omgeving zodanig, dat tenslotte voedsel wordt opgenomen in de mond (M). Vandaar gaat het naar maagdarmkanaal (D), bloedbaan (B), en eventueel tijdelijk naar de reserves (R). Stofwisseling (m) verwijdert voedsel uit het systeem. Verzadigingssignalen ontspringen uit M, D, B en R; bovendien komen uit M eetlustversterkende positieve terugmeldingen.

Uit De Ruiter in: Dijkgraaf & Vonk, 1971a.

den samengevat (fig. 3).

Meer naar het midden, in het 'ventromediale' gebied van de hypothalamus (VMH) liggen zintuigjes, z.g. glucoreceptoren, die waarnemen of het bloed voldoende glucose kan afleveren aan de organen van het lichaam ten bate van hun energiestofwisseling. Op de tamelijk ingewikkelde hormonale factoren, die deze glucosebeschikbaarheid

mede bepalen, gaan wij niet in. Van belang is alleen dat de glucoreceptoren de neuronen kunnen activeren van een 'verzadigingscentrum' in de VMH. Dit oefent op zijn beurt een remmende werking uit op het hongercentrum in de LH. Is echter te weinig bloedsuiker beschikbaar, dan valt deze remming weg.

Ook de hoeveelheid reservevet in het lichaam wordt misschien afzonderlijk bewaakt. In elk geval eet het individu, als op deze reserve is ingeteerd, meer dan nodig is om zijn directe brandstofverbruik te dekken, totdat de vetweefsels weer op het normale peil zijn teruggekeerd. Of de hersenen rechtstreeks worden ingelicht over de vetvoorraad, wat voor een signaal dit doet, en waar dat signaal wordt verwerkt, is echter nog niet zeker.

Zijn de brandstofvoorraden duchtig aangesproken, dan vergt het herstel meer voedsel dan het maagdarmkanaal ineens kan bevatten. Is het vol, dan moet het eten worden gestaakt tot de spijsvertering ruimte voor meer heeft gemaakt. Inderdaad bevat de wand van maag en darm zintuigen voor volume en geaardheid van hun inhoud. Van althans een deel van deze zintuigen staat vast dat zij het verzadigingscentrum kunnen activeren.

Tegenover deze diverse remmende verzadigingssignalen staan activerende invloeden op het hongercentrum. Hierover is minder in detail bekend. Deels stammen zij uit de omgeving. 'Eetlust' kan worden opgewekt door waarneming van voedsel of van daarmee geassocieerde situaties. Mogelijk ook grijpen hongersignalen uit het lichaam op de LH aan.

Al dadelijk leidt het fysiologische onderzoek dus tot de slotsom, dat de motivatie voor eetgedrag wordt bepaald door het samenspel van vele signalen, maar dit geeft nog geen volledige verklaring. Proberen wij namelijk aan de hand van genoemde gegevens te voorspellen wanneer een dier wel, respectievelijk niet tot eetgedrag zal overgaan, dan stuiten wij op een probleem. De voorspelling luidt: eetgedrag begint zodra het totaal der verzadigingssignalen juist niet meer voldoende is om de LH uit te schakelen; het opgenomen voedsel zal de verzadiging alras weer boven dit kritische niveau doen stijgen, zodat het eten na enkele happen zal worden gestaakt. Deze verwachting strookt niet met de ervaring dat een individu, als het eenmaal met eten is begonnen, kan doorgaan tot een flinke maaltijd is opgenomen.

Mogelijk is dit deels daaruit te verklaren, dat het czs nogal wat

tijd nodig heeft om de nieuw binnenkomende verzadigingssignalen te verwerken tot een besluit om het eten te staken, maar hierover bestaat geen zekerheid. Beter ingelicht zijn wij over een ander verschijnsel, dat het individu in staat stelt door te eten. Eetgedrag resulteert namelijk niet alleen in verzadigingssignalen. Daarnaast kan het een diametraal tegenovergesteld effect hebben: een sprongsgewijze vergroting van de eetlust door een activerende invloed van smaakprikkel van het opgenomen voedsel op de LH. Dientengevolge moet langer worden doorgegeten om zoveel verzadiging op te bouwen als nodig is om de LH uit te schakelen. Loopt de maaltijd tenslotte ten einde, dan verdwijnt ook het effect van de smaakprikkel snel. Het heeft dus geen invloed op de tijdsduur die verstrijken zal tot het eetgedrag opnieuw begint; deze wordt bepaald door het tempo waarin de verzadigingssignalen wegebben.

Wij hebben hier één voorbeeld, dat uitvoering van een gedrag de motivatie voor dat gedrag kan versterken. Dit is van belang in verband met de vraag waarom het gedrag niet chaotisch is, ondanks de diffuusheid der verbindingen in het czs, en ondanks de verwarrende hoeveelheid van zintuigsignalen die het ontvangt uit de omgeving en uit het lichaam. Waarschijnlijk geldt niet alleen voor eetgedrag, maar ook voor vele andere gedragssystemen dat de uitvoering ervan 'positieve terugmeldingen' oproept, die de motivatie versterken en dus de kans vergroten dat het individu enige tijd doorgaat met consequente uitvoering van hetzelfde gedrag³.

Al met al is zeker, dat de hypothalamus betrokken is in de motivatie van eetgedrag (zie echter ook p. 110). Er zijn echter ook vele andere plaatsen in de hersenen, waar men door fysiologische ingrepen eetgedrag kan bevorderen of remmen. Onder andere hebben wij hier te maken met diverse onderdelen van het z.g. limbische systeem. Dit is een groot circuit van hersenstructuren, gelegen in het overgangsgedrag gebied tussen hersenstam en grote hersenen. Kunnen wij volstaan met de eenvoudige veronderstelling, dat de neuronennetwerken voor honger en verzadiging niet beperkt zijn tot de hypothalamus, maar zich

³ De hier gegeven zienswijze berust primair op waarnemingen aan het eetgedrag van muizen (Wiepkema, 1971a, 1971b), maar o.a. uit gegevens over intracraniale zelfprikkeling (zie p. 108) blijkt dat generalisatie over andere gedragssystemen en andere soorten toelaatbaar is.

ook in deze andere gevallen uitbreiden? Of moeten wij naar aanleiding van deze gegevens ons voorgaande, simplistische model van eetgedrag uitbreiden met andere dan de tot dusver beschouwde factoren? Op deze vraag komen wij straks terug. Hier volgt echter eerst een voorbeeld dat ook andere gedragssystemen dan eetgedrag een vruchtbaar aanknopingspunt voor fysiologische analyse opleveren.

Drinkgedrag⁴ Onvermijdelijk verliest het lichaam water door verdamping en uitscheiding. Soms wordt dit verlies goed gemaakt door 'vanzelf' met het voedsel opgenomen water, maar dikwijls is een afzonderlijk drinkgedrag vereist. Dit gedragssysteem omvat behalve de eindhandelingen als likken, zuigen en slikken, ook het opzoeken en bemachtigen van water. De motivatie van dit systeem kunnen wij aanduiden als dorst. Twee groepen van signalen uit het lichaam blijken deze motivatie hoofdzakelijk te bepalen: gegevens over volumeafname en concentratie-verhoging van de lichaamsvloeistof. Zintuigen, z.g. osmoreceptoren, voorin de hypothalamus gelegen, meten de concentratie van het bloedplasma en activeren zonodig het drinkgedrag (bovendien remmen zij de wateruitscheiding door de nier). Injectie van een minieme hoeveelheid van een sterke zoutoplossing bij deze receptoren veroorzaakt sterk drinkgedrag. Verlaagd bloedvolume wordt enerzijds aan het czs gerapporteerd door zintuigen in en nabij het hart; anderzijds reageren ook bepaalde cellen in de nieren, die dan een hormoon uitstorten in het bloed dat de stoot geeft tot vorming van een eiwitsubstentie, angiotensine, uit een in het bloedplasma aanwezige voorloper. Dit angiotensine was al lang bekend om zijn (hier niet besproken) rol in de zouthuishouding van het lichaam, maar recent is gebleken dat lokale injectie van angiotensine in de hypothalamus het individu kan aanzetten tot sterk drinkgedrag.

Veel onderzoek is ook gedaan over de ligging van het drinkcentrum, het neuronennetwerk dat de dorstsignalen verwerkt en het drinkgedrag activeert. Elektrische prikkeling in de LH kan stimulusgebonden drinkgedrag veroorzaken. Hetzelfde effect heeft locale prikkeling met de neurotransmitter acetylcholine, of met synthetische analoga daarvan. Interessant is dat bij een rat toediening op *dezelfde* plaats van een andere transmitter, noradrenaline, niet drinkgedrag

⁴ Zie voetnoot 1, p. 85.

maar eetgedrag oproept. Blijkbaar liggen neuronen van de twee verschillende motivationele netwerken hier vlak bij elkaar. Ook het netwerk voor drinkgedrag strekt zich ver buiten de hypothalamus uit, over vrijwel het gehele limbische systeem (fig. 4).

De twee tot dusver besproken gedragssystemen staan in dienst van handhaving van interne fysiologische evenwichten. Verstoring van zo'n evenwicht levert de motivatie voor het gedrag; is daardoor het evenwicht hersteld, dan verdwijnt ook de motivatie. Hier bleek vruchtbaar fysiologisch onderzoek mogelijk naar de motivatiesignalen, en naar de hersenmechanismen die deze signalen ontvangen. Hoe staat het echter met gedragssystemen, die een duidelijk andere meer ingewikkelde achtergrond hebben, zoals seksueel gedrag, broedzorg, agressie, enz.? Wij zullen hiervan één voorbeeld bezien.

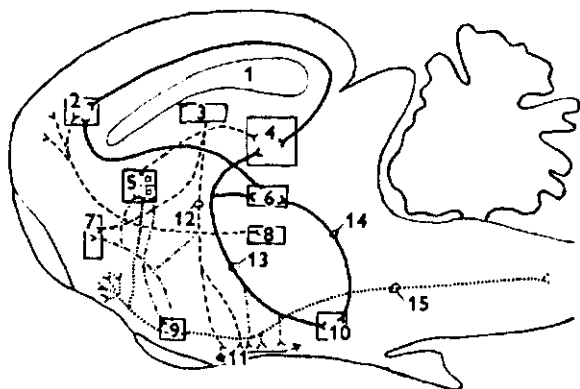


Fig. 4. Schematische overlangse doorsnede door de hersenen van de rat met aanduiding van de ligging van het netwerk voor drinkgedrag. Op vele punten in dit netwerk brengt prikkeling met stoffen met acetylcholine-achtige werking drinkgedrag teweeg. Verschillende soorten stippellijn zijn gebruikt ter wille van de anatomische duidelijkheid, niet om functiever verschillen te symboliseren. De getrokken lijn is het z.g. circuit van Papez, een reeds lang bekend groot circuit in het limbische systeem.

1: corpus callosum, 2: cingulate schors, 3: amygdala, 4: dorsomediale hippocampus, 5: septumkernen, 6: voorste thalamuskernen, 7: verticale diagonale band, 8: mediale thalamuskernen, 9: laterale preoptische kernen, 10: corpora mammillaria, 11: laterale hypothalamus, 12: stria terminalis, 13: fornix, 14: tractus mamillothalamicus, 15: fasciculus medialis telencephali.

Naar Fisher & Coury, in M. J. Wayner (ed.) 1964. *Thirst*, Oxford.

Agonistisch gedrag Deze term omvat het complex van handelingen dat in dienst staat van agressie en zelfverdediging. De motivationele basis hiervan is moeilijker te doorzien dan die van eet- of drinkgedrag. Voor alle agonistische handelingen geldt, dat neiging tot uitvoering daarvan primair afhangt van een uitwendige omstandigheid, namelijk de aanwezigheid van een ander individu, soortgenoot of anderszins. Naar gelang van de details van de situatie kan dit twee verschillende tendensen opwekken, neiging om aan te vallen of neiging om te vluchten. Deze twee kunnen onafhankelijk van elkaar in sterkte variëren. Uit ethologische analyse blijkt, dat vaak beide tegelijk min of meer geactiveerd zijn, zij het niet even sterk. Dit resulteert in een hele matrix van verschillende handelingen (elk behorend bij een bepaalde sterkteverhouding van de twee tendensen), die noch zuiver vlucht noch zuiver aanval zijn, maar componenten bevatten die het beste onder de noemer van dreiggedrag kunnen worden gebracht (zie fig. 3 in bijdrage Baerends, p. 298-299).

De fysiologische analyse heeft zich hier vooral gericht op de lokalisatie van de hersenmechanismen. Prikkeling op allerlei plaatsen in het limbische systeem kan agonistisch gedrag teweeg brengen (fig. 5). Het hangt dan van de plaats van de elektrode af, of vluchtneiging dan wel agressiviteit het zwaarste gewicht in de schaal legt. Ook hersenlaesies hebben grote invloed op agressiviteit. Beschadiging o.a. van de VMH en van het septum maakt proefdieren agressief; beschadiging van de amygdala heeft het tegenovergestelde effect.

In prikkelproeven kan dezelfde prikkel, die agressie tegenover een ondergeschikte soortgenoot oproept, vlucht voor een dominante partner veroorzaken. Dit illustreert dat de prikkel het dier niet eenvoudig dwingt tot uitvoering van één stereotiepe handeling, maar de motivatie opwekt voor uitvoering van alle handelingen die in het agonistische kader passen.

Eén aspect verdient speciale vermelding. Stimulusgebonden agressie, bijvoorbeeld bij een soort als een rat of een kat, kan van twee verschillende types zijn: òf wel gedrag dat het dier normaliter vertoont tegenover een rivaal of vijand, met allerlei tekenen van dreigend zelfvertoon en opwinding, òf wel gedrag dat normaliter tegenover een prooi wordt verricht: een aanval zonder omhaal, gericht op terstond overweldigen. Dit gegeven maant tot voorzichtigheid bij de interpretatie. Is prooivangst agressief gedrag of eetgedrag? Dat wil zeggen, wordt de motivatie voor dit gedrag geleverd door honger of door een

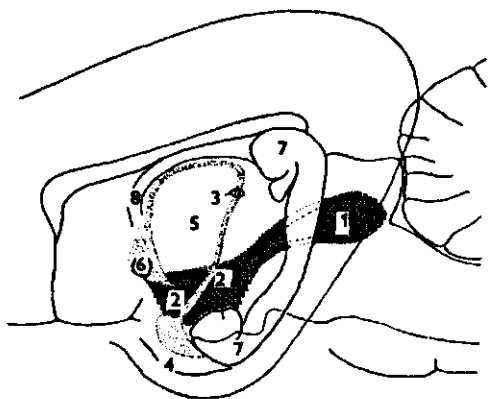


Fig. 5. Localisatie van hersenmechanismen voor agonistisch gedrag bij de kat (blijkens resultaten van elektrische prikkeling). Zwart en gestippeld: gebieden voor agressief en dreigend gedrag; gearceerd: gebieden voor vluchtgedrag.

1: centrale grijze stof van de middenhersen; 2: hypothalamus, 3: stria terminalis, 4: amygdala, 5: thalamus, 6: commissura anterior, 7: hippocampus, 8 fornix.

Naar Fernandez de Molina & Hunsperger, 1959. *J. Physiol. (London)* 145.

afzonderlijke agressiemotivatie? Sommige gedragswaarnemingen wijzen erop dat de neiging tot prooivangst tamelijk onafhankelijk is van de voedingstoestand. Maar hersenprikkeling die (gegeven aanwezigheid van een ander dier) prooivangst veroorzaakt, resulteert in gewoon eetgedrag wanneer in plaats van een prooi een bakje voer wordt geboden. De positie van deze vorm van agressie is dus moeilijk te bepalen. Soortgelijke problemen bestaan ten aanzien van agressie jegens vijanden en rivalen, die dikwijls in duidelijk verband staat met de neiging tot ander gedrag zoals broedzorg of territoriumgedrag. Kunnen wij dan agressie beschouwen als een afzonderlijk gedragsstelsel, met eigen specifieke motivatie? Of hebben wij te maken met een stel agressieve handelingen die nu eens door deze dan door gene motivatie worden gemobiliseerd? Dat motivaties van andere systemen, soms zelfs van verschillende tegelijk, in de veroorzaking van een agressieve handeling kunnen zijn betrokken, staat wel vast. De vraag of een afzonderlijke agressieve motivatie bestaat, en wat dan de fysiologische basis zou zijn, moet voor het moment openblijven.

Interactie Uit ethologische gegevens blijkt dat gedragssystemen niet onderling onafhankelijk zijn, maar met elkaar in wisselwerking staan. Hier volgen nu enkele voorbeelden, dat dit verschijnsel ook in gedragsfysiologische experimenten tot uiting komt.

Wij hebben al gezien dat men op één en hetzelfde punt in de LH van een rat door prikkeling met verschillende transmitters hetzij drinkgedrag, hetzij eetgedrag kan oproepen. Daarbij blijkt activatie van het ene gedrag gepaard te gaan met remming van het andere. Activeert men het hongercentrum van een dorstige, goed doorvoede rat, geplaatst in een kooi met water en zonder voer, dan raakt het dier de drinkfles nauwelijks aan. Waarschijnlijk berust deze remming op rechtstreekse inhibitie van het neuronennetwerk voor dorst door dat voor honger.

Meer voorbeelden van dergelijke wederzijdse remming tussen motivationele systemen zouden aan fysiologische proeven ontleend kunnen worden. Het blijkt echter ook mogelijk, dat één systeem een ander niet remt maar activeert, terwijl bovendien de relaties tussen systemen niet altijd symmetrisch zijn. Eén systeem kan domineren over een ander. Goede voorbeelden van deze punten levert de functie van regeling der lichaamstemperatuur. Thermoregulatie is niet alleen een zaak van stofwisseling, zweetsecretie, e.d.; van veel belang is ook gedrag, zoals opzoeken van een milieu van goede temperatuur, aannemen van houdingen die warmtebehoud of warmteafgifte bevorderen, en nestbouw. Een centrum voor thermoregulatie ligt in de rostrale hypothalamus. Gedrag dat tot dit systeem behoort kan men beïnvloeden door experimentele manipulatie van dit centrum, bijvoorbeeld door het rechtstreeks te verwarmen of af te koelen. Het centrum bevat namelijk thermoreceptoren, die de bloedtemperatuur meten. Is deze te laag, of melden koudezintuigen in de huid dat het milieu koud is, dan geeft het centrum bevel tot alle maatregelen die warmteverlies kunnen voorkomen (verminderde huiddoorbloeding, vacht opzetten, ineenrollen) en warmteproductie verhogen (stofwisselingsprocessen en spierbewegingen)⁵.

⁵ Het thermoregulatiecentrum zendt deze bevelen uit: (1) via hersenstam en ruggemerg en verder langs zenuwen die het czs verbinden met de organen, en (2) langs hormonale weg, waarbij de hypothalamus stoffen afgeeft, die de hypofyse aanzetten tot afgifte van hormonen, die op hun beurt o.m.

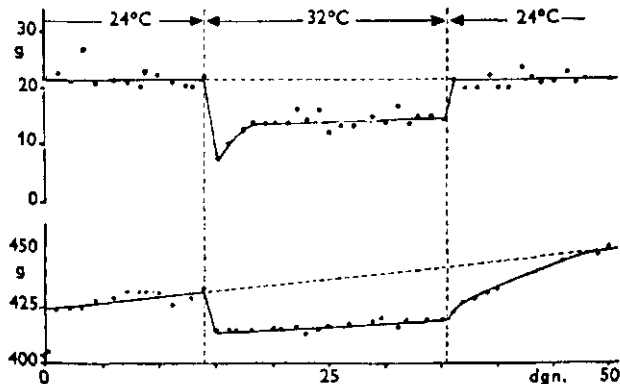


Fig. 6. Bij overgang naar een hete omgeving wordt de norm van de regulatie van de vetreserve (lichaamsgewicht, onderste grafiek) bij de rat verlaagd. De nieuwe norm wordt bereikt door tijdelijke scherpe reductie van de dagelijkse voedselopname (bovenste grafiek). Daarna stabiliseert de opname op een intermediair niveau (lager dan in de koele omgeving, o.a. omdat de temperatuurregulatie nu minder calorieën vergt). Bij terugkeer naar 24°C gaan voedselopname en lichaamsgewicht terug naar de door stippellijnen aangegeven vroegere normen (die voor het lichaamsgewicht helt, omdat het dier nog groeit). Naar Hamilton, 1963. *J. comp. physiol. Psychol.* 56.

De thermoregulatie blijkt allerlei andere systemen te beïnvloeden. Is de lichaamstemperatuur te hoog, dan inhibeert het temperatuurcentrum eetgedrag, en activeert drinkgedrag. Te lage temperatuur heeft de tegengestelde effecten. Functioneel is dit alles zinvol, want voedselopname verhoogt de stofwisselingsactiviteit en dus de warmteproductie in het lichaam; warmteafgifte vereist verdamping van water. Voor ons onderhavige probleem is echter belangrijk dat hier één

de schildklier en de bijnierschors stimuleren tot afgifte van hun produkten, welke laatste een grote invloed hebben op de stofwisseling der organen van het lichaam. Wij zien hier, hoe de hypothalamus een strategische positie inneemt t.o.v. zenuwstelsel en endocrien systeem. Dit stelt hem in staat ervoor te waken dat het uitgevoerde gedrag en de activiteit van klieren en andere organen van de 'interne dienst' van het lichaam goed op elkaar zijn afgestemd. Vermeldenswaard is in dit verband dat de hypothalamus receptoren bevat voor diverse hormonen.

functie twee andere in onderling tegengestelde zin beïnvloedt, en dat het teken van deze invloeden wisselt met de omstandigheden.

De eisen van thermoregulatie blijken bovendien sterke prioriteit te krijgen boven die van voedselvoorziening. Brengt men een rat over naar een hete omgeving, dan eet het dier de eerste dagen zo weinig dat het sterk vermageret. Dan neemt eetgedrag geleidelijk toe, zodat het dier zich stabiliseert op een verlaagd lichaamsgewicht. Teruggebracht naar een normale omgeving eet de rat de eerste dagen meer dan hij verstookt, zodat hij naar zijn normale lichaamsgewicht terugkeert. De temperatuurregulatie kan het eetgedragssysteem dus dwingen tot verlaging van zijn norm (fig. 6).

Het bestaan van interacties noopt de gedragsfysioloog tot grote voorzichtigheid bij de interpretatie van zijn proeven. Immers, als een ingreep in het czs verandering in een bepaald gedragssysteem teweegbrengt, is nog niet zeker dat de ingreep het netwerk voor dat systeem zelf heeft geraakt; evengoed is mogelijk, dat een ander motivationeel systeem is getroffen, dat met het eerstgenoemde netwerk in interactie staat. Dit gevaar is des te groter, omdat de netwerken voor verschillende functies in de hersenen zo sterk dooreengestrengeld liggen. De kans is dus groot dat men, mikkend op één netwerk, een ander raakt. De beste garantie tegen foutieve interpretaties die hieruit kunnen voortvloeien is, de waarnemingen niet te beperken tot het ene gedrag waarop het onderzoek zich concentreert, maar ook alle andere gedragsuitingen te registreren. Rechtstreekse fysiologische meting van allerlei motivaties tegelijk is immers nog praktisch uitgesloten.

Voor wij het onderwerp interactie verlaten, valt nog te wijzen op de functionele betekenis van het verschijnsel. Wij stelden de vraag, hoe het gedrag een ordelijk karakter kan hebben, ondanks de ogenschijnlijk ordeloze structuur van het czs, en in weerwil van het feit dat dikwijls verschillende motivaties wedijveren om voorrang in het gedrag. Een gedeeltelijke verklaring van de niettemin aanzienlijke stabiliteit van gedrag boden de besproken positieve terugmeldingen van gedrag dat aan de gang is. Een tweede verklaringsmogelijkheid ligt in interacties. Vaak bestaan wederzijdse inhiberende relaties tussen motivatiesystemen. Daardoor kan een systeem dat op een gegeven moment sterk is geactiveerd, andere netwerken het zwijgen opleggen. De prioriteit die een netwerk zo verwerft is slechts tijdelijk. Zodra de daar heersende motivatie weer afneemt, bijvoorbeeld door negatieve terugmeldingen van het uitgevoerde gedrag (zoals verzadiging bij eet-

gedrag), verliest het zijn greep op de concurrerende systemen. Een ander systeem zal de overhand krijgen, en het eerste op zijn beurt inhiberen⁶.

Op zoek naar een model van de gedragsfuncties van het czs

Een individu kan maar één ding tegelijk doen; het gedrag dat op een gegeven moment wordt uitgevoerd is dus een keuze uit een groot repertoire. Achter die keuze ligt een complex van oorzaken, waarvan wij de ingewikkeldheid eerst beginnen te zien. Bij verder onderzoek hiernaar zullen ethologen, fysiologen en neuroanatomen moeten samenwerken. Het is dan wenselijk als uitgangspunt voor dit onderzoek een model te ontwerpen van de veroorzaking van gedrag, dat voor alle drie disciplines bevredigend is.

De tot dusver besproken feiten lijken op het eerste gezicht te verenigen met een model (fig. 7a), dat het czs beschouwt als een aggregaat van specifieke netwerken, elk belast met de verzorging van één gedragsstelsel. Wel zijn die netwerken uitgebreid en liggen zij sterk dooreengestrengeld, maar toch kan volgens dit model van elk neuron ondubbelzinnig worden vastgesteld tot welk gedragsstelsel het behoort, uitgezonderd wellicht die cellen die de interacties tussen de systemen verzorgen.

* De gevolgen van interactie processen voor het tijdpatroon van het gedrag als geheel zijn uiteenlopend: (1) Onderbreekt een rat zijn maaltijd om zijn snorren te poetsen, dan wordt het eetgedrag slechts enkele seconden opgeschoven. (2) Veel verder gaat de invloed van de voedselopname functie op drinkgedrag. Voor spijsvertering en verdere verwerking van voedingsstoffen is veel water nodig. Functioneel is dan ook begrijpelijk dat drinkgedrag voor een zeer groot deel plaats vindt vlak voor, tijdens, en vlak na de maaltijden. Dit blijkt bij de rat niet te berusten op door voedselopname veroorzaakte 'echte' dorst (waterschaarste in het lichaam), maar veeleer op rechtstreekse activatie van drinkgedrag door de netwerken voor eetgedrag. Drinkgedrag wordt hier dus geregeerd door het tijdpatroon van de voedingsregulatie: geeft men een rat alleen op abnormale uren eten, dan wordt ook het drinken voor een groot deel naar die perioden verlegd. (3) Nog dieper gaan de interacties in de gevallen waar 'normverandering' aan één systeem wordt opgelegd door de eisen van een ander. Goede voorbeelden hiervan zijn, naast de invloed van temperatuurregulatie op eetgedrag, ook de seizoensfluctuaties in de regulatie van eetgedrag o.i.v. functies als voortplanting, trek, of winterslaap.

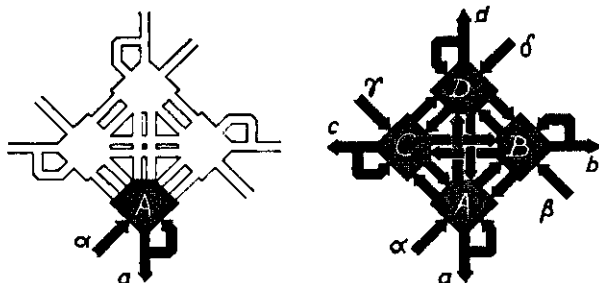


Fig. 7. Modellen van gedragsfuncties van het centrale zenuwstelsel.

a. Modellen gebaseerd op gescheiden gedragssystemen.

A, B, C, D: mechanismen van afzonderlijke gedragssystemen (elk waarvan zeer complex kan zijn, zie b.v. fig. 3 en 4),

a, b, c, d: tot de respectievelijke gedragssystemen behorende gedragscategorieën,

$\alpha, \beta, \gamma, \delta$: uitwendige prikkels die de responsies a-d kunnen oproepen.

1. Bij veronachtzaming van interacties, en onder constante uitwendige omstandigheden (toestand van A dus door a bepaald) is dit model, ook als veel bekend is over de fysiologie van A, hoogstens bruikbaar voor globale voorspelling, bijvoorbeeld van de gemiddelde hoeveelheid a die over langere perioden zal worden verricht, maar niet voor detailvoorspelling van de tijdstructuur van het gedrag (fluctuaties die ook in constant milieu in B, C, D kunnen optreden worden immers veronachtzaamd).

2. Bij verdisconteren van interacties wordt het al dan niet optreden van a als responsie op a voorspelbaar, als de toestand van B, C, D voldoende bekend is. Hoewel een dergelijk model van waarde is voor zuiver ethologische verklaring van gedrag, waarbij A, B, C, D als abstracte toestandsvariabelen worden opgevat, levert het geen goed uitgangspunt voor onderzoek naar de concrete hersenmechanismen van gedrag, omdat bij dat onderzoek aldaar blijkt dat de mechanismen der systemen niet zo scherp van elkaar gescheiden zijn.

Uit L. de Ruiters, 1969. Folia psychiat. neurol. neurochir. neerl. 72.

Dit naïeve model is niet houdbaar. Al dadelijk blijkt dat op (1) het sensorische deel van het czs, belast met de analyse van het milieu, en (2) het motorische deel, belast met de uitvoering van handelingen, zo'n hokjesindeling voor afzonderlijke gedragssystemen niet toepasselijk is. Aan de sensorische kant geldt dat bijvoorbeeld het oog zowel voedsel als vijand, partner of nestmateriaal kan waarnemen. Omgekeerd kunnen verschillende zintuigen gegevens inzamelen over één

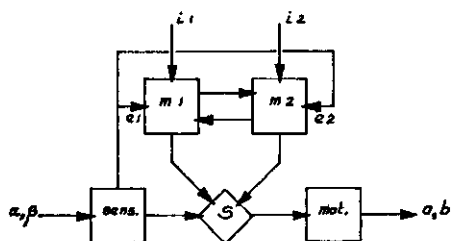


Fig. 7. Vervolg.

b. In dit model zijn de motivationele functies (m_1 , m_2) gescheiden van de voor alle systemen gemeenschappelijke sensorische (sens.) en motorische (mot.) mechanismen van het czs. Of input a wordt beantwoord met responsie a , hangt af van een 'selector' S , waarvan de stand wordt bepaald door de motivatiestoestand. Arbitrair is voor de motivatiemechanismen dezelfde structuur aangenomen als in fig. 7a2 (e : externe, en i : interne motivationele signalen). Daargelaten of dit juist is, schiet ook dit model tekort in fysiologisch realisme, want (1) motivatiefactoren grijpen aan op vele punten in de sensorische en motorische systemen, en (2) sensorische signalen lopen op verschillende niveaus binnen bij de motoriek.

en hetzelfde ding. Het sensorische systeem moet dus één geheel zijn, waarin alle zintuiginformatie over de buitenwereld wordt samengevoegd. Inderdaad blijkt dat bijvoorbeeld in de reticulare formatie (zie hierna) berichten van uiteenlopende zintuigen op één neuron kunnen convergeren. Het sensorische systeem moet dan de betekenis van het waargenomene vaststellen, mede aan de hand van in het geheugen opgeslagen ervaring. Vervolgens moet het de slotsom doorgeven aan (1) de belanghebbende motivationele netwerken, en (2) het motorische systeem, waar de gegevens worden benut voor het uitkiezen en oriënteren van de vereiste handeling. Voor de motoriek geldt, dat in vele handelingen nagenoeg alle spieren, met de bijbehorende reflexmechanismen, zijn betrokken. Bovendien kunnen vaak voorkomende handelingen, zoals lopen, snuffelen, bijten, worden uitgevoerd in dienst van uiteenlopende gedragssystemen. Kortom, de gedragssystemen moeten met elkaar concurreren om het gebruik van één en hetzelfde motorische systeem.

Een poging om deze punten te verdisconteren zou tot het gewijzigde model van figuur 7b kunnen leiden. Dit omvat, naast een motivationeel compartiment, dat in eigenschappen gelijk is aan het model

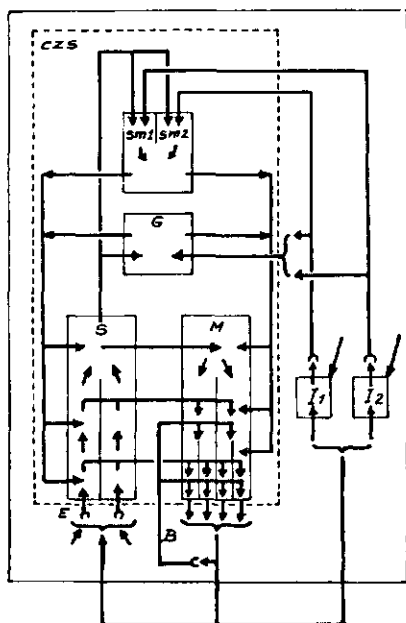


Fig. 7. Vervolg.

c. Dit schema wil slechts illustreren dat stappen ter compensatie van de tegen fig. 7b aan te voeren bezwaren leiden in de richting van modellen die formele overeenstemming vertonen met diagrammen van de anatomische structuur van het czs. De geheugenfunctie (G) is hier afzonderlijk opgevoerd, overigens op arbitraire wijze. De structuur van de motivationele mechanismen (sm) is niet nader gespecificeerd, omdat hierover geen overeenstemming bestaat. B: reflex besturing handelingen, E: zintuig signalen uit de buitenwereld, I: interne toestand, M: motorisch systeem, S: sensorisch systeem.

van figuur 7a, afzonderlijke sensorische en motorische compartimenten, die aan alle gedragssystemen gelijkelijk ten dienste staan. Duidelijk komt hier tot uiting, dat gedrag steeds een responsie op het milieu is, maar dat de keuze uit de mogelijke responsies wordt bepaald door motivationele invloeden. De bruikbaarheid van dit model hangt echter af van twee vragen: (1) worden motivationele, sensorische en motorische functies in het czs inderdaad verzorgd door goed tegen elkaar af te grenzen compartimenten, en (2) zijn de netwerken

voor motivationele functies zo georganiseerd, dat een gegeven neuron in hoofdzaak slechts bij één motivatie is betrokken? Op enkele aspecten van deze vragen gaan wij kort in.

Het sensorische systeem Een zeer groot deel van het czs is betrokken bij de analyse van de buitenwereld. Zenuwen afkomstig van zintuigen lopen binnen in ruggemerg en hersenstam; van de punten van intrede lopen opstijgende sensibele banen via verschillende schakelstations tot in de schors van de grote hersenen. Onderweg geven deze banen zijtakken af naar de in de kern van de hersenstam gelegen reticulaire formatie. Reeds lang staat vast, dat de hersenschors tezamen met de reticulaire formatie een groot aandeel neemt in de analyse van de ontvangen signalen. Ook andere hersengebieden blijken echter in deze taak te zijn betrokken. Een interessant voorbeeld hiervan levert een onderdeel van het limbische systeem, de amygdala (amandelkernen), een kernencomplex gelegen onder de schors in de temporale lob van de grote hersenen. (Een overzicht over de volumineuze literatuur over de amygdala geeft Eleftheriou (1972).)

Door laesie of prikkeling op verschillende plaatsen in dit complex kan men het voorkomen van allerlei gedrag (zoals voedselopname, drinken, seksueel gedrag, agressie) beïnvloeden, soms in positieve, soms in negatieve zin. Anatomisch blijken de amygdala in nauwe wederkerige verbinding met de hypothalamus te staan. Bij fysiologisch detailonderzoek blijken zij allerlei zintuigformatie te ontvangen, zowel uit het lichaam als uit de buitenwereld. Er zijn dus goede gronden om te denken aan een motivationele functie van de amygdala.

Volledig beschreven is hun rol hiermee evenwel niet. Een anecdoten uit een onderzoek van Fonberg en Delgado illustreert dit. Korte elektrische prikkeling (gedurende slechts enkele seconden) van een kat, die vlees zat te eten, had tot gevolg niet alleen dat het dier terstond met eten ophield, maar bovendien dat het de komende dagen geen vlees meer wilde aanroeren. Wel bleef het sardines eten, tot ook dit met amygdalaprikkeling werd gecombineerd. Daarna weigerde de kat dagenlang zowel vlees als vis. Wel bleef zij melk drinken. Deze waarneming wijst erop dat de amygdala werkzaam zijn bij de analyse van de buitenwereld, en de toetsing daarvan aan de ervaring. De elektrische prikkel zou dan geur en smaak van het naderhand geweigerde voedsel hebben vertekend, zodat dit als 'oneetbaar' in het geheugen werd genoteerd. Inderdaad wijst ander onderzoek op een rol van de

amygdala bij geheugenfuncties.

Als de amygdala inderdaad bij de interpretatie van de buitenwereld zijn betrokken, wordt ook het volgende begrijpelijk. Amygdala-prikkeling met noradrenaline bij een tevoren hongerig gemaakte rat doet dit dier extra veel eten, maar heeft geen invloed op het eetgedrag van een rat die steeds ad libitum heeft kunnen eten. Aannemelijk is hier dat het geprikkelde gebied tot taak heeft de aanwezigheid van voedsel door te geven aan de instantie (bijvoorbeeld in de LH) die beslist of eten al dan niet nodig is. De chemische prikkel zou dan de melding van de amygdala versterken. Terloops valt toe te voegen, dat prikkeling van dezelfde plaats met een acetylcholineachtige stof een volkomen overeenkomstig effect op drinkgedrag heeft.

Voor het moment is de beste beschrijving van de taak van de amygdala dan ook de constatering dat sensorische en motivationele functies hier convergeren. Hetzelfde geldt echter voor andere delen van het czs, waarschijnlijk zelfs voor de hypothalamus. Ook deze ontvangt allerlei zintuiginformatie uit de buitenwereld (visueel, tactiel enz.) en is vermoedelijk betrokken in de analyse daarvan. In deze richting wijst het feit dat ratten met LH letsels niet alleen weigeren te eten, maar althans aanvankelijk ook niet reageren op aanraking van het lichaam. Desondanks is waarschijnlijk dat er tussen amygdala en hypothalamus een accentverschil is, waarbij in de hypothalamus het zwaartepunt meer bij de motivationele functies ligt. Ook mogen zeker niet alle zoogdieren over één kam worden geschoren wat betreft de betekenis van de amygdala; globaal lijkt deze bij de hogere soorten belangrijker dan bij lagere.

Aandacht Een verdere aanwijzing dat sensorische en motivationele functies in het czs op grote schaal ineenvloeien levert het verschijnsel van 'selectieve aandacht'.

Wanneer een individu zijn gedrag richt op een object in de buitenwereld, veronachtzaamt het noodzakelijkerwijs de zintuigprikkelers van andere voorwerpen. Dit richten van de aandacht is een essentieel aspect van zinvol gedrag, waarbij zowel de inwendige als de uitwendige situatie moet worden verdisconteerd. Over de fysiologische achtergrond van dit verschijnsel is onderzoek gaande. Een paar voorbeelden daarvan volgen hieronder.

Gehoorsberichten lopen in de hersenen eerst binnen bij de cochleaire kern, achter in de hersenstam. Vandaar worden zij door een

opstijgende baan, waarin een aantal schakelstations zijn opgenomen, doorgegeven tot in het akoestische gebied van de schors van de grote hersenen. Tikt een metronoom in de buurt van een rustig zittende kat, dan veroorzaakt elke tik meetbare elektrische activiteit in de cochleaire kern. Laat men de kat een muis zien, terwijl de metronoom nog doortikt, dan blijkt deze activiteit onderdrukt te zijn. Worden dan, als informatie van het oog de aandacht opeist, de gehoorbanen eenvoudig uitgeschakeld? Die conclusie mogen wij niet zomaar trekken. Zelfs is aangevochten dat de gedane metingen bewijzen dat de cochleaire kern geen informatie meer doorgeeft als de kat naar de muis kijkt. Dit moet hier in het midden blijven. In elk geval blijkt uit anatomische en fysiologische gegevens, dat de gehoorbanen in de hersenen, en zelfs het oor zelf, meer of minder kunnen worden 'opengezet' afhankelijk van de behoefte. Vanaf de grote hersenen tot in het slakkenhuis van het oor loopt, parallel aan de opstijgende baan, een afdalend, z.g. centrifugaal systeem van zenuwvezels. Dit regelt het doorgeven van berichten in elk schakelstation van de akoestische baan.

In dit beeld past ook het volgende. Wanneer een kat voor het eerst een kort fluittoontje van een bepaalde toonhoogte hoort, reageert zij met een oriëntatiereactie: de kop wordt naar de prikkelbron gekeerd, of het dier gaat zelfs op onderzoek uit. Dit gaat gepaard met een bepaald patroon van elektrische activiteit in de hersenschors, de z.g. wekreactie. Deze laatste komt tot stand door bemiddeling van een activerend neuronensysteem in de reticulaire formatie. Stelt men het dier bloot aan eentonige herhaling van ditzelfde toontje, dan verdwijnen oriëntatie- en wekreactie spoedig. Deze 'habituatie' berust daarop dat een prikkel, die geen biologische betekenis blijkt te hebben, het vermogen verliest om de reticulaire formatie te activeren.

Overeenkomstige gegevens, als hier uitgewerkt voor het gehoorstelsel, zijn ook voor andere zintuigsystemen beschikbaar. In het algemeen kunnen wij dus zeggen, dat het richten van aandacht berust op een modulatie van het doorgeven van berichten in zintuigbanen, die aangrijpt in alle schakelstations van deze banen en zelfs in de zintuigen zelf.

Toch moet het mechanisme van aandacht meer inhouden, dan dat het individu al naar omstandigheden 'één en al oog' of 'één en al oor' wordt. Meestal gaat het immers niet om aandacht voor geluid in het algemeen, maar voor één bepaald akoestisch signaal. Bovendien eist

de wisselvalligheid van het milieu, dat de aandacht op ieder willekeurig moment moet kunnen worden omgeschakeld. Alle zintuiginformatie moet dus steeds zo ver kunnen doordringen in het czs, dat zij kan worden betrokken in de analyse op grond waarvan de richting van de aandacht wordt bepaald. Geen zintuigkanaal wordt dan ook zonder meer afgesloten. Laat men de bovengenoemde gehabituëerde kat plotseling een fluittoontje van afwijkende toonhoogte horen, dan zijn oriëntatie- en wekreactie prompt weer aanwezig. Op grond van dit alles is wel geopperd, dat in de hersenen een verwachtingsmodel van de buitenwereld bestaat, bijvoorbeeld in de vorm van een bepaald impulspatroon in een neuronennetwerk. Zolang de zintuigsignalen die uit de buitenwereld binnenkomen bij dit model passen, hoeft het individu geen actie te ondernemen. Komt echter een bericht binnen dat buiten het kader der verwachting valt en het patroon in het netwerk verstoort, dan wordt daaraan aandacht besteed.

Hoe dit ook zij, in elk geval past het verschijnsel van selectieve aandacht niet zonder meer in het model van fig. 7b. Het sensorische systeem blijkt geen neutrale analyserende instantie te zijn. Dichter bij de waarheid ligt de volgende generalisatie: Reeds de zintuigen zelf geven het czs door de motivatietoestand gekleurde informatie; evenzeer moduleert de motivatie het verdere transport van het bericht door het czs; tenslotte worden in de netwerken waar de uiteindelijke sensorische analyse plaatsvindt de signalen uit de buitenwereld onscheidbaar verenigd met motivationele gegevens. Vóór wij proberen dit te incorporeren in ons model, moeten wij ook het motorische aspect beschouwen.

Het motorische systeem Basiseenheden van het motorische systeem zijn de eenvoudige reflexmechanismen, bestaande uit de motorische kern van de afzonderlijke spier met de eigen aanvoer en uitvoer van die kern. Een spier trekt namelijk samen op bevel van de neuronen van zijn motorische kern (in ruggemerg of hersenstam), waarvan de axonen naar de spiervezels van die spier toegaan. De motorneuronen ontvangen min of meer rechtstreeks zintuiginformatie van z.g. proprioceptoren, zintuigjes in spieren, pezen, gewrichten, e.d., die door de spierbewegingen zelf worden geprikkeld. Zo komen de eenvoudige reflexen tot stand die spanning en beweging van afzonderlijke spieren regelen.

Zelfs een eenvoudige handeling vergt al gecoördineerde samenwer-

king van vele spieren. Daartoe moet worden ingegrepen in het bedrijf van de reflexmechanismen. Op het meest elementaire niveau gaat dit door rechtstreekse interacties tussen de reflexmechanismen zelf. Zo kan een poot worden gebogen, zonder dat strekreflexen zich daartegen verzetten.

Bij gecompliceerdere handelingen moduleren 'hogere' motorische instanties van het czs de activiteit van de reflexmechanismen. Een voorbeeld is de slikbeweging (fig. 8). Hieraan werken een tiental spieren mee, in een nauwkeurig bepaalde tijdvolgorde. Deze coördinatie is niet te danken aan de prikkel die de beweging oproept; vrijwel elke aanraking van de keelholte is effectief. Ook terugmeldingen van proprioceptoren blijken niet vereist voor de juiste opeenvolging van de spiercontracties. Blijkbaar bevat het czs een vast programma voor de slikbeweging. De uitwendige prikkel geeft alleen de 'druk op de knop'.

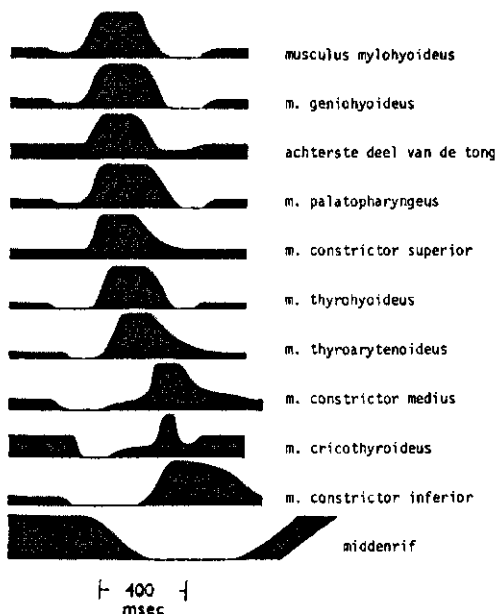


Fig. 8. Schema van het verloop van de activiteit in een aantal spieren tijdens de slikbeweging bij de hond. De dikte van de zwarte band geeft de mate van activiteit weer. Horizontale as: tijd. Naar Doty & Bosma, 1956. *J. Neurophysiology* 19.

Veel gedragselementen hebben natuurlijk een veel minder vast, stereotiep karakter dan de slikbeweging: zij moeten onderweg worden bijgestuurd naar gelang van uitwendige omstandigheden. Zowel terugmelding door proprioceptoren als bijvoorbeeld visuele controle kan daarvoor onmisbaar zijn. Toch berust ook hier het basispatroon op een in het czs vastgelegd programma (dat natuurlijk niet 'aangeboren' behoeft te zijn, maar door ervaring kan zijn verworven).

De met deze modulerende en coördinerende taken belaste hogere motorische systemen beslaan ook weer een uitgestrekt gebied in het czs, namelijk een groot deel van de hersenstam (met inbegrip van de reticulaire formatie), de kleine hersenen, en van de grote hersenen de z.g. basale ganglia en grote gedeelten van de hersenschors.

Dat aldus in het motorische systeem een aantal niveaus van toenemende complexiteit zijn te onderscheiden, van de eenvoudigste reflexen tot de hoogste 'willekeurige' bewegingen, is al een eeuw geleden opgemerkt door Hughlings Jackson. Deze visie heeft nog steeds grote actualiteit. Eén punt moet hierbij worden onderstreept. Op het laagste, reflectorische niveau loopt slechts beperkte zintuiginformatie binnen, die voor een groot deel van proprioceptieve aard is. Hoe hoger wij opklimmen in het systeem, des te breder de verscheidenheid van informatie die wordt verdisconteerd, daaronder ook veel gegevens van zintuigen voor de buitenwereld. Hieraan is te danken dat handelingen, aan uitvoering waarvan de hogere niveaus meewerken, flexibel zijn en goed aangepast aan allerlei details van de uitwendige en inwendige situatie (en daardoor de indruk maken 'willekeurig' te worden uitgevoerd), terwijl dezelfde handelingen een meer star en robotachtig karakter krijgen als de hogere niveaus zijn uitgeschakeld.

Hoe moeten wij ons nu voorstellen dat het motorische systeem in dienst wordt gesteld van de uitvoering van dat gedragssysteem, dat op een gegeven moment prioriteit krijgt op grond van de motivatietoestand van het individu? Wij hebben al gezien dat uit gedragswaarnemingen blijkt dat dan alle handelingen die tot dat systeem behoren worden gefaciliteerd. Uit die handelingen moet dan het motorische systeem de handeling kiezen die past bij de gegeven uitwendige situatie. Is eenmaal een programma gekozen, dan moet nog worden gecontroleerd of de uitvoering ook het beoogde effect heeft. Uiteraard moet bij dit alles gebruik worden gemaakt van vroegere ervaring. Anderzijds moet de inhoud van het geheugen worden gecorrigeerd, als door milieuwijziging een bepaalde handeling niet langer het ver-

wachte resultaat oplevert.

Bij het onderzoek naar de hersenmechanismen voor deze functies is de laatste tijd o.a. veel aandacht besteed aan een stuk van het limbische systeem aan de mediale zijde van de temporale lob van de grote hersenen, de hippocampus. (Een belangrijk artikel over de functie van de hippocampus (en delen van de tussenhersenen) in het kader van de motorische functies is Vanderwolf (1971).) Anatomisch gesproken ligt deze in een strategische positie voor het toetsen van de actuele situatie aan vroegere ervaring. Uit een ander deel van het limbische systeem, het septum, ontvangt hij allerlei zintuiggegevens over de buitenwereld en informatie over de inwendige motivatietoestand. Vanuit delen van de hersenschors, waaraan op goede gronden een functie bij het geheugen wordt toegeschreven, ontvangt hij echter eveneens een belangrijke aanvoer van gegevens. Electrofysiologische proeven steunen deze visie op de functie van de hippocampus. Deze vertoont namelijk een speciale vorm van elektrische activiteit, het z.g. thetaritme, zodra prikkels uit de buitenwereld van het individu een beslissing vergen, hoe het op die prikkels zal reageren. Dit thetaritme duurt voort, zolang de reactie van het individu bestaat uit handelingen die de etholoog als appetitief of inleidend gedrag kenmerkt. Het maakt echter plaats voor de normale rustactiviteit van de hippocampus, zodra het individu overgaat tot een eindhandeling, zoals kauwen, poetsen of copulatie. Het ligt voor de hand dit in verband te brengen met het feit, dat de eindhandeling zich voltrekt in een veel scherper omschreven situatie dan het inleidende gedrag, en dus niet langer een voortdurende controle op de juistheid van de reactie vergt. Letselproeven tenslotte wijzen erop, dat de hippocampus zijn controlerende functie vooral vervult door het onderdrukken van handelingen die in de gegeven situatie niet zinvol zijn. Ratten met hippocampusletsel, gedresseerd om een automaat te bedienen om een stukje voer te verkrijgen, zijn niet in staat dit gedrag even te staken als een signaal hen waarschuwt dat de automaat gedurende een paar minuten niet zal werken. Intacte ratten daarentegen kunnen dit gemakkelijk leren. Ook andere voorbeelden van volharding in zinloos of zelfs nadelig gebleken gedrag zijn gevonden bij proefdieren met hippocampuslaesies.

Trachten wij deze functies van de hippocampus – die in de regel niet tot het eigenlijke motorische systeem wordt gerekend – te plaatsen in het model van fig. 7b, dan zouden wij hem kunnen beschouwen als de schakel tussen het motivationele en het motorische

compartiment, die zorgt dat de vereiste responsies van het individu worden gefaciliteerd. (Fig. 7b op p. 99.)

Voor wij echter een eindoordeel vellen over de bruikbaarheid van dit model, moeten wij nog een verdere complicatie onder de ogen zien. Het blijkt namelijk, dat 'klassieke' onderdelen van het motorische systeem niet alleen een uitvoerende functie hebben, maar dat zij ook in de motivationele 'beleidsbeslissingen' van het czs meespreken. Slechts één argument daarvoor wordt hier genoemd, ontleend aan proeven met intracraniale zelfprikkeling. Voorziet men een proefdier van een permanent geïmplanteerde elektrode, en geeft men het een schakelaar waarmee het zichzelf via die elektrode elektrische hersenprikkeling kan toedienen, dan blijkt het gretig van die gelegenheid gebruik te maken, mits de elektrodepunt zich in het z.g. beloningssysteem van de hersenen bevindt. Prikkeling op andere plaatsen kan het dier of onverschillig laten, of een negatief effect hebben, o.a. blijkens het feit dat het dier angstvallig vermijdt de stroom aan te zetten. Het beloningssysteem omvat een uitgebreid gebied in de hersenen, waartoe o.a. delen van het limbische systeem behoren, maar ook structuren die vanouds tot het motorische systeem werden gerekend, zoals delen van de basale ganglia, van motorische gebieden in de hersenstam, en van het cerebellum.

Wat is nu de relatie van het begrip beloningssysteem tot de hiervoor gebruikte begrippen als motivationeel, sensorisch of motorisch systeem? De volgende waarneming werpt hierop enig licht. Dieren met een elektrode in het hongercentrum in de LH vertonen zelfprikkeling, en wel des te frequenter naarmate zij hongeriger zijn. Maakt men de prikkel sterk genoeg, dan kan men tevens bereiken dat het dier zich door zelfprikkeling dwingt tot eten. Kennelijk versterkt de prikkel dus de motivatie tot eetgedrag. Het mag op het eerste gezicht vreemd schijnen, dat een dier zichzelf hongerig zou maken (en nog wel des te gretiger naarmate het al hongeriger is), maar deze paradox verdwijnt als wij aannemen dat de prikkel niet anders is dan een kunstmatige nabootsing van positieve terugmeldingen (eetlustverwekkende smaaksignalen, zie hiervoor) van het eten van smakelijk voedsel⁷. In grote lijnen analoge bevindingen zijn verkregen met zelfprik-

⁷ Naarmate het proefdier meer verzadigd is, blijkt zijn neiging tot intracraniale zelfprikkeling in het hongercentrum geringer. Dieren die sterk zijn

kelingselektroden in centra voor drinken, of voor seksueel gedrag. Verdere steun voor de zienswijze dat zelfprikkeling is te verklaren in termen van een motivatie opgewekt door kunstmatige simulatie van zintuigprikkelers, die normaliter resulteren uit de uitvoering van gedrag, is te vinden in het feit dat ratten zichzelf ook willen prikkelen in het eerste schakelstation van de reukbaan in de hersenen (Phillips & Mogenson, 1969).

Tegen deze achtergrond bezien vormt het voorkomen van intracraniale zelfstimulatie in tot het motorische systeem te rekenen structuren een aanwijzing dat ook motivationele signalen binnenlopen op die structuren. Ander onderzoek leidt tot analoge conclusies. Zo is kortelings geopperd dat de gedragseffecten van laesies in de LH zouden zijn terug te voeren op beschadiging van een door dat gebied lopende verbinding van het motorische systeem, de tractus nigrostriatalis (Ungersted, 1971).

Specifieke motivationele netwerken?

Al met al moeten wij terdege rekening houden met de mogelijkheid dat motivationele invloeden inspelen op vele schakels, aan de sensorische zowel als de motorische kant, van de ketens van zenuwcellen tussen zintuig en effector die de responsies van het individu op zijn milieu bemiddelen. In dit opzicht is fig. 7c (p. 100) een realistischer model dan fig. 7b. Anderzijds bevat fig. 7c nog enkele tamelijk willekeurige onderstellingen inzake de mechanismen van motivatie en geheugen. Op slechts één van de hieraan verbonden vragen gaan wij nog in: zijn de motivationele mechanismen al dan niet onderverdeeld in specifieke netwerken voor afzonderlijke functies?

oververzadigd door kunstmatige voeding blijken zelfs een afkeer te hebben van de prikkel op deze plaats: zij gebruiken de schakelaar om de stroom af te zetten, als de experimentator deze aanzet. Ook uit zuiver ethologische waarnemingen blijkt dat uitwendige prikkels (zoals zien van voedsel), die positieve reacties (eetgedrag) oproepen zolang de daarvoor vereiste motivatie (honger) aanwezig is, na verdwijnen van die motivatie (verzadiging) niet eenvoudig als 'oninteressant' worden veronachtzaamd, maar een negatieve waarde krijgen, zodat het dier deze prikkels actief gaat mijden. Mogelijk is dit een derde factor die van belang is voor de ordelijke stabiliteit van gedrag, naast positieve terugkoppelingen binnen, en wederzijdse inhibities tussen gedragssystemen.

Het feitenmateriaal waarop wij deze discussie kunnen baseren is nog tamelijk omstreden. In een aantal gevallen bijvoorbeeld blijkt prikkeling van een bepaald punt in het czs een bepaald gedrag op te roepen. De conclusie dat de prikkel de specifieke motivatie voor dat gedrag versterkt is echter slechts onder bepaalde voorwaarden gewettigd. Onder andere moet worden uitgesloten dat het effect kan berusten op activatie van sensorische of motorische mechanismen, of op een algemene verhoging van waakzaamheid. Alleen een breed opgezet onderzoek naar de gedragseffecten van de prikkel kan hier uitsluitsel geven. In veel van het tot dusver gepubliceerde onderzoek is deze voorzorg niet, of niet voldoende genomen. Een waarschuwing dat dit niettemin noodzakelijk is, levert bijvoorbeeld de vondst van Valenstein (1969) dat LH prikkeling bij de rat soms niet opname van voedsel in het algemeen activeert, maar het dier alleen aanzet tot eten van één bepaald soort voedsel. Hier zou het effect van de prikkel eer in het sensorische dan in het motivationele vlak kunnen liggen.

Anderzijds hebben sommige auteurs op grond van breed opgezette waarnemingen geconcludeerd dat stimulus gebonden gedrag, zoals eetgedrag bij LH prikkeling, of sexueel gedrag bij prikkeling achterin de hypothalamus, essentiële overeenkomst vertoont met normaal gemotiveerd gedrag. Het is dus vrij zeker dat althans in sommige gevallen prikkeling van een bepaald punt in de hersenen een specifiek effect op een bepaalde motivatie heeft.

De vraag welke conclusies over de functionele organisatie van het czs aan dergelijke effecten mogen worden verbonden, is de laatste tijd vooral door Valenstein aan de orde gesteld. Deze vond namelijk dat een rat, die in tegenwoordigheid van voedsel en water op LH prikkeling reageerde met stimulusgebonden eetgedrag, op dezelfde prikkel met drinkgedrag kon gaan reageren na wegnemen van het voedsel. Werd vervolgens het voer weer teruggegeven, dan traden beide reacties naast elkaar op. Door geschikte manipulatie van de uitwendige situatie konden ook andere overgangen (tussen prikkelgebonden eten, drinken, knagen en poetsen) teweeg worden gebracht.

Hoe belangrijk deze vondsten ook zijn, achteraf gezien waren zij misschien te verwachten geweest. Wij moeten ons immers realiseren dat in het hele czs te allen tijde een geweldig complexe stroom van ordelijke activiteit gaande is. De kunstmatige prikkel, die aan een klein stukje van het czs wordt toegediend, valt als een steen middenin die stroom; hij dringt de getroffen cellen een normaliter waarschijn-

lijk nooit vertoond activiteitspatroon op. Het is verbazend dat het czs althans soms in staat is een dergelijke prikkel te beantwoorden met een normaal geordend gedragpatroon. Niet verbazend is echter dat de aard van dat prikkelgebonden gedrag verregaand afhangt van het patroon van de stroom waar de prikkel in wordt geworpen, dus van het totaal der signalen over uit- en inwendige toestand, die het czs op dat moment aan het verwerken is. Wel tonen de resultaten van Valenstein en zijn medewerkers duidelijker dan ooit, dat het czs moet 'leren leven met' de kunstmatige prikkel. Het vermogen tot beantwoording daarvan met een bepaald gedrag moet worden opgebouwd, en dit proces kan door de uitwendige situatie worden beïnvloed. Verder onderzoek hierover kan van groot belang zijn.

Over de vraag of de motivationele mechanismen van het czs zijn op te vatten als een aggregaat van aparte netwerken, elk met één specifieke functie, geeft dit alles nog geen werkelijk uitsluitel. Immers, als wij dergelijke netwerken postuleren moeten wij, zoals hiervoor reeds bleek, rekening houden met allerlei negatieve en positieve interacties tussen die netwerken. Het patroon van de gezamenlijke interacties hangt af van wat in elk der afzonderlijke netwerken aan in- en uitwendige signalen wordt verwerkt; omgekeerd wordt wat in het afzonderlijke netwerk gebeurt mede bepaald door de invloeden die het van andere netwerken ondergaat. Het is in principe mogelijk resultaten als die van Valenstein in termen van een dergelijk model te verklaren, temeer omdat – gezien de anatomische situatie – een kunstmatige prikkel zeer wel elementen van twee verschillende specifieke netwerken tegelijk kan raken.

Het lijkt echter even goed mogelijk de hier besproken feiten te interpreteren in termen van een model dat geen specifieke netwerken kent. Extreem geformuleerd komt dit alternatief op het volgende neer. Weliswaar zijn de motivationele signalen die het czs ontvangt veelal specifiek, in die zin dat zij voor slechts één functie relevant zijn, maar alras na hun binnenkomst in het czs (na passage van slechts een paar synapsen) belanden zij in een diffuus netwerk, op elk neuron waarvan allerlei verschillende motivationele en andere signalen convergeren, waarbij in principe elk signaal ieder deel van het netwerk kan bereiken. Dadelijk rijst de vraag hoe een dergelijk systeem ordelijk gedrag kan genereren. Blijkbaar kan het slechts in een beperkt aantal, relatief goed van elkaar te onderscheiden functie-toestanden verkeren. Elk van die toestanden correspondeert met één

bepaalde manier van verwerken van het totaal der ontvangen informatie (in die zin, dat aan bepaalde signalen bijzonder gewicht wordt toegekend), en uit zich in de uitvoering van een bepaald gedrags-systeem. Overgangen van de ene funktietoestand naar de andere worden veroorzaakt door verschuivingen in het totale complex van ontvangen signalen. Deze verschuivingen kunnen geleidelijk zijn, maar leiden bij het passeren van bepaalde kritieke punten tot tamelijk sprongsgewijze verandering van funktietoestand. Het ligt voor de hand hier te denken aan de analogie met een computer, die al naar gelang van het ingeschakelde programma, de ingevoerde gegevens op verschillende manieren bewerkt, en overeenkomstig verschillende maar altijd ordelijke resultaten produceert.

Dit 'herprogrammeringsmodel' begint verschillende onderzoekers aan te spreken. Zo is, op grond van het naast elkaar bestaan van twee verschillende opstijgende banen voor somatosensorische berichten (tastzin, etc.) geopperd, dat het snelst geleidende van de twee kanalen (evolutionair het jongste) zou dienen voor het inschakelen van een programma in het czs, dat bepaalt hoe het andere, veel complexer georganiseerde kanaal de informatie zal verwerken (Wall, 1972).

Overigens is het verschil tussen de beide modelvoorstellingen, die wij hier tegenover elkaar plaatsen, kleiner dan het op het eerste gezicht lijkt. Het gaat in feite om een gradueel verschil, want hoe sterker in het 'specifieke netwerken model' de interacties zijn, des te meer nadert het tot het 'herprogrammeringsmodel'. De werkelijke structuur van het czs zal tussen beide extremen in liggen, maar veel onderzoek zal nodig zijn eer wij precies kunnen zeggen waar.

Eén ding is echter al duidelijk. Willen wij de gedragsfuncties van het czs begrijpen, dan moeten wij niet alleen de machinerie van de afzonderlijke gedragssystemen ophelderen. Wij moeten vooral ook aandacht besteden aan het mechanisme van de overgang van het ene gedrag naar het andere. Hierover is nog maar weinig bekend. Het vermelden waard is echter dat de laatste jaren van verschillende kanten⁸, op uiteenlopende gronden en in verschillende bewoordingen, is

* In de geopperde richting wijst ook een analyse van de gedragseffecten van VMH prikkeling bij de rat, onlangs in ons laboratorium verricht door J. G. Veening.

geopperd dat de VMH een belangrijke rol speelt bij de herprogrammering van het czs (Grossman, 1966). Dit houdt natuurlijk niet in, dat de VMH daarnaast geen specifieke motivationele functies zou kunnen vervullen, en evenmin dat de functietoestand van het czs door de VMH alléén wordt bepaald.

Slotopmerkingen

Voorshands valt nog niet veel definitiefs te zeggen over de hersenmechanismen van het gedrag. Zelfs het begrippenapparaat, dat ons in staat moet stellen de juiste vragen te formuleren, is nog in opbouw. In dit artikel is het begrip 'motivatie' centraal gesteld. Wij hebben dit voorlopig gedefinieerd als het complex van factoren dat aansprakelijk is voor de wisselende bereidheid van het individu om een gegeven situatie te beantwoorden met een bepaalde responsie. Deze definitie is erg breed, maar inderdaad zijn sommige onderzoekers geneigd het begrip motivatie zo wijd te stellen dat het de hele functietoestand van het czs op een gegeven moment omvat. Anderen daarentegen zoeken naar een definitie die het mogelijk maakt bijvoorbeeld de invloeden van motivatie op de responsiviteit te onderscheiden van die van leerprocessen, e.d. Het is immers nuttig, zoals in het geval dat een proefdier na een ingreep in het czs een tevoren aangeleerde handeling voor het verwerven van voedsel minder vaak verricht, om te kunnen specificeren of de gedragsverandering berust op verminderde motivatie, uitwissing van het geheugenspoor waarop de handeling berust, veranderde sensorische analyse van de buitenwereld, of storing van herprogrammering van het czs. Wij gaan hier echter niet in op de problemen verbonden aan een beperktere definitie van het motivatie begrip.

Willen wij de hersenmechanismen van gedrag ophelderen, dan moeten wij op zijn minst in staat zijn vast te stellen in welke functietoestand het czs op een bepaald moment verkeert. Dit hangt af van een groot aantal fysiologische variabelen, zo groot in feite dat het wel altijd onmogelijk zal blijven deze alle tegelijkertijd zo nauwkeurig te meten, dat wij de functietoestand volledig fysiologisch kunnen definiëren. De beste indicator voor de toestand van het czs is daarom het gedrag zelf, mits wij zeer gedetailleerde gedragswaarnemingen doen onder omstandigheden waar het proefdier het volledige spectrum van zijn natuurlijke gedrag kan ontplooiën. Dit soort waar-

nemingen is vanouds kenmerkend voor de ethologie, die daarmee een onmisbaar uitgangspunt voor de gedragsfysiologie levert.

Ethologen plegen de resultaten van hun causale gedragsanalyses neer te leggen in diagrammen, die de gedaante hebben van een hiërarchische organisatie. Het laagste niveau omvat de afzonderlijke gedragselementen. Op de hogere niveaus liggen motivationele mechanismen, gepostuleerd op grond van de gedragswaarnemingen. Uiteraard zijn dergelijke schema's niet bedoeld als bedradingsschema's van de hersenmechanismen van gedrag. Dit betekent echter niet dat zij geen betekenis hebben voor de gedragsfysiologie. Zij zijn namelijk op te vatten als een diagrammatische representatie van instructies voor programmering van het zenuwstelsel. Een beperking is, dat de dynamiek van de programmering uit zulke schema's niet goed kan worden afgelezen, zelfs niet als ook de nodige terugkoppelingen van de uitvoering van gedrag daarin zijn opgenomen, maar die beperking geldt ook voor fysiologische schema's als dat van figuur 3.

Stellen wij tenslotte opnieuw de vraag naar een model van de mechanismen van gedrag, dat kan dienen als gezamenlijk uitgangspunt voor gedragsstudies en hersenonderzoek, dan blijkt dat dit model nog maar nauwelijks in zicht komt. Het is duidelijk dat het geen zin heeft om te streven naar een model dat tegelijk een volledig bedradingsschema van het czs is, en de dynamiek van herprogrammering en verdere informatieverwerking volledig specificeert. Dat volledige model zou veel te ingewikkeld zijn voor praktisch gebruik, als wij het al konden vervaardigen. Wij zullen moeten streven naar een compromis tussen praktische hanteerbaarheid en het vereiste minimum aan realisme. Waar dit compromis ligt, hangt af van de doelstelling van het onderzoek. Voor globale voorspelling, bijvoorbeeld van de totale hoeveelheid tijd die een individu per dag aan eten zal besteden, kunnen wij volstaan met een globaal model, maar om van moment tot moment de opeenvolging van zijn verschillende handelingen te voorspellen, zullen wij moeten trachten een overeenkomstig gedetailleerd model op te bouwen.

G. A. VAN OORTMERSSEN

Variatie, genotype en fenotype

Bij de bestudering van levende organismen is de verscheidenheid in structuren en vormen zeer opvallend. Die variatie kan door ons beschreven worden en op grond van de geconstateerde verschillen maken we indelingen als bijvoorbeeld het planten- en dierenrijk, orden, soorten, etc. Individuen van één soort lijken erg veel op elkaar, maar bij nadere bestudering vinden we ook verschillen. Wanneer we voldoende gedetailleerd waarnemen, komen we zelfs tot de conclusie, dat er waarschijnlijk geen twee individuen te vinden zijn die dezelfde verschijningsvorm (fenotype) bezitten. We blijken te doen te hebben met een oneindig grote variatie, zowel binnen als tussen soorten.

De individuen, die met elkaar die variatie in vorm en structuur vertonen, zijn ontstaan uit andere individuen: de ouders. Evenals hun ouders zijn geslachtsrijpe individuen in staat het beginstadium van nieuwe individuen te vormen. In het geval van bisexuele voortplanting dragen twee individuen, die in sexe verschillen, ieder een deel bij aan dat beginstadium (zygote). Een essentieel onderdeel van die bijdrage is de erfelijke aanleg. In die erfelijke aanleg is informatie gelegen. Informatie die het nieuwe individu nodig heeft om zich op soortgelijke manier te kunnen ontwikkelen als zijn ouders. Een beginnend individu staat echter niet op zichzelf, het bevindt zich in een milieu (onder milieu kunnen we in principe verstaan alles wat buiten de erfelijke aanleg is gelegen en mee van invloed is op de ontwikkeling van een individu). Door wisselwerking tussen de informatie uit zijn erfelijke aanleg en de informatie die tot hem komt vanuit dat milieu kan het individu zich gaan ontwikkelen. Zowel de erfelijke aanleg als het milieu zijn hierbij even onmisbaar. Een bevrucht ei zal zich zonder invloed vanuit een milieu niet gaan ontwikkelen. Men denke bijvoorbeeld aan de warmteprikkel die een vogelei nodig heeft om zich te

kunnen ontwikkelen tot jonge vogel. Evenmin zal een ei zonder de invloed van erfelijke aanleg zich gaan ontwikkelen, zoals Costello (1940) aantoonde bij oöcyten van de borstelworm *Nereis*.

Door erfelijkheidsonderzoek, zoals bijvoorbeeld dat van Mendel, is komen vast te staan dat het bestaan van verschillen tussen de fenotypen van individuen van één soort geheel of voor een deel terug te voeren is op verschillen in erfelijke aanleg tussen die individuen. Daarnaast is echter ook aangetoond (zie het voorbeeld van de goudvinken hierna) dat fenotypische verschillen kunnen ontstaan door milieuverschillen, die de individuen hebben ondervonden tijdens hun ontwikkeling.

Wanneer we nu verschillen constateren tussen individuen, dan rijst onmiddellijk de vraag: zijn deze verschillen tot stand gekomen doordat de individuen zich hebben ontwikkeld in verschillende milieus of zijn de individuen verschillend voor wat betreft hun erfelijke aanleg? Wat we bedoelen met de vraag is, of de verschillen door het milieu of door de genen worden bepaald. Het gaat hierbij dus niet om het eindprodukt dat altijd zowel door genen als milieu wordt bepaald, maar om de uiteindelijke ontogenetische oorsprong van de verschillen, die bij een juiste experimentele benadering tot hetzij het milieu of de genen herleid kunnen worden. Zie ook het hoofdstuk waarin Kruijt de ontogenie van gedrag behandelt.

Onder gewone omstandigheden zullen individuen van een populatie zelden genetisch identiek zijn, noch zullen ze tijdens hun ontwikkeling tot volwassen individu onder voor ieder identieke omstandigheden geleefd hebben. Verschillen tussen individuen van een populatie (fenotypische variatie) zullen dus òf door variatie in genotypen òf door variatie in milieu kunnen zijn veroorzaakt.

Om antwoord te kunnen geven op de vraag naar de mate waarin een eigenschap erfelijk bepaald is, staan genetici een aantal methoden ter beschikking. Bij die methoden is het van essentieel belang, dat variatie, die door milieuvloeden zou kunnen ontstaan, zoveel mogelijk wordt uitgeschakeld. Een geneticus zal er dus naar streven het milieu voor al zijn proefdieren zo goed mogelijk identiek te houden. Op deze manier heeft men ontdekt dat in de erfelijke aanleg van individuen (genotypen) evenveel variatie kan worden gevonden als in hun verschijningsvormen (fenotypen). Fenotypische verschillen tussen individuen kunnen dus geheel berusten op verschillen tussen de betrokken genotypen.

Ouders en nakomelingen

Wanneer twee ouderparen voor een eigenschap van elkaar verschillen dan verwachten we, in het geval dat het verschil een erfelijke basis heeft, dat ook hun nakomelingen hetzelfde verschil zullen vertonen. Immers, de nakomelingen zullen grotendeels dezelfde erfelijke aanleg hebben als hun ouders. Mogen we nu omgekeerd ook aannemen dat, wanneer voor een bepaalde eigenschap de nakomelingen op hun ouders lijken, er van erfelijk bepaalde aanleg voor die eigenschap sprake zal zijn? We moeten bij gebruik van dit criterium voorzichtig zijn met onze conclusies, zoals zal blijken uit het volgende voorbeeld. Nicolai (1959) beschreef de zang van twee mannetjes goudvinken. De één zong op een manier zoals we dat van goudvinken gewend zijn, de ander op een manier die deed denken aan de zang van een kanarie. Manlijke nakomelingen van die twee goudvinken vertoonden onderling eenzelfde verschil als hun vaders. We zouden hieruit de conclusie kunnen trekken dat het verschil in zang berust op een verschil in erfelijke aanleg. De verklaring van het verhaal is echter, dat de kanarie-achtig zingende vader bleek te zijn opgegroeid bij kanaries. Hij had geleerd op een kanarie-achtige manier te zingen en zijn zonen namen dit weer van hem over. Dit geval maakt duidelijk dat bij dergelijke proeven duidelijk rekening gehouden dient te worden met de milieu-invloeden waaraan de ouders van ons proefmateriaal hebben blootgestaan.

In de praktijk blijkt, dat het erg moeilijk is voor de geneticus om de milieus voor alle proefdieren identiek te houden. Dieren uit één inteeltstam, waarvan we aannemen dat ze genetisch identiek zijn, vertonen toch variatie in verschijningsvorm, ook al zijn ze in eenzelfde milieu opgegroeid (Falconer, 1960; Lerner, 1954). Kleine voor ons niet direct aanwijsbare verschillen in milieu worden beschouwd als oorzaak van de fenotypische variatie in inteeltstammen. Het gelijken of niet gelijken van nakomelingen op hun ouders zal op zichzelf dus nooit een overtuigend bewijs kunnen zijn voor het al of niet hebben van eenzelfde erfelijke aanleg.

Variatie en onderzoeksmethoden

Als concrete manifestatie van de erfelijke aanleg hebben we de chromosomen, en met name het daarin gelegen desoxyribonucleïnezuur

(DNA), leren kennen (zie b.v. Knippers, 1971). De erfelijke aanleg bij hogere organismen is altijd dubbel aanwezig. De ene helft is afkomstig van de moeder, de andere helft van de vader. Beide delen zijn in principe als informatiebron van belang. Een verandering in één helft van de erfelijke aanleg leidt soms, maar lang niet altijd, tot verandering in de fenotypische expressie van het organisme, zodat binnen een individu latente genetische variatie aanwezig kan zijn. We weten ook, dat verschillen tussen individuen kunnen berusten op verschillen in één of meerdere plaatsen van de erfelijke aanleg. Een dergelijke plaats noemen we een locus, hierop is dus een erfelijke factor gelegen. Veranderingen op zo'n plaats duiden we aan als een mutatie en de verschillende toestanden die mogelijk zijn op zo'n plaats als allelen van dat locus.

Door kruisingsproeven uit te voeren op de manier zoals Mendel heeft gedaan (zie Wellensiek, 1965), kunnen we er achter komen hoeveel erfelijke factoren, hoeveel loci van de erfelijke aanleg, betrokken zijn bij het tot stand komen van een eigenschap. Ook kunnen we door dergelijke kruisingsproeven inzicht krijgen in de relatieve sterkte van invloed van de factoren die deelnemen. Dit is bijvoorbeeld het geval indien de één de ander in zijn werking overheerst, zoals bij dominantie en epistasie, of dat de factoren in hun werking elkaar aanvullen in positieve of negatieve zin; men spreekt in dat geval van additieve genetische variatie (zie Scharloo, 1967, p. 137).

Uit genetisch onderzoek aan morfologische structuren is gebleken, dat de meeste eigenschappen die wij bestuderen complex van karakter zijn in die zin, dat meerdere erfelijke factoren betrokken zijn bij het tot stand komen van een eigenschap (Falconer, 1960). Minder vaak kan worden vastgesteld dat een eigenschap door één of twee loci wordt bepaald.

Bestuderen we alle individuen van een populatie voor een eigenschap die door één locus wordt beïnvloed, dan is die erfelijke invloed veelal herkenbaar als een betrekkelijk gering aantal klassen van van elkaar-verschillende fenotypen, die in die populatie zijn te onderscheiden. We hebben dan met discontinue variatie te maken. Het aantal klassen dat zich voordoet is afhankelijk van het aantal allelen dat in de populatie voor een locus aanwezig is. In het geval van polygenie zijn meerdere loci betrokken bij de bepaling van een eigenschap. Bezit de populatie voor ieder van die loci een aantal allelen, dan zal grote variatie aan fenotypen voor die eigenschap mogelijk zijn. Heb-

ben die loci daarbij slechts een gering effect op de bestudeerde eigenschap (en dat is in werkelijkheid voor de meeste loci het geval), dan is de invloed van de verschillende genotypen niet meer duidelijk van elkaar te onderscheiden, d.w.z. de fenotypen zijn zo weinig verschillend van elkaar dat we geen duidelijke klassen meer kunnen onderscheiden. We spreken dan van continue variatie.

De fenotypische variatie die we in populaties van genetisch identieke dieren, zoals inteeltlijnen tegenkomen, is ook continue variatie. Continue variatie in een populatie kan dus òn door erfelijke aanleg òn door milieu invloeden ontstaan.

Hoe kan men er nu achter komen of continue fenotypische variatie voor een bepaald kenmerk wordt veroorzaakt door genetische variatie of niet? In dat geval paren we onderling diè dieren uit een populatie die een hoge waarde voor een kenmerk bezitten. Hetzelfde doen we voor de dieren die een lage waarde bezitten. Vinden we nu tussen de waarden van ouders en nakomelingen een grote overeenkomst dan is dit een aanwijzing voor een sterke mate van erfelijk bepaald zijn van de variatie die we in de populatie aantreffen. De mate van overeenkomst tussen ouders en nakomelingen is een maat voor de relatieve sterkte van de erfelijke aanleg. Om niet-onderkende milieuinvloeden te achterhalen kunnen we, in een controleproef, ouder-kind verwisseling toepassen om te zien of de overeenkomst tussen nakomelingen en hun werkelijke ouders blijft bestaan. Deze controleproef is zeker nodig wanneer er van ouderzorg sprake is.

Zetten we de paringen van dieren met hoge waarden onderling en dieren met lage waarden onderling in de volgende generaties voort, met andere woorden gaan we selecteren voor hogere en lagere waarden, dan zullen we bij aanwezigheid van erfelijke variatie voor een kenmerk een steeds groter verschil gaan vinden tussen de selectielijnen. Wat er eigenlijk gebeurt, is, dat erfelijke variatie die een hoge waarde veroorzaakt, samengebracht wordt in de ene selectielijn en erfelijke variatie voor lage waarden in de andere lijn, zodat de werking van de genen die coderen voor een hoge expressie, niet meer tegenwerkt, en dus 'verdoezeld' wordt door genen voor lage expressie, en andersom. Is geen erfelijke variatie aanwezig, dan zullen milieuvariëaties de expressie van het kenmerk willekeurig beïnvloeden, en vinden we geen invloed van selectie.

Kort samengevat: Genetici staan dus drie methoden ten dienste om in fenotypische variatie erfelijke aanleg aan te tonen, namelijk

ouders-nakomelingschap vergelijking, kruisingsproeven en selectie. Tevens kan uit deze methoden vaak worden afgeleid hoe de vererving plaatsvindt.

Gedragsgenetisch onderzoek

Erfelijkheidsonderzoek aan gedrag is pas de laatste tientallen jaren goed op gang gekomen. De reden hiervan is, dat gedragseigenschappen niet bij voorkeur gekozen worden voor genetisch onderzoek, omdat ze hiervoor minder geschikt zijn dan andere kenmerken. Een gedragseigenschap is niet ten allen tijde voorhanden zoals een morfologische eigenschap, het meten van een gedragseigenschap vraagt in de meeste gevallen dan ook een specifieke en vaak nogal omslachtige proefopzet. Bovendien is het voor gedragseigenschappen relatief moeilijker om variatie, ontstaan door milieu invloeden, te vermijden. Men denke bijvoorbeeld aan de invloed die ouderzorg (opvoeding) kan hebben op de ontwikkeling van gedrag. Ook in dit opzicht vragen gedragsgenetische experimenten stringenter eisen ten aanzien van het milieu waarin de proefdieren moeten worden gehouden, zowel vóór als tijdens de experimenten. Dat gedragsgenetisch onderzoek steeds meer belangstelling geniet, is onder andere een gevolg van de discussie die in de gedragswetenschappen ontstond over het zogenaamde 'nature-nurture' probleem, waarbij sommige onderzoekers zover gingen dat ze beweerden dat van erfelijke aanleg van gedrag geen sprake kon zijn. Voor deze discussie zij verwezen naar het hoofdstuk van Kruijt.

De vraag die wij ons hier moeten stellen is, kunnen we van erfelijk-bepaald-zijn van gedrag spreken of niet?

Tryon verrichtte in 1927 een selectie-experiment met ratten. Uitgaande van een heterogene groep ratten selecteerde hij 18 generaties lang op het vermogen om in een doolhof de weg goed te kunnen vinden. Iedere generatie selecteerde hij de knapsten en de domsten uit de beschikbare dieren en paarde de knapsten met de knapsten en de domsten met de domsten. Zo verkreeg hij reeds na zeven generaties zijn zogeheten 'maze-bright' en 'maze-dull' lijnen, die, voor wat betreft het maken van het aantal fouten bij het doorlopen van het doolhof, geen overlap meer met elkaar vertoonden. Na 18 generaties beëindigde hij de selectie en vond, dat het verschil tussen de lijnen bleef bestaan in de nakomelingen. De mogelijkheid dat de jongen het

verschil in gedrag tussen de lijnen hadden geleerd van hun ouders was in dit geval niet aanwezig (zie ook Vossen, 1966).

Hirsch (1962) en anderen gebruikten in een selectie-experiment fruitvliegjes (*Drosophila*). Bij deze dieren is van ouderzorg in het geheel geen sprake. Zij selecteerden op positieve en negatieve geotaxis en fototaxis. Dit werd gedaan met behulp van een doolhof (fig. 1), geschikt voor zogenaamde 'mass-screening', d.w.z. dat er meerdere dieren tegelijkertijd in gemeten kunnen worden. De proefdieren kunnen aan één kant vanuit een buisje het doolhof binnen lopen. In het doolhof krijgen de *Drosophila*'s verschillende malen achtereen de keuze om (bijvoorbeeld in geval van geotaxis) naar boven of naar beneden te lopen. Dieren die alleen naar boven lopen, en dus in de bovenste eindbuis terecht komen, hebben een uitgesproken negatieve geotaxis, dieren die alleen naar beneden lopen een positieve geotaxis. Afhankelijk van het aantal keuzen voor omhoog of omlaag komt een dier in één van de tussenliggende eindbuizen terecht, waar het een

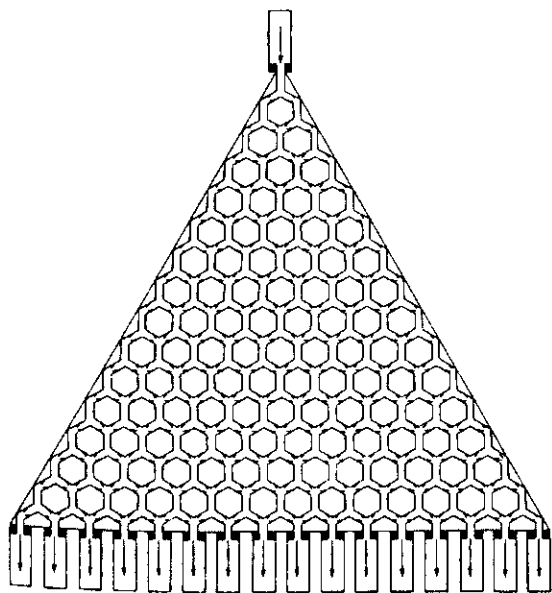


Fig. 1. Schematische voorstelling van een labyrint voor massaselectie van *Drosophila*.

bepaalde score krijgt. Door van iedere generatie de meest extreem kiezende dieren te gebruiken voor nakweek verkreeg Hirsch, en na hem vele anderen, een duidelijke reactie op selectie (fig. 2).

Een voorbeeld van selectie op een sociaal gedragskenmerk vinden we in het werk van Manning (1961), eveneens gedaan met *Drosophila*'s (*D. melanogaster*). Manning selecteerde op paringssnelheid. Uit 50 wildtype mannetjes en 50 wildtype vrouwtjes, in een buis bij elkaar gezet, selecteerde hij steeds de paren die snel tot copulatie kwamen en de paren, die een zeer lange tijd nodig hadden om tot copulatie te komen, en kweekte daarmee verder. In de uitgangspopulatie paarde de helft van de vliegjes in een dergelijke proef binnen 6 minuten. Na 7 generaties selectie was dit in de snel parende lijn

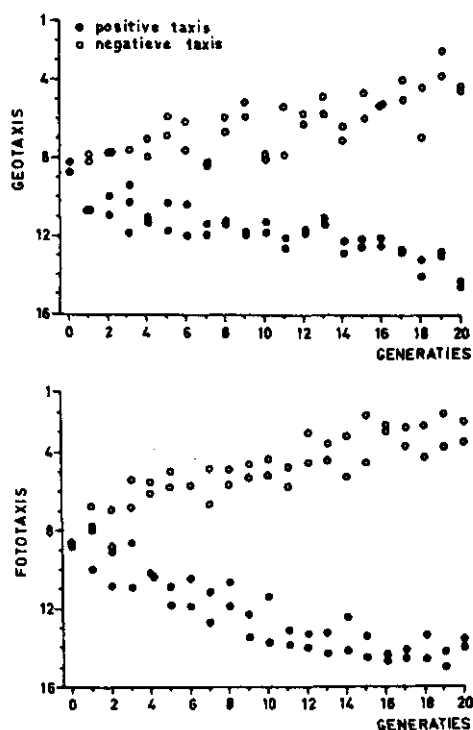


Fig. 2. Resultaat van selectie op geotaxis en fototaxis bij *Drosophila pseudoobscura* met behulp van een labrynt voor massaselectie. Vrij naar Dobzhansky (1968).

gereduceerd tot 3 minuten en in de langzaam parende lijn vertraagd tot een half uur. Bastock (1956) had in eerder gedaan onderzoek aan *Drosophila melanogaster* ook verschillen gevonden in paringssnelheid en wel tussen wildtype vliegjes (genotype op het yellow-locus $+/+$ of $+/y$) en hun 'yellow'-mutanten (genotype y/y). Het verschil in paringssnelheid bleek te worden veroorzaakt door verschillen in de frequenties van twee handelingen uit het mannelijke baltsgedrag, namelijk de gedragselementen vibratie en likken (vibratie wil zeggen dat het mannetje, dwarsstaande voor het wijfje, met de vleugel die naar het wijfje is toegekeerd, vibrerende bewegingen uitvoert; likken wil zeggen dat het mannetje de genitaliën van het vrouwtje likt). Bastock toonde aan dat deze beide gedragingen uit het mannelijk baltsgedrag de belangrijkste stimulators zijn voor de vrouwtjes. Het minder frequent voorkomen van deze beide gedragingen doet de baltsceremonie minder snel verlopen, zoals bij de yellow mutanten het geval is. Manning vond in zijn selectielijnen dat de vliegjes uit de snel parende lijn eveneens hogere frequenties vibratie en likken vertoonden dan de vliegjes uit de langzaam parende lijn. Het erfelijk bepaalde verschil in paringssnelheid tussen de selectielijnen was dus terug te voeren op frequentieverschillen in deze twee balts-handelingen, ontstaan door selectie.

Een laatste voorbeeld van selectie op een gedragskenmerk vinden we in het onderzoek van Lagerspetz (1964). Zij selecteerde huismuizen op hoge en lage agressie, gemeten volgens een intensiteitsschaal waarin een groot aantal agonistische gedragingen werden verwerkt.

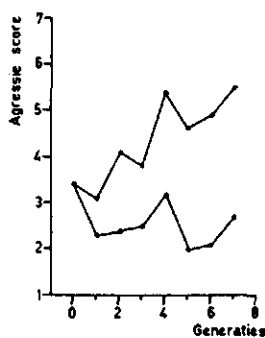


Fig. 3. Selectie voor hoge en lage agressiescore bij huismuizen. Vrij naar Lagerspetz (1964).

Reeds na twee generaties selectie was het verschil tussen de hoge en de lage lijn significant (fig. 3). Na zeven generaties echter werd het verschil tussen de lijnen niet groter. Deze en andere selectie experimenten vormen een overtuigend bewijs, dat variatie in gedrag, dus verschillen in gedrag tussen individuen, voor een deel erfelijke oorzaken hebben en niet alleen op rekening van milieu-invloeden kunnen worden geschreven. Bovendien blijkt uit de voorbeelden dat dit geldt voor sociaal gedrag zowel als voor niet-sociaal gedrag.

Erfelijkheidsregels en gedrag

Het Tryon-effect Nu duidelijk is, dat erfelijke aanleg een rol speelt bij het tot stand komen van gedrag, kunnen we ons afvragen of we bij gedragskenmerken dezelfde genetische mechanismen terugvinden als die welke gevonden zijn voor morfologische kenmerken; of dat gedrag eventueel op een andere wijze zou vererven.

Het belangrijkste gegeven dat tot de laatste veronderstelling aanleiding geeft, staat bekend als het Tryon-effect. Nadat Tryon (1940) door selectie zijn hiervoor besproken 'maze-bright' en 'maze-dull' lijnen had verkregen, kruiste hij de lijnen onderling. Hij vond toen een verschijnsel dat, zoals naderhand bleek, regelmatig bij gedragskenmerken te vinden is, in tegenstelling tot andere kenmerken.

Van inteeltlijnen mogen we aannemen, dat de meeste factoren in homozygote toestand aanwezig zijn, m.a.w. in dieren uit dergelijke lijnen zal nauwelijks nog genetische variatie aanwezig zijn (fig. 4). De dieren zijn genetisch identiek. Onderzoeken we dergelijke lijnen voor een morfologisch kenmerk dan vinden we dat er toch voor dat kenmerk fenotypische variatie te vinden is. Kruisen we twee van dergelijke lijnen, die duidelijk van elkaar verschillen voor het gekozen kenmerk, dan vinden we een F1 generatie die minder variatie vertoont dan de beide ouderlijnen, terwijl we hier ook te maken hebben met een groep genetisch identieke dieren. De F1 dieren zijn echter volledig heterozygoot, in tegenstelling tot hun ouders die allen homozygoot waren. Op grond van experimentele gegevens en theoretische overwegingen wordt het verschil in variatie tussen inteeltlijnen en hun F1 nakomelingen verklaard door aan te nemen, dat heterozygote dieren beter gebufferd zijn tegen milieu-invloeden tijdens hun ontwikkeling dan homozygote dieren (Lerner, 1954; Waddington, 1957). Kruisen we F1 dieren onderling, dan vinden we onder de F2 dieren weer

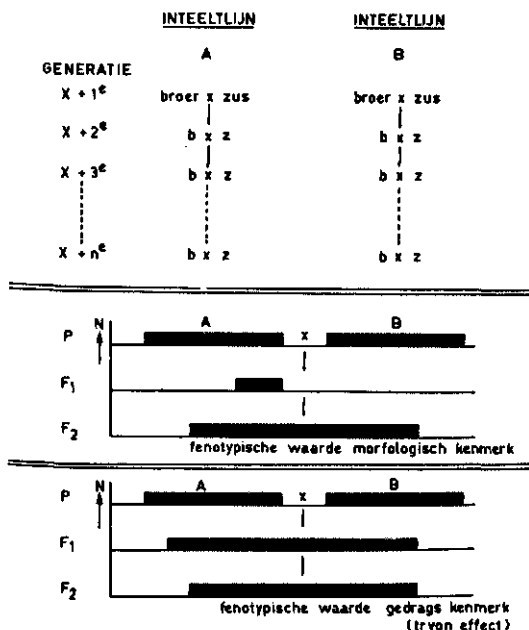


Fig. 4. Schematische voorstelling van het Tryon-effect.

een grotere variatie tengevolge van uitsplitsing (segregatie) van de erfelijke factoren. Bij gedragskenmerken echter vinden we in veel gevallen juist het tegenovergestelde, namelijk een variatie in F1 dieren die groter is dan die van ieder van de ouderstammen en een F2 die minder of hoogstens evenveel variatie vertoont als de F1.

Dit verschijnsel van een onverwacht grote variatie in de F1 wordt het Tryon-effect genoemd. Hirsch (1962) vond het voor geotaxis bij *Drosophila*'s, Fuller & Thompson (1960) vermeldten het voor loopgedrag en diverse vormen van leergedrag bij muizen en ratten, Scott (1954) toonde het aan voor agressief gedrag bij honden en Van Oortmerssen & Beardmore (1967) vonden het voor nestbouwgedrag bij muizen. Hieruit blijkt dus dat het in allerlei aspecten van gedrag te vinden is.

Op grond van dit verschijnsel, dat vooralsnog niet begrepen is, veronderstellen sommige onderzoekers (o.a. Roberts, 1967) dat bij gedrag andere erfelijkheidmechanismen een rol zouden kunnen spelen dan bij morfologische eigenschappen het geval is. Bijvoorbeeld, dat

in de F2 generatie mogelijk niet de Mendelse regel van het zich uitsplitsen van factoren plaatsheeft; of dat het fenotypische beeld dat men zou kunnen verwachten op grond van de wetten van Mendel verstoord wordt door een grotere variatie in gedragskenmerken als gevolg van een grotere gevoeligheid voor variatie in het milieu of misschien doordat een relatief groter aantal gen-interacties een rol spelen bij het totstandkomen van gedragsfenotypen. Voor de laatste mogelijkheid werd een aanwijzing gevonden door Van Oortmerssen & Beardmore (1967) en Van Oortmerssen (1970). Hij vond dat de potentie van sommige huismuizen om goede bolvormige (slaap)nesten te kunnen bouwen veranderingen onderging, niet alleen gedurende de ontwikkelingsfase van de dieren, maar ook in het volwassen stadium. Het is namelijk zó dat, gedurende het ouderworden, de mate waarin het nestmateriaal geschikt gemaakt wordt voor nestbouw (het z.g. rafelen) zich stelselmatig kan wijzigen. Er zijn aanwijzingen dat dit verschijnsel alleen wordt vertoond door de heterozygote dieren. Aangezien deze veranderingen echter niet voor alle dieren in dezelfde levensfase plaatsvinden en niet voor alle individuen in dezelfde richting verlopen, veroorzaken ze in een momentopname van een F1 populatie een grote variatie in rafelscores. Hoe deze veranderingen tot stand komen is echter niet duidelijk. De vraag blijft dus: Vererft gedrag op een andere wijze dan andere kenmerken? Van belang in dit verband is om te zien of er experimenten zijn verricht waarbij de wetten van Mendel en andere verervingswetmatigheden gevonden kunnen worden.

Wetten van Mendel en andere regels Al eeuwen lang kennen we de zogenaamde dansmuizen, huismuizen die een afwijkend loopgedrag vertonen. Er zijn vele vormen van bekend (Grüneberg, 1952). Deze afwijkingen blijken in de meeste gevallen te berusten op mutaties van een enkel locus, die als primair effect hebben, dat er zich abnormaliteiten in de gehoor- en evenwichtsorganen ontwikkelen, met als secundair effect hiervan het afwijkende loopgedrag.

Een tweede voorbeeld van een monofactorieel bepaald gedragsfenotype is het reeds aangehaalde verschil in paringsgedrag tussen wildtype *Drosophila*'s en hun yellow mutanten. De mutatie yellow verlaagt echter niet alleen de frequentie van enkele baltshandelingen; hij heeft ook invloed op een geheel ander kenmerk, namelijk de lichaamskleur. Deze is bij de yellow mutanten geel, in plaats van de

grijze wildtype kleur. Dit verschijnsel dat een gen op twee of meer verschillende kenmerken invloed uitoefent heet pleiotropie en komt algemeen voor.

Voor wat betreft de balts hebben we echter ook gezien dat door selectie eenzelfde effect kan worden verkregen als met de mutatie yellow. Door selectie voor lage paringssnelheid zijn allelen, ieder met een soortgelijk doch klein effect, tezamen gebracht, zodat ze met elkaar dezelfde uitwerking hebben als het allel yellow, dat een relatief groot effect heeft. Polygenie, het verschijnsel dat meerdere erfelijke factoren effect hebben op dezelfde eigenschap, komt dus voor bij gedragsfenotypen, en er kan sprake zijn van erfelijke factoren met een groot effect en erfelijke factoren met een klein effect.

De mutatie yellow gedraagt zich voor het baltsgedrag recessief ten opzichte van het wildtype, hetgeen wil zeggen dat de dominantie-regel van Mendel geldt.

Rothenbuhler (1967), die met honingbijen werkte, vond, dat er bijenvolken waren die resistent bleken te zijn tegen 'American foul-brood', een bacterieziekte die dodelijk is voor bijenlarven. Andere volken daarentegen vertoonden geen resistentie. Hij onderzocht dit verschijnsel en vond dat de werksters van de resistente volken zogenaamd 'hygiënisch' gedrag vertoonden, d.w.z. ze maakten de broedcellen van zieke larven open en verwijderden de larven uit de korf. De werksters van de niet-resistente volken deden dit niet. Hij kruiste daarna resistente en niet-resistente bijenvolken. De F1 volken bleken niet resistent tegen de ziekte. De F1 werd daarna teruggekruist met de resistente ouderstam. Onder de werksters van de uit terugkruising verkregen volken vond Rothenbuhler exemplaren die:

- a het volledige hygiënische gedrag vertoonden
 - b wel de cellen openen, maar niet de larven verwijderen
 - c noch de cellen openen, noch de larven verwijderen
 - d wel larven verwijderen, maar zelf nimmer cellen open maakten.
- We hebben in dit geval dus te doen met een dihybride eigenschap, een eigenschap waarbij 2 loci betrokken zijn, waarbij de allelen die voor hygiënisch gedrag coderen recessief zijn t.o.v. die welke dit niet doen. De beide factoren vererven bovendien onafhankelijk van elkaar en splitsen daardoor uit in de terugkruisingsgeneratie.

Nog een ander onderzoek is dat van Caspari (1958) aan het motje *Ephesia kühniella*. Bij dit motje zijn van een bepaald locus twee allelen bekend, waarvan het ene dominant is t.o.v. het andere. Dieren

met het dominante allel hebben een bruine testis, dieren die homozygoot zijn voor het recessieve allel hebben een rode testis. Beide allelen hebben een pleiotroop effect, namelijk de aanwezigheid van het dominante allel veroorzaakt tevens een hogere paringsfrequentie en de homozygoot recessieve dieren hebben een relatief grotere levensvatbaarheid onder omstandigheden, waarbij concurrentie optreedt. De kleur van de testis speelt bij deze verschijnselen geen enkele rol. Heterozygote dieren hebben een bruine testes, maar bovendien verenigen deze dieren in zich zowel het voordeel van de hogere paringsfrequentie als dat van de grotere levensvatbaarheid. In populaties hebben de heterozygote individuen dus voordeel boven de beide typen homozygoten. Dit verschijnsel wordt heterosis genoemd, waaronder o.a. verstaan wordt dat heterozygoten, om welke oorzaak dan ook, een hogere 'fitness' bezitten dan homozygoten, d.w.z. dat heterozygote individuen een groter aandeel zullen hebben in de totstandkoming van nakomelingschap dan homozygoten. Heterosis is bij morfologische eigenschappen een veel gevonden verschijnsel en het is onderkend als een belangrijk mechanisme voor het handhaven van genetische variatie in een populatie.

Ten slotte nog een experiment dat antwoord geeft op de vraag of we factoren die gedrag beïnvloeden kunnen lokaliseren op de chromosomen. Momenteel zijn genetici in staat om te bepalen op welke chromosomen de loci liggen die een bepaald kenmerk beïnvloeden. Vooral *Drosophila*'s zijn hiervoor geschikt omdat ze weinig (4 paar) chromosomen bezitten. Door bepaalde kruisingen uit te voeren kunnen dieren, die slechts verschillen voor 1 chromosoom, met elkaar vergeleken worden en dus kunnen we het verschil in effect daarvan meten. Zo bleek de factor yellow, die de parings-frequentie bij *Drosophila*'s beïnvloedt, gelegen te zijn op het X-chromosoom. Hirsch (1962) en medewerkers hebben dergelijke bepalingen gedaan aan *Drosophila*-lijnen die geselecteerd waren voor positieve- en negatieve geotaxis. Zij vonden dat loci op het X-chromosoom en op het 2e-chromosoom positieve geotaxis veroorzaakten, en dat het 3e-chromosoom voornamelijk voor negatieve geotaxis codeert.

Nogmaals het Tryon-effect Aan de hand van deze min of meer klassiek geworden voorbeelden is aangetoond, dat in dié gevallen waarin we de erfelijke achtergrond goed kunnen analyseren, we altijd de ons reeds bekende erfelijkheidsmechanismen tegenkomen. Het betreft dan

meestal ogenschijnlijk vrij simpele gedragseenheden, zoals de vibratiefrequentie bij *Drosophila*'s of het openen van cellen en het verwijderen van larven bij bijen.

Voor geotaxis bij *Drosophila*'s, waarvoor door Hirsch en medewerkers het Tryon-effect kon worden aangetoond, bleek duidelijk, dat het gaat om een kenmerk dat beïnvloed wordt door meerdere loci, verspreid over bijna alle chromosomen. Het is dus genetisch gezien, duidelijk een zeer complexe eigenschap. Bij complexe morfologische kenmerken, zoals bijvoorbeeld lichaamsgrootte, vinden we ook niet duidelijk de wetten van Mendel terug, omdat het effect van één gen niet meer herkenbaar is door de effecten, die vele andere genen op het kenmerk hebben. Dit suggereert, dat verschijnselen zoals het Tryon-effect waarschijnlijk moeten worden toegeschreven aan het complexe karakter van de gedragskenmerken, die voor studie gekozen zijn (Kortmulder, 1968).

Van genotype naar fenotype

Nu we onderkend hebben dat erfelijke factoren mee bepalend zijn voor de fenotypische expressie van gedragskenmerken, is een logisch daaruit voortvloeiende vraag: Op welke manier komt informatie-overdracht van gen tot gedrag tot stand?

Men kan deze vraag beantwoorden door genetisch verschillende individuen te onderzoeken op chemische, fysiologische en structurele verschillen en met de kennis, die daaruit wordt verkregen, de leg-puzzle tussen erfelijke aanleg en gedrag proberen vol te maken. Het is voor de hand liggend te veronderstellen dat men de meeste kans op succes zal hebben wanneer men uitgaat van dieren, die op één locus van elkaar verschillen.

Voorbeelden hiervan vormen de vele door Grüneberg (1952) beschreven 'neurologische mutanten' bij de huismuis, waartoe ook de eerder aangehaalde dansmuizen behoren. De bij de mutante vormen behorende gedragsafwijkingen zijn voor een deel terug te voeren op structurele veranderingen in het zenuwstelsel, en voor een ander deel van de mutanten op structurele veranderingen in het gehoor- en evenwichtorgaan.

Verder kennen we bij muizen ook de mutatie 'obese'. De mutante dieren vertonen vetzucht, als gevolg van een verandering in het metabolisme, waarbij het nog niet duidelijk is of het primaire effect van

hormonale of van enzymatische aard is. Deformaties in de hypothalamus spelen hierbij vermoedelijk eveneens een rol, zoals dat ook het geval is bij vetzucht die kunstmatig kan worden opgewekt door injecties met goudthioglucose. Wiepkema (1966) en anderen toonden aan dat vetzucht in vele onderdelen van het gedrag veranderingen veroorzaakt.

Een derde voorbeeld vinden we in de verschillen tussen dieren van verschillend geslacht. Het mannelijk of vrouwelijk zijn van individuen is in principe terug te voeren op een enkel verschil in de z.g. geslachtsfactor, die gelegen is op het geslachtschromosoom. Hierbij is het ene geslacht homozygoot en het andere geslacht heterozygoot voor de geslachtsfactor. De uitwerking van dit verschil komt voor een belangrijk deel tot stand via hormonale verschillen, die op hun beurt mede de gedragsverschillen tussen de geslachten bepalen.

Een klassiek voorbeeld is de fenylketonurie. Het betreft een stofwisselingsstoornis bij de mens die berust op een autosomaal recessief gen (Jervis, 1954). De individuen behept met fenylketonurie zijn zwakzinnig en vertonen afwijkende vormen van gedrag. De omzetting van fenylalanine tot tyrosine is bij deze individuen geblokkeerd omdat het enzym fenylalanine hydroxylase, dat deze omzetting bewerkstelligt, niet in voldoende mate door de lever wordt aangemaakt, zodat er in het lichaam ophopingen van tussenprodukten plaatsvinden. De invloed van dit ene allel, dat verantwoordelijk is voor de deficiëntie van het genoemde enzym strekt zich uit tot diverse lichaamsprocessen, waaronder het functioneren van het zenuwstelsel. Hieruit blijkt, dat de uitwerking van een enkel locus zeer complex van aard is. Zelfs op cellulair niveau blijkt een dergelijk complex netwerk van processen en interacties bij de uitwerking van de in de chromosomen gelegen erfelijke informatie reeds te bestaan. Dit is o.a. ook gebleken uit het werk aan bacteriën en bacteriofagen (zie bijvoorbeeld Knippers, 1971). Deze complexiteit heeft onderzoek naar de relatie gen-gedrag erg bemoeilijkt, zodat er nog maar weinig over bekend is (vgl. Caspari, 1967 en Thiessen, 1972). Duidelijk is, dat de werking van erfelijke factoren op gedrag via zeer verschillende wegen tot stand komt, via structuren zoals het zenuwstelsel, via hormonale beïnvloeding en/of via metabolische processen.

Wanneer we willen bewijzen dat gedrag invloed heeft op de evolutie van een soort dan is hiervoor essentieel dat we kunnen aantonen, dat gedrag op één of andere manier invloed heeft op de genetische samenstelling van populaties.

In het algemeen zijn gemakkelijk gedragingen te bedenken die invloed kunnen uitoefenen op de genetische samenstelling van een populatie. Variatie in bijvoorbeeld hofmakerij, paringsvoorkeur, jongenzorg, sociale tolerantie en migratie zullen allen invloed hebben op de samenstelling van een populatie en dus op haar genetische samenstelling. Vele ondersoorten, van de huismuis bijvoorbeeld, vertonen een sterk territoriaal gedrag, zodat een populatie feitelijk onderverdeeld is in kleine geïsoleerde populaties (demes) waarin slechts enkele individuen leven. Hierdoor gaat sterke inteelt optreden, met als gevolg 'genetic drift' (d.i. verlies van genetische variabiliteit door toevalsfactoren). Het territoriale gedrag van de muizen is er dus de oorzaak van dat de genetische samenstelling van de demes sterk kan gaan verschillen (Anderson, 1965).

Darwin beschreef reeds in 1871 dat, voor wat betreft het produceren van nageslacht, sommige individuen door paringsvoorkeur voordeel hebben boven anderen van dezelfde soort en dezelfde sex. Wanneer dit verschil in paringsvoorkeur samenhangt met een bepaald verschil in erfelijke aanleg, dan zal deze seksuele selectie, zoals het verschijnsel wordt genoemd, invloed uitoefenen op de genetische samenstelling van de populatie waarin het optreedt. Een voorbeeld hiervan vinden we in de gegevens van Merrell (1953) en anderen.

Hij vergeleek wildtype *Drosophila*'s met vier mutante vormen. In fertiliteit en levensvatbaarheid bleek er geen verschil te bestaan tussen deze vijf typen. Wel verschilden de wildtypen van de overigen in hofmakerij, waardoor drie van de vier mutante typen onder concurrentie omstandigheden een geringer paringssucces hadden dan de wildtypes (zie de tabel). In experimentele populaties, waarvan de gen-frequenties voor een mutant en het wildtype allel aanvankelijk gelijk waren, verminderde de gen-frequentie van de mutant zeer snel als gevolg van het verschil in paringssucces.

In sommige gevallen van seksuele selectie blijkt het selectieve voordeel van een type samen te hangen met de relatieve frequentie waarmee het in de populatie voorkomt. Dit verschijnsel wordt wel het

Paringssucces van diverse typen Drosophila melanogaster mannetjes bij wildtype vrouwtjes. Naar gegevens van Merrel (1949, 1950, 1953) en Reed & Reed (1950).

Auteur	Concurrerende typen	Verhouding in paringssucces
Merrel	'yellow' : wildtype	= 11 : 130
Merrel	'cut' : wildtype	= 9 : 64
Merrel	'raspberry' : wildtype	= 39 : 79
Merrel	'forked' : wildtype	= 63 : 52
Reed & Reed	'white' : wildtype	= 75 : 100

'zeldzaamheidseffect' genoemd.

Het werd voor het eerst beschreven door Petit in 1958 voor *Drosophila melanogaster*. Ehrman en medewerkers (1965) vonden hetzelfde verschijnsel bij *Drosophila pseudoobscura*. Het bleek dat in een *Drosophila*-populatie, bestaande uit meerdere genotypen, er in vele gevallen een paringsvoorkeur bestond voor genotypen die in lage frequentie in de populatie aanwezig waren. Dit mechanisme, waarvan de oorzaak nog onbekend is, handhaaft genetische variatie in een populatie.

We hebben gezien dat variatie in gedrag veroorzaakt kan worden door genetische variatie en dat we dit kunnen aantonen door middel van selectie. Soms echter vinden we geen reactie op selectie, ondanks het feit dat op andere gronden (bijvoorbeeld een ouders-nakomeling-schap-toets) kan worden vastgesteld dat genetische variatie aanwezig moet zijn. Een dergelijk verschijnsel deed zich voor bij het reeds eerder genoemde onderzoek aan huismuizen (Van Oortmerssen, 1970). Selectie werd uitgeoefend voor een hoge en een lage kwantiteit van het nestbouwgedrag 'rafelen'. Dit gedrag omvat het aanvreten en daardoor verruwen van nestmateriaal, zodat het beter in elkaar haakt, waardoor de muizen in staat zijn er bolvormige nesten van te bouwen. Dit gedrag moet worden gezien als een aanpassing aan een leven bovengronds waar de holtes en spleten, waarin de nesten gemaakt worden, meestal niet de ideale vorm hebben van een zelfgegraven nestholte.

In een bepaalde huismuizen-populatie bleek een grote variatie in rafelen voor te komen. Een ouders-nakomelingschap-toets, gecombineerd met een kinderverwisselings-toets toonden aan dat hieraan er-

felijke variatie ten grondslag lag. Selectie op rafelen had echter geen resultaat, voornamelijk omdat de selectielijnen reeds na één of twee generaties uitstierven. Dit verschijnsel werd nader onderzocht. De jongenproductie (fig. 5) van weinig, middelmatig en veel rafelende ouderparen werd onderling vergeleken gedurende een bepaalde tijd. In de worpgrootte werd weinig verschil gevonden. Bij de veel en weinig rafelende dieren bleken de worpen elkaar minder snel op te volgen. En van de jongen die geboren werden in deze categorieën, gingen de meesten vroegtijdig dood of ze bleken ongezond te zijn. Dit gold niet voor de middelmatig rafelende dieren. Deze kregen in de gemeten periode twee tot drie keer zoveel nakomelingen als de anderen en bijna alle jongen bleken gezond en fertiel te zijn. Onder deze nakomelingen bevonden zich alle typen rafelaars. De middelmatig rafelende muizen zijn dus kennelijk heterozygoot voor de aanleg van het rafelgedrag, en onder hun nakomelingschap heeft uitsplit-

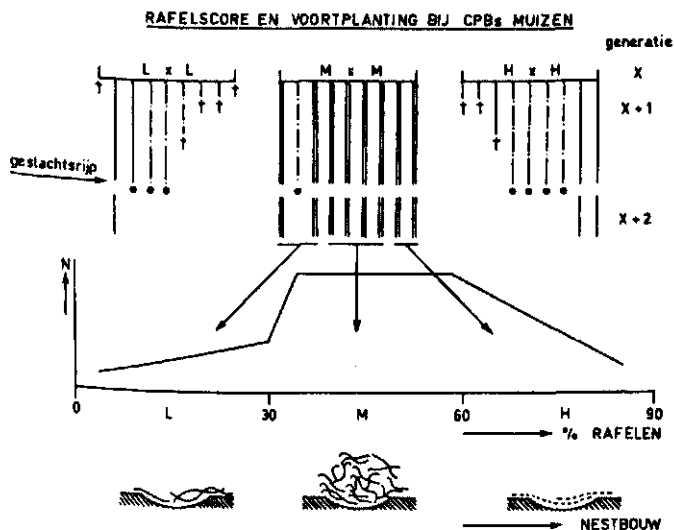


Fig. 5. Gebalanceerde polymorfie voor nestbouwgedrag bij huismuizen, zoals die tot uiting komt bij selectie voor veel, weinig en middelmatig rafelende sublijnen van de CPBs-stam.
(Individen zijn aangegeven met verticale lijnen, niet gezonde dieren zijn aangegeven met een streep-punt lijn, † = doorgedaan voor het bereiken van de geslachtsrijpe leeftijd, • = onvruchtbaar).

sing van genetische variatie plaatsgehad. Het ongezonder zijn of het voortijdig doodgaan van de jongen in de beide andere klassen moet voor een groot deel berusten op het jongenverzorgingsgedrag van de ouders, aangezien middelmatig rafelende ouders wel in staat bleken te zijn om gezonde veel of weinig rafelende nakomelingen groot te brengen.

Bekijken we de functie van het rafelen dan wordt duidelijk dat middelmatig rafelen essentieel is voor het kunnen bouwen van een goed bolvormig nest. De weinig rafelende dieren komen niet tot een goed nest omdat hun nestmateriaal niet voldoende in elkaar wil haken, de veel rafelende dieren hebben evenmin succes, omdat ze het nestmateriaal totaal vervreten. Het niet kunnen bouwen van een goed bolvormig nest in het laboratorium was niet van direkt nadeel, noch voor de dieren zelf noch voor hun nakomelingen. Onder natuurlijke omstandigheden echter zouden veel en weinig rafelende muizen relatief nog meer in het nadeel zijn t.o.v. middelmatig rafelende muizen, omdat ze niet in staat zijn zichzelf en hun jongen goede onderkomens te verschaffen, die voldoende bescherming bieden tegen weersinvloeden e.d. Het gaat hier dus om een door gedrag bepaalde vorm van heterosis.

Eenzelfde verschijnsel hebben we gezien bij het motje *Ephestia*. Door middel van heterosis wordt de genetische samenstelling van de populatie in de volgende generatie beïnvloed, in die zin, dat zowel de erfelijke aanleg voor veel rafelen en voor weinig rafelen, of zoals bij *Ephestia*, zowel het allel voor hogere levensvatbaarheid en het allel voor hogere paringsfrequentie in de populatie gehandhaafd blijven.

Het is dus duidelijk dat gedrag op velerlei manieren de genetische samenstelling van een populatie kan beïnvloeden en daardoor een belangrijke rol speelt in de evolutie van een populatie.

Conclusie

Samenvattend kunnen we stellen, dat door erfelijkheidsonderzoek aan gedrag bewezen is, dat erfelijke informatie meespeelt bij het totstandkomen van gedrag, maar dat er nog een geweldig terrein braak ligt voor wat betreft het onderzoek naar de effectuering van die erfelijke informatie. Met name onderzoek naar de genetische achtergrond van het verschijnsel dat gedragseigenschappen zoveel flexibeler blijken te zijn dan andere eigenschappen en de grote variatie in flexibiliteit van

gedragseigenschappen zal hierbij op de voorgrond dienen te staan.

Ook hebben we gezien dat in populaties variatie in erfelijk materiaal aanwezig is die, afgezien van een enkel nog niet geheel begrepen verschijnsel als het Tryon-effect, vererfd wordt volgens dezelfde wetmatigheden als die we reeds kenden uit onderzoek aan morfologische en fysiologische eigenschappen.

Tenslotte blijken gedragseigenschappen effect te hebben op de genetische samenstelling van een populatie, waardoor gedrag een belangrijke rol blijkt te spelen in de evolutie van een soort.

K. KORTMULDER

De veroorzaking van gedrag, één van de hoofdthema's van dit boekje, kan men bestuderen in drie étappes:

- 1 De directe veroorzaking, in termen van inwendige motivatie en uitwendige prikkels; dit onderwerp wordt behandeld door Van Iersel.
- 2 De voorgeschiedenis van het gedrag in het individuele dier. In zijn ruimste zin betekent dit de ontwikkeling van het gedrag van het stadium van de bevruchte eicel af tot het dier nu; dit onderwerp wordt behandeld door Kruijt.
- 3 Het evolutie-proces waaruit het dier mét zijn gedrag en mét zijn gehele ontogenie ontstaan is; dit vormt het onderwerp van dit artikel.

Wat is evolutie?

Met de term evolutie kunnen we twee dingen bedoelen:

- 1 Het proces (of processen) waardoor de eigenschappen van dieren in nu levende populaties in de loop van de generaties veranderen ofwel gelijk blijven. We bevinden ons dan op het terrein dat Haldane (1958) heeft aangeduid als 'evolutie-statica'. Ik zal me van dezelfde term bedienen. Misschien de belangrijkste vraag op dit terrein is: hoe komt het dat dieren in de loop van de generaties zo weinig veranderen?

De mechanismen van de evolutie-statica zijn in principe experimenteel toegankelijk. Theorieën erover kunnen in het laboratorium of in het veld getoetst worden. De resultaten van zulk onderzoek zijn tot op grote hoogte herhaalbaar.

- 2 Het éénmalige historische proces waaruit de nu levende diersoorten ontstaan zijn. Haldane spreekt hier van 'evolutie-dynamica'. Ik zal de term 'fylogenie' gebruiken. De belangrijkste vragen op dit terrein zijn: hoe komt het dat diersoorten in de loop van zeer lange tijd veranderd zijn? en: hoe zijn ze veranderd?

Als ieder historisch proces is de fylogenie niet experimenteel toegankelijk en niet herhaalbaar. Ze kan alleen met grotere of kleinere waarschijnlijkheid gereconstrueerd worden.

In de definities van evolutie-statica en fylogenie hoort nog thuis dat beide processen zich in de eerste plaats afspelen onder natuurlijke omstandigheden; eventueel kunnen we ook de evolutie van gedomesticeerde dieren onder de definities laten vallen, maar in ieder geval niet de processen die zich afspelen onder willekeurige, uiterst vereenvoudigde, laboratorium-omstandigheden. Hieruit volgt dat laboratoriumproeven alleen indirecte evidentie kunnen verschaffen, ook waar het de evolutie-statica betreft.

Oorzaken van evolutie

Een verklaring voor de processen die zich afspelen in evolutie-statica en fylogenie biedt de neo-darwinistische theorie. Volgens deze theorie liggen de twee processen in elkaars verlengde en berusten ze op hetzelfde mechanisme. We kunnen deze theorie, zeer vereenvoudigd, als volgt weergeven (zie fig. 1):

Tussen individuen van eenzelfde diersoort bestaan verschillen (variëteit), zowel in bouw als in gedrag. Deze verschillen berusten deels op verschillen in het milieu waarin de dieren leven of waarin ze opgegroeid zijn, deels op genetische verschillen. De neo-darwinistische theorie heeft vooral betrekking op die genetische verschillen.

Een gevolg van de verschillen in eigenschappen is dat sommige individuen beter aangepast zijn aan de speciale levensvoorwaarden van hun soort dan andere. Die verschillen in aangepastheid kunnen velerlei zijn. Het ene individu kan beter dan het andere bestand zijn tegen koude, droogte of voedselgebrek; het ene dier kan vatbaarder zijn voor ziektes of zich minder efficiënt verbergen voor roofdieren dan

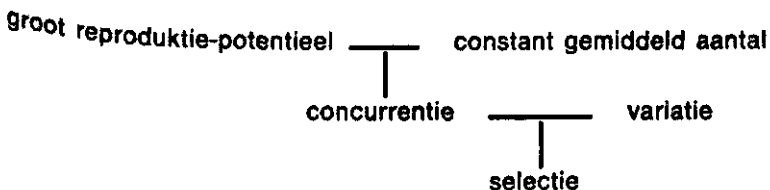


Fig. 1. Schema van darwinistische evolutie.

het andere; een dier kan zijn eieren of jongen verliezen doordat het zijn nest minder goed verbergt of bewaakt dan zijn soortgenoten. Voor de mate waarin een dier aangepast is kunnen we verschillende criteria stellen. Het voor ons belangrijkste criterium is dat beter aangepaste individuen meer vruchtbare nakomelingen nalaten dan hun minder goed aangepaste soortgenoten. (Dit is een kwestie van definitie en houdt geen waarde-oordeel in!) Volgens dit criterium beter aangepaste dieren leveren een relatief grotere bijdrage aan de volgende generatie en, voor zover hun eigenschappen erfelijk zijn, zullen die eigenschappen dus in de volgende generatie relatief meer vertegenwoordigd zijn. Dit proces zal zich bij volgende generaties herhalen en, als de omstandigheden gedurende lange tijd ongeveer dezelfde blijven, zullen de 'gunstige' eigenschappen van de beter aangepaste individuen relatief steeds algemener worden. Uiteraard worden daarmee ook de genen of genetische patronen die tot deze eigenschappen leiden relatief steeds frequenter. Deze bevoordeling van bepaalde genetische patronen boven andere noemt men 'natuurlijke selectie'.

Een algemene eigenschap van levende organismen is dat ze per individu gemiddeld meer dan één nakomeling kunnen voortbrengen. (Bij dieren met seksuele voortplanting dus gemiddeld meer dan 2 per paar.) Op zichzelf zou deze eigenschap (reproductie-potentieel) ertoe leiden dat iedere soort voortdurend in aantallen zou toenemen. Behalve onder zeer bijzondere omstandigheden is dit echter niet het geval. Over periodes van veel generaties gemeten, blijken de aantallen dieren in natuurlijke populaties al dan niet regelmatig om een bepaald gemiddelde te fluctueren. Dit betekent dat er geregeld aanzienlijke aantallen individuen geëlimineerd worden, zodat het totaal aantal steeds weer in de buurt van het gemiddelde terecht komt. Dit verschijnsel vat men samen onder de naam 'concurrentie'.

Als de aantallen in een populatie ongelimiteerd zouden toenemen, dan zouden de beter aangepaste individuen weliswaar steeds frequenter worden *relatief* t.o.v. de minder goed aangepaste, maar de minder goed aangepaste zouden ook kunnen blijven bestaan. Het feit echter dat de totale aantallen beperkt blijven, maakt dat de beter aangepaste individuen zich ook uitbreiden *ten koste van* hun minder goed aangepaste soortgenoten en deze in de loop van de generaties geheel verdringen. Het is duidelijk dat door dit proces eigenschappen die het individu beter aangepast maken, tenslotte bij alle dieren van een soort aanwezig zullen zijn.

We kunnen aan het schema nog het volgende toevoegen:

Natuurlijke selectie kan optreden doordat er variatie bestaat, met name genetische variatie. Selectie brengt echter automatisch vermindering van variatie met zich mee. In principe zou dit kunnen leiden tot complete genetische uniformiteit van alle individuen van een soort. Alle verdere evolutie zou daarmee uitgesloten zijn. In de praktijk blijkt echter dat de genetische variabiliteit door de generaties heen gehandhaafd blijft. Hiervoor zijn verschillende oorzaken aan te wijzen. Een paar van de belangrijkste zijn:

Mutatie; van tijd tot tijd treden veranderingen op in genen die vervolgens in hun veranderde vorm aan de nakomelingen overgedragen worden.

Recombinatie; bij dieren met sexuele voortplanting worden de in de populatie aanwezige genen bij het ontstaan van iedere nieuwe generatie in nieuwe combinaties samengevoegd. Ook de nieuw gemuteerde genen worden in dat proces opgenomen. Het aantal mogelijke genencombinaties in een soort is astronomisch groot, aanzienlijk groter zelfs dan het aantal combinaties dat gedurende het gehele bestaan van een soort ooit gerealiseerd kunnen worden.

De selectie zelf kan variatie in stand houden, bijvoorbeeld als een gen in heterozygote toestand betere aangepastheid oplevert dan beide homozygoten. (Voor verdere details zie Haldane, 1958.)

Toetsing van de neo-darwinistische theorie in de evolutie-statica

Tot zover, schematisch, de neo-darwinistische theorie. We zullen nu nagaan in hoeverre deze theorie aan de werkelijkheid getoetst kan worden en wel in het bijzonder voor wat de evolutie van gedrag betreft.

De meest uitgebreide toetsingsmogelijkheden liggen uiteraard op het gebied van de evolutie-statica. Ik zal een aantal punten kort bespreken.

Ten eerste eist de theorie dat althans een deel van de gedragsverschillen tussen individuen van een soort berusten op genetische verschillen. Voor het bestaan van zulke genetische variatie, ten grondslag liggend aan gedragsvariatie, verwijs ik naar het artikel van Van Oortmerssen.

Een tweede eis van de theorie is dat de verschillen in gedrag ook leiden tot verschillen in de mate van aangepastheid en dus tot selectie.

Voor de bewijsvoering op dit punt kan ik verwijzen naar het artikel van Van den Assem.

Aan het begin van dit artikel heb ik gesteld dat we bij het bestuderen van de evolutie speciaal geïnteresseerd zijn in de processen zoals ze zich onder natuurlijke omstandigheden afspelen. Wat betreft het optreden van selectie: veel van de door Van den Assem geciteerde proeven zijn inderdaad onder natuurlijke of semi-natuurlijke omstandigheden gedaan. Wat betreft het aantonen van gedragsgenetische variatie echter: de gegevens hierover berusten voornamelijk op laboratoriumproeven. Weliswaar blijken er ook in natuurlijke populaties individuele verschillen in gedrag op te treden maar het is veelal niet bekend of nu juist deze verschillen berusten op genetische variatie. Mij is geen enkel voorbeeld bekend van gedragingen die enerzijds op hun selectieve waarde onder natuurlijke omstandigheden onderzocht zijn en waarvan anderzijds de gedragsgenetische achtergrond goed bekend is. Zelfs is, zover ik weet, nog in geen enkel geval aangetoond dat de individuele gedragsverschillen die we in natuurlijke populaties aantreffen berusten op genetische verschillen, m.a.w. dat er in natuurlijke populaties überhaupt gedragsgenetische variatie voorkomt.

Hier bevindt zich dus voorlopig nog een leemte in onze kennis. We kunnen slechts proberen die leemte voorlopig met indirecte argumenten te overbruggen. Een paar van zulke argumenten zijn de volgende.

Van vorm- of kleurvarianten in natuurlijke populaties van veel diersoorten is wél bekend dat ze genetisch bepaald zijn; en er is voorlopig geen reden om aan te nemen dat er principiële verschillen bestaan tussen de genetische bepaling van gedrag enerzijds en van vormkenmerken anderzijds (zie het artikel van Van Oortmerssen).

In het algemeen kunnen we stellen dat laboratorium-populaties van dieren genetisch minder variabel zijn dan natuurlijke populaties. Als het dan lukt om zelfs in die laboratorium-populaties gedragsgenetische variabiliteit aan te tonen, dan moet deze zeker in natuurlijke populaties aanwezig zijn. Van Oortmerssen (1970) heeft ontdekt dat er zelfs in bepaalde laboratoriumstammen van muizen nog steeds genetische variatie voor een gedragskenmerk aanwezig is, ondanks het feit dat deze stammen al tientallen jaren onder strenge inteelt voortgeplant worden. Als er zelfs in zulke bewust ingeteelde stammen nog gedragsgenetische variatie aanwezig is, moeten we wel aannemen dat er in natuurlijke populaties, waar inteelt op z'n minst veel minder sterk pleegt te zijn, zeker ook en nog meer variatie is.

Ik wil hierbij nog graag benadrukken dat met argumenten als bovenstaande slechts het blote bestaan van gedragsgenetische variatie beredeneerd kan worden. Het bestuderen van het uiterst interessante samenspel van natuurlijke selectie op uiterlijke (fenotypische) kenmerken enerzijds en gedragsgenetische mechanismen in natuurlijke populaties anderzijds is, althans wat het gedrag betreft, nog toekomstmuziek.

Uit dit korte overzicht zou ik de conclusie willen trekken dat het er, ondanks leemten in onze kennis, naar uit ziet dat de voorwaarden voor het optreden van de in de neo-darwinistische theorie geïmpliceerde processen in natuurlijke populaties aanwezig zijn.

De vraag: 'hoe komt het dat dieren, en hun gedrag, in de loop van de opeenvolgende generaties zo weinig veranderen' heeft geen eenvoudig antwoord. In principe zouden we kunnen verwachten dat er door mutatie en andere bronnen van genetische variatie, een zeer grote gedragsvariatie op zou treden, zowel tussen generatie-genoten als tussen opeenvolgende generaties. De betrekkelijke uniformiteit die we meestal vinden, moet het gevolg zijn van selectie in iedere generatie ten gunste van bepaalde, optimaal aangepaste, typen. Dat betekent dat de overlevende dieren van een soort vaak, gegeven de mogelijkheden, optimaal aangepast zijn aan hun omgeving en levenswijze. Het betekent ook dat de gevonden uniformiteit het gevolg is van een balans tussen tegengestelde krachten: variatie-verwekkende factoren enerzijds en selectie anderzijds (voor verdere details zie Haldane, 1958).

Toetsing aan de fylogenie

Wenden we ons nu tot de fylogenie van gedrag. De voor ons belangrijke vragen op dit gebied zijn: in hoeverre is het mogelijk de fylogenie te reconstrueren, en meer in het bijzonder: in hoeverre valt aannemelijk te maken dat de fylogenie verklaard kan worden als gevolg van het neo-darwinistische principe.

Die reconstructie van de fylogenie is een speculatieve zaak. Wat betreft de fylogenie van de bouw van dieren kan men nog beschikken over fossielen die de reconstructie vergemakkelijken. Gedrag echter fossiliseert niet. Weliswaar bestaan er fossiele termieten-nesten; er bestaan versteende kruipsporen van fossiele slakken en trilobiten; men kan aan de hand van fossiele botten nagaan hoe spieren waarschijnlijk

gelopen hebben. Sommige onderzoekers spreken hier van gedragsfossielen. Het lijkt me echter dat in zulke gevallen de wens niet vreemd is aan de geboorte van de gedachte. Op zijn best zijn er hier en daar een paar 'produkten' van gedrag bewaard gebleven; gedrag als zodanig fossiliseert enkel en alleen in de beschrijvingen en tekeningen gemaakt door de mens en die zijn, in de tijdschaal van de fylogenie bezien, uitermate recent.

We hebben dus voor de reconstructie van de fylogenie van gedrag alleen de beschikking over het gedrag van nu levende diersoorten. We zullen nu zien wat we daarmee kunnen doen.

Quasi-planmatigheid

Eén van de verwachtingen die voortvloeien uit de neo-darwinistische theorie is dat het gedrag van dieren – en wel speciaal het soort-eigene, voor een deel genetisch vastgelegde gedrag – tot in details aangepast is aan de natuurlijke levensvoorwaarden van die dieren.

Nu doet zich direct de vraag voor: hoe herkennen we zulke aanpassingen? Een bij elkaar passen van gedrag en milieu of van vorm en milieu kan ook toevallig zijn. Een simpel voorbeeld: veel zoetwaterplanten hebben rechtopstaande stengels of bladeren. De meeste zoetwatervissen zwemmen zo dat ze meer hoog dan breed zijn. Het is mogelijk dat die vissen daardoor gemakkelijker tussen de planten door kunnen zwemmen. Het is echter niet nodig om hierin een speciale aanpassing van de vissen te zien. De overeenstemming is in dit geval waarschijnlijk toevallig.

Om te illustreren wanneer we zo'n speciale aanpassing wél moeten aannemen, neem ik als voorbeeld een vorm-kenmerk, namelijk het oog. Het oog van vogels of van zoogdieren is zo'n ingewikkelde structuur dat het wel uitgesloten is dat het bij toeval ontstaan kan zijn. Het oog is ook een onbegrijpelijke structuur zolang we het niet bekijken vanuit zijn functie: het zien. We kunnen moeilijk anders aannemen dan dat het oog in de loop van de fylogenie als aanpassing aan deze functie ontstaan is.

Het criterium of een orgaan of een gedragsvorm een aanpassing is, is dus dat het gecompliceerd is, en dat het lijkt of het erop gebouwd is, ertoe ontworpen is, om een bepaalde functie te verrichten. Williams (1966) spreekt in dit verband van 'design': 'ontwerp'. Ik zal dat hier vertalen als 'quasi-planmatigheid'.

Niet alleen in de bouw maar ook in het gedrag van dieren kunnen we quasi-planmatigheid ontdekken en wel op verschillende niveaus. Bijvoorbeeld in de totale opbouw van een geheel gedragssysteem zoals bijvoorbeeld het voortplantingsgedrag; of in kleinere gedragseenheden apart, zoals bijvoorbeeld signaalhandelingen. Van beide mogelijkheden zal ik een paar voorbeelden bespreken.

Totale gedragsstructuren als reuzen-aanpassing

Quasi-planmatigheid in de opbouw van een geheel gedragssysteem kunnen we het beste herkennen als we het gedrag vergelijken van een aantal verwante soorten die enigszins van elkaar verschillen in levenswijze. Het eerste voorbeeld gaat over meeuwen; in het bijzonder over de drieteenmeeuw, waarvan het gedrag bestudeerd werd door Esther Cullen (1957).

Evenals andere meeuwesoorten broedt de drieteenmeeuw in kolonies. Terwijl echter de andere soorten op de vlakke grond broeden, bouwt de drieteen zijn nest op kleine uitsteekseltjes aan steile rotswanden. Het voortplantingsgedrag van de drieteen verschilt in een groot aantal opzichten van dat van andere meeuwen en veel van deze verschillen hangen functioneel samen met de specifieke eisen van het nestelen op de rotsen.

Andere meeuwesoorten gaan in het voorjaar, bij het begin van het broedseizoen, niet direct naar hun toekomstige nestelplaatsen. Eerst worden paren gevormd en pas daarna gaat ieder paar een nestplaats zoeken. Waarschijnlijk in verband met de beperktheid van het aantal geschikte nestplaatsen op de rotsen kiezen de mannetjes van de drieteen direct na aankomst in het broedgebied ieder een nestplaats en wachten daar de komst van een vrouwtje af. De paarvorming gebeurt op het nest.

Bij alle soorten heeft het mannetje een bepaalde houding, vergezeld van een bepaalde roep, waarmee hij aan het begin van het seizoen een vrouwtje aanlokt. Bij de kokmeeuw bijvoorbeeld is dat een schuin-opgerichte houding en een langgerekte roep (zie fig. 2a). De drieteenmeeuw gebruikt voor dat doel het zogenaamde 'schokken en koeren' (fig. 2b). Deze houding komt ook bij andere meeuwesoorten voor (fig. 2c) maar niet als lokzang van het mannetje maar bij beide partners van een reeds gevestigd paar. Deze houding wordt dan ge-

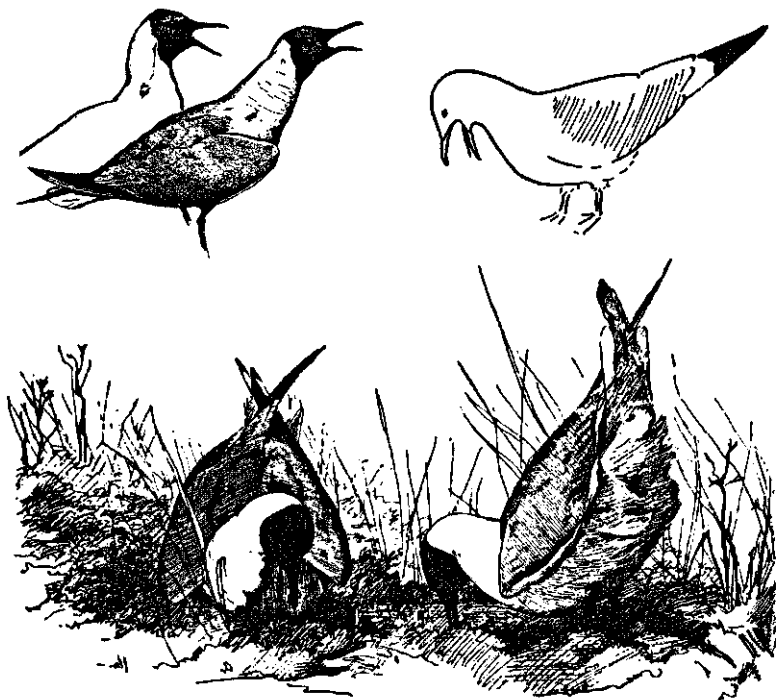


Fig. 2. Langgerekte roep bij de kokmeeuw, linksboven (uit Moynihan, 1955); schokken en koeren bij de drieteenmeeuw, rechtsboven (uit Cullen, 1957) en schokken en koeren bij kokmeeuwen, onder (uit Moynihan, 1955).

woonlijk op het nest uitgevoerd. Het is vast niet toevallig dat de drieteen juist deze houding als lokroep gebruikt, want het mannetje bevindt zich immers al op de nestplaats. Ook echter als het drieteenmannetje bij wijze van uitzondering zijn lokroep op een andere plaats uitvoert, gebruikt hij daarvoor altijd het 'schokken en koeren' en nooit een 'lange roep'.

Vergeleken met de andere soorten besteedt de drieteen veel zorg aan de nestbouw. Eerst wordt met behulp van modder en gras een platformpje gebouwd zodat het nest niet van de rots kan vallen. Ook is de nestholte dieper dan bij de andere soorten.

Vergeleken met de andere soorten is het nestmateriaal voor de drieteen schaars. In verband daarmee is het bij elkaar stelen van

nestmateriaal aan de orde van de dag. Als reactie daarop weer, blijft altijd een van de partners ter bewaking op het nest. Dat komt bij andere soorten nauwelijks voor.

Bij op de grond broedende soorten lopen de jongen kort na het uitkomen van het nest en keren daar niet terug. Het is duidelijk dat dat bij de drietenen niet kan. De jongen van deze soort zijn dan ook veel minder beweeglijk. Jongen van andere soorten maken, al lang voor ze kunnen vliegen, vliegbewegingen op de grond. Al een paar dagen voordat ze echt vliegen, maken ze daarbij flinke sprongen in de lucht. De vroege vliegbewegingen van de jonge drietenen zijn veel zwakker. Zelfs kort voor het uitvliegen komen ze nooit meer dan een paar centimeter met de poten van de grond. Bovendien maken de jonge drietenen hun vlieg oefeningen niet, zoals de andere soorten, met de kop in de wind maar altijd met het gezicht naar de rotswand gekeerd.

Het feit dat de jonge drietenen lang op het nest blijven, heeft nog meer consequenties. Het nest moet vrijgehouden worden van voedselresten die kunnen gaan rotten. In verband hiermee hebben de drietenen een speciale manier om de jongen te voeren waarbij morsen voorkomen wordt. Etensofsen die toch achterblijven, worden met grote zorg verwijderd. Aangezien de jongen altijd op het eigen nest zitten, is het niet nodig dat de ouders, zoals bij de andere soorten, hun jongen individueel kennen. De ouders hebben ook niet, zoals de andere soorten, een speciale roep waarmee ze de jongen te kennen geven dat ze met voedsel aankomen; van hun kant hebben de jongen niet de opvallende 'pomp'-bewegingen waarmee jongen van andere soorten de aandacht van de ouders op zich vestigen.

De normale vechttechnieken van de andere soorten zijn: (a) proberen boven de ander te komen en hem dan te pikken en (b) met de snavel de veren van de ander pakken en trekken. Geen van beide manieren is erg geschikt voor het vechten op kleine platformpjes aan steile rotswanden. In verband daarmee vechten de drietenen volgens een methode die bij andere soorten sporadisch voorkomt: elkaar bij de snavel pakken en wrikken. In verband hier weer mee is, veel meer dan bij de andere soorten, de snavel van de tegenstander het doelwit van de aanvallen.

De kleine platformpjes bieden weinig gelegenheid tot uitwijken. In samenhang hiermee hebben de drietenen een bijzonder duidelijk en effectief verzoeningsgebaar; in verband met het feit dat de snavel, zoals we boven zagen, zo sterk de aanvallen op zich 'trekt', is het in-

teressant dat ze bij het verzoeningsgebaar de snavel verbergen tussen de borstveren. Ook andere meeuwesoorten hebben verzoeningsgebaar maar hierbij wordt nooit zo nadrukkelijk de snavel verborgen.

Ook de jongen van de drietenen vertonen het verzoeningsgebaar al, waarschijnlijk in verband met de heftige agressie die de jongen van eenzelfde nest onder elkaar vertonen. Het gebaar wordt bij de jongen nog extra geaccentueerd door een band van zwarte veren in de nek, die opgezet worden (zie fig. 3).

Op de rotsen zijn de drietenen bijna niet kwetsbaar voor andere meeuwen, vossen of bunzings die eieren of jongen zouden willen roven. De drietenen missen dan ook de meeste reacties die andere soorten vertonen tegenover indringers, zoals het uiten van de alarmroep, van het nest vluchten en gezamenlijk aanvallen van de rover. Ook doen ze geen enkele moeite hun nest te camoufleren en hebben de jongen practisch geen schutkleur.

Het is natuurlijk niet zeker dat alle deel-aanpassingen van de drietenmeeuw ook erfelijke aanpassingen zijn. In enkele gevallen zijn daar wel aanwijzingen voor. Zo werden een aantal eieren van andere soorten ondergeschoven in drieten-nesten. De kuikens die daaruit kwamen vertoonden in die situatie niet de heftige agressie tegen de nestgenootjes die jonge drietenen kenmerkt. Ook leerden ze nooit de aanvallen van hun drietenennestgenootjes afwenden door een verzoeningsgebaar. Evenmin leerden ze ooit af om bij het geringste alarm weg te rennen, reden waarom de onderzoekster de nesten van een afrastering van gaas moest voorzien om te voorkomen dat ze naar beneden vielen.

Voor de meeste andere bovengenoemde verschillen zijn er ook aanwijzingen dat ze een erfelijke basis hebben, maar deze zou nog nader bewezen moeten worden.



Fig. 3. Verzoeningsgebaar van een jonge drietenmeeuw (uit Cullen, 1957).

Mijn tweede voorbeeld gaat over tropische vissen van het geslacht *Barbus* en wel over vier soorten: *B. conchoni*, *B. nigrofasciatus*, *B. stoliczkanus* en *B. tetrazona* (alle bij aquariumliefhebbers wel bekend).

Geen van de vier soorten kent nestbouw of broedzorg. Wél hebben alle een paringshandeling waarbij het mannetje het vrouwtje omklemt; het vrouwtje stoot daarbij een paar eieren uit, het mannetje een kleine hoeveelheid sperma. De eieren, aldus buiten het lichaam bevrucht, zinken op de bodem of blijven tussen de planten hangen. Alle soorten paren promiscuë.

De vier soorten verschillen twee aan twee van elkaar in de algemene opbouw van het voortplantingsgedrag. Bij de twee eerste soorten komen mannetjes en vrouwtjes in grote groepen bijeen in relatief ondiep water bij rivieroeveren. Bij de andere twee vormen de mannetjes tijdens het voortplantingsgedrag territoria, waar zij door de vrouwtjes bezocht worden.

De twee soortenparen verschillen verder van elkaar in een groot aantal gedrags- en vormeigenschappen en, net als bij de meeuwen, blijkt het mogelijk veel van deze eigenschappen functioneel te begrijpen vanuit één centraal punt: in dit geval het zich voortplanten in groepen of in territoria.

Bij dieren die, zoals *B. conchoni* en *B. nigrofasciatus*, in grote groepen samenkomen om zich voort te planten, is het nodig dat ze elkaar op de juiste tijd op de juiste plaats kunnen treffen. We vinden bij zulke dieren dan ook vaak dat ze periodiek alle tegelijk in voortplantingsstemming komen, gesynchroniseerd door een of andere uitwendige prikkel. Als prikkel kan bijvoorbeeld dienen het optreden van overstromingen aan het begin van een regenseizoen, temperatuur en/of daglengte, de tijd verlopen sinds zonsopgang of bepaalde stadia in de maan-cyclus. Bij *B. conchoni* en *B. nigrofasciatus* vinden we dat de dieren zich dagelijks op vrij precies bepaalde tijden (respectievelijk vroeg en laat in de ochtend) voortplanten. De rest van de dag wordt gevuld met andere activiteiten zoals voedselzoeken. (In het laboratorium, onder constante condities, gaan ze zo het gehele jaar rond door; het is niet bekend of ze dat onder natuurlijke omstandigheden ook doen.) Een dergelijk ritmisch optreden van voortplantingsgedrag vinden we niet bij de territoriale soorten *B. stoliczkanus* en *B. tetrazona*. Wel kan hier het voortplantingsgedrag in gang gezet worden door verandering van omgeving of door het introduceren van

nieuwe individuen; ook stimuleert voortplantingsgedrag van één dier dat van andere in zijn omgeving, zodat vaak alle of de meeste dieren van een groep tegelijk in voortplantingsstemming zijn, maar in gesloten groepen treden voortplantings-'vlagen' op zeer onregelmatige tijden op en de massale acties zoals we die bij de eerste twee soorten vinden zijn afwezig.

Het baltsen in dichte groepen of in territoria stelt ook een aantal eisen aan de detailstructuur van het voortplantingsgedrag:

Bij de groepsbaltsende soorten vertonen de mannetjes bij de balts een grote 'immunitet' tegen concurrentie¹ met andere mannetjes, d.w.z. ze slagen erin, ondanks dat ze sterk gestoord worden door andere individuen en ondanks dat ze steeds weer moeten vechten met rivalen, toch aanzienlijke paringsfrequenties te bereiken. De mannetjes van de territoriale soorten daarentegen zijn uitermate gevoelig voor concurrentie. De geringste storing door soortgenoten maakt al dat de paringsfrequentie sterk daalt. Die gevoeligheid is voor mannetjes van een territoriale soort ook niet zo erg aangezien een mannetje daar toch in principe zijn territorium heeft waarin hij relatief ongestoord kan baltsen.

Bij groepsbaltsende soorten is het voor een mannetje belangrijk om zoveel mogelijk tijd aan balts te besteden en zo min mogelijk te 'verknoeien' met het bevechten van rivalen. We vinden dan ook bij deze soorten dat de eerste reactie van een mannetje op een soortgenoot is: baltsen. Alleen als hij er door storing door derden toe gedwongen wordt, vecht hij. Als een mannetje eenmaal baltst, valt hij het vrouwtje praktisch niet meer aan. Rivalen worden bij deze soorten afgeweerd vooral door het z.g. 'afhouden': het mannetje plaatst zich tussen het bebaltsde vrouwtje en de naderende rivaal zo, dat hij zoveel mogelijk evenwijdig aan het vrouwtje blijft (baltsoriëntatie) en de rivaal zoveel mogelijk de zijkant toekeert (dreigoriëntatie). Hij neemt hierbij de dreighouding aan: alle vinnen wijd gespreid, zoveel mogelijk bonte kleuren aan de rivaal tonend. In dit verband is het niet verwonderlijk dat bij deze soorten in het vechtgedrag het accent sterk op het dreigen ligt. Als een baltsend mannetje een rivaal regelrecht aan zou vallen inplaats van te dreigen, zou hij hiermee wellicht effectiever de rivaal verdrijven maar hij zou hierbij ook gemakkelijk het vrouwtje

¹ Hier is een andere, meer alledaagse betekenis gebruikt dan op p. 138.

kwijtraken en zodoende tijd verliezen.

Bij de territoriale soorten, anderzijds, is voor een mannetje het eerste belang dat hij zijn territorium vrij houdt van indringers. Pas dan kan hij met succes baltsen. Bij deze soorten vinden we dan ook niet baltsen maar aanvallen als eerste reactie op een soortgenoot. Vrouwtjes worden eveneens vaak aangevallen; alleen als een vrouwtje voldoende duidelijk te kennen geeft paringsbereid te zijn, laat het mannetje haar toe en gaat hij (bij afwezigheid van derden) over tot balts. Tussen het baltsen door wordt het vrouwtje nog vaak aangevallen. Ook bij de territoriale soorten kunnen rivalen verwijderd worden d.m.v. afhouden. De belangrijkste verdediging ligt hier echter bij de territoriumgrens. In verband hiermee ligt bij deze soorten het accent van het vechtgedrag bij de mannetjes meer op de regelrechte aanval dan op het dreigen (een duidelijk voordeel als het erom gaat het territorium zo snel mogelijk 'schoon te vegen').

De aard van de kleurpatronen van de vier soorten is evenzeer aan hun omstandigheden aangepast. De mannetjes van de groepsbaltsende soorten hebben, in verband met het belang van de dreighouding, grote afgeronde vinnen die tijdens het voortplantingsgedrag pikzwart gekleurd zijn. Hierdoor lijken de mannetjes tijdens het dreigen extra groot en waarschijnlijk extra afschrikwekkend. Voor de mannetjes van de territoriale soorten is dit relatief minder belangrijk. Zij zoeken het met hun kleuren vooral in vlag-achtige patronen: scherp contrasterende vlekken of strepen; fel rood-zwart gekleurde rugvinnen. Hiermee 'adverteren' ze van verre hun aanwezigheid in hun territorium. Zo'n vlag-achtige tekening zou voor mannetjes van de groepsbaltsende soorten juist ongunstig zijn omdat zulke kleuren aandacht trekken en zo alleen maar voor meer rivalen zouden zorgen.

Parallel aan deze verschillen in kleurtekening zien we ook dat de mannetjes van de territoriale soorten een onrustig rukkerig bewegingspatroon hebben waardoor hun vlag-achtige tekening des te meer uitkomt; de mannetjes van de groepsbaltsende soorten bewegen zich veel soepeler en zijn ook daardoor van een afstand veel minder opvallend.

De primaire bereidheid van de groepsbaltsende mannetjes om een soortgenoot met balts te benaderen, heeft nog een aantal consequenties. Die bereidheid zou er gemakkelijk toe kunnen leiden dat een mannetje tegen andere mannetjes zou gaan baltsen. Wat er dan gebeurt kan men zien als een homoseksueel mannetje - zoals die bij deze soort sporadisch voorkomen - tegen een ander mannetje baltst. Het

bebaltsste mannetje heeft zoveel last van de baltser dat hij zelf in die tijd niet tegen vrouwtjes kan baltsen. Zulke homoseksuele mannetjes zijn erg vasthoudend zodat de bebaltsste man veel tijd verliest. We kunnen hieruit concluderen dat het voor een mannetje belangrijk is te zorgen dat er niet tegen hem gebaltst wordt. Bij de groepsbaltsende soorten wordt dat bereikt doordat de mannetjes zeer bont gekleurd zijn en daardoor zeer sterk verschillen van de praktisch ongekleurde vrouwtjes. Door die bonte kleuren worden weliswaar niet de homoseksuele mannetjes afgeschrikt – hoewel die zeldzaam zijn en in de natuur misschien zelfs niet voorkomen – maar wel vormen ze een efficiënt wapen tegen de grote baltsbereidheid van 'normale' mannetjes.

Omgekeerd zal het overduidelijke verschil tussen de sexen weer tot gevolg hebben dat de mannetjes zich ook des te beter kunnen permitteren om zo'n sterke primaire baltsbereidheid te hebben, omdat ze weinig kans lopen een mannetje voor een vrouwtje aan te zien. Deze hele wisselwerking treedt bij de territoriale soorten niet op, omdat hier de mannetjes als primaire respons niet balts maar aanval hebben. Bij deze soorten is het kleurverschil tussen de sexen dan ook zeer klein vergeleken met dat van de groepsbaltsende soorten.

Evenals bij de meeuwen is het bij de barbelen niet zeker dat alle genoemde deel-aanpassingen ook erfelijke aanpassingen zijn. Dit is echter wel waarschijnlijk, aangezien alle soorten, indien in gevangenschap gekweekt en opgroeïend tussen leeftijdsgenoten zonder ooit de ouders gezien te hebben, het soortspecifieke gedrag en uiterlijk ontwikkelen. Onder gelijke omstandigheden opgegroeïd en in een gelijke omgeving geplaatst, ontwikkelen *B. conchoni* en *B. nigrofasciatus* groepsbalts, *B. stoliczkanus* en *B. tetrazona* territoriale balts (voor verders details over barbelen zie Kortmulder, 1972).

Zowel in het geval van de meeuwen als in het geval van de barbelen vinden we dus dat om een centrale kern (broeden op de grond of op de rotsen bij de meeuwen; territoriale of groepsbalts bij de barbelen) een groot aantal secundaire gedrags- en vormaanpassingen gegroepeerd zijn, als één grote quasi-planmatige reuzen-aanpassing. Er zij nog opgemerkt dat de door Van den Assem geuite kritiek op het aanpassingsbegrip bij Cullen (zie p. 30) hier niet van toepassing is, aangezien het hier gaat over het aanpassingskarakter van het voortplantingsgedrag als totale structuur en niet over de vraag of ieder van de deel-aanpassingen op zich zelf de naam 'aanpassing' verdient.

Het soort onderzoekingen als hiervoor beschreven, bewijzen natuurlijk niet dat het neo-darwinistische mechanisme tijdens de fylogenie werkzaam geweest is, maar de resultaten zijn wél in overeenstemming met deze theorie.

Stambomen

Er bestaat nog een ander type vergelijkend onderzoek dat een inzicht in de fylogenie kan verschaffen. Net als in de klassieke systematiek met vorm-kenmerken gedaan wordt, kan men van een groot aantal soorten een inventaris opmaken van de soortskennende gedragingen, en wel zonder direct rekening te houden met de functie van die gedragingen. Vervolgens kan men de inventarissen van verschillende soorten met elkaar vergelijken en overeenkomsten en verschillen vaststellen. Op grond van deze gegevens kan men komen tot een soort verwantschapssystemen of stambomen, waarin de mate van verwantschap van de bestudeerde soorten blijkt en in grote lijnen de fylogenetische geschiedenis van de gebruikte gedragingen afgelezen kan worden. Een voorbeeld van zo'n verwantschapssysteem staat in figuur 4, ontleend aan een studie van Lorenz (1941) over een groot aantal soorten eenden en ganzen. De verticale lijnen in dit schema geven evenzovele soorten weer; de horizontale lijnen verschillende gedragskenmerken. Uit het schema valt af te lezen welke soorten welke en hoeveel gedragskenmerken gemeen hebben. De soorten vallen hierdoor in een aantal groepen uiteen. Lezen we de verticale richting in het schema als een fylogenetische tijdsas, dan stelt het plaatje de stamboom van de bestudeerde eendesoorten voor.

Een belangrijk voordeel van deze methode is dat men zeer grote aantallen soorten in één oogopslag kan vergelijken. Zo bestudeerde bijvoorbeeld Wickler (1960) op deze wijze borstvin-bewegingen van grote groepen vissen en Ursula Jander (1966) bestudeerde poetsbewegingen van insecten van vele verschillende orden. Een groot nadeel van de methode is dat men de functionele kant geheel buiten beschouwing laat en doet alsof het milieu voor alle soorten en door alle tijden constant is. In de hiervoor gegeven voorbeelden van de drie-teenmeeuw en de barbelen blijkt nu juist duidelijk dat het milieu allesbehalve een constante is en dat functie en aanpassing juist een bijzonder belangrijke rol spelen in de fylogenie zowel van het gedrag als van het uiterlijk van een soort. Aan de stamboom-onder-

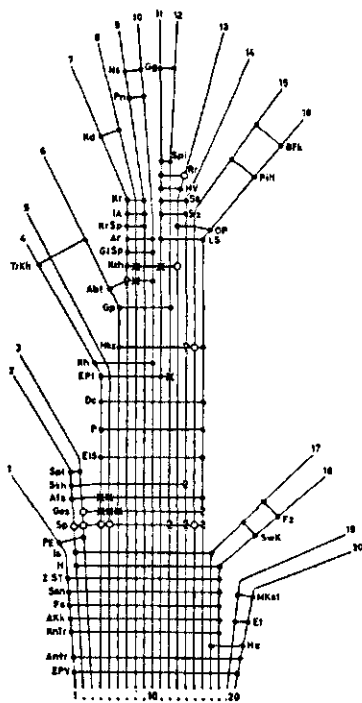


Fig. 4. Stamboom van eenden (uit Lorenz, 1941).

zoeken ontbreekt dus een heel belangrijke dimensie en de resultaten ervan zijn dus nog een graad onzekerder dan die van het functioneel vergelijkende onderzoek.

Signaalhandelingen

Een speciale categorie gedragingen, waarbij de functie wél in de fylogenetische bespiegelingen betrokken wordt, zijn de reeds genoemde signaalhandelingen. Zoals al opgemerkt vertonen ook deze handelingen onmiskenbare quasi-planmatigheid.

Signaalhandelingen zijn bewegingen of houdingen die een belangrijke rol spelen in de sociale communicatie, vooral die tussen soortgenoten. Ze komen o.a. voor in concurrentie-gevechten tussen rivalen,

in het paringsspel en in de interacties tussen ouders en jongen of tussen de leden van een sociale groep. Voorbeelden vindt men in de genoemde lokbewegingen van de meeuwen en in de dreighoudingen van de barbelen. Meer voorbeelden volgen later.

Eén eigenschap van signaalhandelingen is dat ze opvallend zijn, bijvoorbeeld door ritmische bewegingswijze of doordat ze gepaard gaan met het vertonen van in het oog (of oor) springende vormen, kleuren of geluiden. Verder zijn ze vaak bijzonder constant van vorm en zeer ondubbelzinnig verschillend van andere signaalhandelingen van dezelfde of van andere soorten. Door deze eigenschappen zijn signaalhandelingen bijzonder geschikt om door de geadresseerde gezien te worden en om een zeer welomschreven en ondubbelzinnige informatie aan hem over te brengen.

Een tweede eigenschap van signaalhandelingen is dat, hoewel de uitgevoerde bewegingen vaak uitermate gecompliceerd zijn, datgene dat aan de soortgenoot getoond wordt vaak van vlag-achtige eenvoud is. Aan deze eigenschap hebben ze voor een deel dan ook hun opvallendheid en ondubbelzinnigheid te danken. Een consequentie van deze eigenschap is dat een bepaalde informatie zeer duidelijk wordt overgebracht maar dat de hoeveelheid overgebrachte informatie meestal zeer beperkt is. Het is in deze eigenschap van signaalbewegingen dat de analogie met menselijke, bijvoorbeeld nationale, vlaggen het beste opgaat. We zouden kunnen stellen dat de gedetailleerdheid van de over te brengen informatie geofferd wordt aan de duidelijkheid en ondubbelzinnigheid.

In het contrast tussen de vaak grote gecompliceerdheid van de beweging en de betrekkelijke eenvoud van de vormen, kleuren of geluiden die aan de partner geoffreerd worden, en in de efficiëntie waarmee ze kennelijk de benodigde informatie overbrengen, vertonen de signaalbewegingen onmiskenbare quasi-planmatigheid. Ze lijken erop gebouwd om gezien en begrepen te worden.

Een derde eigenschap van signaalbewegingen is dat ze vaak lijken op andere handelingen uit het gedragsrepertoire van hetzelfde dier. Ze wijken van deze zogenaamde voorbeeldhandelingen af in de eenvoud en opvallendheid die ik genoemd heb. Een aantal voorbeelden (waarbij eerst de voorbeeldhandeling, dan de erop gelijkende signaalhandeling genoemd wordt) zijn:

Eenden reinigen hun veren door ze met de snavel te poetsen; daarbij worden ook de vleugelveren gepoetst. In de balts van mannetjes

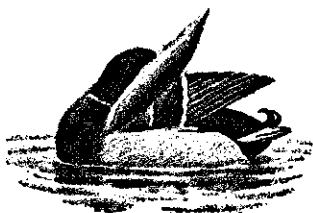


Fig. 5. Schijnpoetsen van een mannetjes-wilde eend (uit Lorenz, 1941).

van de wilde eend komt een beweging voor die lijkt op vleugelpoetsen maar waarbij het mannetje alleen met een snelle beweging de snavel langs de vleugelschachten haalt, waarmee hij een hoorbaar geluid voortbrengt. Bij deze houding worden bovendien een aantal felle kleuren op de veren duidelijk getoond (fig. 5).

Mannetjes van de verwante zomertaling wijzen in dezelfde situatie met de snavel een helderblauwe plek buiten op de vleugel aan. Het mannetje van de mandarijneend 'wijst' alleen even naar het opvallende oranje schild dat door één van de vleugelveren gevormd wordt.

Vogels die gaan opvliegen, duiken in elkaar zoals in figuur 6 schematisch getoond wordt. Het is niet zo moeilijk om deze beweging te herkennen in de baltshouding van de mannetjes-kalkoen, ondanks het feit dat ze verscholen gaat onder een enorm pak van opgezette veren (fig. 7).

Opzetten van veren zien we bij vogels in de eerste plaats als reactie op koude of warmte. Opzetten van de veren is ook een essentieel en opvallend onderdeel van de bovengenoemde baltshouding van de kalkoen. Worden in dit geval praktisch alle veren sterk opgezet, vaak worden bij signaalhandelingen slechts bepaalde, vaak door lengte of



Fig. 6. Schematische voorstelling van de eerste en tweede fase van de opvliegintencie bij een vogel (uit Daanje, 1950).

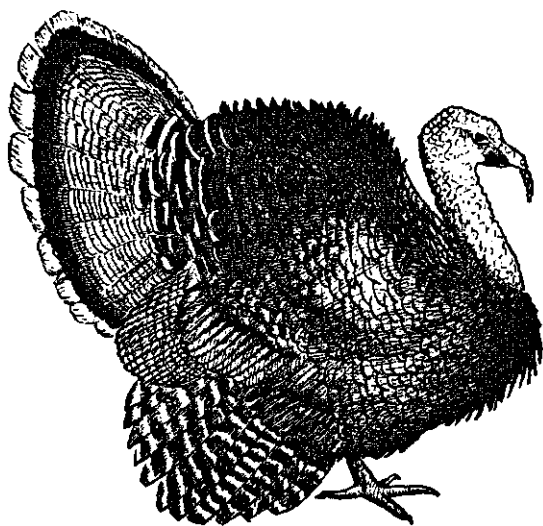


Fig. 7. Baltshouwing van de mannetjes-kalkoen (uit Daanje, 1950).

kleur opvallende, veergroepen opgezet. De mannetjes van de kemp-haan zetten bij hun spiegelgevechten voornamelijk de verlengde bont-gekleurde halsveren op. Bij de baltshouwing van de auerhaan wordt onder andere een bosje veren aan de kin opgezet, terwijl de veren er omheen plat blijven liggen. Dit verenbosje is ook anders van kleur dan de omgevende veren. Het opzetten van de 'staart'-veren van de pauw is ieder bekend.

Tenslotte kunnen verschillende voorbeeld-bewegingen gecombineerd zijn in één en dezelfde signaalhandeling. Een voorbeeld zien we in de opgerichte dreighouwing van de kokmeeuw (fig. 8) waarin de neer-waartse richting van de snavel en de geheven vleugelboegen aan het aanvalsgedrag, de teruggetrokken nek en de aangelegde veren aan het vluchtgedrag ontleend zijn.

Men neemt aan dat in de loop van de fylogenie de signaalhandelingen ontstaan zijn uit de handelingen waarop ze lijken. Daarnaast is het 'origineel' in het gedragsrepertoire van het dier bewaard gebleven. Men spreekt in dit verband van 'afleiding' of 'derivatie' van de signaalbeweging uit de oorspronkelijke beweging. Als deze interpretatie juist is, dan hebben we hier een voor de gedragsstudie uniek geval, waarbij het dier, naast de signaalbeweging, de oorspronkelijke

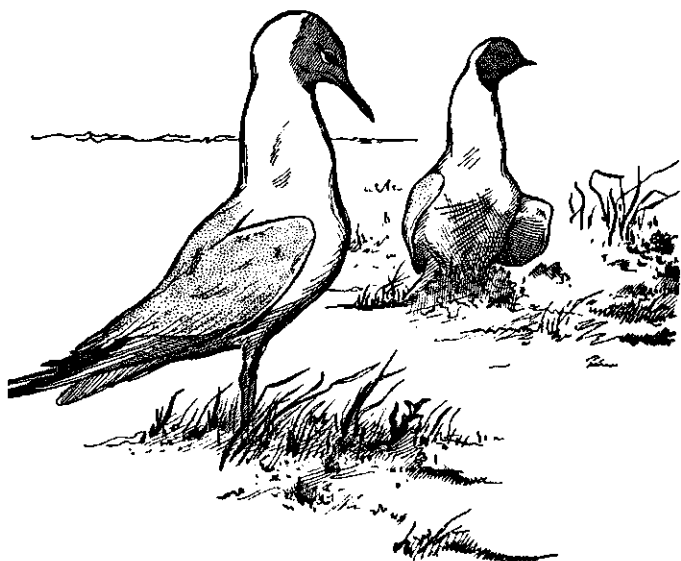


Fig. 8. *Opgerichte dreighouding van de kokmeeuw (uit Moynihan, 1955).*

beweging met zich meedraagt, bij wijze van spreken als zijn eigen gedragsfossiel. Het proces waardoor handelingen in de loop van de fylogenie veranderd zijn in verband met hun signaalfunctie noemt men 'ritualisatie'.

Communicatie

De studie van signaalbewegingen vormt een onderdeel van de studie van sociale communicatie. Blijkbaar wordt een aanzienlijk deel van die sociale communicatie onderhouden door middel van vlag-achtige signalen. Dat geldt ook voor hogere zoogdieren en zelfs ook voor de mens. Men denke hierbij aan bepaalde stereotiepe gezichtsuitdrukkingen en aan de reeds genoemde nationale vlaggen.

Aan de andere kant is het duidelijk dat lang niet alle communicatie door zulke vlag-signalen tot stand komt. Het is moeilijk om dergelijke zaken in maten uit te drukken maar we kunnen ons toch moeilijk aan de indruk onttrekken dat er bijvoorbeeld in een groep apen heel wat meer communicatie omgaat dan in bijvoorbeeld een groep vogels

of vissen. Bij de mens is dat ongetwijfeld nóg veel meer.

Een deel van dat meer aan communicatie gaat weliswaar weer door middel van vlag-achtige signalen maar het lijkt weinig twijfel dat het overgrote deel van die communicatie op andere wijze gebeurt, namelijk door het overdragen van zeer fijn gedetailleerde boodschappen, die met vlag-karakter weinig meer uitstaande hebben. Dit geldt in de eerste plaats voor de mens, en zeker ook voor hogere zoogdieren. Bij beide geldt het vooral voor de communicatie binnen kleine samenhangende groepen.

Ik kan aangaande dit onderwerp verder verwijzen naar het artikel van Van Hooff, maar wil er nog het volgende van zeggen.

Als wat ik over communicatie beweerd heb juist is, dan moet zich in de loop van de fylogenie, in ieder geval van de gewervelde dieren, van vissen tot aan de hogere zoogdieren en de mens, een enorme verrijking van de communicatie voorgedaan hebben, en wel een verrijking in de overdracht van fijn-gedetailleerde boodschappen, meer dan van vlag-achtige signalen.

Als we dus de fylogenie van signaalhandelingen bestuderen, dan schieten we misschien wel voorbij aan de belangrijkste ontwikkeling die zich in de communicatie bij de gewervelde dieren heeft voorgedaan. Hier ligt zeker nog een belangrijk gebied van onderzoek braak.

Epiloog

Tot slot wil ik benadrukken dat ik over evolutie van gedrag gesproken heb uitsluitend voorzover het een genetisch proces is. Dit beeld van de evolutie is zeker onvolledig; ik wil daarom verder verwijzen naar de artikelen van Sevenster en Van Hooff.

Ik heb me in dit artikel misschien aan de pessimistische kant opgesteld wat betreft de mogelijkheden de fylogenie van gedrag te reconstrueren. Ik geloof echter dat zo'n pessimistische opstelling gezond is. Hoe optimistisch we de zaak ook bekijken, de reconstructie van de fylogenie blijft een zaak waarop de tweede zin uit Herman Melville's 'Moby Dick' van toepassing is: 'Some years ago, never mind how long precisely . . .'; en ik ben geneigd eraan toe te voegen: ' . . . something happened, never mind *exactly* what.' Alleen als we met zo'n bescheiden instelling te werk willen gaan, hebben we kans dat de studie van de fylogenie van gedrag de naam van wetenschappelijk onderzoek mag dragen.

J. P. KRUIJT

Vraagstelling en methodiek bij ontogenetisch gedragsonderzoek

Bij de geboorte vertonen dieren al een aantal kant en klare gedragingen. Hoe kunnen wij het ontstaan van dergelijke handelingen tijdens de prenatale ontwikkeling begrijpen? Bovendien, de ontwikkeling staat bij de geboorte niet stil. Niet alle handelingen zijn bij de geboorte onmiddellijk aanwezig en het gedragsrepertoire wordt tijdens de verdere ontwikkeling geleidelijk verder uitgebouwd. Welke factoren beïnvloeden dergelijke veranderingen?

Het zijn deze vragen die bij het ontogenetisch gedragsonderzoek in het centrum van de belangstelling staan. De problematiek waarbij het hier om gaat, doet zich natuurlijk niet alleen voor ten aanzien van gedragseigenschappen, maar evenzeer bij de ontogenie van elke andere biologische hoedanigheid, zoals bijvoorbeeld de vorm van de organen, de lichaamsbouw etc.

Op zoek naar een antwoord ligt het voor de hand twee soorten oorzaken te onderscheiden: van binnen en van buiten het organisme komende. Bij de eerste categorie denken we aan genetische factoren, bij de tweede aan invloeden uit de omgeving van het opgroeiende dier. In andere woorden pleegt men dit wel als volgt uit te drukken: ontogenetisch onderzoek tracht de bijdragen van 'nature' en 'nurture' aan het verloop van de ontwikkeling op te sporen.

Het uitwerken van deze gedachte heeft in de loop van de geschiedenis – en niet alleen in de biologie – steeds weer aanleiding gegeven tot hardnekkige meningsverschillen. Voor sommige eigenschappen van organismen geldt dat zij weinig variatie vertonen bij de individuen binnen een soort, zelfs indien die individuen in sterk verschillende omgevingen opgroeien. Andere eigenschappen vertonen daarentegen grote variatie al naar gelang de aard van de invloeden uit de omgeving tijdens de ontwikkeling. Is het dan niet mogelijk bepaalde

onderdelen of eigenschappen van organismen toe te schrijven aan genetische factoren en andere aan milieu-invloeden? Of: kunnen wij niet trachten aan te geven in welke mate een bepaalde eigenschap van een organisme afhankelijk is van genetische factoren en in welke mate van milieu-invloeden?

Tal van onderzoekers, zelfs diegenen die erkennen dat deze uitersten van stabiliteit en flexibiliteit bestaan, beweren ten stelligste dat wij ons met laatstgenoemde vragen principieel op verkeerd spoor bevinden. Hebb (1953) bijvoorbeeld, wees er op dat elk biologisch produkt alleen kan leven dank zij een genetische basis die het aan de begin van de ontwikkeling mee krijgt en dank zij een uitwendig milieu waarbinnen die ontwikkeling zich kan ontplooiën. Nature en nurture leveren dus beiden onmisbare bijdragen aan het eindprodukt en ieder van zijn onderdelen; ze zijn beiden en onder alle omstandigheden voor honderd procent belangrijk voor de ontwikkeling van ieder levenskenmerk. Te vragen hoeveel een biologisch kenmerk afhangt van een genetische basis en hoeveel van het milieu is ongeveer even zinloos als de vraag welk deel van de oppervlakte van een terrein toegeschreven kan worden aan de lengte en welk deel aan de breedte.

Welke vragen zijn dan wél zinvol? Bij het gedragsonderzoek zijn hierover waarschijnlijk meer meningsverschillen geweest dan in andere takken van de biologie, zoals de embryologie. Ook nu nog, zelfs binnen de groep van gedragsonderzoekers die zich ethologen noemen, bestaat er geen overeenstemming. Voor een deel komt dit misschien doordat gedrag, meer dan morfologische structuren, beïnvloedbaar lijkt te zijn door invloeden uit de omgeving. Daarnaast is het waarschijnlijk dat historisch belaste termen, die eeuwenlang in het wetenschappelijk arsenaal werden meegesleept, juist bij het gedragsonderzoek een benadering in de weg hebben gestaan die voor het begrijpen van de ontogenetische ontwikkeling van vormen allang gemeengoed is geworden. Dit is toepasselijk op de term instinct, die op allerlei wijzen werd gebruikt en misbruikt en waaraan ook nu nog bij het analyseren van de ontwikkeling van gedrag door sommigen een inhoud wordt gegeven die weer door anderen wordt bestreden. Een derde oorzaak lijkt mij dat in de ethologie, meer waarschijnlijk dan in elke andere tak van de biologie, de onderzoeker voortdurend geconfronteerd wordt met veroorzakende factoren in drie verschillende dimensies: factoren die werken op het moment dat het gedrag wordt vertoond, factoren die reeds eerder in de ontogenie werkten, en fac-

toren die in de loop van de evolutie een rol speelden. Natuurlijk kan de veroorzaking van elk biologisch verschijnsel in deze drie verschillende dimensies worden onderzocht, maar de ethologie is naar ik meen één van de weinige takken van de biologie waar dat in de praktijk ook werkelijk wordt gepoogd, zoals de samenstelling van deze publikatie bewijst. Ieder van deze dimensies heeft echter zijn eigen methoden en zijn eigen taalgebruik, die niet willekeurig verwisselbaar zijn. Bij het leggen van verbanden tussen deze verschillende dimensies, die uiteraard allen samenhangen, is het gevaar van semantische verwarringen daardoor groot. Naar mijn mening zijn de meningsverschillen ten dele van deze aard.

Hoewel, en gedeeltelijk juist omdat, het nature-nurture thema reeds uit den treure werd uitgesponnen in de recente literatuur, lijkt het mij onvermijdelijk de meningsverschillen uitgebreider te bespreken, temeer daar de controverse eigenlijk nog voortduurt. Ik zal mij overigens beperken tot een vereenvoudigd beeld van de recente historie zoals die zich binnen de ethologie heeft afgespeeld.

Een terugblik

Een eerste punt dat mij van belang lijkt is dat de ethologie, zoals die zich in de beginjaren ontwikkelde (Lorenz, 1935, 1937), ten dele beschouwd kan worden als een beweging die zich afzette tegen heersende inzichten, met name die van Amerikaanse 'behavioristen'. De meest extreme exponent van deze laatste groep (Watson, o.a. 1913), beweerde immers dat er in het geheel geen directe genetische basis bestond voor gedragseigenschappen. Erfelijkheid door middel van genetisch overgedragen eigenschappen zou slechts gelden voor morfologische structuren, zoals de bouw van zintuigen, spieren, ledematen enz., en verder voor enkele eenvoudige reflexen. Binnen de mogelijkheden van de zo door de genetische eigenschappen bepaalde structuur van zintuigelijke en motorische apparaten zou een dier volledige flexibiliteit hebben om zijn gedrag door 'trial en error', d.w.z. door het opdoen van ervaring met de buitenwereld, te modelleren.

De opvattingen van Lorenz moeten in de eerste plaats tegen deze historische achtergrond worden gezien. Uit zijn rijke ervaring in het observeren van dieren wist hij dat vele diersoorten beschikken over gedrag dat op dezelfde wijze de soort karakteriseert als het geval is met morfologische structuren. Dit betrof enerzijds het soortspecifieke

reageren op uitwendige prikkels. Een bekend voorbeeld is de soortspecifieke neiging van het mannetje van de driedoornige stekelbaars om bij de verdediging van zijn territorium bewegende objecten aan te vallen, die aan de onderzijde rood zijn gekleurd. De speciale gevoeligheid voor rood kan als 'aangepast' beschouwd worden, aangezien de territoriumverdediging vooral gemunt is op mannelijke soortgenoten en deze in het voorjaar van anderen rood gekleurd zijn. Anderzijds wees Lorenz ook op het soortspecifieke stereotype patroon van motorische handelingen. Een voorbeeld dat dit principe illustreert, is de bekende 'waaierbeweging' van dezelfde driedoornige stekelbaars, een handeling die voornamelijk dient tot ventilatie van het nest tijdens de broedzorg.

Op grond van vele voorbeelden meende Lorenz dat zowel aan de sensorische zijde (het waarnemen) als aan de motorische zijde (het bewegen) georganiseerde patronen te onderkennen zijn, die niet zonder meer verklaard kunnen worden uit de bouw en het functioneren van zintuiglijke en motorische apparatuur. Er moesten aan het gedrag dus georganiseerde mechanismen in het zenuwstelsel ten grondslag liggen, die zowel aan het waarnemen als aan het bewegen een patroon oplegden, afgezien nog van de beperkingen gesteld door de structuur van de zintuiglijke en motorische apparaten.

Bovendien bleek hem dat het soortspecifieke karakter van gedrag zich vaak onveranderd ontwikkelde in individuen die het niet hadden kunnen afkijken van soortgenoten, noch het zich door 'trial en error' hadden kunnen verwerven in de situatie waarin dat gedrag functioneert. Zo bleken vele communicatiehandelingen bij individuen die nimmer in contact met soortgenoten waren geweest, al op voor de soort karakteristieke wijze vertoond te worden, de eerste de beste maal dat ze met soortgenoten in contact kwamen.

Lorenz gaf hiermee een omschrijving van een type gedrag dat het volslagen tegendeel was van de typering die Watson gaf, en tegen deze historische achtergrond bezien, wordt het begrijpelijk dat hij meende de beide typen tegenover elkaar te moeten stellen: het geleerde gedrag waarover Watson sprak en dat hij ook uit eigen ervaring kende, en daarnaast het ongeleerde soortspecifieke gedrag. Aangezien de ongeleerde aspecten bovendien kennelijk zonder specifieke ervaring met de buitenwereld van generatie op generatie werden doorgegeven, meende Lorenz gerechtigd te zijn deze als de genetisch bepaalde elementen te zien en hiervoor gebruikte hij de termen instinc-

tief en aangeboren. De ontwikkeling van het gedrag in het individu zag Lorenz als een proces waarbij de aangeboren en de aangeleerde elementen geleidelijk aan elkaar geschakeld worden (Instinkt-Dressur Verschränkung).

In ethologenkring bleef men geruime tijd aan deze onderscheiding vasthouden (o.a. Tinbergen, 1951: *The study of instinct*), maar hierin kwam een kentering door critiek van Amerikaanse psychologische zijde (o.a. Hebb, 1953; Lehrman, 1953; Schneirla, 1956). Het argument van Hebb is al genoemd. Daarnaast wees men er op dat ook al is een dier geïsoleerd van soortgenoten en verstoken van bepaalde vormen van ervaring, daarmee nog niet alle ervaring die het dier in zijn omgeving en met zijn eigen lichaam opdoet is buiten gesloten. Men zou de mogelijkheid toch moeten onderzoeken, aldus dit argument, dat dergelijke ervaringen een vormende invloed hebben op de ontwikkeling van gedrag. Verscheidene suggesties werden geopperd, zoals bijvoorbeeld de mogelijkheid dat de pikbeweging die een kuiken al direct na het uitkomen vertoont, tevoren in het ei is ontstaan door zelfstimulatie, een suggestie waarop ik later terugkom. Volgens deze redenering zou, althans in principe, de mogelijkheid bestaan dat sommige zogenaamd aangeboren gedrag mede tot stand komt onder invloed van leerprocessen.

We dienen hierbij ook te bedenken dat een effect van opgedane ervaring niet altijd vanzelfsprekend als een leerproces is te beschouwen. Indien jonge ratten in het nest regelmatig worden gestoord, bijvoorbeeld doordat een experimentator de dieren elke dag voor korte tijd uit het nest neemt, blijken zij later minder geremd te zijn om in een vreemde omgeving verkennend rond te lopen, dan onbehandelde dieren. De storing in het nest werkt in op het functioneren van het endocriene systeem en kan niet als een leerproces beschouwd worden (Levine, 1962). Evenmin kan men echter beweren dat de opgedane ervaringen zonder invloed zijn geweest.

Maar zelfs indien we ons beperken tot leerprocessen moeten we niet vergeten dat men aan het leervermogen van dieren, dat essentieel is voor het tot stand komen van het 'aangeleerde' gedrag, een genetische basis niet kan onzeggen. Uit een door Van Oortmerssen aangehaald voorbeeld bleek al dat het vermogen van ratten om een doolhof te leren doorlopen in feite een genetische basis heeft, waarop geselecteerd kan worden.

Een laatste bezwaar dat ingebracht kan worden tegen de onder-

scheiding van aangeboren en aangeleerde elementen in het gedrag wil ik nog noemen. Hoewel Lorenz er terecht op gewezen heeft, dat men ten aanzien van gedrag dezelfde biologische vragen en methoden diende te ontwikkelen als elders in de biologie, begaf hij zich ten aanzien van ontogenetische vragen op een weg die duidelijk afwijkt van de gebruikelijke wijze van onderzoek bij de experimentele embryologie, het vak waaraan de biologische gedragsonderzoekers zich dan toch bij uitstek zouden kunnen spiegelen. Weliswaar tracht men zich bij de embryologie een beeld te vormen over de ontogenie van structuren en organen door een analyse van op het ei en tussen de onderdelen van het embryo werkende factoren, maar deze analyse is er niet op gericht te komen tot een onderscheiding van genetisch bepaalde naast van buitenaf bepaalde onderdelen van het embryo. Afzonderlijke elementen in deze zin zijn in principe niet onderscheidbaar, vanwege het door Hebb gebruikte argument dat ik al eerder aanhaalde. Aangezien gedrag uiteindelijk ook een structurele basis heeft, is moeilijk in te zien waarom deze regel niet zou gelden voor het gedragsonderzoek.

Hoe men het ook wendt of keert, het is duidelijk dat deze dichotomische analysepoging van Lorenz niet deugdelijk is; door toepassing ervan raakt men in onoplosbare logische moeilijkheden. Vele ethologen lieten daarom deze manier van denken vallen en trachtten andere wegen te ontwikkelen: men kreeg een meer open oog voor de vraag of en hoe het opdoen van ervaring in de ruimste zin van het woord de ontwikkeling van het gedrag in het individu zou kunnen beïnvloeden. Overigens kwam men maar gedeeltelijk tegemoet aan de Amerikaanse critiek: de terminologie van Lorenz werd weliswaar geschrapt als onhanteerbaar, maar niet zijn veel belangrijker idee achter deze termen, de idee namelijk, dat gedrag niet willekeurig modificeerbaar is zoals Watson dacht. Daarop kom ik later terug.

Een nieuwe poging

Overeenstemming over de wijze waarop ontogenetische vragen bij gedragsonderzoek dienen te worden gesteld, is er echter nog steeds niet, ten dele omdat Lorenz de kern van zijn denkwijze in 1965 opnieuw presenteerde in zijn boek: 'Evolution and modification of behavior'. Het kan wellicht zijn nut hebben hier uiteen te zetten welke nieuwe argumenten Lorenz naar voren brengt en welke conse-

quenties dit heeft voor ontogenetisch onderzoek.

In dit boek doet Lorenz één concessie naar aanleiding van de op zijn ideeën geleverde critiek. Hij geeft toe dat strikt genomen de termen aangeboren en aangeleerd niet toegepast kunnen worden op organen of gedragsspatronen, omdat genetische factoren en milieu nu eenmaal in ieder biologisch produkt doorwerken. Naar zijn mening zijn de termen echter ten volle bruikbaar voor een bepaalde eigenschap van organen en gedrag, namelijk, de aangepastheid van gedrag aan de omgeving. Het is deze aangepastheid, die in het behavioristische denken zozeer verwaarloosd werd, waarom het Lorenz vooral te doen is. Zoals al eerder ter sprake kwam, wees Lorenz er op dat zowel het waarnemingsvermogen als de bewegingswijzen van dieren veelal blijk geven te passen bij de eisen die de omgeving stelt; het gedrag lijkt ontworpen om een bepaalde functie te verrichten. Elders in deze publikatie duidt Kortmulder deze hoedanigheid aan als 'quasi-planmatigheid'.

Lorenz beredeneert nu dat aangepastheid van gedrag betekent dat het dier op één van twee wijzen informatie over de omgeving heeft verkregen: of door evolutie, en in dat geval is de informatie in de genen vastgelegd, of door individuele interactie van het dier met zijn omgeving. Op dit punt kan men al van mening gaan verschillen: Lorenz stelt namelijk duidelijk dat er sprake is van het één of het ander. Dit is in zoverre juist dat men evolutie en ontogenie – in abstracto – als gescheiden en verschillende processen kan beschouwen. Maar is niet ieder dier een produkt zowel van evolutie als van ontogenie? En is het dus niet duidelijk dat iedere aangepastheid onder invloed van het één en het ander tot stand komt? Naar mijn mening begint een semantische draak zijn kop hier duidelijk op te steken.

Lorenz stelt zich echter op het standpunt dat ontogenetisch onderzoek zich zou behoren te richten op de vraag of de geconstateerde aangepastheid tot de éne of tot de andere bron herleid kan worden. Het enige dat we volgens deze zienswijze behoeven te doen is het uitvoeren van een experiment waarbij we het dier opkweken onder omstandigheden waarin de factoren waaraan zijn gedrag is aangepast niet aanwezig zijn. Het dier blijft aldus verstoken van wat Lorenz noemt 'relevante' ervaring. Ontwikkelt het gedrag zich toch, dus bijvoorbeeld, valt een geïsoleerd opgekweekte stekelbaars een rode rivaal aan, dan is de aangepastheid in deze zienswijze genetisch vastgelegd en dus aangeboren. Blijkt echter relevante ervaring noodzake-

lijk voor de ontwikkeling van het gedrag dan noemt Lorenz de aangepastheid aangeleerd.

Ook wanneer we afzien van de gebruikte terminologie, waartegen overigens de eerder genoemde bezwaren blijven gelden, kunnen we ons het volgende afvragen. Gesteld we voeren het door Lorenz aanbevolen experiment uit met een stekelbaars, en we vinden dat rode rivalen sterker worden aangevallen dan anders gekleurde. Wat weten we nu over de ontogenetische oorzaken die deze selectiviteit teweegbrachten? Het antwoord is duidelijk: we kunnen alleen concluderen dat ervaring met soortgenoten niet noodzakelijk is voor dit proces; overigens blijft het probleem in volle omvang bestaan.

In zijn boek neemt Lorenz een duidelijk standpunt in ten aanzien van de overblijvende vragen. Letterlijk zegt hij (p. 43):

'... we are justified in leaving, at least for the time being, to the care of the experimental embryologists all those questions which are concerned with the chains of the physiological causation leading from the genome to the development of such neurosensory structures. These structures, like the releasing mechanism of the stickleback's rival fighting..., demonstrably owe their specific adaptedness to information acquired in phylogeny and stored in the genes. Not being experimental embryologists but students of behavior, we begin our query, not at the beginning of the growth, but at the beginning of the function of such innate mechanisms.'

We kunnen constateren dat deze benadering meer gericht is op evolutionele dan op ontogenetische vragen. Lorenz is in hoofdzaak geïnteresseerd in de uiteindelijke factoren die in de loop van de evolutie aangepastheid doen ontstaan. Voorts interesseert het hem in hoeverre deze factoren al dan niet een rol spelen tijdens de ontogenie. De vraag echter hoe informatie, die tijdens de evolutie in de genen wordt vastgelegd, tijdens de individuele ontwikkeling door onmiddellijke oorzaken wordt gedecodeerd, komt niet aan de orde in deze benadering. Toch menen velen dat deze vraag de hoofdzaak van ontogenetisch onderzoek uitmaakt, en dat allerm minst vaststaat dat de problemen hierbij uitsluitend van experimenteel embryologische aard zijn. Daarmee ben ik weer teruggekeerd naar het uitgangspunt: op welke wijze kunnen deze problemen zinvol benaderd worden?

Stelt men zich de vraag in hoeverre gedrag genetisch bepaald is en in hoeverre door het milieu, en beperkt men zich tot de beschouwing van één enkel individu, dan vraagt men eigenlijk naar de oplossing van één vergelijking met twee onbekenden, m.a.w. men vraagt het onmogelijke. In de wiskunde kan men dergelijke problemen tot een oplossing brengen indien men de beschikking heeft over tenminste één andere vergelijking waarin dezelfde onbekenden voorkomen. Hoewel de vergelijking met een wiskundig probleem niet in alle opzichten opgaat ten aanzien van het biologisch probleem waarvoor we ons gesteld zien, kan men het toch op ongeveer overeenkomstige manier benaderen, namelijk door meerdere vergelijkingen te maken waarin beide onbekenden voorkomen.

De eerste benaderingswijze, die Van Oortmerssen reeds behandelde in het vorig hoofdstuk, is er op gericht de invloed van genetische variatie op de loop van de ontwikkeling op te sporen. Dat kan alleen door verschillen in omgevingsfactoren zoveel mogelijk te elimineren. Brengt men twee dieren groot in éénzelfde omgeving, zodat de milieu-invloeden identiek zijn, dan zullen verschillen in gedrag die ontstaan tijdens de ontwikkeling moeten worden toegeschreven aan verschillen die reeds bij het beginpunt van de ontwikkeling bestonden, m.a.w. aan genetische verschillen. Men dient zich bij het toepassen van deze benaderingswijze steeds te realiseren dat men, hoe ver men het onderzoek ook voortzet, nooit tot de conclusie zal komen dat een bepaald gedragskenmerk uitsluitend genetisch bepaald is, immers het milieu leverde onmisbare bijdragen tot de ontwikkeling van ieder kenmerk. Wel kan men met deze methode vaststellen dat genetische factoren uiteindelijk ten grondslag lagen aan de tot stand gekomen verschillen. Deze benadering en de verdere uitbouw ervan door selectie- en kruisingproeven werden door Van Oortmerssen al aan de orde gesteld.

Bij de tweede benaderingswijze gaat men omgekeerd te werk: individuen met gelijke genetische constitutie worden opgekweekt in omgevingen, die in één of ander opzicht van elkaar verschillen. Wederom zal deze benaderingswijze nooit de conclusie toelaten dat bepaalde gedragskenmerken uitsluitend omgevingsbepaald zijn. Ontstaan er echter gedragsverschillen, dan kan men wel concluderen dat deze uiteindelijk door verschillen in omgevingsinvloeden werden bepaald. Voorbeelden van een dergelijke benadering, die overeenkomt met die

van de experimentele embryologie, en waarbij men zich niet beperkt tot manipulatie van wat relevant lijkt in verband met de functie van het gedrag, zal ik straks nader beschrijven.

Door aldus hetzij met het genetische uitgangsmateriaal of met de omgevingsfactoren experimenteel te manipuleren, kan men ondubbelzinnig de uiteindelijke herkomst van het ontstaan van gedragsverschillen in de loop van de ontwikkeling vaststellen. Bij beide benaderingen dient het onderzoek zich natuurlijk niet te beperken tot een constatering van de herkomst van de verschillen. Daarop aansluitend dient onderzocht te worden hoe genetische verschillen of omgevingsverschillen de ontwikkeling beïnvloeden.

De vraag hoe genetische verschillen leiden tot fenotypische verschillen werd ook al kort aangestipt door Van Oortmerssen. Hieruit bleek al dat genetische factoren op allerlei niveau's kunnen inwerken: zowel op de structuur van organen als op het functioneren daarvan. Metabolische, hormonale en centraal-nervieuze processen kunnen worden beïnvloed. Dit punt laat ik verder rusten en ik zal mij beperken tot een bespreking van enkele resultaten van onderzoek dat zich bezig hield met de vraag of en hoe milieu-invloeden de ontwikkeling beïnvloeden.

Embryologie van gedrag

De vraag welke factoren de ontwikkeling van de allereerste bewegingen tijdens embryonale stadia teweegbrengen is reeds lang een onderwerp van onderzoek en discussie. Vooral bij vogels is het onderzoek al enigszins gevorderd, waarbij men voortbouwt op uitvoerige waarnemingen van Kuo uit de dertiger jaren. Door een venstertje in de schaal van een kippeï te knippen, en door nog enkele kunstgrepen toe te passen, kon Kuo de bewegingen van het embryo waarnemen en hun ontwikkeling beschrijven. Al spoedig stelde Kuo een hypothese op voor het ontstaan van de eerste bewegingen en de geleidelijke verandering die hij waarnam. Hij meende dat deze een gevolg waren van een voortdurende wederzijdse prikkeling van de delen van het embryo onderling. In bepaalde stadia zag hij dat door de hartslag van het embryo de kop passief werd opgetild en het leek hem mogelijk dat de actieve kopbewegingen van het embryo zich ontwikkelden als gevolg van deze voorafgaande tactiele prikkeling. Voorts wordt het embryo omhuld door het amnion, dat gladde spieren bevat die

niet met het zenuwstelsel van het kuiken verbonden zijn. In bepaalde stadia contraheert het amnion voortdurend, waardoor het embryo schommelende bewegingen maakt, en ook aan deze prikkeling kende Kuo een invloed toe op de ontwikkeling van de bewegingen. Deze zienswijze, die duidelijk de behavioristische inslag heeft dat alle orde van buiten komt, berustte echter nog op tamelijk ruwe waarnemingen, terwijl er bovendien hoogstens sprake was van waargenomen correlaties. De conclusie dat er een causaal verband bestond tussen de zelfprikkeling en de differentiatie van embryonaal gedrag was louter speculatief.

Experimenteel onderzoek van de laatste tien jaar, vooral van Hamburger (1963) en Oppenheim (1970), leidt tot de conclusie dat de situatie veel ingewikkelder is en eigenlijk nog onopgelost. Ten eerste bleek dat het embryo zich al actief beweegt op een stadium dat de reflexbogen tussen zintuigen en spieren nog niet volledig zijn uitgegroeid. Aangezien er in dit stadium dus geen berichten van de zintuigen naar de spieren kunnen worden doorgegeven, lijkt het onmogelijk de zintuigen op wat voor manier dan ook een rol toe te kennen bij het tot stand komen van de op dat moment toch al optredende actieve bewegingen. Tal van experimenten tonen bovendien aan dat, zelfs nadat de reflexbogen gesloten zijn en het embryo dus kan reageren met een spiercontractie, er geen direct verband bestaat tussen zintuigprikkeling en de tot nu toe gemeten aspecten van embryonale bewegingen.

De voornaamste aspecten die tot nu toe gemeten werden, betroffen de ritmiciteit en de frequentie van de algemene bewegingen van het embryo. Allerlei operationele ingrepen, zoals het wegnemen van het amnion of de dooierzak, zowel als proeven waarbij bepaalde delen van het embryo gevoelloos worden gemaakt, tonen aan dat de ritmiciteit en de frequentie van de algemene bewegingen onveranderd blijven gehandhaafd. Ook een poging de algemene bewegingspatronen te verstoren door het toedienen van extra tactiele prikkels met een glasstaafje van buiten af had geen succes.

Hamburger komt dan ook tot de conclusie dat de bewegelijkheid van het embryo 'spontaan' of 'endogeen' is. Deze conclusie houdt in dat de bewegingen tot stand gebracht worden door onbekende processen binnen het zenuw-spiersysteem, onafhankelijk van bekende zintuigprikkels daarbuiten. Daarnaast beschikt het embryo over reflectorische activiteit als antwoord op zintuigprikkels, maar dit systeem

blijft gedurende een groot deel van de embryonale ontwikkeling latent en zou volgens deze zienswijze pas enkele dagen voor het kuiken uitkomt geheel gaan functioneren, en op een nog onbekende wijze geïntegreerd worden met het endogene motorische systeem.

Men dient wel te bedenken dat deze conclusies berusten op onderzoek naar de invloed van zintuigprikkelers op de algemene ritmische bewegelijkheid van het embryo. Hoewel er in dit opzicht geen direct verband gevonden werd, bestaat nog altijd de mogelijkheid dat er een invloed is op de volgorde waarin de bewegingen optreden of op hun amplitude. Ook ging het bij het genoemde onderzoek om directe verbanden en het ontbreken daarvan sluit de mogelijkheid niet uit dat prikkeling op een vroeg stadium invloed uitoefent op de ontwikkeling van motorische patronen op een veel later stadium.

Behalve naar de ontwikkeling van bewegingen werd de laatste tijd ook onderzoek gedaan naar de ontwikkeling van het waarnemingsvermogen van embryo's. Gottlieb (1971) toonde aan dat pas uitgekomen kuikens van de pekingeend (een gedomesticeerde vorm van de wilde eend) al selectief reageren op de lokroep van de moeder, de eerste maal dat zij dit geluid horen. Indien het geluid van de eigen soort tegelijkertijd en door onzichtbare luidsprekers werd aangeboden met de lokroep van de boscend, de pijlstaart of de kip, toonden jonge kuikens hun voorkeur door alleen het geluid van de eigen soort te benaderen. We hebben hier dus een voorbeeld van selectieve en aangepaste discriminatie die zonder ervaring in het horen van het moedergeluid ontstaat.

Nu is het pas uitgekomen kuiken natuurlijk niet geheel onervaren in het horen van geluiden. Het kuiken hoort voor het uitkomen in ieder geval tenminste de eigen stem. Men zou zich kunnen voorstellen dat dit een rol speelt bij het tot-stand-komen van de selectiviteit na het uitkomen.

Gottlieb slaagde er nu in deze invloed uit te schakelen door embryo's vier dagen vóór het uitkomen, d.w.z. op een stadium dat zij nog geen geluiden produceerden, stemloos te maken door de membranen van de syrinx met collodion te verstijven. Nadat deze geopeerde dieren vervolgens uit het ei kwamen werd hun discriminerend vermogen onderzocht en vergeleken met diverse controle-groepen. Het bleek nu dat het vermogen om te discrimineren tussen het geluid van de moeder en dat van de kip verloren was gegaan bij de stemloos gemaakte dieren en niet bij de kuikens die een schijnoperatie hadden

ondergaan.

De vormende invloed van het aanhoren van de eigen stem op het zich ontwikkelende selectieve waarnemingsvermogen van de kuikens na het uitkomen leek door deze proef aangetoond, maar uit voortgezet onderzoek bleek dat de zaak toch nog weer ingewikkelder is. Gottlieb vervolgde namelijk het discriminerend vermogen van het embryo op nog vroegere stadia door de lokroepen van verschillende soorten aan een embryo te laten horen en de reactie van het embryo te meten. Dit laatste kon gedaan worden door een registratie van embryonale snavelbewegingen. Het bleek nu dat embryo's die geïsoleerd en in geluiddichte kasten werden bebroed al 5 dagen voor het uitkomen, d.w.z., vóór het tijdstip waarop in de vorige proef de operatie werd uitgevoerd, selectief reageren. Het afspelen van de lokroep van de eigen soort veroorzaakte op dit stadium een afname van de frequentie van embryonale snavelbewegingen, terwijl dit niet het geval was indien de lokroep van andere soorten werd afgespeeld.

Deze proeven leveren dus het merkwaardige resultaat op dat een discriminerend vermogen dat in een vroeg stadium en op onbekende wijze ontstaat weer degenereert indien het kuiken stemloos gemaakt wordt voordat het stemgeluiden kan maken. Wél is het bewijs geleverd dat het horen van de eigen stem invloed heeft op het discriminerend vermogen na het uitkomen van het kuiken, maar dit vermogen ontstaat al eerder en niet door deze vorm van zelfprikkeling; hoe dan wel is nog duister.

Hoewel het embryologisch onderzoek nog niet ver gevorderd is kunnen we wel zeggen dat de resultaten niet goed passen bij een 'Watsoniaans' beeld. Het ontwikkelingsproces lijkt zich grotendeels endogeen af te spelen en bleek tot nu toe weinig beïnvloedbaar door prikkeling uit de omgeving. Voor de gedragsembryoloog betekent dit dat hij het onderzoek zal moeten voortzetten in nog vroegere stadia en de endogeniteit zal moeten trachten open te breken en te verklaren als een resultaat van nog eerdere interacties tussen de embryonale onderdelen.

De ontwikkeling van zang bij vogels

Na de geboorte neemt de invloed van prikkels uit de omgeving op de ontwikkeling van gedrag sterk toe, althans bij Vertebraten. Dit kan goed worden geïllustreerd aan onderzoek dat werd verricht over de

ontwikkeling van zang bij vogels, waarvan ik een enkel voorbeeld zal bespreken.

Bij de produktie van geluiden van vogels zijn twee motorische systemen betrokken, de ademhalingspijpen en de spieren van de syrinx. De syrinx bevat membranen die min of meer gespannen kunnen worden, en die door de uitgeademde lucht in trilling kunnen worden gebracht, waardoor het geluid ontstaat.

De precieze structuur van het geproduceerde geluid kan worden bestudeerd met een audiospectograaf. Dit apparaat analyseert het geluid en produceert een grafiek dat een beeld geeft van de duur, de frequentie en de amplitudo van het geluid. Ik zal mij beperken tot de ontwikkeling van de zang van de gewone vink, die uitgebreid is onderzocht, met name door Thorpe (1961).

Jonge vinken die op een vroeg stadium uit het nest worden genomen, en dan verder zodanig worden opgekweekt dat ze geen vinkenzang konden horen, bleken een abnormale zang te ontwikkelen. De normale zang waarvan de toonhoogte varieert tussen 2 en 6 kHz, bestaat uit 3 toongroepjes met nog een tierelantijn aan het einde. De zang van de geïsoleerd opgekweekte vinken vertoonde een normale lengte, maar de onderverdeling in toongroepjes en de tierelantijn aan het einde ontbrak.

Indien dergelijke geïsoleerde dieren gedurende hun eerste herfst en winter de normale vinkenzang via een bandrecorder te horen kregen, gingen ze het daaropvolgende voorjaar normaal zingen. Het voorbeeld van de normale vinkenzang is dus noodzakelijk voor de normale ontwikkeling en wordt door traditie doorgegeven.

Een tweede ervaringsfactor die de zang beïnvloedt, bleek bij het opkweken van in groepjes gehouden geïsoleerde dieren. Deze konden elkaar horen, maar waren nog steeds verstoken van het horen van de normale zang. De zang van deze dieren bleek wel een onderverdeling in toongroepjes te bevatten, maar was overigens abnormaal. De variatie in de aard van het gezang bleek binnen de groepjes van bijeengehouden dieren gering te zijn, maar tussen de groepjes groot. Hieruit volgt dat de dieren elkaar onderling tijdens hun opgroeien door improvisatie en imitatie hebben beïnvloed.

Nog een derde type ervaring speelt een rol zoals het volgende experiment aantoonde. Thorpe had geconcludeerd dat de eenvoudige structuur van de zang van de geïsoleerd opgekweekte dieren beschouwd moest worden als het aangeboren patroon dat als blauwdruk

gecodeerd is in de genen. Maar hoe arbitrair een dergelijke uitspraak is en hoe onze ideeën daarover afhangen van de mate waarin de ontwikkeling is geanalyseerd, bleek toen Nottebohm (1967) zich afvroeg welke rol het beluisteren van de eigen stem speelt bij de geïsoleerd opgekweekte dieren. Met de hand opgekweekte vinken werden door Nottebohm doof gemaakt en dit had tot gevolg dat de zich later ontwikkelende zang nog minder structuur had: soms waren er nu zelfs geen afzonderlijke tonen te onderscheiden. Het gezang van één der dieren werd beschreven als één doorlopend gekrijs.

Uit deze en andere proeven kan geconcludeerd worden dat de vink in de normale ontwikkeling een model van de aangehoorde vinkenzang onthoudt en later in zijn leven reproduceert. Daarbij ontwikkelt de zang zich door een proces waarbij het in het geheugen vastgelegde model vergeleken wordt met de eigen stem. Verhinderen we het dier de eigen stem te horen door het doof te maken, dan gelukt dit niet meer.

Men kan zich nu afvragen hoe een vink bij een dergelijk verwervingsproces ooit het normale soortspecifieke patroon bereikt, aangezien het opgroeiende dier toch blootgesteld is aan vele andere geluiden buiten de normale vinkenzang. Verscheidene proeven tonen echter aan dat er zekere garanties bestaan tegen een willekeurige omvorming van de ontwikkeling.

In de eerste plaats begint het proces waarbij een model in het geheugen wordt vastgelegd al heel vroeg, in de periode waarin de jonge vogel de zang van de zich in de buurt ophoudende vader hoort. Bovendien heeft deze gevoelige periode een beperkte duur. Nadat de zang zich op een leeftijd van één jaar heeft uitgekristalliseerd – ook bij geïsoleerde dieren – is de zang niet meer veranderbaar; de zang heeft dan een irreversibel gefixeerd patroon gekregen. Het ontbreken van invloed van uitwendige prikkels op de structuur van de zang op latere stadia bleek ook heel duidelijk uit een proef waarbij volwassen dieren doof werden gemaakt (Nottebohm, 1967). Deze ingreep had op dat stadium namelijk bijna geen invloed meer in tegenstelling tot vroegere stadia.

Behalve door de gevoelige periode bestaat er nog een duidelijker mechanisme dat de ontwikkeling naar een soortspecifiek resultaat leidt. Thorpe slaagde er niet in een geïsoleerd opgekweekte vink de normale zang te leren door deze voor te spelen in de vorm van een met de fluit gemaakte melodie van pure tonen. Evenmin gelukte het

een vink de zang van een kanarie te leren. Daarentegen kan een vink wel een vinkenzang leren met een verkeerde volgorde van de opeenvolgende toongroepjes, indien een achterstevoren gemonteerde vinkenzang via een bandrecorder als voorbeeld gegeven wordt. De zang van andere soorten wordt echter niet geleerd behalve als deze een structuur bezit die veel lijkt op die van de normale vinkenzang, zoals het geval is met de zang van een boompieper.

Op één of andere wijze is dus tamelijk nauwkeurig vastgelegd wat voor soort zang een vink moet imiteren en de reeks van mogelijkheden is vrij beperkt. Deze beperking ligt in ieder geval niet daaraan dat de vink de soortvreemde geluiden niet zou kunnen horen of uitvoeren, want in de zogenaamde subsong, het gebrabbel dat aan de volledige zang voorafgaat, kan imitatie van soortvreemde gezangen zoals die van de kanarie wel degelijk optreden. Door een daaropvolgend proces waarvan de aard onbekend is, worden dergelijke geluiden dan blijkbaar weer buitengesloten. Het ziet er dus naar uit dat – hoe wel er sprake is van een duidelijke vormende invloed van uit de omgeving komende prikkels – er in het geval van de ontwikkeling van de vinkenzang toch ook aanwijzingen zijn voor van binnenuit komende beperkingen.

Vergelijken we de resultaten over de ontwikkeling van de zang van de vink met die behaald bij andere soorten dan valt het op dat er grote verschillen van soort tot soort bestaan. Bij zoogdieren is – uitgezonderd de mensentaal – geen enkel duidelijk geval bekend waaruit blijkt dat geluiden door traditie worden doorgegeven. Bij vogels daarentegen is er een geweldige variatie in de mate waarin dat gebeurt en de wijze waarop. Bij sommige soorten ontwikkelen de geluiden zich normaal zelfs als het pas uitgekomen dier doof wordt gemaakt. Bij zangvogels, is één soort bekend, de song sparrow (*Melospiza melodia*), die de normale soortspecifieke zang ontwikkelt zelfs indien het dier vanaf de geboorte geïsoleerd wordt gehouden. Bij deze soort speelt traditie dus geen rol, maar ontwikkelt de zang zich wel abnormaal indien het dier in een vroeg stadium wordt doof gemaakt (Konishi & Nottebohm, 1969). Bij verscheidene andere soorten is de zang soortspecifiek en wordt het patroon op ongeveer dezelfde wijze doorgegeven als bij de vink, al worden er variaties in de precieze details gevonden. Tenslotte zijn er ook soorten waarbij de zang veel variabelere is en imitatie op ruimere schaal kan optreden. De goudvink, die door Nicolai (1959) werd onderzocht, is hiervan een voor-

beeld. Dergelijke verschillen in ontwikkelingsstrategie bij nauw verwante soorten doen problemen rijzen waarop ik later terug zal komen.

De ontwikkeling van sexuele partnerkeuze

Terwijl we bij de ontwikkeling van de zang van vogels zagen dat uitwendige prikkels tijdens de ontwikkeling invloed kunnen uitoefenen aan de motorische zijde, komt invloed aan de sensorische zijde eveneens voor, en zelfs veel algemener. De invloed van vroeg in het leven optredende ervaringen op de sexuele partnerkeus in het latere leven is hiervan een goed voorbeeld en ook hier is het onderzoek bij vogels het verst gevorderd.

Waarnemingen aan nestvliedende vogelsoorten hebben Lorenz (1935) aanvankelijk tot de conclusie geleid dat de allervroegste ervaringen met bewegende voorwerpen onmiddellijk na het uitkomen een blijvend verbond teweeg brachten. De opgedane indrukken zouden onomkeerbaar worden ingeprent en niet alleen veroorzaken dat een dergelijk voorwerp gevolgd wordt alsof het de moeder was, maar ook dat er op gelijkende voorwerpen later als een sexuele partner worden gekozen. Uit meer recent onderzoek is gebleken dat een dergelijk beeld in zijn algemeenheid te eenvoudig is; ervaringen opgedaan in latere levensperiodes hebben een meestal modificerende invloed, vooral op de sexuele partnerkeuze (zie o.a. Bateson, 1966; Schutz, 1965).

Zonder op alle details in te gaan, beperk ik mij tot een relatief goed onderzocht geval dat verscheidene principes demonstreert die een algemenere geldigheid lijken te hebben bij de ontwikkeling van gedrag. Dit betreft een onderzoek van Immelmann (1971) aan een Australische vinkensoort, de zebravink. Zijn methode bestond daaruit dat eieren van de zebravink (die een nestblijver is) werden ondergebracht bij pleegouders van het zogeheten Japanse meeuwtje, een gedomesticeerde vorm van een verwante vinkensoort. De pleegouders brachten de zebravinken groot en na het uitvliegen werden de dieren geïsoleerd gehouden van andere vogels totdat zij volwassen waren. Vervolgens werd in keuzesituaties onderzocht op welke soort zij hun sexuele gedrag richtten.

Voor al het resultaat bij de mannetjes was duidelijk. Deze richtten al hun sexuele activiteit op een wijfje van de pleegoudersoort en vormden daarmee een paarband. De wijfjes waren minder duidelijk

geprent, sommige hiervan kregen uiteindelijk toch een partner van de eigen soort, ondanks een opvoeding bij de andere soort. Dit wijst er op dat het ontwikkelingsproces bij mannetje en wijfje verschillend geprogrammeerd is; het wijfje lijkt minder prentbaar. De mannetjes bleken echter zeer onomkeerbaar geprent en allerlei pogingen om de voorkeur voor de pleegoudersoort te doorbreken mislukten.

Verder inzicht in de ontwikkeling verkreeg Immelmann door jonge zebravinken gedurende een korte periode op te kweken bij de eigen soort om ze vervolgens nog voor het uitvliegen over te plaatsen naar de pleegoudersoort of omgekeerd.

Indien zebravinken eerst bij de eigen soort opgroeiden en daaropvolgend op een leeftijd van ongeveer 20 dagen bij pleegouders van de andere soort werden overgezet, richtten ze later toch al hun seksueel gedrag op de eigen soort. Ze waren dus al onomkeerbaar geprent op het moment van de omwisseling.

In het omgekeerde geval waarbij de zebravinken eerst bij de Japanse meeuwtjes en vervolgens bij de eigen soort terecht kwamen bleek de prenting op de Japanse meeuwtjes pas onomkeerbaar indien de omwisseling plaats vond op een leeftijd van 43 dagen. Hieruit volgt dus dat het tweemaal zo lang duurde voordat het proces van prenting bij de pleegouders tot een permanent resultaat geleid had.

Verdere proeven wijzen er op dat het prentingsproces via de ouders gaat, want aangebrachte variatie in de soortensamenstelling van de jongen in het nest had geen invloed. Ook ziet het er naar uit dat de interacties zoals die tussen ouders en jongen optreden een voorwaarde zijn voor de prenting, want de aanwezigheid van andere oudere vogels in de buurt van het nest had evenmin invloed. Tenslotte beek nog dat indien zebravinken werden opgekweekt door een gemengd ouderpaar, dus een vader zebravink en een moeder Japans meeuwtje, of omgekeerd, verreweg de meeste jongen geprent waren op de eigen soort.

Juist zoals bij de vinkenzang zien we hier dus het optreden van een gevoelige periode en het voorkomen van een selectieve gevoeligheid voor prikkels van de eigen soort. De ontwikkeling is niet even gemakkelijk op elk moment en in alle richtingen te beïnvloeden. Een verdere parallel met de vinkenzang is dat er ook bij dit ontwikkelingsproces van soort tot soort een geweldige variatie is in de precieze details. De verschillen betreffen het tijdstip van de gevoelige periode, de aard van de selectiviteit tijdens het prentingsproces en de mate van onomkeerbaarheid (Klinghammer, 1967).

De tot nu toe gekozen voorbeelden betroffen betrekkelijk eenvoudige gedragspatronen. We zagen aan enkele voorbeelden dat er tijdens prenatale stadia bijna of in het geheel geen sprake is van invloed van uitwendige prikkels op de ontwikkeling van gedrag, terwijl na de geboorte zowel motorische als sensorische aspecten van het gedrag door opgedane ervaring gestructureerd kunnen worden. In grote lijnen kan wel gesteld worden dat een beïnvloeding aan sensorische zijde veel algemener voorkomt dan aan motorische zijde. De structuur van de motoriek bij dieren is in verreweg de meeste gevallen zeer resistent tegen verandering onder invloed van opgedane ervaring tijdens de ontwikkeling, en ligt in grote lijnen vast; de vogelzang en de mensentaal vormen hierop eigenlijk de belangrijkste bekende uitzonderingen.

Ditzelfde principe komt tot uiting bij onderzoek waarbij getracht werd de invloed van sociale ervaring op het gehele sociale gedragsrepertoire te bestuderen. Zulk onderzoek is o.a. gedaan aan bankivahoenders (Kruijt, 1964, 1971) en aan rhesusapen (Harlow, 1962, 1966).

Indien bankivakuikens vanaf het uitkomen in groepjes worden opgekweekt, ontplooit het sociale gedrag zich gedurende de eerste levensmaanden geleidelijk en volgens een vaste volgorde. Ontbreekt de sociale ervaring echter tijdens het opgroeien doordat de dieren vanaf het uitkomen in isolatie worden grootgebracht, dan ontwikkelen sommige aspecten van het sociale gedrag zich normaal terwijl er in andere opzichten sterke afwijkingen tot stand komen. Zo blijken hanen die geïsoleerd worden opgekweekt en vervolgens vóór de leeftijd van 10 maanden met een hen worden samen gebracht, seksueel gedrag te kunnen vertonen, maar dit gedrag bevat abnormale elementen: de oriëntatie ten opzichte van de hen kan mankementen vertonen en er is meestal geen sprake van een begeleidente balts, zoals bij normale dieren het geval is. Worden de dieren langer geïsoleerd alvorens ze ervaring met soortgenoten opdoen, dan gaat het vermogen om seksueel gedrag te vertonen verloren. Proeven waarbij hanen aanvankelijk in groepjes kuikens werden gehouden en vervolgens werden geïsoleerd, wijzen er op dat isolatie niet dit effect heeft indien de haantjes sociaal contact hadden met andere kuikens (niet noodzakelijkerwijs hennetjes) gedurende de eerste 10 levensweken. Blijkbaar wordt er door vroege sociale ervaring met leeftijdgenoten dus iets vastgelegd in het dier.

waardoor het sexuele gedrag niet verloren kan gaan door isolatie.

Andere resultaten wijzen er op dat een haan sexuele relaties kan aangaan met levenloze voorwerpen, maar dat dit alleen gebeurt indien het dier als kuiken al een sociale relatie aanging met dit voorwerp, d.w.z. indien het kort na het uitkomen op dit voorwerp geprent werd.

Geïsoleerd opgekweekte hanen vertonen een deel van hun sociale gedragsrepertoire wanneer ze geheel alleen zijn. Ook de meeste geïsoleerde signaalhandelingen die bij normaal opgegroeide dieren alleen tussen soortgenoten worden vertoond, kunnen bij geïsoleerd opgekweekte dieren optreden terwijl ze alleen zijn. Dit wijst er op dat de dieren sociale relaties met delen van hun eigen lichaam zijn aangegaan. Het meest opvallend blijkt dit uit het veel voorkomende staartvechten bij geïsoleerde hanen, dat zo hardnekkig kan zijn dat hierbij een groot deel van de staartveren worden uitgetrokken.

Alles bijeen genomen is het duidelijk dat de basale motoriek van het sociale gedrag zich vrijwel normaal ontwikkelt bij geïsoleerde hanen, mits de isolatie niet te lang heeft geduurd. De integratie van de verschillende elementen van het sociale gedrag tot een functioneel geheel is echter duidelijk gestoord bij deze dieren. Dit is waarschijnlijk ten dele een gevolg van het feit dat het dier tijdens vroege ontwikkelingsstadia zijn sociale gedrag gehecht heeft aan levenloze voorwerpen en aan delen van het eigen lichaam. Mogelijk spelen ook nog andere factoren een rol. Zo zijn er bijvoorbeeld enige aanwijzingen dat de interactie tussen verschillende gedragssystemen (een probleem dat bij Van Iersel en De Ruiter aan de orde kwam) niet geheel normaal verloopt.

Vele van de abnormaliteiten blijken niet meer veranderbaar indien op latere leeftijd sociale ervaring wordt gegeven. Ook hier zien we weer dat de ontwikkeling gebonden is aan een gevoelige periode vroeg in het leven en uiteindelijk leidt tot een gefixeerd onomkeerbaar patroon.

Soortgelijke resultaten bleken uit proeven van Harlow bij rhesusapen, een onderzoek dat ik heel kort zal aanstippen. Aanvankelijk was Harlow vooral geïnteresseerd in de ontwikkeling van de sociale band van het rhesusaapje met de moeder. Door surrogaatmoeders aan te bieden aan geïsoleerde pasgeboren aapjes, onderzocht hij welke factor hierbij de grootste rol speelde: het contact met de harige vacht of het door de moeder geboden voedsel. Het bleek dat de contactfactor veel belangrijker was, want alleen met de harige surrogaat-

moeder ontstond een sterke sociale band, zelfs als zij geen melk gaf. Deze sociale band bleek grote invloed te hebben op de ontwikkeling van o.a. het exploratief gedrag. Alleen bij aanwezigheid van de moeder ontwikkelde het jonge aapje normale exploratie, bij haar afwezigheid werd dit gedrag geheel geremd.

De surrogaatmoeder was echter niet in staat die invloeden uit de omgeving te verstrekken die noodzakelijk zijn voor een normale ontwikkeling van het latere agressieve en seksuele gedrag. Uit de proeven bleek dat daarvoor zelfs de interacties met een normale moeder niet geheel voldoende waren. Alleen indien de aapjes op een vroeg stadium in de gelegenheid werden gesteld contact te hebben met leeftijdgenoten, ontstonden sociale betrekkingen waarin agressief en seksueel gedrag op normale wijze waren ingebouwd.

De geheel geïsoleerd, of met een surrogaatmoeder opgegroeide aapjes, bleken sterk gestoord en het is opvallend dat de abnormaliteiten veel gelijken op die van geïsoleerde bankivahenen. Zo vertonen vele van deze apen op zichzelf gerichte agressie en ook hun seksuele gedrag is zwaar gestoord. Soms betreft dit alleen de oriëntatie, in andere gevallen lijkt het seksuele gedrag in het geheel niet aanwezig of zijn delen ervan gedesintegreerd. Zo vertonen sommige apen grote interesse voor presenterende wijfjes, maar in plaats van op te stappen, richten ze hun seksuele gedrag door masturbatie op het eigen lichaam. Zowel bij de hanen als bij de apen blijkt dat een deel van het sociale gedragsrepertoire zich zonder sociale ervaring ontwikkelt, maar dat sociale ervaring onmisbaar is voor de integratie tot een normaal functionerend geheel.

Slotopmerkingen

Welke conclusies kunnen we trekken tegen het licht van de historische achtergrond die ik aan het begin schetste?

Het onderzoek naar de invloed van omgevingsfactoren op de ontwikkeling van gedrag toont ons dat deze ontwikkeling niet diffuus en op ontelbaar verschillende manieren is te modelleren, zoals Watson dacht. Nadat experimenteel bepaalde omgevingsinvloeden zijn uitgeschakeld blijkt er steeds een voorgeordende organisatie te blijven bestaan die dus een gevolg moet zijn van een programmering die eerder in de ontwikkeling plaats vond. Zeer duidelijk blijkt dit uit embryologisch onderzoek dat aantoont, dat zowel aan de motorische als aan

de sensorische kant zeer veel orde ontstaat die tot op heden niet door manipulatie met zintuigelijke prikkels veranderd kon worden.

In latere fasen van de ontwikkeling is de ontwikkeling sterker beïnvloedbaar door veranderingen van de omgeving maar ook hier zijn er steeds grenzen gesteld aan deze invloed. Dit uit zich op twee manieren.

In de eerste plaats blijkt het dier tijdens de ontwikkeling vaak selectief te reageren op bepaalde prikkels uit de omgeving. Bij de ontwikkeling van het sociale gedrag waaraan ik mijn voorbeelden vooral ontleende blijken bepaalde prikkels die van de soortgenoot uitgaan vaak werkzamer dan andere.

In de tweede plaats is het reactievermogen vaak het grootst tijdens bepaalde fasen van de ontwikkeling. Is deze fase voorbij, dan verdwijnt het reactievermogen en het patroon dat tot stand kwam is vaak niet meer veranderbaar. Deze resultaten lijken veel op de resultaten van onderzoek naar de embryologische ontwikkeling van structuren. Steeds stuit men in beide gevallen op een al aanwezige, van 'binnen' uit komende orde die voorschrijft wanneer en op welke wijze de omgeving invloed kan uitoefenen. De ontwikkeling verloopt als het ware door voorgeordende kanalen.

Deze conclusies zijn niet strijdig met de ideeën die Lorenz naar voren heeft gebracht: ook hij legde er steeds de nadruk op dat gedrag niet willekeurig modificeerbaar is. Toch blijven ook thans diepgaande meningsverschillen bestaan in allerlei opzichten: de aard van de vraagstelling, de strategie van het onderzoek, en de daarbij te gebruiken terminologie.

Enkele opmerkingen zou ik hierover nog willen maken. Al eerder wees ik er op dat Lorenz zijn aandacht vooral richt op evolutionele vragen, zelfs indien de probleemstelling ontogenetisch van aard is. Voor hem is daarom de belangrijkste vraag bij ontogenetisch onderzoek: wat zit er al aan door evolutie ingebrachte orde in het zich ontwikkelende dier? De door Lorenz aanbevolen benadering van het onderzoek: vast te stellen welke vermogens blijven bestaan zonder relevante ervaring, vloeit logisch voort uit deze instelling.

Inderdaad is een andere benadering mogelijk en noodzakelijk. Hierbij staat een andere vraag in het centrum van de belangstelling, namelijk: hoe komt de orde tot stand in het zich ontwikkelende dier? Welke onmiddellijk werkende oorzaken en processen spelen een rol? Dit probleemgebied behoeft niet te worden overgelaten aan de experi-

mentele embryologie, maar hierbij is ook een taak weggelegd voor de gedragsonderzoeker. Onderzoek naar de invloed van ervaring in de ruime zin van het woord, zowel als onderzoek naar de invloed van genetische variatie op de ontwikkeling is noodzakelijk. De door Lorenz aanbevolen methode behoeft vanuit dit gezichtspunt niet verworpen te worden, maar kan beschouwd worden als een benadering die slechts een eerste stap zet, en dus beperkt inzicht oplevert.

Verweven met de meningsverschillen over de vraagstelling en de methode bij het onderzoek bestaat er verwarring ten aanzien van de te gebruiken terminologie. Dit is begrijpelijk daar vertegenwoordigers uit beide kampen elkaars termen over en weer gebruiken en evalueren, zelfs indien deze zich daartoe niet lenen. Aan deze toestand zal vermoedelijk pas een eind komen indien men er in beide probleemgebieden in slaagt een eigen bij de vraagstelling passend taalgebruik te ontwikkelen. Een dergelijke ontwikkeling ware zeker wenselijk voor de toekomst.

Tenslotte zou ik nog één punt aan de orde willen stellen, namelijk de geweldige variatie in ontwikkelingsstrategieën, zelfs bij nauw verwante soorten. Zoals ik al eerder aanduidde verschilt de wijze waarin de omgeving invloed uitoefent en het tijdstip waarop soms aanzienlijk van soort tot soort.

Om één voorbeeld te noemen, bij de vink vindt de ontwikkeling van de zang zodanig plaats dat er goede garanties bestaan dat deze een soortspecifiek karakter krijgt. Dit heeft overlevingswaarde want de vinkezing functioneert bij de territoriumverdediging en er zijn aanwijzingen dat de zang het meest intimiderend werkt indien een vink de zang van een buurman op dezelfde wijze beantwoordt. Bij de goudvink en de groenvink daarentegen worden vele soortvreemde elementen opgenomen in de zang zodat er grote individuele variatie is. Dit staat waarschijnlijk in verband met het feit dat bij deze soorten de zang niet functioneert bij de territoriumverdediging en misschien eerder een rol speelt bij de coördinatie van activiteiten die zich tussen mannetje en wijfje afspelen. Men kan veronderstellen dat er dan een premie staat op individuele herkenning en dit kan op zijn beurt betekenen dat er een premie staat op een ontwikkelingsstrategie die individuele variatie in de zang toestaat en zelfs bevordert.

Deze gedachtengang leidt tot de veronderstelling dat iedere soort die ontwikkelingsstrategie bezit die het best is aangepast bij de sociale en oecologische nis waarin het gedrag moet functioneren, een ge-

zichtspunt dat ook bij Sevenster aan de orde zal komen. Het ontogenetisch onderzoek leidt hiermee tot een veld van onderzoek op het belang waarvan Tinbergen (o.a. 1963) heeft gewezen: het probleem in hoeverre verschillen in ontwikkelingsstrategieën begrepen kunnen worden als aanpassingen aan verschillende levensomstandigheden. Het onderzoek in deze richting moet praktisch nog beginnen.

J. M. H. VOSSEN

Bij de aanpassing van een dier aan zijn omgeving neemt het gedrag een zeer voorname plaats in. Het dier dient in staat te zijn voer te herkennen en het moet weten hoe het dat kan bemachtigen. Het dier moet in staat zijn soortgenoten en sex-partners te herkennen en het moet weten hoe op deze te reageren, wanneer het ze ontmoet. Het dier moet in staat zijn eventuele predatoren te onderkennen en het moet weten welk gedrag nodig is om aan predatoren te ontsnappen. Terecht merkt Evans (1968) op, dat 'the behaviour of an animal must be as effective an adaptation to its environment as its structure if it is to survive in the struggle for existence'.

Soorttypische en individuele kenmerken

De aanpassing van het gedrag aan de omgeving wordt op twee wijzen gerealiseerd. In de eerste plaats beschikt ieder individueel dier krachtens zijn toebehoren tot een soort over een repertoire van aangeboren soorttypische stimulus-responsie sequenties¹. Dit repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties is tot stand gekomen onder invloed van de in de evolutie werkzame principes. Vanuit het individuele dier gezien kan het repertoire beschouwd worden als de neerslag van de 'ervaring' van de soort, waartoe het dier behoort. Ieder individueel dier van een soort slaagt er in het algemeen in zich middels het soorttypische repertoire op een redelijk effectieve wijze aan te

¹ Het lijkt wenselijk de lezer er hier opmerkzaam op te maken dat Vossen en Kruijt in hun aanpak van de nature-nurture vraag verschillende standpunten innemen. Vossen meent, dat een onderscheid tussen aangeboren of soorttypische en aangeleerde of individu-typische elementen in het gedrag – althans in abstracto – op theoretische gronden wenselijk is. Kruijt bestrijdt dit op grond van de onmogelijkheid om operationeel aangeleerde en aangeboren elementen in het gedrag van een dier te identificeren (Red.).

passen aan het milieu, waarin de soort leeft. De soorttypische wijze van aanpassing wordt verfijnd door een meer individuele aanpassing. Dieren blijken in het algemeen in staat om in meerdere of mindere mate profijt te trekken van individueel opgedane ervaringen. Ze zijn in staat ervaringen op te doen met betrekking tot bepaalde situaties en ze weten deze ervaringen later ook in gelijksoortige situaties aan te wenden. Ze zijn, kortom, in staat tot leren. De soorttypische stimulus-responsie sequenties vormen in de eerste plaats de neerslag van de 'ervaring' van de soort; de aangeleerde stimulus-responsie sequenties vormen vooral de neerslag van de ervaringen van het individu. Beide, de aangeboren soorttypische stimulus-responsie sequenties en de aangeleerde stimulus-responsie sequenties zijn ten nauwste betrokken bij de aanpassing van het individuele dier aan zijn omgeving.

Hoe verhouden zich beide wijzen van aanpassing tot elkaar? Een eerste aanzet tot een antwoord op deze vraag kan gevonden worden in de analyse van de omgeving van het individuele dier. In sommige opzichten lijkt de omgeving, waarin een bepaald dier leeft, op de omgeving, waarin de andere dieren van zijn soort leven. Die kenmerken van de omgeving van een individueel dier, die overeenkomen met de kenmerken van de omgeving van de andere dieren van de betreffende soort, zou men de 'soorttypische kenmerken' van de omgeving kunnen noemen. De omgeving van een individueel dier bevat niet alleen soorttypische kenmerken, ze bevat ook individuele kenmerken. Deze individuele kenmerken moeten beschouwd worden als kenmerken, die in de regel niet voorkomen in de omgeving van de andere dieren van de soort, waartoe het dier behoort. Ze zijn specifiek voor de omgeving van alleen dit dier, en niet voor de omgeving van zijn soortgenoten.

Soorttypische en individuele kenmerken tezamen verschaffen het individuele dier informatie met betrekking tot de omgeving, waaraan het zich dient aan te passen. De informatie, die de soorttypische kenmerken verschaffen, representeert de ervaring van de soort. Geconfronteerd met een soorttypisch kenmerk in zijn omgeving, is het dier in het algemeen in staat om onmiddellijk via het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties op een adequate wijze te reageren. Ten aanzien van de informatie, die vervat ligt in de individuele kenmerken van zijn omgeving, kan het dier niet terugvallen op de ervaring van zijn soort. Toch kunnen deze individuele kenmerken aanwijzingen bevatten, die het voor het dier mogelijk zouden kunnen

maken zich op een meer effectieve wijze aan te passen aan zijn omgeving. De soorttypische kenmerken alleen stellen het individuele dier in staat zich behoorlijk aan te passen aan de soorttypische elementen van zijn omgeving; de soorttypische en de individuele kenmerken tezamen maken het – althans in principe – voor het individuele dier mogelijk zich effectief aan te passen aan alle elementen van zijn omgeving, soorttypische en individuele. Indien leren optreedt, zal het betrekking moeten hebben op het bruikbaar maken van de informatie, die vervat ligt in de individuele kenmerken van de omgeving.

Habituatie, klassiek conditioneren en operant conditioneren

Welke individuele kenmerken van de omgeving zijn bruikbaar bij de verwezenlijking van een zo goed mogelijke aanpassing? Laten we eens kijken naar een drietal voorbeelden:

1 De zeeduizendpoot *Nereis diversicolor* leeft in kokertjes in het wad. Hij voedt zich aan de oppervlakte en steekt daartoe zijn kop uit het kokertje. Wanneer het dier een plotseling optredende prikkel bemerkt, een schaduw of een tik op de modder in de buurt van de koker, trekt hij zijn kop terug in het kokertje. Deze terugtrekbeweging, opgeroepen door de plotselinge prikkel, maakt een onderdeel uit van zijn repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties. Het is een zinvolle reactie: op deze wijze stelt het dier zich veilig voor predatoren. Veronderstel nu, dat een zeker dier van deze soort een kokertje bewoont in de buurt van een voorwerp, dat door de wind telkens tegen de grond geslagen wordt. De hierdoor veroorzaakte tikken dwingen het dier er telkenmale toe zich weer terug te trekken in zijn kokertje. Indien het dier voor het realiseren van zijn aanpassing enkel en alleen aangewezen zou zijn op de soorttypische kenmerken van zijn omgeving, zou hij in de situatie, waarin hij terechtgekomen is, van honger sterven. Het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties moge in het algemeen een goed werkend instrument zijn bij het bewerkstelligen van een effectieve aanpassing aan de omgeving; in het geval van dit dier echter werkt het averechts. Gevangen in de soorttypische stimulus-responsie sequentie, zou het dier van honger omkomen. Letten we niet enkel op de soorttypische kenmerken van de omgeving van dit dier maar ook op de individuele kenmerken, dan bemerken we, dat een individueel kenmerk van de

omgeving van dit dier hierin bestaat, dat de soorttypische prikkel met regelmatige tussenpozen optreedt. Het verschijnen van de tik verloopt op vrij ritmische wijze. Indien het dier in staat zou zijn gebruik te maken van de informatie, vervat in dit individuele kenmerk van zijn omgeving, zou hij zich wellicht meer effectief kunnen aanpassen. Deze meer verfijnde individuele aanpassing zou bewerkstelligd kunnen worden door de uitschakeling van de soorttypische stimulus-responsie sequentie (de terugtrekbeweging).

Onderzoeken we het gedrag van de zeeduizendpoot onder laboratoriumcondities, dan blijkt, dat bij een regelmatig herhaalde aanbieding van een storende prikkel de aanvankelijk aanwezige terugtrekbeweging geleidelijk in sterkte afneemt en tenslotte zelfs verdwijnt. De afname van de terugtrekbeweging is niet het gevolg van een toenemende vermoeidheid van de spierorganen. Biedt men het dier, nadat de terugtrekbeweging is verdwenen, een andere storende prikkel aan, dan treedt de terugtrekbeweging onmiddellijk weer op. Er is evenmin sprake van een toenemende vermoeidheid van de zintuigorganen en een daaruit resulterende ongevoeligheid voor prikkels. Indien men het dier, nadat de terugtrekbeweging is verdwenen, dezelfde prikkel aanbiedt maar in een ander ritme of in een lagere intensiteit, dan verschijnt de terugtrekbeweging weer onmiddellijk.

De afname van de soorttypische reactie als gevolg van de herhaalde aanbieding van de soorttypische prikkel wordt 'habituatie' genoemd. Habituatie treedt bij talloze reacties van zeer vele diersoorten op. Gedetailleerd onderzoek naar de eigenschappen van habituatie is vooral verricht bij de hogere diersoorten. Bij deze onderzoeken werd veelal gebruik gemaakt van oriëntatiereflexen. Biedt men een dier een prikkel aan, dan wendt hij onmiddellijk zijn kop er naar toe. Deze oriëntatiereflex verdwijnt, indien de prikkel met regelmatige tussenpozen wordt herhaald. Wordt een andere prikkel aangeboden of dezelfde prikkel maar op een andere plaats, dan treedt de oriëntatiereflex onmiddellijk weer op. Biedt men, nadat volledige habituatie is opgetreden, na 24 uur dezelfde prikkel opnieuw aan, dan verschijnt de reflex weer, zij het meestal op minder intensieve wijze. Dit gedeeltelijke herstel wordt 'spontaan herstel' genoemd. Het spontane herstel wordt groter naarmate de tijdsduur tussen het moment, waarop volledige habituatie is opgetreden, en de hernieuwde aanbieding van dezelfde prikkel langer is. Voorts blijkt uit onderzoeken, dat dieren, waarbij men doorging de prikkel aan te bieden nadat reeds volledige

habituatie was opgetreden, bij de hernieuwde aanbieding van de prikkel na 24 uur een geringer spontaan herstel vertoonden dan dieren, waarbij de aanbieding van de prikkel werd gestaakt op het moment dat de habituatie volledig was (de orientatiereflex uitbleef). Dit verschijnsel wordt 'onder-nul-habituatie' genoemd.

De gegevens van deze onderzoeken wijzen erop, dat habitueren beschouwd moet worden als een vorm van leren. Hernández-Peón & Scherrer (1955), die op dit terrein belangrijk onderzoek hebben verricht, definiëren habitueren als 'simple learning not to respond to stimuli which tend to be insignificant for the organism'. Wezenlijk voor habitueren is dat soorttypische stimulus-responsie sequenties worden gemoduleerd op basis van temporele kenmerken van de soorttypische prikkels, die karakteristiek zijn voor de individuele omgeving van een bepaald dier. De temporele structuur van de soorttypische prikkels kan beschouwd worden als een individueel kenmerk van de omgeving. Door een integratie van de informatie, welke vervat ligt in de soorttypische kenmerken van de omgeving, en die welke afkomstig is van de individuele kenmerken van de omgeving, wordt een betere aanpassing van het individuele dier aan zijn omgeving verkregen. Het proces van habituatie leidt tot een individualisering van het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties.

In habituatie schuilt een gevaar. Indien de zeeduizendpoot uit ons voorbeeld na gehabitueerd te zijn aan de telkens terugkerende tikken, zijn kop uit de koker steekt om te eten, kan hij ten prooi vallen aan het dier, dat de laatste tik veroorzaakte.

2 Indien een hond met één van zijn poten in een scherp voorwerp trapt, trekt hij zijn poot onmiddellijk terug. De sequentie pijnprikkel-buigbeweging van de poot is een reflex; reflexen vormen de meest elementaire onderdelen van het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties. De reactie is een zinvolle: aan een plotseling ingetreden toestand van niet meer goed geadapteerd zijn wordt een einde gemaakt. Het is van belang hierbij in het oog te houden, dat de reactie essentieel een correctie achteraf betreft. De pijn opwekkende prikkel moet aanwezig zijn, wil de terugtrekbeweging optreden. De pijnprikkel kan beschouwd worden als een soorttypisch kenmerk van de omgeving.

Veronderstel nu een hond, die zich in een laboratoriumsituatie bevindt. Hij is vastgebonden in een tuigje; een van zijn poten rust op

een ijzeren plaat. Zo nu en dan wordt de ijzeren plaat onder stroom gezet. De hieruit resulterende pijnprikkel veroorzaakt telkens een terugtrekbeweging van de poot. Op enige afstand van de kop van de hond bevindt zich een lamp. Enige ogenblikken, voordat de ijzeren plaat onder stroom komt te staan, gaat de lamp branden. Op het moment, dat de stroom op de ijzeren plaat wordt uitgeschakeld, gaat ook de lamp uit. Het aangaan van de lamp roept bij de hond een orientatie-reflex op: het dier wendt zijn kop naar de prikkel toe.

Indien de hond bij zijn aanpassing aan deze situatie enkel afhankelijk zou zijn van zijn repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties en daarmee van de soorttypische kenmerken van zijn omgeving, dan zou hij de telkens als gevolg van de toegediende pijnprikkels optredende toestand van niet meer geadapteerd zijn alleen achteraf kunnen corrigeren. De terugtrekbeweging van de poot zou telkens worden voorafgegaan door de pijnprikkels. Voorts zou het dier aanvankelijk op het aangaan van de lamp reageren met de orientatie-reflex; deze reflex zou echter in de loop van de tijd als gevolg van habituatie verdwijnen.

De experimentele opstelling, die we zojuist beschreven, bevat echter niet alleen soorttypische kenmerken, maar ook individuele kenmerken. Een van de meest markante individuele kenmerken van de situatie bestaat hierin dat het optreden van de pijnprikkels telkens voorafgegaan wordt door het aangaan van de lamp. Indien de hond gebruik zou kunnen maken van de in de situatie aanwezige systematische relatie tussen het aangaan van de lamp en het verschijnen van de pijnprikkels, zou hij deze informatie, afkomstig van een individueel kenmerk van zijn omgeving, kunnen aanwenden om de pijnprikkels te vermijden. Hij zou zijn poot telkens kunnen terugtrekken op het moment, dat de lamp gaat branden. Met andere woorden: hij zou een correctie achteraf, gebaseerd op de soorttypische kenmerken van zijn omgeving, kunnen vervangen door een preventie vooraf, gebaseerd op een individueel kenmerk van zijn omgeving.

In tal van onderzoeken, waaraan onverbrekkelijk de naam van Pavlov is verbonden, is vastgesteld, dat dieren van een groot aantal soorten in staat zijn de in hun situatie aanwezige systematische relaties tussen prikkels te ontdekken en van die ontdekking profijt te trekken. Deze vorm van ervaring opdoen, van leren, wordt 'klassiek conditioneren' genoemd. Essentieel voor klassiek conditioneren is, dat een prikkel of klasse van prikkels in staat is om - na een aantal malen

wat betreft tijd of ruimte gekoppeld te zijn aan een ongeconditioneerde prikkel (of soorttypische prikkel) – een reactie (de geconditioneerde reactie) op te roepen, die gelijkvormig is aan de reactie, opgeroepen door de ongeconditioneerde prikkel (de ongeconditioneerde reactie of soorttypische responsie). De geconditioneerde reactie blijkt daarbij vaak in tijd eerder op te treden dan de ongeconditioneerde reactie.

Klassiek conditioneren is het meest intensief bestudeerd bij reflexen. Het blijft echter niet beperkt tot reflexen; uit onderzoeken – vooral bij lagere dieren – blijkt, dat ook meer ingewikkelde soorttypische stimulus-responsie sequenties het uitgangspunt kunnen vormen. Het resultaat van het klassiek conditioneren is een optimalisering van de aanpassing van het individuele dier aan zijn individuele omgeving. Informatie afkomstig van de soorttypische kenmerken van zijn omgeving stelt het dier in staat tot correctie achteraf; de integratie van deze informatie met die, afkomstig van de individuele kenmerken van zijn omgeving stelt het dier in staat om tijdens het aan deze integratie ten grondslag liggende proces van klassieke conditionering over te schakelen van een correctie achteraf naar een preventie vooraf.

De conditionering van een op zichzelf beschouwd neutrale prikkel (in ons voorbeeld het aangaan van de lamp) aan de ongeconditioneerde reactie (de terugtrekbeweging van de poot) is nooit honderd procent. Indien men het gedrag van het dier in een klassieke conditioneringssituatie observeert, zal men bemerken, dat de geconditioneerde prikkel niet voortdurend de geconditioneerde reactie oproept. Het dier moet zo nu en dan geconfronteerd worden met de ongeconditioneerde prikkel om op een hoog niveau op de geconditioneerde prikkel te blijven reageren. Schakelt men in de experimentele opstelling de ongeconditioneerde prikkel uit, dan treedt er na enige tijd een geleidelijke afname van de geconditioneerde reactie op. Op de duur zal in een dergelijke situatie de reactie geheel verdwijnen. Dit fenomeen wordt 'extinctie' genoemd.

De mogelijkheid tot het optreden van extinctie is van groot belang bij de aanpassing van het dier aan zijn individuele omgeving. Indien namelijk de systematische relatie tussen een individueel kenmerk en een soorttypisch kenmerk in de omgeving verdwijnt, wordt de soorttypische responsie op het individuele kenmerk zinloos. Ten gevolge van het feit, dat de conditionering van de neutrale prikkel aan de ongeconditioneerde prikkel nooit honderd procent wordt en ten ge-

volge van het optreden van extinctie wordt de flexibele aanpassing van het dier aan zijn omgeving gewaarborgd.

Een afname van de conditionering van de neutrale prikkel aan de ongeconditioneerde reactie treedt ook op, indien het dier gedurende een langere tijd niet meer met de ongeconditioneerde prikkel en de neutrale prikkel wordt geconfronteerd. De sterkte van de afname is een functie van de lengte van wat men zou kunnen noemen de 'lege' periode. Dit fenomeen wordt 'vergeten' genoemd.

De mechanismen, die aan extinctie en vergeten ten grondslag liggen, en de processen, die erbij een rol spelen, zijn het onderwerp van een groot aantal theoretische beschouwingen en empirische onderzoeken. Het grote twistpunt daarbij vormt de vraag, of er bij extinctie en bij vergeten sprake is van een actief proces dan wel van een passief gebeuren. Een definitief antwoord op deze vraag is ondanks het grote aantal onderzoeken, dat ten aanzien van deze vraag tot nu toe werd verricht, thans niet te geven. Naar alle waarschijnlijkheid spelen in ieder geval bij extinctie actieve processen een rol.

Bestaat er een verband tussen habitueren en klassiek conditioneren? Sommige leertheoretici beantwoorden deze vraag bevestigend. Volgens hen ligt aan habituatie een proces van klassieke conditionering ten grondslag. Hun redenering luidt als volgt: Iedere prikkel, waarmee een dier wordt geconfronteerd, werkt als een ongeconditioneerde prikkel op een excitatoir systeem in de hersenen. Het actief worden van dit excitatoire systeem kan beschouwd worden als een ongeconditioneerde reactie op de prikkel. De activiteit van het excitatoire systeem in de hersenen werkt op zijn beurt als een ongeconditioneerde prikkel ten aanzien van een inhibitor systeem in de hersenen. Het actief worden van dit inhibitor systeem kan beschreven worden als de ongeconditioneerde reactie op het actief worden van het excitatoire systeem. Het excitatoire systeem speelt een actieve rol bij het tot stand komen van de bij de prikkel behorende soorttypische responsie; het inhibitor systeem, daarentegen, heeft een remmende invloed op de totstandkoming van die responsie. Wordt nu een soorttypische prikkel voor de eerste maal aangeboden, dan zet deze prikkel het excitatoire systeem tot werkzaamheid aan; dit brengt op zijn beurt het inhibitor systeem tot activiteit. Omdat de soorttypische prikkel op deze wijze het inhibitor systeem slechts indirect in werking stelt, treedt er tussen het begin van activering van beide systemen een tijds-

verschil op. Dit tijdsverschil heeft tot gevolg, dat het dier aanvankelijk op de soorttypische prikkel reageert met de erbij behorende soorttypische responsie. Na enige tijd zal de responsie echter verdwijnen onder invloed van de remmende werking van het inhibitoire systeem.

Wat gebeurt er nu, wanneer dezelfde soorttypische prikkel een groot aantal malen achter elkaar wordt aangeboden? Als gevolg van het feit, dat het optreden van de prikkel telkens gevolgd wordt door het actief worden van het excitatoire systeem, zal de prikkel overeenkomstig de wetten van het klassieke conditioneren in de loop van de tijd gaan functioneren als een geconditioneerde prikkel ten aanzien van het inhibitoire systeem. De prikkel krijgt dezelfde functie ten aanzien van het inhibitoire systeem als de lamp in het eerder beschreven voorbeeld ten aanzien van de terugtrekbeweging. Na herhaalde aanbidding zal de prikkel niet alleen onmiddellijk het excitatoire systeem tot activiteit brengen maar tegelijkertijd – of zelfs iets eerder – het inhibitoire systeem activeren. Naarmate de conditionering van de prikkel aan het inhibitoire systeem voortgang vindt, zullen de invloeden, die het excitatoire systeem en het inhibitoire systeem op de soorttypische responsie uitoefenen, elkaar steeds meer gaan opheffen. Het aanvankelijk aanwezige tijdsverschil met betrekking tot het actief worden van beide systemen wordt immers als gevolg van de conditionering tenietgedaan. Op het ogenblik, dat de invloeden van beide systemen op de soorttypische responsie elkaar volledig opheffen, zal de soorttypische responsie geheel achterwege blijven. De habituatie van het dier aan de soorttypische prikkel is dan volledig.

De soorttypische prikkel heeft volgens deze theorie derhalve twee effecten: hij activeert als ongeconditioneerde prikkel het excitatoire systeem en als geconditioneerde prikkel het inhibitoire systeem. De mate, waarin een soorttypische prikkel het tweede effect heeft, beperkt de mate, waarin de prikkel nog in staat is de soorttypische responsie op te roepen.

Het verworven effect is onderworpen aan de processen, die bij vergeten een rol spelen. Herhaalt men de aanbidding van een soorttypische prikkel totdat volledige habituatie is opgetreden, en biedt men vervolgens dezelfde prikkel na een bepaald tijdsinterval (bijvoorbeeld 24 uur) wederom aan, dan zal de als gevolg van de vergeetprocessen opgetreden afname van de conditionering van de prikkel aan het inhibitoire systeem er toe leiden, dat de soorttypische responsie weer verschijnt, zij het vaak op minder intensieve wijze (het z.g.

spontane herstel). Gaat men echter door met het aanbieden van de soorttypische prikkel, nadat reeds volledige habituatie is opgetreden, dan zal de conditionering van deze prikkel aan het inhibitoire systeem nog toenemen. Het overwicht van het inhibitoire systeem zal er dan toe leiden, dat vergeetprocessen minder snel tot uitdrukking komen in het weer verschijnen van de soorttypische responsie. Biedt men na 24 uur dezelfde prikkel weer aan, dan zal het spontane herstel derhalve minder groot zijn dan in het geval, dat men de aanbieding van de prikkel stopte op het moment, dat volledige habituatie optrad. (Verklaring van het eerder beschreven fenomeen van de 'onder-nul-habituatie'.)

Twee punten verdienen in dit verband nog vermelding. In de eerste plaats blijkt uit onderzoek, dat zowel bij habitueren als bij klassiek conditioneren een prikkel het verworven effect verliest op het moment, dat hij in een andere stimulus-context wordt aangeboden. De vraag wat nu eigenlijk wordt geconditioneerd aan een soorttypische responsie, kan niet beantwoord worden door een simpele verwijzing naar de aangeboden prikkel zelve. Klaarblijkelijk bepaalt de stimulussituatie, waarvan de prikkel deel uitmaakt, in zeer belangrijke mate de waargenomen eigenschappen van de prikkel. Habituatie en klassiek conditioneren hebben alleen een effect op het gedrag, wanneer telkens dezelfde prikkel in dezelfde context wordt aangeboden.

Een tweede punt dat de aandacht verdient, betreft het feit dat bij klassiek conditioneren het dier niet habitueert aan de prikkel die aan de ongeconditioneerde prikkel voorafgaat. Keren we nog even terug naar het eerder gegeven voorbeeld. De hond reageert op het aangaan van de lamp aanvankelijk met een orientatiereflex. Zou de situatie beperkt zijn gebleven tot het aan- en uitgaan van het licht, dan zou spoedig habituatie van de orientatiereflex zijn opgetreden. Habituatie moge een zinvolle aanpassing betekenen, zij is het bepaald niet in die gevallen, waarin de prikkel gevolgd wordt door een ongeconditioneerde prikkel en een ongeconditioneerde reactie. Uit onderzoekingen blijkt, dat habituatie van een soorttypische stimulus-responsie sequentie wordt voorkomen, indien deze sequentie onmiddellijk gevolgd wordt door een andere soorttypische stimulus-responsie sequentie. Heeft conditionering van een prikkel aan een soorttypische stimulus-responsie sequentie plaatsgevonden en blijft vervolgens de prikkel uit deze sequentie systematisch achterwege, dan treedt er een snelle extinctie op. Deze extinctie is het gevolg van het optreden van habitua-

tie aan de geconditioneerde prikkel.

3 We plaatsen een hongerige rat in een kleine vierkante kooi (een z.g. Skinner-box). Aan een van de zijwanden van de kooi bevindt zich een leeg voerbakje en een hefboom. Eenmaal in de kooi begint de rat de ruimte uitvoerig te verkennen. Hij snuffelt aan het voerbakje, hij loopt snuffelend rond en gaat zo nu en dan op zijn achterpoten staan. Bij toeval leunt hij ook even op de hefboom. Het indrukken van de hefboom heeft tot direct gevolg, dat een korreltje voer in het voerbakje wordt gedeponeerd. Het dier vindt het korreltje, eet het op, en begint opnieuw te exploreren. Tijdens het exploreren leunt hij weer op de hefboom en onmiddellijk daarop verschijnt er weer een korreltje voer in het bakje.

Indien het dier zich bij de aanpassing aan deze omgeving alleen zou baseren op de informatie, afkomstig van de soorttypische kenmerken van de omgeving, dan zou hij weldra van honger omkomen. De prikkels in de voor hem nieuwe omgeving zouden aanvankelijk exploratief gedrag oproepen. Het exploratieve gedrag zou als gevolg van habituatie na enige tijd ophouden. Het zo nu en dan beschikbaar komen van een korreltje voer zou telkenmale eetgedrag oproepen. De afname van het exploratief gedrag zou echter de kans op het verkrijgen van een korreltje voer al snel tot nagenoeg nul reduceren.

Indien het dier er daarentegen in zou slagen gebruik te maken van een individueel kenmerk van deze omgeving – het gegeven, dat het leunen op de hefboom onmiddellijk gevolgd wordt door de aanwezigheid van een korreltje voer – dan zou zijn honger snel gestild zijn. Hij zou telkens weer op de hefboom kunnen gaan leunen als hij het korreltje voer verorberd had. Deze handeling zou hij kunnen blijven uitvoeren, totdat zijn behoefte aan voedsel afgenomen was. Een onderdeel van het exploratieve gedrag, opgeroepen door de soorttypische kenmerken van de omgeving, zou als gevolg van de in de omgeving aanwezige systematische relatie tussen dit onderdeel en het verkrijgen van voer een wezenlijke bijdrage kunnen leveren tot de opheffing van de bij het dier bestaande behoefte. Een gedrag, dat normaliter niet direct gericht is op het opheffen van een toestand van honger, zou in de situatie van dit individuele dier wel als zodanig kunnen gaan functioneren.

Uit de observatie van het gedrag in z.g. Skinner-boxes blijkt, dat dieren van een aantal soorten er inderdaad in slagen om in hun om-

geving aanwezige systematische relaties tussen bepaalde gedragingen en het ter beschikking komen van stoffen, waaraan het dier behoefte heeft (voer, water e.d.), te ontdekken en van die ontdekking profijt te trekken. Deze vorm van leren, van ervaring opdoen, wordt 'operant conditioneren' genoemd. Wezenlijk voor operant conditioneren is, dat een bepaald gedrag een verandering in de situatie bewerkstelligt, die het dier in staat stelt een bij hem bestaande behoefte te bevredigen. Indien er bij het dier geen behoefte bestaat of indien de verandering in de situatie het dier niet in staat stelt een bestaande behoefte te bevredigen, treedt er geen verandering in het gedrag van het dier op. Indien echter een bepaald gedrag gevolgd wordt door een verandering in de situatie, die het dier in staat stelt een bestaande behoefte te bevredigen, treedt er een verandering op in de frequentie van het gedrag, dat aan de verandering van de situatie voorafging.

Bekrachtigers bij operant conditioneren

Binnen de theorie van het operante conditioneren nemen de begrippen 'bekrachtiger' (reinforcer) en 'bekrachtiging' (reinforcement) een wezenlijke plaats in. Een bekrachtiger wordt gedefinieerd als iedere gebeurtenis, die de frequentie van het aan die gebeurtenis voorafgaande gedrag verandert. Een positieve bekrachtiger doet de frequentie van het aan de bekrachtiger voorafgaande gedrag toenemen; een negatieve bekrachtiger doet de frequentie van het aan de bekrachtiger voorafgaande gedrag afnemen. Het begrip bekrachtiging verwijst naar het proces, waardoor de bekrachtigers hun invloed uitoefenen op het gedrag.

De vraag naar de wijze waarop bekrachtigers werken is nog steeds een van de meest klemmende in de psychologie. Een overzicht van het onderzoek, dat met betrekking tot deze vraag werd verricht, gaat het bestek van dit hoofdstuk verre te buiten. Een dergelijk overzicht zou in feite niet veel minder zijn dan een geschiedkundige verhandeling over de ontwikkeling van de psychologie. Enige punten, die van directe relevantie zijn voor het inzicht in de aard van het operante conditioneren, dienen echter te worden vermeld.

Gedurende een lange tijd overheerste in de psychologie de opvatting, dat bekrachtigers hun werkzaamheid ontleen aan de reductie van bij het dier bestaande behoeften en wel vooral fysiologische behoeften. Voor het hongerige dier zou voer als bekrachtiger kunnen

fungeren, voor het dorstige dier water, etc. Alle gedragingen, die het dier in staat stellen een bij hem bestaande behoefte te reduceren, zouden onder invloed van deze behoefte-reductie in frequentie veranderen. De gegevens van een aantal onderzoeken deden echter twijfel ontstaan aan de juistheid van deze opvatting. Zo bleek, dat bij hongerige ratten die gedragingen in frequentie veranderden, die voorafgingen aan het ter beschikking komen van saccharine (een stof die geen voedingswaarde heeft maar wel zoet smaakt). Klaarblijkelijk vond de bekrachtiging plaats zonder dat er sprake was van behoefte-reductie. Dit effect van saccharine bleek ook aanwezig indien men tevoren via een aangepast dieet ervoor zorg had gedragen dat de normaliter soms aanwezige associatie tussen zoetheid en behoefte-reductie niet kon ontstaan.

De gegevens van deze onderzoeken leidden tot de opvatting, dat de kwaliteit van bepaalde sensorische prikkels (bijvoorbeeld een zoete smaak) en niet de reductie van een bestaande behoefte als bekrachtiger werkzaam is. Gegevens van leerexperimenten, waarbij bij hongerige dieren voedingsstoffen direct in de maag werden ingebracht, bleken niet in overeenstemming te zijn met deze opvatting. Bij de dieren die in deze leerexperimenten werden gebruikt, werden veranderingen gevonden in de frequentie van die gedragingen, die onmiddellijk voorafgingen aan het inbrengen van de voedingsstoffen in de maag.

Als noch de kwaliteit van sensorische prikkels noch behoefte-reductie volledig bepalend is voor het optreden van bekrachtiging, wat is het dan wel? Een belangrijke bijdrage tot het inzicht in de wijze waarop bekrachtigers werken werd verkregen in een groot aantal onderzoeken, die allemaal terug te voeren zijn tot een bijzonder interessant experiment van Olds & Milner (1954). Deze onderzoekers brachten bij ratten elektrodes aan in bepaalde delen van de hersenen. Vervolgens werden de dieren geplaatst in een kleine ruimte, waarin zich een hefboom bevond. De dieren konden zichzelf via de elektrodes elektrisch prikkelen door op de hefboom te drukken. Op basis van de uitkomsten van hun experiment kwamen Olds & Milner tot de volgende conclusies:

1 Er bevinden zich in de lagere centra van de hersenen talrijke plaatsen, waar elektrische prikkeling werkt als een 'beloning' in die zin, dat het proefdier zichzelf op deze plaatsen frequent en regelmatig gedurende een lange tijd zal prikkelen, indien hij daartoe de gelegen-

heid krijgt.

2 Deze resultaten kunnen verkregen worden op plaatsen variërende van het tegmentum tot het septale gebied, en van de subthalamus tot de gyrus cinguli.

3 Er bevinden zich in de lagere centra van de hersenen ook plaatsen, waar elektrische prikkeling leidt tot een tegengesteld resultaat: dieren doen al het mogelijke om elektrische prikkeling van deze plaatsen te vermijden. Voorts zijn er in de lagere centra van de hersenen neutrale plaatsen te vinden: dieren doen niets om zichzelf te prikkelen of elektrische prikkeling te vermijden.

4 De positieve resultaten worden gemakkelijker verkregen op sommige plaatsen dan op andere; de beste resultaten worden verkregen bij elektrische stimulatie van het septale gebied.

5 Bij dieren met elektrodes in het septale gebied blijkt de controle, uitgeoefend over het gedrag van het dier door middel van deze vorm van 'beloning' extreem sterk; ze is waarschijnlijk sterker dan de controle, uitgeoefend door iedere andere vorm van beloning, die tevoren bij dieronderzoek werd aangewend.

Elektrische stimulatie van bepaalde delen van de hersenen werkt derhalve als een bekrachtiger. Ze blijkt in staat om bij het dier veranderingen in de frequentie van het aan de elektrische stimulatie voorafgaande gedrag (in dit geval het drukken op de hefboom) te bewerkstelligen. Klaarblijkelijk zijn die delen van de hersenen, waar elektrische zelfstimulatie kan worden opgewekt (de z.g. zelfstimulatie arealen) ten nauwste betrokken bij de processen, die bij operant conditioneren een essentiële rol spelen.

In het onderzoek van Olds & Milner (1954) verkeerden de ratten in een leersituatie: ze waren in de gelegenheid te leren zichzelf via de elektrode te prikkelen. Sommige onderzoekers (o.a. Valenstein, 1966) vroegen zich af wat er zou gebeuren, indien het dier door de experimentator elektrisch gestimuleerd werd in zo'n zelfstimulatie areaal op een zodanige wijze, dat er geen enkel verband aanwezig was tussen de elektrische prikkel en wat voor gedrag van het proefdier dan ook. Elektrische prikkeling van een zelfstimulatie areaal bleek ook in zulk een leervrije situatie een effect te hebben. Werd een zelfstimulatie areaal geprikkeld, waarvan tevoren in een leersituatie was vastgesteld, dat elektrische prikkeling als een positieve bekrachtiger werkte, dan maakte het dier in de leervrije situatie voorwaartse bewegingen. Werd daarentegen een zelfstimulatie areaal geprikkeld, waarvan tevoren

was vastgesteld dat elektrische stimulatie als negatieve bekrachtiger werkte, dan reageerde het dier in de leervrije situatie met achterwaartse bewegingen of een roerloos stilzitten. Indien het dier tijdens de stimulatie verbleef in een omgeving, die de gelegenheid bood tot een veelheid van gedragingen, dan bleken door de elektrische prikkeling de meest uiteenlopende gedragingen te kunnen worden opgeroepen. Waargenomen werden gedragingen als eten, drinken, het bouwen van een nest, het verzamelen van papier, knagen, agressief en defensief gedrag in allerlei vormen, etc. Het optreden van deze gedragingen was daarbij afhankelijk van de aard van de in de omgeving aanwezige prikkels en de plaats van de elektrode.

Glickman & Schiff (1967), die de resultaten van een groot aantal van deze onderzoeken kritisch analyseerden, komen o.a. tot de conclusie dat:

- 1 complexe soorttypische reactie-sequenties kunnen worden opgeroepen d.m.v. elektrische of chemische stimulatie van de basale voorhersenen en de hersenstam;

- 2 er een aanzienlijke mate van overlapping bestaat met betrekking tot de kernen, via welke deze complexe soorttypische reactie-sequenties kunnen worden opgeroepen, en die, welke een wezenlijk aandeel hebben bij de effecten van positieve of negatieve bekrachtiging in operante conditionerings-situaties.

Voor al de tweede conclusie van Glickman & Schiff is zeer belangrijk. Die delen van de hersenen, die ten nauwste betrokken zijn bij de totstandkoming van bekrachtiging, blijken tevens in aanzienlijke mate betrokken bij de totstandkoming van soorttypische responsen.

Bestaat er dan een verband tussen bekrachtigers en soorttypische responsen? Laten we alvorens deze vraag te beantwoorden een aantal gegevens op een rijtje zetten. Soorttypische responsen kunnen op twee manieren worden opgewekt: door aanbieden van de geëigende soorttypische prikkels en door elektrische stimulering van bepaalde centra in de hersenen. Aanbieden van de geëigende soorttypische prikkel leidt niet immer tot de soorttypische responsie; deze komt alleen tot stand, indien aan bepaalde voorwaarden, die betrekking hebben op de interne toestand van het organisme, is voldaan.

Men moet aannemen, dat soorttypische prikkels in staat zijn om soorttypische responsies op te roepen, omdat deze prikkels neurofysiologisch toegang hebben tot de hersencentra, die betrokken zijn

bij de totstandkoming van de soorttypische responsies. De toegankelijkheid van de prikkels tot de betreffende hersencentra wordt bepaald door de interne toestand van het organisme. Indien een dier in een toestand van honger verkeert, zullen prikkels die betrekking hebben op voer, toegang hebben tot de hersencentra die het eetgedrag totstandbrengen; indien het dier verzadigd is, zullen voerprikkels geen toegang hebben tot de centra die het eetgedrag bepalen. Elektrische stimulatie van die hersencentra, die betrokken zijn bij de totstandkoming van soorttypische responsies, werkt als bekrachtiger. Anders geformuleerd: het actief worden van deze hersencentra heeft een bekrachtigend effect. Gedragingen, die aan het actief worden van deze centra voorafgaan, veranderen in hun frequentie van optreden. Eerder hebben we gezien, dat in de normale situatie van operante conditionering het uitvoeren van het eetgedrag, opgewekt door de aanwezigheid van prikkels die gerelateerd zijn aan voer, werkt als bekrachtiger.

Indien men de gegevens, verkregen bij het normale operante conditioneren vergelijkt met die, welke betrekking hebben op zelfstimulatiesituaties, moet men wel tot de conclusie komen, dat in beide gevallen de bekrachtiger gedefinieerd dient te worden in termen van het actief worden van hersencentra, die betrokken zijn bij de totstandkoming van soorttypische responsies. In de normale operante conditionersituatie wordt de excitatie van deze centra bewerkstelligd door de aanbieding van soorttypische prikkels, in de zelfstimulatiesituatie door directe elektrische stimulering van de betreffende hersencentra.

Het telkens actief worden van centra, die het neurale substraat vormen van soorttypische responsies, leidt tot veranderingen in de frequenties van die gedragingen, die in tijd onmiddellijk voorafgaan aan het actief worden van deze centra. Op welke wijze worden de veranderingen in de frequenties van de voorafgaande gedragingen bewerkstelligd? Om deze vraag te beantwoorden moeten we terugkeren tot het onder 3 genoemde voorbeeld van de hongerige rat in de Skinner-box. We hebben gezien, dat het geplaatst worden in de relatief nieuwe omgeving van de Skinner-box bij het dier een grote verscheidenheid van exploratieve gedragingen oproept. Indien het leunen op de hefboom niet gevolgd wordt door het beschikbaar komen van voer, neemt de activiteit van het dier snel af als gevolg van toenemende habituatie aan de nieuwe prikkels. Indien echter het leunen op de

hefboom wel gevolgd wordt door het verkrijgen van voer, blijft het dier actief. De activiteit van het dier is echter een beperkte; van de veelheid van exploratieve gedragingen blijven alleen die gedragingen of onderdelen van gedragingen over, die onmiddellijk voorafgaan aan het eten van het voer of – neurofysiologisch – aan het actief worden van de hersencentra, die bij het eetgedrag betrokken zijn. De bekrachtiger heeft een selectief effect op de habituatie van exploratieve stimulus-responsie sequenties. Habituatie treedt wel op ten aanzien van die stimulus-responsie sequenties, die niet onmiddellijk voorafgaan aan het eetgedrag; ten aanzien echter van die stimulus-responsie sequenties, die wel onmiddellijk voorafgaan aan eetgedrag, blijft habituatie achterwege. Klaarblijkelijk bestaat een der functies van de bekrachtiger hierin dat habituatie ten aanzien van die stimulus-responsie sequenties, die onmiddellijk aan de bekrachtiger voorafgaan, wordt voorkomen.

Om te begrijpen hoe de bekrachtiger – het actief worden van een hersencentrum dat het neurale substraat vormt van een soorttypische responsie – het optreden van habituatie kan voorkomen, moeten we terugkeren tot de theorie, volgens welke habituatie beschouwd kan worden als een vorm van klassiek conditioneren. Habituatie wordt in deze theorie begrepen als de conditionering van het inhibitoire systeem aan een prikkel. Als gevolg van deze conditionering wordt de activiteit van het excitatoire systeem, teweeggebracht door de prikkel in zijn functie van ongeconditioneerde stimulus, tenietgedaan door de gelijktijdige of in de tijd zelfs eerder optredende activering van het inhibitoire systeem door dezelfde prikkel, maar nu in zijn functie van geconditioneerde stimulus. Wil men voorkomen, dat habituatie aan een prikkel optreedt, dan dient men te verhinderen dat deze prikkel als gevolg van klassiek conditioneren gekoppeld wordt aan het inhibitoire systeem. Dit betekent neurofysiologisch, dat het ontstaan van verbindingen tussen het substraat, dat bij de waarneming of de verwerking van de prikkel betrokken is, en het inhibitoire systeem moet worden voorkomen.

In de operante conditionersituatie treedt de bekrachtiger op ná de prikkels, die onderhevig zijn aan habituatie. Dit impliceert, dat de bekrachtiger zijn invloed op aanwezige habituatie processen slechts met terugwerkende kracht kan uitoefenen. Dit is alleen dan mogelijk, indien de verbindingen, ontstaan tussen de prikkels en het inhibitoire

systeem, niet onmiddellijk permanent zijn.

Uit tal van leerexperimenten blijkt, dat de opslag van opgedane informatie niet onmiddellijk een permanent karakter heeft. Toediening - onmiddellijk na het leren - van een z.g. elektroconvulsieve shock (een stroomstoot, die de elektrofysiologische processen in de hersenen grondig verstoort) of van stoffen, die de synapstransmissie in het centrale zenuwstelsel verstoren of interfereren met de synthese van RNA, leidt tot het verloren gaan van de tijdens het leren opgedane informatie. Ratten, die onmiddellijk na het leren van een doolhof een elektroconvulsieve shock ontvangen, blijken zich, wanneer ze na 24 uur weer in dezelfde doolhof worden geplaatst, te gedragen als ratten, die nooit tevoren in de doolhof waren geweest. Naarmate de tijdsperiode tussen het leren en de toediening van een elektroconvulsieve shock of van stoffen met bovengenoemde werking langer wordt, gaat minder van de tijdens het leren opgedane informatie verloren.

De bevindingen van deze experimenten vormen de grondslag van de z.g. perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen. Volgens deze theorie ontstaan er als gevolg van het leren nieuwe verbindingen in de hersenen, die na het leren overgaan van een labiele naar een stabiele fase. De labiele fase wordt vooral gekenmerkt door elektrofysiologische activiteit; onder invloed van deze activiteit vinden er na een korte tijd (enige seconden tot minuten) structurele veranderingen plaats in de neuronen, die bij de elektrofysiologische activiteit betrokken zijn. De labiele fase staat open voor verstoringen van buitenaf; de stabiele fase is relatief ongevoelig voor deze verstoringen.

In het licht van de perseveratie-consolidatie theorie van het geheugen wordt het duidelijk hoe een bekrachtiger het ontstaan van habituatie selectief tegenwerkt. Het actief worden van het neurale substraat van de soorttypische responsie heeft een verstoring tot gevolg van de in het kader van habituatie ontstane nieuwe verbindingen tussen de neurale substraten, die betrokken zijn bij de waarneming of verwerking van prikkels, en het inhibitoire systeem. De kans, dat de verstoring effect sorteert, is afhankelijk van de tijdsperiode tussen het waarnemen van de prikkel en het actief worden van het neurale substraat van de soorttypische responsie. Naarmate de tijdsperiode van langere duur is, zal de kans dat de nieuwe verbinding reeds in de stabiele fase verkeert, groter zijn. Alleen bij die prikkels, die onmiddellijk voorafgaan aan de bekrachtiger, zal de verstoring effect sorteren; ten aanzien van deze prikkels zal geen habituatie ontstaan. De

gedragingen, die opgeroepen worden door prikkels die onmiddellijk voorafgaan aan de bekrachtiger, nemen ten opzichte van de gedragingen opgeroepen door prikkels die niet onmiddellijk voorafgaan aan de bekrachtiger, relatief in frequentie toe. Wezenlijk voor operant conditioneren is, dat habituatie ten aanzien van aan de bekrachtiger onmiddellijk voorafgaande stimulus-responsie sequenties wordt voorkomen. Dit wordt gerealiseerd door de terugwerkende (retro-actieve) verstoring van de in het kader van habituatie ontstane nieuwe verbindingen, die nog in de labiele fase verkeren.

Uitgaande van deze opvatting moet men voorspellen, dat operant conditioneren moeilijker wordt, naarmate men een langere tijdsperiode introduceert tussen de uitvoering van de gewenste responsie (bijvoorbeeld het drukken op de hefboom) en de uitvoering van de soorttypische responsie (bijvoorbeeld het eetgedrag). Uit leerexperimenten blijkt, dat dit inderdaad het geval is. Voorts volgt uit deze opvatting, dat operant conditioneren extreem moeilijk wordt, indien de gewenste responsie gekoppeld is aan een prikkel, waaraan het dier reeds voor het leren werd gehabitudeerd. Ook van deze voorspelling kon de juistheid in leerexperimenten worden aangetoond.

Orgaan- en klierreacties

Tot nu toe hebben we verschillende vormen van leren (habituëren, klassiek conditioneren en operant conditioneren) beschreven in termen van modificatie van gedrag. Onder invloed van habituatie neemt de waarschijnlijkheid dat de soorttypische responsie volgt op de bij deze responsie behorende soorttypische prikkel af. Als gevolg van klassiek conditioneren wordt een aanvankelijk neutrale prikkel gekoppeld aan een soorttypische responsie. Bij het operante conditioneren veranderen die gedragingen, die leiden tot de uitvoering van een bepaalde soorttypische responsie, relatief in frequentie ten opzichte van andere gedragingen. Men kan zich afvragen, of de effecten van deze vormen van leren beperkt blijven tot het observeerbare uitwendige gedrag van het organisme.

Uit onderzoeken (o.a. van Pavlov) blijkt, dat ook z.g. orgaan- en klierreacties, die gereguleerd worden door het autonome zenuwstelsel, toegankelijk zijn voor habituëren en klassiek conditioneren. Pupilreacties, afscheiding van zweet, hartslagfrequentie, spijsverteringsreacties, etc. kunnen onder invloed van habituëren en klassiek

conditioneren worden gemodificeerd. Dat deze reacties ook toegankelijk zouden zijn voor operant conditioneren, leek lange tijd een uiterst onwaarschijnlijke zaak. Bij het operante conditioneren gebruikt het dier als het ware een handeling om voer of water te verkrijgen. De hongerige rat leunt of drukt op de hefboom om voer te bemachtigen. Dat een hongerig dier zou kunnen leren om onwillekeurige reacties, die gereguleerd worden door het autonome zenuwstelsel, te gebruiken om daarmee voer te bemachtigen, kwam vele onderzoekers als absurd voor. Operant conditioneren was in hun ogen gekoppeld aan willekeurige reacties, gestuurd door het cerebrospinale zenuwstelsel.

Bij de theoretische onmogelijkheid om orgaan- en klierreacties operant te conditioneren kwam nog de praktische onmogelijkheid om dit vraagstuk adequaat empirisch te bestuderen. Een aantal onwillekeurige reacties verandert immers onder invloed van willekeurige reacties. Indien het al mogelijk was te observeren dat onwillekeurige reacties in frequentie veranderden, indien zij gevolgd werden door een bekrachtiger, dan nog kon de mogelijkheid niet worden uitgesloten, dat in eerste instantie willekeurige reacties in frequentie veranderden en dat pas in tweede instantie – en wel als gevolg van de veranderingen in frequentie van de willekeurige reacties – de onwillekeurige reacties in frequentie afnamen of toenamen.

Het vraagstuk van het operante conditioneren van orgaan- en klierreacties werd voor het eerst empirisch aangepakt door de Amerikaanse psycholoog Miller en zijn medewerkers (zie DiCara & Vossen, 1969). Om de mogelijkheid uit te sluiten, dat veranderingen in frequentie van onwillekeurige reacties het gevolg zouden kunnen zijn van veranderingen in frequentie van willekeurige reacties, besloten zij het operante conditioneren van orgaan- en klierreacties te bestuderen bij dieren, aan wie curare was toegediend. Curare is een substantie, die de overdracht van zenuwprikkels op de willekeurige spieren (die bestuurd worden door het cerebrospinale zenuwstelsel) farmacologisch blokkeert en aldus een verlamming van alle willekeurige spieren teweegbrengt. Aangezien curare ook de spieren die betrokken zijn bij de ademhaling verlamt, moeten de proefdieren kunstmatig worden beademd. Dieren waaraan curare is toegediend, zijn niet in staat tot eetgedrag en drinkgedrag. Dit impliceert, dat in een experimentele opstelling, bedoeld om het operante conditioneren van orgaan- en klierreacties aan te tonen, geen gebruik kan worden gemaakt van de normale bekrachtigers. Miller en zijn medewerkers losten in een aan-

tal van hun proefopstellingen dit probleem op door elektrodes te implanteren in de mediale voorhersens bundel¹, een hersenstructuur, waarvan bekend is dat zelfstimulatie werkt als een positieve bekrachtiger. In een van hun eerste experimenten implanteerden ze eerst bij ratten elektrodes in de mediale voorhersens bundel. Vervolgens gingen ze in een zelfstimulatie situatie na, of stimulatie via de elektrode werkte als positieve bekrachtiger. Indien dit het geval was, werden de ratten onder invloed van curare gebracht en kunstmatig beademd. In de operante conditioneersituatie werden de ratten op gezette tijden geconfronteerd met een lichtprikkel. Bij een van de groepen werd de mediale voorhersens bundel telkens gestimuleerd, indien de frequentie van de hartslag onmiddellijk toenam na de aanbieding van de lichtprikkel. Bij de andere groep van ratten vond stimulatie van de mediale voorhersens bundel plaats, als de frequentie van de hartslag onmiddellijk afnam na de toediening van de lichtprikkel. Aanvankelijk werd de stimulatie reeds gegeven bij een minimale toename of afname van de hartslagfrequentie; in een latere fase van het onderzoek werd de stimulatie pas toegediend, nadat de hartslagfrequentie een grotere toename of daling had vertoond.

Uit de resultaten van dit onderzoek blijkt, dat de frequentie van de hartslag gemodificeerd wordt als gevolg van operant conditioneren. Bij de eerste groep van ratten nam de frequentie van de hartslag, onmiddellijk na het aanbieden van de lichtprikkel, uiteindelijk met ongeveer 20 % toe. Bij de tweede groep werd een afname in hartslagfrequentie gevonden van eveneens 20 %.

De conclusie lijkt duidelijk: de ratten in dit experiment leerden om zichzelf stimulatie in de mediale voorhersens bundel te verschaffen middels een toename of een afname van de hartslagfrequentie. Hartslagfrequentie kreeg in dit onderzoek dezelfde functie als het drukken op de hefboom in een normale operante conditioneersituatie.

In een ander onderzoek gebruikten Miller en zijn medewerkers een meer gecompliceerde proefsituatie. In deze situatie werden twee verschillende lichtpririkkels aangeboden: een verandering in de hartslagfrequentie (een toename voor de ene groep van ratten, een afname voor de andere groep), volgende op de ene lichtprikkel, leidde tot stimulatie in de mediale voorhersens bundel; een verandering in hartslagfrequentie, volgende op de andere lichtprikkel, leidde niet tot sti-

¹ De Engelse naam 'medial forebrain bundle' wordt veel gebruikt.

mulatie. In dit onderzoek bleken ratten in staat de frequentie van hun hartslag te verhogen of te verlagen na de aanbieding van de 'succesvolle' lichtprikkels; de andere lichtprikkels werden niet gevolgd door een consistente verandering van de hartslagfrequentie. Miller en zijn medewerkers beperkten zich niet tot het operant conditioneren van de hartslagfrequentie. In een serie van fraaie onderzoeken konden zij aantonen, dat ook vasomotorische reacties, systolische bloeddruk, vorming van urine door de nier, contracties van de darmen en van de maag toegankelijk zijn voor operant conditioneren.

We moeten concluderen, dat de effecten van de verschillende vormen van leren (habitueren, klassiek conditioneren en operant conditioneren) niet alleen betrekking hebben op gedragingen die gestuurd worden door het cerebrospinale zenuwstelsel, maar ook op orgaan- en klierreacties, die onder invloed staan van het autonome zenuwstelsel. Deze conclusie heeft verregaande consequenties voor ons inzicht in de betekenis van leren. Eerder hebben we gezien, dat de verschillende vormen van leren beschouwd kunnen worden als middelen om een individualisering en daarmee een optimalisering van de soorttypische aanpassing te bewerkstelligen. Het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties, waarover het individuele dier de beschikking heeft krachtens zijn toebehoren tot de soort, wordt onder invloed van leren gemodificeerd; deze modificatie stoeit op een integratie van de informatie, afkomstig van de soorttypische kenmerken van de omgeving, en de informatie, afkomstig van individuele kenmerken van de omgeving.

Besluit

De aanpassing aan de omgeving staat onder meer in dienst van de instandhouding van de homeostase van het individuele dier. Hierbij heeft het individuele dier de beschikking over het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties; dit repertoire wordt geoptimaliseerd onder invloed van de verschillende vormen van leren. Bij het constant houden van het interne milieu spelen echter niet alleen gedragingen een belangrijke rol; het dier heeft tevens de beschikking over mechanismen, die betrokken zijn bij het constant houden van het interne milieu. Deze mechanismen worden veelal gereguleerd door het autonome zenuwstelsel.

Uit de onderzoeken van Miller en zijn medewerkers blijkt nu,

dat deze mechanismen gemodificeerd kunnen worden onder invloed van leren. Met andere woorden: de instandhouding van een constant intern milieu blijft niet beperkt tot deze mechanismen; zij kan ook gerealiseerd worden door middel van het operant conditioneren van orgaan- en klierreacties. De optimalisering van de aanpassing wordt niet enkel bereikt door de als gevolg van leren optredende modificatie van het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties, maar ook door de als gevolg van leren optredende modificatie van fysiologische mechanismen, die betrokken zijn bij het constant houden van het interne milieu. Als gevolg van leren wordt iedere aanpassing tot een individuele aanpassing. Deze opvatting impliceert, dat het begrip leren losgemaakt dient te worden van de context, waarin het tot nu toe werd bestudeerd. Leren is niet enkel een kernbegrip van de psychologie; het is in de eerste plaats en vooral een kernbegrip van de biologie. Men krijgt de stellige indruk, dat het leren, dat bestudeerd wordt in relatie tot gedrag, slechts een van de verschijningsvormen is van een meer fundamenteel biologisch proces.

Keren we tenslotte terug tot het begin van dit artikel, waar wij een onderscheid gemaakt hebben tussen de soorttypische en de individuele kenmerken in de omgeving van het individuele dier. Het geheel van prikkels waarmee een individueel dier in zijn omgeving geconfronteerd wordt, bevat zowel soorttypische als individuele kenmerken. In de mate waarin zo'n prikkelconstellatie soorttypische kenmerken bevat, hebben deze toegang tot het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties; de individuele kenmerken van de prikkelconstellatie zijn toegankelijk voor leren. De gedragingen, die door deze prikkelconstellaties bij een individueel dier worden uitgelokt, vormen de uitkomst van de als gevolg van leren gerealiseerde grotere of kleinere modificaties van componenten van het soorttypische repertoire. Een gedrag van een individueel dier is noch volledig aangeboren, noch volledig aangeleerd; het is het resultaat van de interactie tussen het in het organisme aanwezige repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties en leerprocessen. Het is via de analyse van de overeenkomsten en de verschillen in gedrag tussen de individuele leden van een soort, dat we inzicht kunnen krijgen in het repertoire van soorttypische stimulus-responsie sequenties van die soort en de aard van de leerprocessen, die bij de actualisering van dit repertoire een essentiële rol spelen.

De rol van leerprocessen in natuurlijke situaties

P. SEVENSTER

Er is in de biologie een voortdurende spanning tussen het laboratoriumonderzoek en het veldwerk in de natuur. Telkens weer dreigt er een kloof te ontstaan tussen beide benaderingen, hetzij doordat afzonderlijke onderzoekers zich geheel en al terugtrekken in het gebied van hun keuze en zich daarbij afsluiten van de uitkomsten die in het andere gebied worden bereikt; hetzij doordat in een bepaalde periode het één of het ander eenzijdig tot alleenzaligmakend wordt verheven. Zo is er ook in het gedragsonderzoek telkens weer de neiging geweest van verstokte laboratoriumonderzoekers om veldwaarnemingen geringerschattend af te doen als anekdotische gegevens, en van veldwaarnemers om de in het laboratorium verkregen uitkomsten als artefacten te beschouwen, die in de natuur van geen betekenis zijn.

Niemand heeft er meer toe bijgedragen, dat althans in de ethologie deze kloof, zo die al eens dreigde te ontstaan, telkens weer werd overbrugd, dan Tinbergen aan wie wij dit symposium opdragen, en die in zijn eigen werk steeds naar een synthese van beide methoden heeft gestreefd. Onlangs nog weer door met zijn medewerkers leerprocessen in de vrije natuur te bestuderen met experimentele, kwantitatieve methoden, die in exactheid voor de in het laboratorium gebruikelijke niet onderdoen. En wat die leerprocessen in de natuur betreft, was er zeker een kloof te overbruggen.

Vossen (p. 192) vermeldt, hoe door bepaalde leerprocessen, conditioneringen genoemd, het gedrag van het individuele dier aangepast wordt aan de situatie waarin het zich geplaatst ziet: de rat is na conditionering aangepast aan de voerautomaat. Het lijkt dus heel wel denkbaar dat gedrag, dat aan de natuurlijke situatie is aangepast, ook op deze wijze gevormd wordt. Men zou daarom verwachten dat de ethologen, die zo sterk geïnteresseerd zijn in het gedrag als aanpassing aan natuurlijke omstandigheden, zich in de mogelijke rol van conditioneringen in natuurlijke situaties lang en grondig zouden hebben

verdiept. Dit is echter niet het geval. Vanuit het vergelijkend gedragsonderzoek waren zij veel nadruk gaan leggen op het z.g. soortskennmerkende gedrag, d.w.z. op het gedrag zoals dat bij alle leden van een soort (of een categorie daarvan, bijvoorbeeld alle mannetjes, alle jongen, enz.) voorkomt, en voorts op de homologiseerbaarheid van zulk gedrag bij verwante soorten. De studie van leerprocessen (die men hoogstens beschouwde als mogelijke verklaring van individuele eigenaardigheden) kwam daarbij nauwelijks aan de orde. Gedeeltelijk werd die bewust uitgesteld als iets van later zorg (Tinbergen, 1951), gedeeltelijk werd die beschouwd als een ander terrein, dat aan de daarin gespecialiseerde psychologen werd overgelaten.

Deze hadden echter een totaal ander uitgangspunt. Zij stelden zich oorspronkelijk ten doel algemene wetmatigheden op te sporen, met behulp waarvan men het gedrag kon veranderen, en, naar velen hoopten, ook het menselijk gedrag gunstig zou kunnen beïnvloeden. Het dier was daarbij in wezen slechts een experimenteel hulpmiddel. Voorop stond bij dit onderzoek de conditionering in zijn verschillende vormen, en vanzelfsprekend trachtte men nu deze conditionering zoveel mogelijk in isolatie, volgens de beste laboratoriumtraditie, te bestuderen. Men was daarbij veel meer in de ban van de natuurkunde dan van de biologie, wat bijvoorbeeld blijkt uit een grote voorliefde voor formules en 'paradigmata'. Sommigen redeneerden ongeveer zo: zo min als men de valwetten van Galilei gaat toetsen aan alle mogelijke materialen, zo min is het zinvol de conditionering bij alle mogelijke gedragingen van alle mogelijke diersoorten te onderzoeken. Dit werd door één hunner afgewezen als het 'botaniseren' van gedragingen, kennelijk met de onbiologische implicatie, dat dit een afkeurenswaardig tijdverdrijf zou zijn. Men beperkte zich dus in het algemeen tot bepaalde gedragingen van bepaalde diersoorten (vooral rat en duif), waarvan gebleken was dat ze het verschijnsel van conditionering goed lieten zien; heel vaak was dit voedselconditionering. Gevallen waarbij (voor of na conditionering) lage respons-frequenties werden gemeten, werden in deze aanpak terzijde geschoven als minder bruikbaar voor het gestelde doel. Ondanks de beperkingen van de - op zichzelf juiste - methode, ging men uit van de algemene geldigheid van de gevonden wetmatigheden, wat leidde tot de meer of minder extreem uitgesproken overtuiging dat gedrag, óók in natuurlijke omstandigheden, in hoofdzaak op conditioneringen berust. Deze conclusie wordt door de methode niet gerechtvaardigd, evenmin als trouw-

wens de ontdekking van soortskenmerkend gedrag op zichzelf bewijst, dat leerprocessen géén rol spelen.

De kloof tussen de twee genoemde standpunten en werkmethoden wordt in de allerlaatste tijd geleidelijk verkleind. Zoals Kruijt en van Oortmerssen uiteenzetten in deze publikatie, gebeurt dit o.a. door een diepgaand onderzoek naar de ontogenie van het gedrag. Zeker zal dit tot een beter inzicht in de leerprocessen bijdragen. Vele ethologen passen nu conditioneringsmethoden toe bij verschillende diersoorten, en psychologen betrekken in toenemende mate biologische overwegingen in hun onderzoek. En vooral wordt in toenemende mate het leerproces in een meer natuurlijke situatie bekeken dan voorheen gebruikelijk was. Toch zijn er zeker nog geen algemeen aanvaarde generalisaties te maken, en het volgende is slechts een vrij willekeurige greep uit de beschikbare gegevens. Het zou niet moeilijk zijn om met behulp van andere gegevens er belangrijke accentverschuivingen in aan te brengen. Maar het trekt mij meer aan om enkele gegevens in een bepaald verband te stellen tegen de zojuist aangegeven achtergrond. Daarbij zal ik onder natuurlijke situatie verstaan: een situatie, waarin het proefdier een gedrags-repertoire vertoont zoals wij dat van veldwaarnemingen aan dezelfde soort kennen. Want het is niet altijd doenlijk of raadzaam, het onderzoek in de natuur uit te voeren; in veel gevallen kunnen we de natuur beter in huis halen en in het laboratorium een situatie scheppen die de natuurlijke voldoende benadert.

Wat wij onder leren moeten verstaan, is heel wat minder eenvoudig te definiëren. In biologisch verband wordt gewoonlijk de definitie van Thorpe aangehouden: leren is het proces dat zich uit in een tamelijk duurzame en meestal adaptieve verandering van het gedrag ten gevolge van ervaring. Hierbij moet dan nog enig voorbehoud gemaakt worden om processen als groei, uitputting e.d. uit te sluiten, terwijl het begrip ervaring zelf weer naar het begrip leren terugwijst. Hoewel velen het gevoel hebben, dat wij bij leren met één fundamenteel proces te maken hebben, moeten we ons er voorlopig bij neerleggen dat dit veronderstelde proces zich uit in een aantal, althans descriptief, nogal verschillende verschijnselen. Als aanvulling op de door Vossen besproken habituatie en conditionering (p. 186), zou ik bijvoorbeeld willen wijzen op die gevallen, waarbij de ervaring wordt opgedaan, lang voordat de erdoor veroorzaakte verandering in het gedrag kan worden vastgesteld. Denken wij bijvoorbeeld aan de door Kruijt ge-

noemde gevallen van het leren van vogelzang: de vogel hoort de zang máánden vóór hij die gaat nabootsen (p. 170 e.v.). Op het tijdstip dat hij de zang hoort, ziet men wel een zekere opmerkzaamheid, maar er is geen aanwijzing dat de vogel iets geleerd heeft. Ook kan hier exploratiegedrag genoemd worden, waarbij het dier zijn omgeving verkent; er is geen zekerheid over wat tijdens deze verkenning geleerd wordt en wat niet; pas later, wanneer het dier hongerig is geworden of plotseling op de vlucht slaat, blijkt dat het wel degelijk de plaats van het voedsel of de ligging van een schuilplaats heeft geleerd. Sommigen gebruiken dit soort gevallen als uitgangspunt voor een theorie, waarbij het opdoen van de ervaring als het eigenlijke leerproces wordt gezien, ook bijvoorbeeld bij de conditioneringen; de genoemde gevallen verschillen daarvan dan alleen in de tijd die verstrijkt tussen de ervaring en de uiting ervan in het gedrag. Maar hier heerst onder de deskundigen allerm minst eenstemmigheid, en Hinde (1970) merkt op, dat het meest opmerkelijke aan de hierover heersende controverse is de 'vindingrijkheid', waarmee men dezelfde feiten bij verschillende theorieën heeft weten onder te brengen. Ik moet daarom een beroep doen op een vager, maar algemeen gangbaar begrip leren, en zal ook zonder waarschuwing van het ene verschijnsel naar het andere overstappen, als beide maar onder dit algemene begrip vallen.

Wat betreft het voedselzoek-gedrag, dat bij zovele conditioneringsproeven een rol speelt, vinden wij, in overeenstemming met de laboratoriumuitkomsten, ook in de natuurlijke situatie een grote invloed van leren. Jonge vinken en andere jonge vogels beginnen naar elk klein dingetje of vlekje te pikken dat tegen de achtergrond afsteekt, en leren geleidelijk wat eetbaar is: de selectiviteit van het pikken neemt toe. Op deze wijze vormen zich ook bepaalde voedselvoorkeuren. Zo vond Kear (1962), dat bij een aantal vinkensoorten een soortkenmerkende voorkeur voor bepaalde zaden ontstaat in verband met de grootte en misschien ook de vorm van de snavel van de betreffende soort. Elk vinkje eet zoals het gebekt is. In grote trekken gaven de dieren de voorkeur aan dát voer, dat zij het snelst van de schil en de zaadhuid konden ontdoen. In de tijd dat de jongen voor hun voedselvoorziening nog sterk van de ouders afhankelijk zijn, staat dit explorerende pikken overigens nog min of meer los van de honger. Sterker nog: als de dieren hongerig worden, houdt dit pikken juist op en wordt er alleen maar gebedeld. Het leren geschiedt om zo te zeg-

gen in de vrije tijd, en de voedselvoorziening wordt niet afhankelijk gemaakt van de inefficiënte oefeningen. We zien hier al dadelijk hoe het leerproces op zinvolle wijze in het totale gedrag is opgenomen.

Over de onderzoeken van Croze (1970) naar de subtiele jachtmethoden van zwarte kraaien, en het daarbij optredende 'zoekbeeld'-verschijnsel, is door Van den Assem iets vermeld (p. 26). Het bestaan van schutkleuren, mimicry, en de daarbij behorende gedragingen bij zovele prooidieren zijn een overtuigend argument voor het leervermogen van de roofvijanden, als het hun voedselvoorziening betreft. Dit soort gevallen, waargenomen in natuurlijke situaties, komt goed overeen met het conditioneringsschema. Namelijk, van aanvankelijk variabel gedrag worden bepaalde varianten bekrachtigd (of beloond) met voedsel, andere doven uit of worden negatief bekrachtigd (of bestraft). Het gedrag wordt daardoor efficiënter in het uitbaten van de omgeving. Bij het variabele voedselaanbod in de natuur kan het gedrag steeds weer worden aangepast. Zo zien we veranderingen van het voedselzoeken in verband met de tijd van de dag, met de seizoenen, en bij kustvogels met de getijden van de zee.

Toch moeten we ons hoeden voor generalisaties: niet op alle gevallen van efficiënter wordend gedrag is het conditioneringsschema in een voor de hand liggende vorm van toepassing. Een sprekend voorbeeld geven de waarnemingen van Wells (1958) aan jonge, pas uitgekomen inktvisjes (*sepia's*), die steeds efficiënter, dat wil in dit geval zeggen steeds sneller, op voorbijzwemmende garnaaltjes reageren met het uitslaan van de vangarmen, en die daardoor waarschijnlijk er ook steeds vaker een te pakken krijgen. Het lijkt voor de hand te liggen dat het te pakken krijgen van de garnaaltjes de rol van beloning speelt in dit proces. Toch liet een eenvoudige proef zien, dat deze 'beloning' niet nodig is voor het efficiënter worden van het gedrag: als de garnaaltjes achter glas verschijnen, dus niet gevangen kunnen worden, wordt precies dezelfde efficiëntie bereikt. Bovendien kon worden aangetoond, dat die efficiëntie niet van de leeftijd afhankelijk was en dus niet zonder meer het gevolg van groei kon zijn. De efficiëntie bleek hier uitsluitend afhankelijk van het aantal malen dat het dier de beweging had uitgevoerd. Als er hier al sprake is van een conditionerende beloning, dan bestaat die in ieder geval niet in het verkregen voedsel. Ook was de (al dadelijk grote) zuiverheid waarmee gemikt werd niet afhankelijk van de beloning. Al lijkt dit geval dus sterk op een conditionering, het is dat niet. Andere gegevens wijzen

er bovendien op, dat het leervermogen bij sepia's in dit stadium nog onontwikkeld is.

Een vergelijkbaar geval vinden wij bij de eekhoorns van Eibl-Eibesfeldt (1963), dus bij verwanten van de ratten. Jonge eekhoorns, die voor het eerst hazelnoten krijgen, beginnen daar verwoed aan te knagen. Nu en dan trachten ze de ondersnijtanden als breekijzer in de geknaagde groeven te zetten. Op die wijze springt de noot vroeg of laat open en kan de inhoud opgegeten worden. De efficiëntie van dit gedrag neemt snel toe, doordat het dier bij het knagen de structuur van de noot beter gaat benutten. Op het eerste gezicht dus een conditionering met voedsel als beloning. Eibl-Eibesfeldt echter, hiermee niet tevreden, besloot dit nader te toetsen. Hij bood leeggehaalde, weer dichtgeplakte noten aan een paar onervaren eekhoorns aan. Ook deze leerden nu de - lege - noten steeds beter open te maken. Waar noten een zeer belangrijke voedselbron voor de wilde eekhoorn zijn, lijkt dit ook zinvol: het jonge dier moet, ook als de eerste noten leeg blijken te zijn, en dat zijn ze nogal eens, doorgaan en zijn techniek verbeteren, om niet belangrijke kansen onbenut te laten. Maar blijven wij dit toch als een conditioneringsproces zien, dan moeten we aannemen dat bijvoorbeeld efficiënt knagen, of het zien van de binnenkant van de noot belonend werkt. In ieder geval blijken beloningen, zo ze al aanwijsbaar zijn, van onverwachte en zeer specifieke aard te kunnen zijn, samenhangend met het soort gedrag en dier, en daarmee zijn dus de leerprocessen geprogrammeerd in verband met de levenswijze van de betrokken dieren. Wanneer wij er even bij stil staan, is natuurlijk in die gevallen, waar voedsel wél de beloning is, deze belonende werking niet een eigenschap van dat voedsel, maar een eigenschap van het dier. Hoe wijd verbreid deze werking ook is en hoe vanzelfsprekend die ons ook voorkomt, het is een aanpassing die vastligt in de structuur van het dier. Het feit dat leren in het algemeen leidt tot een betere aanpassing aan de omstandigheden, wijst er op, dat de werking van beloning en straf niet toevallig kan zijn, maar in het dier geprogrammeerd is.

Aldus geprogrammeerde leerprocessen zijn dus zelf 'soortskennend'. Kruijt beschrijft hoe de vink vermoedelijk zijn zang leert doordat zeer bepaalde klanken als beloning werken (p. 172). Die zang, waarin deze klanken voorkomen, wordt later nagezongen. Men kan het dier geen soortsvreemde zang opdringen, behalve die van de

boompieper, waarin diezelfde klanken ook voorkomen.

Bestaat er dus bij leerprocessen deze afhankelijkheid van de structuur van het dier, inmiddels zijn er ook gegevens die er op wijzen, dat er bepaalde weerstanden tegen conditionering in de structuur kunnen zijn ingebouwd. Patronen van het voortbewegen bij bijvoorbeeld salamanders blijven ondanks drastische operatieve ingrepen onveranderd functioneren. Weiss (1950), die op dit gebied uitvoerige proeven deed met salamanders die een buitengewoon groot regeneratievermogen hebben, zag kans om de pootaanleg bij de larven zo door implantatie te veranderen, dat de voorpoten bij de volwassen dieren omgekeerd kwamen te staan. Het bleek nu, dat de coördinatie tussen voor- en achterpoten 'normaal' bleef, wat in dit geval betekende dat het dier zich niet of nauwelijks kon voortbewegen. Soortgelijke proeven bij ratten en zelfs bij apen, waarbij pezen en zenuwverbindingen werden gewijzigd, wezen in een dergelijke richting. Weliswaar zijn deze dieren in staat compenserende bewegingen te leren, maar de oorspronkelijke coördinatie schijnt telkens weer onveranderd te kunnen terugkeren.

Een meer ethologisch voorbeeld van een dergelijk geval vinden we bij Dilger (1960). Deze onderzoeker maakte een studie van een aantal dwergpapegaaiensoorten. Twee van die soorten lijken morfologisch sterk op elkaar, maar verschillen op interessante wijze in hun gedrag. Beide soorten trekken in de natuur reepjes bast van de bomen als nestmateriaal, maar de ene soort (*Agapornis personata fischeri*) draagt dit materiaal in de snavel naar het nest, de andere soort (*A. roseicollis*) stopt de reepjes bast onder de veren van de stuit, klemt ze vast en vliegt zo met een bos wapperende bastvezels achter zich aan naar het nest. In het laboratorium gebruiken ze even gemakkelijk reepjes papier in plaats van bast. De twee soorten zijn zo nauw verwant dat ze zich laten kruisen. De hybride jongen zijn bijzonder interessant voor ons onderwerp. Het bleek dat, toen deze vogels tot nestelen overgingen, ze hardnekkig maar vruchteloos de papierstrookjes onder hun stuitveren trachtten te stoppen. De bewegingen mislukten doordat de vogels de papiertjes niet op tijd loslieten, niet ver genoeg achterover reikten, of iets dergelijks. De coördinatie was kennelijk niet volmaakt. Zo nu en dan werd er echter ook wel een strookje in de snavel weggedragen. Dit gebeurde steeds vaker, zodat de vogels geleidelijk wel tot een bevredigende nestbouw kwamen. Maar zelfs na twee jaar werden eerst altijd weer de vruchteloze in-

stopbewegingen gemaakt. Pas in het derde jaar namen deze duidelijk af. Deze afname maakt het onwaarschijnlijk dat tòch nog één of andere beloning het uitvoeren van de instopbeweging gevormd had en in stand hield. Evenals in het geval van de salamanders van Weiss en de andere voorbeelden, blijkt ook hier een weerstand te bestaan tegen wijzigen of verdwijnen van een bepaald gedrag; in deze voorbeelden hebben sterk gewijzigde effecten van het gedrag geen of vrijwel geen verandering van het optreden ervan tot gevolg, wat niet in overeenstemming is met het gewone voedselconditioneringsschema.

In een heel algemene vorm vinden we ditzelfde verschijnsel gedemonstreerd, wanneer dieren onder sterk afwijkende omstandigheden opgroeien. De opgedane ervaring moet dan in vele opzichten óók afwijkend zijn, en wanneer conditioneringen, of algemener: leerprocessen, voor de vorming van het gedrag bij de betrokken soort belangrijk zijn, moet men verwachten dat deze vorming in bepaalde opzichten anders verloopt, ook al kan men niet van elke afzonderlijke handeling zeggen, of de relevante ervaring anders is geweest. We vinden evenwel, dat in zulke gevallen, ondanks gewijzigde omstandigheden en dus ervaring, veel van het gedrag zich geheel normaal kan ontwikkelen.

Wanneer wij stekelbaarzen in het vroegste ei-stadium isoleren, en elk apart in een plastic bakje onder diffuus licht laten opgroeien tot ze geslachtsrijp zijn, en wij plaatsen ze dan in een natuurlijke omgeving, d.w.z. een goed beplant aquarium, dan kunnen we (zover onze ervaring nu reikt) vanaf het eerste begin geen verschil in gedrag ontdekken met in het wild opgegroeide dieren, die toch in voortdurende interactie met scholen soortgenoten, en blootgesteld aan uiteenlopende omstandigheden op hun wintertrek naar zee, allerlei ervaring hebben kunnen opdoen. De geïsoleerd opgegroeide dieren reageren onmiddellijk normaal op de vegetatie en beginnen binnen de daarvoor gebruikelijke tijd (van $1\frac{1}{2}$ tot enkele uren) op de geijkte wijze een nest te bouwen; op de voor het eerst aangeboden mannetjes en wijfjes wordt meteen verschillend en adequaat gereageerd. Het ontwikkelingsproces is kennelijk zo geprogrammeerd, dat ondanks de meest uiteenlopende omstandigheden toch hetzelfde resultaat ontstaat. De aanpassing van het voortplantingsgedrag aan de natuurlijke omstandigheden is dus niet het gevolg van een conditionerende interactie met die omstandigheden; interactie met soortgenoten is bijvoorbeeld kennelijk niet van belang voor een normale ontwikkeling van balts

en agressie tegen wijfjes en mannetjes.

Toch blijkt de stekelbaars wel degelijk over goede leervermogens te beschikken. Het territorium-gedrag houdt natuurlijk al in, dat de ligging van het nest en de grenzen tot waar het dier kan gaan zonder aangevallen te worden, worden geleerd. Ook blijkt dat de ligging van de nesten van de buren terdege wordt geleerd; een vaste voerplaats wordt natuurlijk zeer snel geleerd. Ook voor een meer kunstmatige dressuur blijkt de soort ontvankelijk (Sevenster, 1968). Wij kunnen het mannetje in zijn territorium steeds vaker door een ring laten zwemmen als wij daaraan het effect verbinden, dat er 10 seconden lang een wijfje verschijnt om tegen te baltsen, of ook wel een rivaal mannetje om tegen te vechten. Beide situaties werken dus als beloning, en met beide krijgen wij hoge responsfrequenties. Op dezelfde wijze kunnen wij het mannetje ook leren in de punt van een dun staafje te bijten. Als daardoor het rivaal-mannetje verschijnt, dan is de respons-frequentie van dit staafbijten vaak nog hoger dan bij het ringzwemmen. Wordt echter het kuitrijpe wijfje als beloning gebruikt, dan blijft de respons-frequentie opvallend laag. Na de 10 seconden balts tegen het wijfje duurt het vaak vele minuten voordat het mannetje opnieuw in de staaf bijt. Wel gaat hij in die tijd telkens naar de staaf toe en zwemt er aarzelend omheen. Meestal is bij deze staafbezoeken ook een neiging tot bijten te zien, het dier kan met open bek het staafje zelfs even aanraken, maar tot echt bijten komt hij niet. Kennelijk valt het hem moeilijk om na 10 seconden balts in het staafje te bijten. Deze remming van het bijten is verder onderzocht in proeven, waarvan de bespreking ons hier te ver zou voeren (Sevenster, 1973). Van belang is de uitkomst, dat door de dressuur het staafje met het wijfje geassocieerd raakt, d.w.z. het wordt een voorwerp dat net als het wijfje zelf het bijten van het mannetje onderdrukt, vooral wanneer dit mannetje sterk tot baltsen geneigd is, zoals kort na een beloning het geval is. Deze baltsneiging en daarmee de bijtremming moet na iedere beloning eerst weer afnemen, voordat het dier opnieuw kan bijten. Zelfs wekenlang herhaalde dressuur is niet in staat gebleken om deze belemmering van de respons-frequentie op te heffen of zelfs maar te verminderen. De structuur van het dier stelt hier een onoverkomelijke grens.

Deze en andere waarnemingen laten zien dat, ook al zou alle leren uiteindelijk één welomschreven proces blijken te zijn, het dan toch in ieder geval niét een algemene, diffuse flexibiliteit inhoudt, waarbij de

verschillen tussen de soorten alleen in leervermogen, in intelligentie, gelegen zouden zijn. Wat wél geleerd kan worden en wat níét; in wélke situatie en in wélk gedragspatroon, dat alles is sterk van de soort afhankelijk. Vanuit deze zienswijze is nog weinig werkelijk gericht onderzoek gedaan, maar het lijkt aannemelijk dat deze afhankelijkheid te maken heeft met de aanpassing van die soort aan zijn natuurlijke omstandigheden. Zo lijkt het begrijpelijk, dat het in allerlei opzichten zo variabele voedselaanbod in de natuur voor vogels en zoogdieren, en waarschijnlijk voor veel andere vertebraten, te maken heeft met de grote flexibiliteit van het voedselzoekgedrag, en dat dit gedrag, bijvoorbeeld van rat en duif, zich daarom zo bij uitstek leende voor het onderzoek van conditioneringsverschijnselen. Conditioneringsproeven met dieren die in het wild voedselspecialisten zijn en bovendien in voedselovervloed leven, zodat er weinig gezocht hoeft te worden (de Australische koala's wellicht?), zouden ons hier veel kunnen leren.

Wanneer daarentegen datgene, wat geleerd moet worden, iedere generatie hetzelfde is en ook tijdens het individuele leven niet verandert, zien we zeer merkwaardige, versnelde leerprocessen optreden, die bovendien in hoge mate irreversibel zijn. Dit is bijvoorbeeld het geval als de jongen hun soortgenoten moeten leren kennen, via een proces dat we inprenting noemen, en waardoor in zeer korte tijd een zeer duurzame gevoeligheid ontstaat voor bepaalde configuraties, die kenmerkend voor die soort zijn. Dit proces komt pas aan het licht als we het jong niet met een soortgenoot, maar met een ander dier of object in aanraking brengen, waarop het dan voor de rest van zijn leven kan blijven reageren. Het mag zo zijn, dat deze inprenting in wezen niet verschilt van bijvoorbeeld conditionering, de rol die het in het natuurlijke leven van het dier speelt, is evenwel een geheel andere dan die van het leren in verband met voedselzoeken: een grote mate van irreversibiliteit staat hier tegenover een grote mate van flexibiliteit.

Een merkwaardig snel leerproces treffen we ook aan in het hamstergedrag van de verschillende klauwierensoorten (fig. 1). Deze vogels prikken hun prooien op dorens of andere scherpe punten, bijvoorbeeld van prikkeldraad. Zij vormen zo hele voorraadschuren van insecten, muizen, hagedissen en jonge vogeltjes. Het is waarschijnlijk dat op kritische ogenblikken deze voorraden een uitkomst voor de

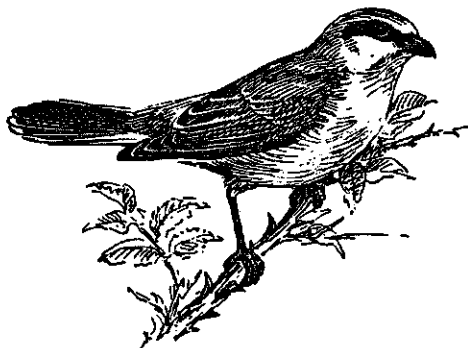


Fig. 1. De grauwe klauwier (uit J. E. Sluiters, 1970. *Prisma vogelgids*, Prisma 600, Het Spectrum B.V. Utrecht/Antwerpen; illustratie Robert Scholtz).

vogel zijn en bijdragen aan de overleving van het broedsel, zoals bij langdurig, slecht weer of invallende kou in de periode dat er opgroeiende jongen zijn.

Dit hoogst merkwaardige gedrag van klauwieren heeft allang de aandacht van ethologen getrokken, en het is niet lang geleden opnieuw bekeken door Lorenz & Von St. Paul (1968) bij drie soorten: de grauwe klauwier, de roodkopklauwier en de klapekster. Zij hadden vogels uit het nest genomen en na zekere tijd ieder afzonderlijk in een kooi gezet, waarin geen dorens of andere scherpe uitsteeksels aanwezig waren. Het begon ermee, dat zo'n onervaren vogel een voorwerpje (braakbal, insekt, dennenaald) in de snavel nam en er een tijdje mee bleef zitten. Een paar dagen na het uitvliegen al ging dit over in een soort veegbeweging met dit voorwerpje, over de bodem of in de lucht iets erboven, waarna het dan werd losgelaten. Dit gebeurde steeds vaker en langduriger. Ook waren er later twee bewegingen te zien: vertikaal op-en-neer en de horizontale veegbeweging. Bovendien werd de beweging steeds vaker op een bepaalde plaats uitgevoerd, vooral als er daar maar een klein oneffenheidje te bespeuren viel. Na enige tijd kregen de vogels grote belangstelling voor een spijker, als die in hun zitstok bevestigd werd. Eerst werd die druk beknaabde, en dan vlogen de vogels weg om een of ander voorwerp te halen, niet noodzakelijk iets eetbaars, waarmee de vroeger in de lucht uitgevoerde op-en-neer bewegingen nu op de punt van de

spijker werden herhaald. Zodra het voorwerp 'pakte' en doorboord was, werd het losgelaten. Dit lukte de eerste malen meestal niet. Wel werd direct de beweging op de punt gericht, maar de trefzekerheid nam kennelijk met de ervaring toe. Interessant is ook dat de vogels niet alleen bij het aanbieden van een wat grotere buit dadelijk op zoek gingen naar een doorn, maar ook omgekeerd: bij het aanbieden van een doorn of spijker gingen ze op zoek naar een geschikt voorwerp om erop te prikken.

Uit deze beschrijving krijgt men de indruk dat het hele gedrag in hoge mate voorgeprogrammeerd is: de intentie-bewegingen en het onmiddellijke reageren op de eerste doorn wijzen daarop. Alleen tijdens de eerste opprik-pogingen wordt duidelijk een steeds betere oriëntatie en een steeds efficiënter gebruik van kracht geleerd. Dit leren schijnt dan bijzonder snel te gaan, hoewel nogal variabel van individu tot individu. Daarna blijft het gedrag met grote hardnekkigheid optreden.

Aangezien het opprik-gedrag waarschijnlijk belangrijke overlevingswaarde heeft, mogen we in dit snelle leren misschien weer een aanpassing zien. Ook in dit geval immers moet elke generatie weer hetzelfde leren, en wel hoe eerder, hoe beter, en, eenmaal geleerd, mag het gedrag niet weer verdwijnen. Het weer kan immers altijd omslaan. Vandaar de grote hardnekkigheid, de efficiëntie, en een zekere autonomie van het leerproces.

Ik zou hieraan een kleine speculatie willen verbinden. Nu wij het hebben over het aanpassingskarakter van leerprocessen, ligt het voor de hand om de leerprocessen ook vanuit het gezichtspunt van de evolutietheorie te beschouwen. Hoe zou dat gedrag van de klauwieren in de evolutie kunnen zijn ontstaan? Er is hierover een suggestie gedaan (Miller, 1931). Klauwieren vertonen zekere convergente trekken met roofvogels. Zij zitten als valkjes op een uitkijkpost, zij jagen biddend als een torenvalk, zij hebben een roofvogelsnavel, zij bemachtigen relatief grote prooien en kunnen die met de poot vasthouden. Alleen: die poot is relatief zwak. De suggestie is nu, dat de gemeenschappelijke klauwierenvoorouder geleerd heeft dorens te gebruiken als steun bij het bewerken van zijn prooi, als welkome compensatie dus van de mindere geschiktheid van de poot. (Men kan dan natuurlijk ook stellen, dat door dit gebruik van dorens de poot zwak kon blijven.) Als bijkomstig effect daarvan zal zo'n opgespietste prooi of een rest ervan wel eens zijn blijven zitten, zodat in het woongebied van de klauwier in geval van nood altijd nog wel wat te vinden was.

Dit neveneffect, en trouwens ook de betere prooibewerking zelf, zouden een zekere selectiedruk teweeg gebracht kunnen hebben: ten eerste gericht op wat we zouden kunnen noemen 'facilitatie van het leerproces', ten tweede op een versterking van het neveneffect door bijvoorbeeld een verschuiving in de relatie tussen jachtneiging en honger ten gunste van de jachtneiging. Er wordt dan méér gejaagd dan gegeten, en het resultaat zal een voorraad zijn, zoals de klauwieren die tegenwoordig aanleggen.

Essentieel hierin is, dat een leerproces eerst ontogenetisch een aanpassing tot stand brengt, en dat dan daardoor een ontwikkeling in de evolutie in gang gezet wordt. Indien het leerproces al dadelijk met maximale efficiëntie zou plaats hebben in iedere generatie bij ieder dier, zou de zo genoemde 'facilitatie' van dit leerproces achterwege kunnen blijven. Maar dit lijkt een zeer onwaarschijnlijke mogelijkheid. Het is veel waarschijnlijker dat sommige dieren het niet leren of laat leren, en die zullen dan in het nadeel zijn. Dit zal een selectiedruk opleveren ten gunste van factoren, die een snel leren ten allen tijde garanderen. Elke generatie weer moet hetzelfde geleerd worden: de flexibiliteit die anders het voordeel van leren vormt en die het proces eerst mogelijk heeft gemaakt, is dan niet meer van belang en maakt plaats voor steeds grotere verstarring. Zonder te willen verdedigen dat dit nu de bewezen verklaring voor het onderhavige gedrag is, heb ik de mogelijkheid van een dergelijke ontwikkeling eraan willen illustreren. Essentieel is, dat een dier dat iets geleerd heeft, aan een andere selectie bloot staat dan een dier dat datzelfde niet geleerd heeft: het zijn eenvoudig twee fenotypen. Factoren die het ontstaan van het gunstigste fenotype waarschijnlijker maken, zullen worden geselecteerd. (We kunnen daarom ook van genetische assimilatie spreken of van het Baldwin-effekt.) Het is in feite een aloude hypothese dat oorspronkelijk geleerde gedragingen in de loop van de evolutie erfelijk kunnen worden vastgelegd. Darwin, sprekend over de grens tussen 'habits' and 'instincts', zegt erover: als Mozart, die al op zijn derde jaar na verbazend weinig oefenen piano kon spelen, nu eens direkt bij de eerste keer een melodie had gespeeld, dan zouden we kunnen zeggen dat hij het instinctief gedaan had.

De hypothese wordt, dacht ik, althans enigszins ondersteund door de helaas schaarse proeven, waarbij op leervermogen van ratten en muizen is geselecteerd. (Deze proeven zijn door Van Oortmerssen genoemd in verband met het z.g. Tryon-effekt op p. 120.)

Om te kunnen selecteren gebruikte men bij die proeven meestal het een of andere doolhof. De weinige gegevens wijzen erop, dat de selectie succes heeft. Het gebruikte doolhof wordt dus door de opeenvolgende generaties steeds sneller geleerd. Maar dit hield geen verband met de leerprestaties in andere opgaven, zoals men wel gehoopt had. Er werd dus niet op een algemeen leervermogen geselecteerd, maar op één specifiek leerproces: het leren van dat ene bepaalde doolhof werd gefaciliteerd. Op welke factoren de facilitatie van een leerproces berust, is voor de selectie en voor ons op dit moment van geen belang; de mogelijkheid van facilitatie is er waarschijnlijk, en selecteren op scherp omschreven leerprocessen kon wel eens een interessante bron van gegevens opleveren; en dan wordt het natuurlijk wel van belang uit te zoeken, in welke factoren zo'n facilitatie gelegen is.

Er is nog een manier, waarop het leren in natuurlijke situaties de loop van de evolutie drastisch kan beïnvloeden, namelijk door traditie in de breedste zin van dat woord, gedefinieerd als de niet-genetische overdracht van eigenschappen. Eigenschap moet dan ook weer in een zeer wijde zin worden opgevat. Het kan bijvoorbeeld slaan op het simpele feit dat het dier in een bepaald biotoop leeft. In deze simpele vorm zou het toepasbaar zijn op de urbanisatie van een vogelsoort. Een paar van deze vogels gaat broeden in een stadstuin (bijvoorbeeld omdat het bos plotseling in een woonwijk is omgezet); zij verwerven daarmee een nieuwe eigenschap, namelijk een nieuw biotoop. Wanneer het nu een soort betreft waarbij de biotoop-keuze sterk door de jeugd-ervaring wordt bepaald, zoals dat voor sommige soorten proefondervindelijk is vastgesteld (Klopfer & Hailman, 1965; Wecker, 1963), dan wordt daardoor het nieuwe biotoop niet-genetisch op de jongen overgedragen. Om het principe zuiver te stellen, is het van belang, dat bij het ouderpaar geen enkele genetische predispositie voor deze nieuwe biotoop-keuze aanwezig was. Het wordt dan duidelijk, dat door de traditie een nieuwe ontwikkeling in gang gezet wordt; de selectie in een stadstuin is nu eenmaal anders dan die in een bos, zodat op den duur genetische veranderingen zullen plaats vinden. Algemeener gesteld: de selectie binnen een traditie is anders dan die erbuiten. Ongeveer hetzelfde, maar dan in veel dramatischer vorm, heeft zich waarschijnlijk voorgedaan bij een Afrikaanse onderfamilie van de weervogels (Ploceidae), de Viduinae of weduwvogels, die op

de wijze van de koekoek parasiteren op Estrildinae of prachtvinken. Na jaren van geduldig speurwerk heeft Nicolai (Nicolai, 1964) een verhandeling geschreven over de betrekkingen tussen de weduwvogels en de prachtvinken, die zich als een detectiveroman laat lezen, maar zich daarom ook niet laat navertellen. Het volgende verhaal is er maar een mager aftreksel van.

De weduwvogels leven verspreid over de zuidelijke helft van Afrika. Van een tiental soorten is de voortplanting nu bekend. Sommige van deze soorten zijn nog weer opgesplitst in verschillende geografische rassen. Elke soort blijkt te parasiteren op slechts één soort prachtvink, en elk ras correspondeert met één ras van de bijbehorende gastheersoort. Voor zover nu bekend, loopt de indeling in soorten en rassen van de parasieten volstrekt parallel aan die van de gastheervogels. (Maar niet ieder gastheer-ras hoeft een parasiet te hebben!) Het parasitisme van de weduwvogel is overigens goedaardiger dan dat van onze koekoek: eieren of jongen van de gastheer worden niet uit het nest gegooid, maar groeien met de indringers op.

Terwijl de volwassen weduwvogels in het geheel niet lijken op de prachtvinken waarbij ze parasiteren, zijn hun jongen totdat ze zelfstandig worden, vrijwel niet van de erbij behorende jonge prachtvinken te onderscheiden. Deze gelijkenis strekt zich uit tot in minutieuze details, zoals de vlekken-tekening op het verhemelte, en de eigenaardige manier van bedelen, die voor prachtvinken kenmerkend is. Juist deze details zijn echter volgens Nicolai van het grootste belang, omdat naar zijn ervaring de prachtvinken uitzonderlijk kieskeurig zijn in hun voergedrag; een enigszins afwijkend jong zou prompt worden overgeslagen en verhongeren. Het is duidelijk dat deze gelijkenis als een vergaand geval van mimicry moet worden beschouwd. Deze verregaande mimicry en de parallelle systematiek van parasieten en gastheren laat eigenlijk maar één verklaring toe. Eieren van de gemeenschappelijke voorouders van de huidige weduwvogels moeten eens in de nesten beland zijn van de gemeenschappelijke (toen nog niet zo kieskeurige!) voorouders van de huidige prachtvinken. Dat zoiets gebeuren kan is bekend, en wordt door Nicolai met eigen waarnemingen gestaafd: wijfjes in legnood, wier nest op het kritieke ogenblik is verstoord, leggen in een ander nest, desnoods van een andere soort. Belangrijker is wat Nicolai ons weet te vertellen over de gevolgen die zo'n toevallige gebeurtenis kan hebben, en wel op grond van volière-ervaringen met allerlei vogelsoorten, waaronder

verwanten van de groepen waar het hier om gaat. Een wijfje, dat uit zo'n 'misplaatst ei' is geboren en door de pleegouders is opgevoed, kan haar leven lang een zekere binding aan de pleegoudersoort houden, een vorm van inprenting dus. Met name wordt zij door de nestelende en zingende mannetjes van die soort sterk aangetrokken en zelfs tot ovulatie aangezet. Aangezien zij voortdurend in de buurt van het nest van dat mannetje rondhangt en er zelfs bij gelegenheid aan meebouwt, is de kans niet denkbeeldig, dat ook haar ei weer in een nest van de pleegoudersoort terecht komt. Dit moet dan wel op een geschikt ogenblikje gebeuren, want het rechtmatige paar verzet zich heftig tegen haar hardnekkige aanwezigheid. En als het lukt is het ei natuurlijk onbevruucht . . . , tenzij er op het juiste moment een mannetje van de eigen soort in de buurt was. De kans op bevruchting wordt enorm verhoogd als ook dat mannetje op de pleegoudersoort is ingeprent. (Dit werkt 'Ehebahnend', zoals Nicolai het uitdrukt.) Niet alleen wordt dan de ontmoetingskans veel groter, omdat ook dat mannetje door de nestelende paren van de pleegoudersoort wordt aangetrokken, maar ook is zijn aantrekkelijkheid voor het wijfje groter, doordat hij hele stukken van de zang van de pleegoudersoort heeft overgenomen (fig. 2). Op deze, hier globaal aangegeven wijze kan door een toevallige samenloop van omstandigheden ergens in Afrika een groepje van gelijkelijk ingeprente vogels zijn ontstaan, die voor hun voortplanting op elkaar waren aangewezen en die door het in-

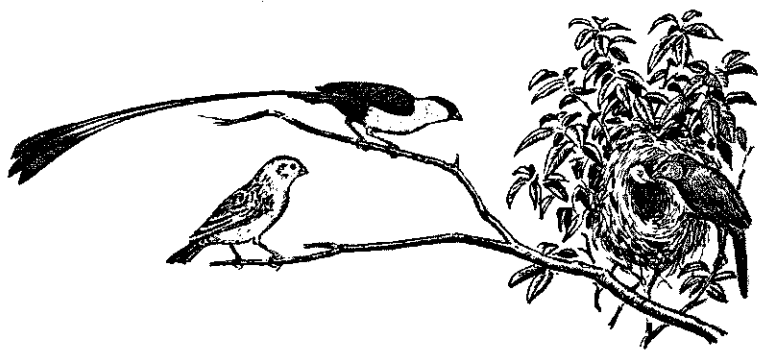


Fig. 2. Een paartje pijlstaart- of koningswida's, aangetrokken door een nestelend mannetje van de pleegoudersoort (granaatastrilde) (uit Nicolai, 1964).

prentingsproces voor goed aan de pleegoudersoort gekluisterd raakten. In het spoor van de traditie zal dan de genetische evolutie gevolgd zijn, o.a. naar steeds betere mimicry en met een soorts- en rassensplitsing parallel aan die van de oorspronkelijke pleegoudersoort.

In veel minder opzienbarende vorm zal de evolutie van veel dieren telkens weer gericht zijn en nog worden door traditie, en het is daarom onbegrijpelijk dat deze mogelijkheid in de algemene verhandelingen over evolutie-processen vrijwel geen aandacht krijgt. Waarschijnlijk wordt het altijd nog gezien als een vorm van Lamarckisme (ten onrechte naar Lamarck genoemd), en daarom op Freudiaanse wijze verdrongen. In de allerlaatste tijd wordt door het veldwerk, o.a. met behulp van radiozendertjes, nieuwe aandacht gewekt voor de individuele betrekkingen tussen de dieren. De voorwaarden voor traditievorming bleken daarbij vaak vervuld. Zo bleek uit een recent onderzoek met radiopeiling aan een aantal gezinnen Canadese wasberen, elk met zender en eigen golflengte, dat de gezinnen onderling verschillen vertoonden, en dat de leden van één gezin elkaar veel langer bleven opzoeken dan men tot dan toe had vermoed (Schneider et al., 1971). Ewer (1963) vermeldt, dat de jongen van de z.g. stokstaartjes, één van de Viverridae, nieuw voedsel slechts van de moeder accepteren.

Wat betreft de mogelijkheid van traditie in engere zin, namelijk door onmiddellijke nabootsing wil ik er op wijzen, dat dit niet tot de primaten of zelfs tot de zoogdieren beperkt hoeft te zijn. Een aardige laboratorium-proef door Dawson & Foss (1965), met parkieten uitgevoerd, wijst daarop. Er werd met vijf paren parkieten gewerkt. Aan één vogel van ieder paar werd eerst acht dagen lang dagelijks een voerbakje gegeven met een deksel erop, terwijl de ander dit niet kon zien. De vogel leerde al na een paar maal het deksel te verwijderen. De vijf vogels gebruikten daarvoor echter drie verschillende methoden: met de snavel eraf gooien, met de snavel optillen, en met de poot eraf gooien. De volgende acht dagen mocht de tweede vogel van elk paar toekijken vanuit de belendende kooi, hoe de ervaren vogel het voerbakje opende. De daarop volgende acht dagen kreeg de tweede vogel hetzelfde voerbakje, zonder dat de eerste te zien was. Het bleek nu dat de tweede vogel van elk paar dezelfde methode gebruikte om het deksel te verwijderen als de eerste. Het is jammer dat deze proef niet op grotere schaal is uitgevoerd, maar het resultaat is wel

significant, zodat we er op verdacht moeten zijn, dat dergelijke gevallen ook in de natuur tot de mogelijkheden behoren.

Zo neemt Norton-Griffiths (1967) in zijn studie over de scholekster dan ook aan, dat de jongen de speciale methode om mossels te openen, direct van de ouders leren. De ouders nemen hun jongen mee naar de mosselbanken en openen de schelpen vlak voor hun ogen.

Natuurlijk spelen bij de sociaal levende primaten tradities een nog veel grotere rol. Het geval van de makaak, die uitvond om zijn aardappelen en later ook ander voer in het water te gaan wassen, is langzamerhand overbekend, evenals het feit dat deze uitvinding al spoedig werd doorgegeven aan verwanten en andere koloniegenoten. De consequenties ervan zijn bijzonder belangrijk voor de evolutionele rol van leerprocessen, die ik hier heb willen aanduiden. De apen die deze uitvinding overnamen, en hun nakomelingen, schijnen op het ogenblik steeds meer waterminnend te worden, en zelfs voorwerpen op te duiken, iets wat vroeger ondenkbaar zou zijn geweest. Ook hier lijkt de kans groot dat de selectie en daarmee de genetische evolutie een andere richting inslaat dan zonder die uitvinding het geval geweest zou zijn. Het voorbeeld van de merkwaardige zeeotter dringt zich op, thans een uiterst gespecialiseerd waterdier, dat zelden aan land komt, en waarvan de levenswijze geheel is toegespitst op het vissen van schelpdieren en zeeëgels, die op een steen worden stuk geslagen. Kan het zijn dat deze specialisatie teruggaat op een oorspronkelijk via traditie doorgegeven gewoonte?

Het zijn voorlopig speculaties, en er zullen veel meer gegevens, in het veld en in het laboratorium, verzameld moeten worden, vóór wij de rol van leerprocessen in de natuur met wat meer vertrouwen kunnen overzien. Wat ik uiteen heb willen zetten is dat daarbij twee tot nu toe verwaarloosde kanten van het leren de aandacht zullen moeten krijgen: ten eerste het leerproces als aanpassing, en als product van een evolutionele ontwikkeling; ten tweede het leerproces als mogelijkheid van een niet-genetische overdracht van eigenschappen, en als oorzaak van een evolutionele ontwikkeling.

Sociale relaties bij dieren

J. A. R. A. M. VAN HOOFF

Inleiding

Deze bijdrage houdt zich, in tegenstelling tot de voorgaande hoofdstukken, niet bezig met aspecten van gedrag in het algemeen, maar met een bepaald type van gedrag, te weten het sociale gedrag en de daardoor bepaalde sociale organisatie. Door voorgaande auteurs behandelde benaderingswijzen en principes zullen dan ook hier weer de revue passeren.

Nadat de regulatie van de dierlijke verspreiding en de coördinatie van dierlijke activiteiten als de aanleiding voor de evolutie van het sociale gedrag zijn besproken, wordt het begrip 'sociaal gedrag' afgegrensd van andere gedragstypen. Vervolgens komen de beschrijving en de classificatie van de sociale gedragingen aan de orde. Hierop sluit onmiddellijk aan de causale analyse van het sociale gedrag. Daarbij wordt speciaal aandacht besteed aan de samenhang tussen de in een interactie optredende gedragingen en de relatieve posities van het dier en zijn interactiepartner in de groep (rollenstructuur). Aangeduid wordt hoe verschillen in sociale organisatie tussen bepaalde soorten kunnen worden herleid tot verschillen in hun rollenstructuur. Bij de bespreking van de functie en biologische betekenis van sociale verschijnselen valt de nadruk op de vraag hoe men dit probleem empirisch kan benaderen. Tenslotte komt de ontwikkeling van het sociale gedrag en de sociale organisatie aan de orde, met name de zo moeilijk te beantwoorden maar vaak zo gemakkelijk afgedane vraag naar de rol die genetische determinanten en omgevingsinvloeden bij de ontwikkeling van bepaalde sociale kenmerken spelen. Speciaal bij hogere dieren wordt deze vraag extra gecompliceerd door de belangrijke plaats die de sociale traditie inneemt.

De regulering van de ruimtelijke verdeling van soortgenoten en de coördinatie van hun gedragingen

De wijze waarop de leden van een diersoort over hun leefgebied verdeeld zijn, is zelden van volkomen toevallige aard, zeker wanneer het gaat om hogere meercellige dieren. Integendeel, men vindt enerzijds vaak dat de dieren buitengewoon ongelijkmatig verdeeld zijn over het milieu, doordat ze gevonden worden in lokale opeenhopingen. Deze toestand zullen we aanduiden met de term 'concentratie'. Anderzijds kunnen de dieren ook veel gelijkmatiger over het leefgebied verdeeld zijn dan op grond van toevalligheid valt te verwachten, doordat ze alle op een zekere afstand van elkaar vertoeven. In dat geval zullen we spreken van 'dispersie' (fig. 1).

In het algemeen treffen we combinatievormen van beide verspreidingstypen aan, soms in complexe tijd-ruimtelijke structuren. Vele zangvogels, bijvoorbeeld vinken, trekken 's winters rond in grote vluchten (concentratie), terwijl ze in het voortplantingsseizoen paarsgewijs territoria bezetten (dispersie). Mariene vogels, zoals meeuwen, vestigen zich daarentegen tijdens het voortplantingsseizoen in groten getale in broedkolonies (concentratie); binnen de kolonie bezetten de dieren paarsgewijze kleine broedterritoria. Bij de verdeling hiervan

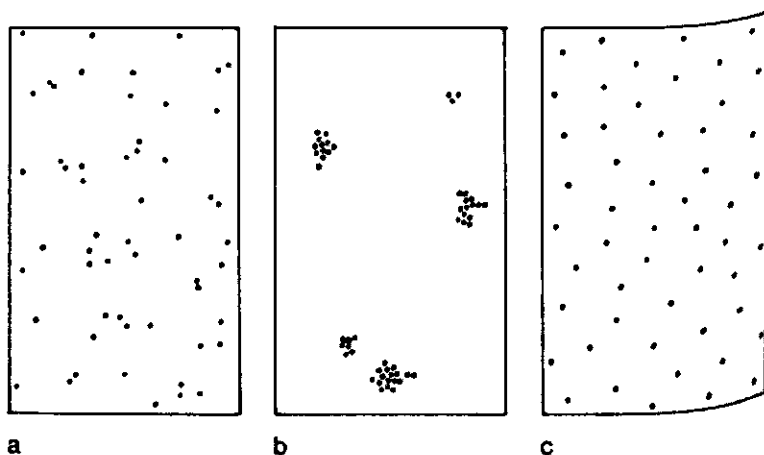


Fig. 1. Wijzen van verdeling van individuen over een ruimte. a: toevallige verdeling, b: concentratie en c: dispersie.

over de kolonie valt weer een zekere gelijkmatigheid (dispersie) te onderkennen.

Onder de factoren, die voor de structuur van de ruimtelijke verdeling verantwoordelijk zijn, kunnen we zowel oecologische als sociale onderscheiden. Bij de eerste reageren de dieren op bepaalde milieu-factoren; bij de tweede reageren ze specifiek op stimuli, uitgaande van soortgenoten.

Indien een lokale concentratie van dieren uitsluitend onder invloed van milieufactoren tot stand komt, spreekt men wel van een 'aggregatie' (Etkin, 1964). Wanneer bijvoorbeeld vlinders zich verzamelen op bepaalde voedselplanten, kan gevoegelijk worden aangenomen dat dit het gevolg is van aantrekkende stimuli uitgaande van die planten en niet van sociale factoren. Ook de opeenhopingen van vele lagere dieren, in het bijzonder van mariene invertebraten, zijn, o.a. door Allee (1951), opgevat als aggregaties. Zij zouden op twee manieren tot stand kunnen komen. Dieren waarvan de verdeling over de ruimte op passieve wijze tot stand komt, zullen slechts overleven op die plaatsen waar de omstandigheden heersen die hun voortbestaan verzekeren. Dieren met een actieve voortbeweging kunnen zich bovendien richten t.o.v. bepaalde voedsel- of substraatfactoren. Reese (1966) neemt aan dat de opeenhopingen van vele soorten stekelhuidigen rechtstreeks onder invloed van milieufactoren tot stand komen. Het merendeel van de mariene invertebraten begint zijn leven als vrij in het zeewater zwevende larve. Voor enkele soorten met een vastzittende levenswijze kon worden aangetoond, dat de larven het ogenblik van metamorfose uitstellen totdat zij een geschikt substraat ontmoeten. Toch kunnen ook bij deze laag op de fyletische schaal staande dieren sociale factoren al mede een rol spelen. In sommige gevallen bleek de metamorfose namelijk gestimuleerd te worden door de aanwezigheid van adulte soortgenoten (Newell, 1964; Frings & Frings, 1968). Vermoedelijk spelen hier chemische stimuli een rol.

Het behoeft geen betoog dat dit selectief reageren op stimuli van soortgenoten de kans op overleven kan begunstigen. De betreffende larve belandt immers op een plaats, die zijn merites al heeft bewezen. De resulterende concentratie van dieren kan echter ook ongunstige gevolgen hebben, bijvoorbeeld omdat er roofdieren door worden aangetrokken.

De wijze waarop de leden van een diersoort over hun leefgebied verdeeld zijn, zal dan ook over het algemeen zowel positieve als nega-

tieve consequenties hebben voor hun overlevingskans (wij zullen hier nog nader op terugkomen). In zulke omstandigheden kan de evolutie van mechanismen gestimuleerd worden, die deze verdeling op een optimaal compromis instellen. Dit betekent dat de dieren zich specifiek moeten gaan oriënteren t.o.v. soortgenoten. We kunnen ons voorstellen dat bijkomstige en aanvankelijk nog niet functionele gevoelheden voor stimuli uitgaande van soortgenoten het uitgangspunt voor dergelijke oriënteringsreacties zijn. Uiteindelijk kunnen zij leiden tot het ontstaan van gespecialiseerde, motivatieafhankelijke responsieschema's aan de 'ontvanger'-zijde. In wisselwerking hiermee kunnen er tevens, aan de 'zender'-zijde, structuren en gedragspatronen tot stand komen, waarvan de primaire functie is de beïnvloeding van de soortgenoten. Het zijn bij uitstek deze gespecialiseerde beïnvloedingsstructuren, die we aanduiden als 'sociale signalen' en 'gedragingen'.

Het sociale gedrag dient overigens niet alleen ter regulering van de verspreiding in enge zin, het kan ook de onderlinge coördinatie regelen van de activiteitspatronen van de verschillende dieren. Bij de hogere dieren kan zich dit uiten in complexe systemen van coöperatie. De meest oorspronkelijke context van gedragscoördinatie was hoogstwaarschijnlijk de voortplanting, namelijk het tegelijkertijd spuien van de geslachtsprodukten in het zeewater ter verkrijging van een optimale bevruchtungskans. Dit is althans bij vele huidige primitieve invertebraten nog steeds de enige vorm van gedragscoördinatie.

De synchronisatie van dit spuien kan een niet-sociale, oecologische oorzaak hebben, doordat de dieren uit een populatie alle reageren op eenzelfde omgevingsinvloed, bijvoorbeeld op een geringe saliniteitsafname van het zeewater na hevige regenval; het kan ook een sociale oorzaak hebben, doordat bij het spuien door een bepaald dier een chemische stimulus (feromoon) vrijkomt, die de andere dieren aanzet tot spuien (Reese, 1966). Oorspronkelijk kan dit geheel 'onbedoeld' geschied zijn, doordat het metabolisme van de dieren reageert op toevallig 'uitlekkende' stofwisselingsprodukten van soortgenoten (bijvoorbeeld hormonen en enzymen). Hieruit kan dan een meer gespecialiseerd beïnvloedingsmechanisme zijn voortgekomen. Op dat moment is er onmiskenbaar sprake van een sociaal proces.

Sociaal gedrag, een systeem ter beïnvloeding van soortgenoten

Het onderscheid tussen sociaal en niet-sociaal gedrag is in de praktijk niet zo scherp als de hiervoor gegeven definitie suggereert. Vele gedragsvormen en structuren waarvan de primaire functie een andere is dan de beïnvloeding van de soortgenoot, kunnen voor deze desalniettemin informatief zijn, en derhalve sociale implicaties hebben. Zo zal een baviaan, die ergens in het veld voedsel vindt en gaat zitten eten, daarmee over het algemeen de belangstelling van naburige soortgenoten wekken. Het gedrag kan voor de andere dieren aanleiding zijn ter plaatse naar soortgelijk voedsel te gaan zoeken; het kan ook leiden tot competitieve interactie, doordat een ander probeert het voedsel te stelen. Desondanks zouden we eten als zodanig geen sociaal gedrag willen noemen. Indien echter de bijkomende informatieoverdracht een voordeel voor de signaalgever of zijn groep inhoudt, kunnen kenmerkende elementen uit het gedrag gespecialiseerd worden ten behoeve van de informerende functie; er ontstaan communicatiesignalen. Daarbij worden de kenmerkende elementen overdreven en gestileerd, zodat een opvallend en onmiskenbaar patroon ontstaat (Tinbergen, 1964). Dit evolutieproces is bekend geworden als 'ritualisatie'. Zo kennen we bij verschillende sociaal levende diersoorten 'voedervondst'-signalen. Deze kunnen worden afgeleid uit het opgewonden en geagiteerde verzamelgedrag na een rijke vondst. De biologische betekenis en de daarmee samenhangende selectiedrukken, leidend tot ritualisatie, zijn gelegen in het aanlokken van groepsgenoten en het teweeg brengen van een gericht en effectiever zoekgedrag bij hen. Zowel de bijendans (Von Frisch, 1965) als de opgewonden 'loei'-concerten van chimpansees na een rijke voedselvondst (Reynolds & Reynolds, 1965) kunnen als voorbeelden hiervan gelden.

Hoe een eenvoudige beweging onder invloed van zo'n ritualiseringsproces kan veranderen en hoe zich morfologische kenmerken ter ondersteuning van de signaalbeweging kunnen ontwikkelen, wordt goed geïllustreerd door het welhaast klassieke voorbeeld betreffende de evolutie van de poetsbeweging als onderdeel van het baltsgedrag van eenden (Lorenz, 1941). Wordt een woerd geconfronteerd met een vrouwtjeseend, dan kan dit enerzijds zijn agressiviteit stimuleren en wellicht ook een zekere vluchtneiging, anderzijds kan hij seksueel door de eend worden aangetrokken. In de besluiteloosheid die er bestaat wanneer beide tendenties in evenwicht met elkaar zijn, komt het vaak

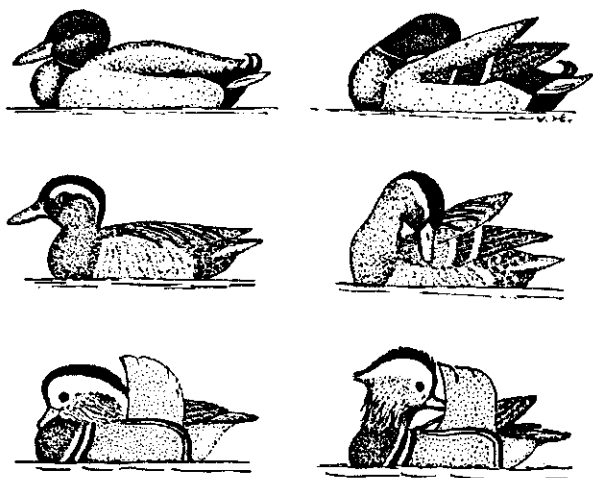


Fig. 2. Stadia in de ritualisatie van het vleugelpoetsen tijdens de balts bij (van boven naar beneden) de wilde eend, de zomertaling en de mandarijn-eend. Links de rusthouding, rechts het 'schijnpoetsen' (naar Lorenz, 1941).

tot een in deze context volkomen irrelevant gedrag: de woerd begint zijn veren te poetsen. Dit 'besluiteloosheidspoetsen' geschiedt echter wat vluchtiger en nonchalanter dan het normale functionele poetsen en beperkt zich tot de vleugels. Wilde eenden houden tijdens het poetsen de vleugel iets geheven, waardoor de blauwe spiegel zichtbaar wordt; de snavel wordt heftig langs de slagpennen aan de binnenkant van de vleugel gestreken, hetgeen een ratelend geluid veroorzaakt. De zomertaling maakt nog slechts oppervlakkige veegbewegingen langs de buitenkant van de vleugel in de richting van de spiegel. Bij de mannelijke mandarijneend is een van de vleugelveeren geworden tot een opvallend oranje vaantje, dat de woerd tijdens de balts met de snavel aanraakt (fig. 2). Men zou nauwelijks kunnen vermoeden dat dit 'vaantje aanwijzen' zijn oorsprong had in het poetsgedrag indien er geen vergelijking mogelijk zou zijn met andere eendensoorten, waar het stileringsproces van deze beweging minder ver is voortgeschreden. Vergelijkbare ritualisatieprocessen, waarbij een gedragselement een ingrijpende vorm- en betekenisverandering onderging, zijn voor verschillende gedragingen bij uiteenlopende soorten beschreven (zie bijvoorbeeld Tinbergen, 1964; Eibl-Eibesfeldt, 1967).

Gedragingen en structuren ter beïnvloeding van niet-soortgenoten

Wanneer men over sociaal gedrag spreekt, bedoelt men daarmee vrijwel altijd processen van interactie tussen soortgenoten. Nu staan praktisch alle dierlijke wezens bovendien in relatie met anderssoortige dieren. Meestal spelen ze, als consument (roofdier, parasiet), als voedsel (prooi, gastheer) of in beide hoedanigheden tegelijk, een rol in een dierlijke voedselketen. In het kader van beide hoedanigheden kunnen mechanismen tot ontwikkeling komen om het gedrag van de andere soort te beïnvloeden. Deze zijn in vele opzichten vergelijkbaar met de intraspecifieke beïnvloedingssystemen. Toch ligt, globaal gezien, het accent op een andere functie. Terwijl de communicatie tussen soortgenoten er voornamelijk op gericht is de ander duidelijk te informeren omtrent de eigen motivationele toestand, is het voor de meerderheid van predatoren en prooidieren van belang aan elkaars aandacht te ontsnappen. Dit kan bij prooivangst, respectievelijk bij gevaar voor predatie tot uiting komen in een onopvallende houding en beweging, alsook in cryptische lichaamsvorm en tekening. In een aantal gevallen zijn er echter juist opvallende signaalsystemen ontwikkeld, ter beïnvloeding van predator, respectievelijk prooidier. Uitgezonderd bij de prooidieren, die een voor de predator afschuwwekkende eigenschap bezitten (bijvoorbeeld onaangename smaak of pijnlijke stekels) en die hun identiteit vaak met opvallende structuren adverteren, hebben deze signalen bij de meeste prooidieren een misleidende functie. De signalen appelleren aan een selectieve neiging tot reageren bij de partner, zonder dat zij het normale, biologisch adequate object van deze reactiebereidheid vertegenwoordigen (mimicry; Wickler, 1968).

Van de kant van de predatoren leveren de zeeduivels (behorend tot de *Pediculati*) een mooi voorbeeld. Deze groteske vissen dragen boven de bek een 'hengel', een uitsteeksel waaraan een wormvormig aangesel vastzit, dat bij bepaalde soorten zelfs kan kronkelen. De dieren liggen onopvallend op de bodem te wachten tot een visje op het 'aas' afkomt. Zo'n visje wordt dan in een machtige teug naar binnen gezogen.

Ook prooidieren misleiden hun predatoren met velerlei soorten mimicry (zie Wickler, 1968). Een fraai voorbeeld van een misleidend gedragssignaal is het onbeholpen lopen met afhangende vleugel dat sommige vogels vertonen, wanneer zij tijdens het broeden voor een bodemvijand van hun nest moeten vluchten. Het signaal suggereert

dat het dier gewond en derhalve een gemakkelijke prooi is. Het leidt zodoende de aandacht van het nest af. Het signaal is waarschijnlijk een ritualisatie van het geremde gedrag dat wordt getoond door een dier waarbij de neiging om bij het nest te blijven en de neiging om op te vliegen om de voorrang strijden (Eibl-Eibesfeldt, 1967).

Bij de samenlevingsverbanden tussen verschillende soorten, zoals parasitisme, commensalisme en symbiose, is het vooral het laatste type dat aanleiding geeft tot de ontwikkeling van beïnvloedingssystemen, waarbij de coöperatieve en coördinerende functie van belang wordt. Vooral wanneer symbionten bijvoorbeeld bedelgebaren van hun symbiosepartners overnemen, wordt de overeenkomst met sociale interacties bijzonder treffend. Sprekende voorbeelden vinden we bij de mieren en hun symbionten. Zo scheiden verschillende plantenuizen suikerrijke faeces uit, die bij mieren erg in trek zijn en aanleiding vormen tot symbiontische betrekkingen. De mieren brengen de luizen tot uitscheiding door ze met hun voelsprietten te betrommelen op dezelfde wijze, waarop ze de kop van een soortgenoot betrommelen als ze bij deze om voer bedelen. Sommige bladluizen zijn voor het wegnemen van hun faeces afhankelijk geworden van de mieren en bieden zich aan in een karakteristieke houding. Het ronde achterlijf wordt iets omhooggebracht en de achterpoten worden in een geknikte houding omhooggestoken, waardoor een geslaagde nabootsing van een mierenkop met voelsprietten ontstaat. Waarschijnlijk leidt dit tot een effectievere opwekking en sturing van het bedelgedrag bij de mieren (zie Eibl-Eibesfeldt, 1967).

In de symbiose tussen de mens en zijn huisdieren, met name de hond, kan het 'sociale' aspect wel heel sterk naar voren komen, doordat beiden elkaar gedeeltelijk zien en behandelen, als ware de ander een soortgenoot (Lorenz, 1957). Sommige diersoorten worden zelfs speciaal gedomesticeerd opdat ze geschikte vervangingsobjecten voor de bevrediging van kameraadschappelijke of 'moederlijke' behoeften kunnen vormen. Ten behoeve van de laatste functie wordt bijvoorbeeld het pekineesje gefokt. In zijn uiterlijk zijn kenmerken geaccentueerd, die karakteristiek zijn voor de menselijke peuter; het beantwoordt aan het 'kindjeschema' (Lorenz, 1943; zie ook Baerends, p. 301).

Ondanks de graduele overgang, zowel in vorm als in functie, tussen inter- en intraspecifiek gedrag, zullen we de term 'sociaal' voorbehouden voor intraspecifieke betrekkingen.

De beschrijving en classificatie van de sociale gedragingen

De sociale organisatie van een diersoort kan worden omschreven als het patroon van contacten tussen de soortgenoten en de wijze van hun dispersie. Deze zijn het resultaat van de sociale gedragingen van de afzonderlijke dieren.

Over het sociale gedrag zijn gedurende de laatste decennia bij zeer uiteenlopende diersoorten ethologische onderzoeken verricht. Aanvankelijk betrof dit in hoofdzaak lagere dieren, vissen en vogels. Vooral gedurende de laatste jaren is er een relatieve toename in het aantal studies aan zoogdieren, in het bijzonder aan primaten.

Uit deze onderzoeken blijkt dat het sociale gedrag, zoals trouwens alle gedrag, kan worden ontleed in een aantal steeds terugkerende min of meer vaste patronen van beweging en houding. Deze elementaire patronen kunnen we de gedrags-elementen noemen. De eerste taak bij een onderzoek van het sociale gedrag zal dan ook de gedetailleerde morfologische beschrijving van deze gedrags-elementen zijn.

Nu treden de verschillende gedrags-elementen uiteraard niet in een volkomen willekeurige volgorde op. Er valt integendeel een zekere samenhang tussen de elementen te ontdekken; ze komen in bepaalde min of meer stereotiepe volgordes en groeperingen in de tijd voor. Het ligt voor de hand dat deze temporele organisatie adaptief is, d.w.z. dat ze is afgestemd op het vervullen van bepaalde functies.

Deze temporele samenhang vormt derhalve een goed uitgangspunt voor een empirische classificatie van de gedrags-elementen. Analyseert men deze samenhang, dan blijkt zich een hiërarchische organisatie-structuur te manifesteren. Tinbergen (1942) heeft deze organisatie-structuur beschreven voor het gedrag van de driedoornige stekelbaars. In figuur 3 staan rechts een aantal van de gedrags-elementen weergegeven. Die elementen, welke onderling een sterkere samenhang vertonen dan met de overige, zijn gegroepeerd. De samenhang impliceert dat de betreffende gedrags-elementen relatief verwant zijn wat betreft hun veroorzaking. Hun neurale en endocriene programmering stemt tot op zekere hoogte overeen; dit leidt er onder meer toe dat ze een soortgelijke gevoeligheid bezitten voor externe invloeden. Zo wordt het optreden van de elementen van de eerste groepering, die door Tinbergen 'vechten' werd genoemd, waarschijnlijk wanneer een mannetje in voortplantingskleuren zich waagt in het nestelgebied van

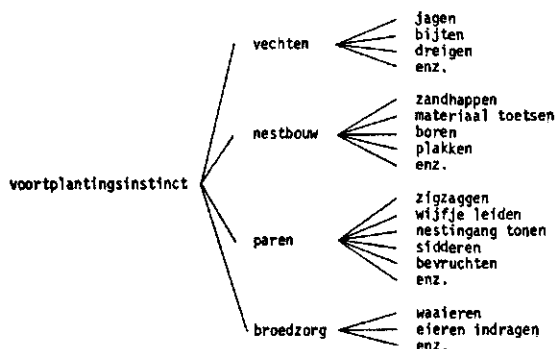


Fig. 3. De hiërarchische organisatie van het voortplantingsgedrag van de mannelijke driedoornige stekelbaars. Naar Tinbergen (1942).

een ander mannetje in voortplantingsstemming. In de zojuist gegeven beschrijving zijn de gemeenschappelijke causale factoren, zowel inwendige als uitwendige, van deze groepering van gedragingen vervat; welk van de elementen uit deze groepering op een gegeven moment optreedt, hangt af van meer specifieke factoren binnen deze context. Of de territoriumeigenaar bijt, jaagt of dreigt hangt o.a. af van de plaats waar de dieren zich binnen het territorium bevinden en de reacties van de indringer. Ook de gevonden groeperingen (laten we ze groeperingen 'van de eerste orde' noemen) kunnen op hun beurt weer samengevoegd worden in overkoepelende groepen van hogere orde. De elementen en dus ook de groeperingen van de eerste orde, die zijn weergegeven in figuur 3, treden alle in het voorjaar op; het optreden is afhankelijk van een bepaalde endocriene toestand, teweeggebracht o.i.v. het lengen der dagen. Deze toestand is dus hun gemeenschappelijke causale factor. Ook de nu gevonden groepering 'van tweede orde' kan functioneel geïnterpreteerd worden, namelijk als het systeem van het voortplantingsgedrag.

Onderzoekingen aan het gedrag van verschillende soorten wijzen erop dat deze hiërarchische organisatiestructuur een algemeen verschijnsel is, ook bij hogere dieren. Als voorbeeld wil ik nemen mijn analyse van de organisatiestructuur van het sociale gedrag van de

chimpansee, *Pan troglodytes* (Van Hooff, 1971). Evenals de andere primaten leven deze dieren in min of meer permanente groepen, waarvan de leden elkaar individueel kennen en door middel van hun sociale interacties een complex patroon van betrekkingen vormen. Analyse van de temporele samenhangen van 53 gedragselementen, die regelmatig tijdens de sociale interacties optraden, leverde een stelsel van groeperingen op. Aan de hand o.a. van de elementen die de interactieketens afsluiten, m.a.w. de elementen die de mogelijk 'nagestreefde situatie' weergeven, konden de groeperingen functioneel benoemd worden. Er werden een aantal hoofdgroeperingen gevonden, benoemd als: het 'agressief en dominantiegedrag', het 'spelgedrag', het 'affinitief of aanhankelijkheidsgedrag' en het 'wijk en submissiegedrag'. Een vijfde groep is functioneel minder duidelijk en werd op grond van het geagiteerde karakter van de ertoe behorende elementen voorlopig 'opwinding' genoemd. Ook de elementen binnen een dergelijke hoofdgroepering hangen weer niet alle even sterk samen; per hoofdgroepering kunnen meestal weer een aantal ondergroeperingen worden onderscheiden die representatief zijn voor meer specifieke causale stelsels. Deze onderverdeling blijkt het meest duidelijk bij de groepering van het affinitieve gedrag (zie fig. 4).

In de figuur vindt men tevens weergegeven, dat verschillende ondergroeperingen deel uitmaken van meer hoofdgroeperingen. Dit vindt zijn verklaring in de gedragselementen die zij omvatten. Terwijl

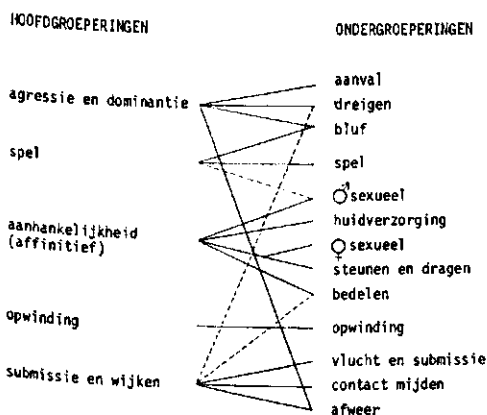


Fig. 4. Het hiërarchisch stelsel van groeperingen van 53 sociale gedragselementen van de chimpansee. Naar Van Hooff (1971).

sommige elementen specifiek zijn voor een bepaalde groepering, zijn er andere die van twee of meer groeperingen deel uitmaken. Dit betekent dat het optreden van een dergelijk element beïnvloed wordt door verscheidene van de te onderscheiden stelsels van causale factoren. Het kan zijn dat zo'n element nu eens onder invloed van het ene stelsel, dan weer onder invloed van een ander stelsel (dus ten behoeve van een andere functie) optreedt. Een voorbeeld vormt het gedragslement 'bijten', dat bij vele diersoorten zowel als onderdeel van het voedingsgedrag, alsook als onderdeel van het vechtgedrag kan optreden. Het is echter ook mogelijk dat een gedragslement optreedt als gevolg van de gelijktijdige invloed van causale factoren uit twee onderscheiden stelsels.

Speciaal bij het sociale gedrag is deze laatste mogelijkheid belangrijk. Immers, van de soortgenoot kunnen stimuli uitgaan die tegelijkertijd verschillende gedragssystemen activeren. Zo zal een kuitrijpe vrouwelijke stekelbaars, die het territorium van een mannetje binnendringt, deze zowel kunnen stimuleren in haar hoedanigheid van territoriumschender als van potentiële geslachtspartner. De in beide hoedanigheden bij de man geactiveerde gedragssystemen, te weten 'verjagen' en 'brengen tot afzetten van eieren in het nest' sluiten elkaar ten enenmale uit. Het gedrag dat een mannelijke stekelbaars als regel vertoont bij verschijning van een rijp wijfje, de z.g. 'zigzagdans', blijkt danook te kunnen worden opgevat als een soort compromis. De dans bestaat uit een snelle opeenvolging van twee bewegingen; de ene is gericht naar het wijfje en kan wel eens overgaan in 'aanval', de andere is van haar weggericht en kan wel eens overgaan in 'naar het nest leiden'. Dit wijst erop, dat de zigzagdans is ontstaan als een afwisseling van agressieve en seksuele componenten. Zij zijn vervlochten tot een nieuw gedragspatroon met een eigen rol als balts-gedrag (Tinbergen, 1964).

Bewegingen en houdingen die optreden bij een simultane activatie van meer dan één, (deels) onverenigbare gedragssystemen blijken bij zeer vele diersoorten het uitgangsmateriaal te vormen, waaruit geritualiseerde uitdrukkingsbewegingen ontstaan, aangezien ze als indicatoren van de stemmingsbalans tot efficiëntere interactie van de individuen kunnen leiden (zie verder Tinbergen, 1964; Hinde, 1970; Baerends, 1971).

In het bovenstaande is al herhaaldelijk verwezen naar de causatie en de functie van het gedrag. Het onderzoek daarvan volgt logischerwijze op de beschrijving van het gedrag en zijn organisatiestructuur.

De causale analyse van het gedrag omvat o.a. het onderzoek naar de factoren die de vorming en de aanpassing van het gedragsmechanisme in de loop van zowel de fylogenie als de ontogenie hebben bewerkstelligd. Met het begrip causatie doelen we echter in de aller-eerste plaats op de interactie van inwendige en uitwendige factoren die bij een gegeven organisme tot het optreden van een bepaald gedrag leidt.

Binnen het gehele complex van determinanten van het sociale gedrag zijn de relatieve posities van de betrokkenen van een voor de hand liggend belang. Bij de benoeming van de groeperingen in figuur 4, bijvoorbeeld van 'mannelijk seksueel gedrag', is al aangegeven dat sommige van de groeperingen karakteristiek zijn voor bepaalde relaties in het sociale verkeer. Dit kan men empirisch vaststellen door elke keer dat een gedragselement optreedt, te bepalen wie het uitvoert en tot welk(e) dier(en) het gericht is. Analyseert men de hieruit resulterende verdeling van de gedragselementen over de verschillende relaties binnen een groep, dan blijkt dat de gedragsgroeperingen min of meer karakteristiek zijn voor wat je zou kunnen noemen bepaalde 'rollen' in het sociale verkeer. Zo zal bijvoorbeeld een volwassen chimpanseewijfje t.o.v. een jong dier gedrag uit verschillende groeperingen van fig. 4 kunnen vertonen. Het kan bijvoorbeeld dominantiegedrag vertonen, spelgedrag, of zelfs seksueel presenteren, maar kenmerkend voor deze relatie en dan in het bijzonder voor die tussen een moeder en haar eigen jong is een groepering, gekarakteriseerd door het 'steunen en dragen van de ander'. Dit betekent overigens weer niet dat het 'dragen' of 'moederlijk steungedrag' uitsluitend voorkomt in de adult wijfje-(eigen)jong relatie. Ook jongen kunnen dit gedrag tot leeftijdsgenoten richten. Ja, soms kunnen zelfs volwassen mannen het tot jongen richten; ik heb echter nimmer waargenomen dat volwassen mannen het tot volwassen vrouwtjes richtten, of omgekeerd.

Wat betreft deze rollenstructuur kunnen er tussen de soorten onderling aanmerkelijke verschillen bestaan. We zullen het genoemde 'dragen' weer als voorbeeld nemen. Bij vele hogere apesoorten komt

het af en toe voor dat mannelijke dieren de 'moederlijke steunrol' t.o.v. jonge dieren op zich nemen. Bij de Barbarijse aap (*Macaca sylvana*) gebeurt dit echter uitzonderlijk frequent. Bovendien lijkt het gedrag er hier een nieuwe functie bijgekregen te hebben. De 'dragers' ontlenen er blijkbaar een zekere immuniteit tegen agressie aan. Zijn er namelijk spanningen in de groep dan proberen ondergeschikte mannen een willekeurig jong te pakken te krijgen. Dit dragen ze dan ostentatief op hun rug rond en ze bieden het zelfs onder 'ontwapenend tandengeklapper' (Van Hooff, 1967) aan dominante mannen ter inspectie aan. Behalve in zijn oorspronkelijke functionele context, het transporteren van de hulpbehoevende jongen, komt het nu bovendien in een nieuwe context voor, waarbij van de 'aantrekkelijkheid' van het jong gebruik wordt gemaakt om de stemming van sociale partners in positieve richting om te buigen (Crook, 1970, 1971). Een ander voorbeeld betreft het vrouwelijk presentieergedrag (het toekeren van de genitale regio), dat bij een aantal soorten hogere primaten niet alleen door volwassen wijfjes in oestrus t.o.v. mannen wordt uitgevoerd, maar dat ook door ondergeschikte dieren (mannen zowel als vrouwen) tot dominante dieren (zelfs tot volwassen vrouwen) kan worden gericht. In deze relaties functioneert het gedrag niet als een seksueel invitatiesignaal, maar als een teken van onderdanigheid (Wickler, 1968).

De sociale organisatie, een expressie van het systeem van sociale rollen

De individuele gedragstendenties, zoals die tot uiting komen in het systeem van sociale rollen, liggen ten grondslag aan de sociale structuur van een soort. Zo is het overnemen van de 'moederlijke steunrol' door mannelijke dieren een belangrijke determinant voor de sociale organisatie van de mantelbaviaan (*Papio hamadryas*). Deze wijkt nogal sterk af van de sociale organisatie van de verwante 'gewone' bavianen (*Papio cynocephalus*).

Bij de overgrote meerderheid van de hogere primaten bestaat geen vaste paarband. De wijfjes kunnen vrijelijk in de groep verkeren. Komen ze in oestrus, dan kan het zijn dat de mannelijke dieren alle min of meer ongehinderd seksueel contact met ze kunnen hebben, zoals bij de chimpansee (Van Lawick-Goodall, 1968); het kan ook zijn dat een der sterkste volwassen mannen een dergelijk wijfje ge-

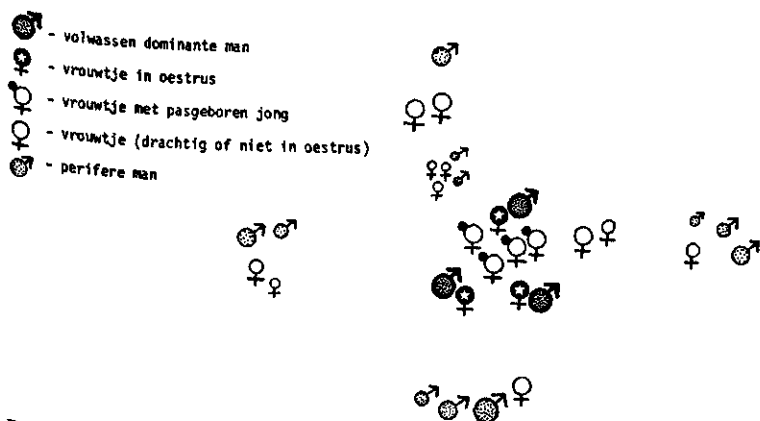


Fig. 5. Schematische weergave van de sociale organisatie binnen een troep gewone bavianen. Enkele volwassen dominante mannen vormen de 'kern' van de groep. Met de wijfjes die in oestrus geraken gaan de leidende mannen een kortdurende 'consort'-relatie aan. De wijfjes met pasgeboren jongen staan in hoog aanzien en genieten de beste bescherming in de 'kern'. Wijfjes, die niet in oestrus zijn of die drachtig zijn, bewegen zich afhankelijk van hun rang, meer of minder dicht bij de 'kern'. Kleuters en halfwassen zoeken elkaars gezelschap vaak in stoeigroepjes (linksboven). De schil van de troep wordt gevormd door de adolescente en ranglage volwassen mannen.

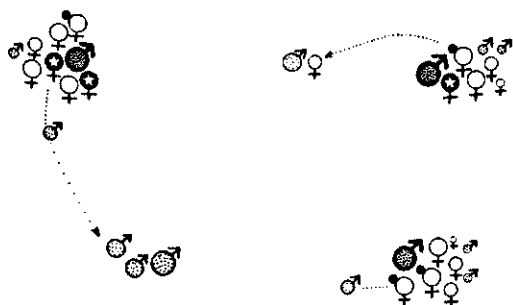


Fig. 6. Schematische weergave van de sociale organisatie binnen een troep mantelbavianen. Dominante volwassen mannen hoeden een permanente harem, bestaande uit wijfjes (al dan niet in oestrus, drachtig of met pasgeboren jongen) en hun nakomelingen. Opgroeïende mannetjes volgen aanvankelijk de harem waarbinnen ze zijn geboren ('volgmannetjes'); geleidelijk wordt deze band losser. Ze sluiten zich dan aan bij een mannengroep (linksonder) of beginnen een eigen harem, door een jong wijfje te adopteren (midden-boven).

durende enkele dagen 'in bezit' neemt; er vormt zich dan een kortstondige 'consort'-relatie, zoals het geval is bij de gewone bavianen (fig. 5).

Bij de mantelbavianen treffen we echter de betrekkelijk uitzonderlijke situatie aan, dat een sociale groep bestaat uit een aantal permanente subgroepjes. Er zijn harems, samengesteld uit één man en één of meer wijfjes (al dan niet met jongen). Daarnaast komen vaak vrijgezelligengroepjes voor, bestaande uit adolescenten of oude mannen (fig. 6).

De harembezitters hoeden hun wijfjes continu en verhinderen elk contact met dieren buiten de harem. Dwaalt een wijfje verder dan een aantal meters af, dan straft de man haar met een geritualiseerde nekbeet. Ze reageert daarop door zich weer zeer nauw aan te sluiten bij haar man.

Hoe komt nu zo'n harem tot stand? Adolescenten mannen piekeren er blijkbaar niet over een geslachtsrijp wijfje uit de harem van een andere man te stelen. Ze beginnen hun bestaan als haremeigenaar dan ook door een vrouwelijke kleuter te adopteren, die al voldoende onafhankelijk is van de eigen moeder. Dit kan omdat de vader, wiens interesse al volledig in beslag genomen wordt door zijn volwassen vrouwen, zijn jonge dochters nog nauwelijks als een stuk privé-eigendom blijkt te bewaken. De adolescenten man draagt en hoedt het jong als een soort surrogaat-moeder en voedt op deze wijze de kleuter op tot een sterk van hem afhankelijk wijfje. Zijn bezits- en beschermingsdrang ten opzichte van de geadopteerde wijfjes blijft namelijk bestaan wanneer de wijfjes volwassen geworden zijn (Kummer, 1971).

Dit 'hoedgedrag', voortgekomen uit de overgenomen 'moederlijke rol', is een van de causale factoren die de afwijkende sociale organisatie van de mantelbavianen verklaren. Ook andere gedragstendenties dragen daartoe bij. Hiervan wil ik nog noemen het z.g. 'echtbreuktaboe'. Bij mantelbavianen-mannen blijkt de neiging om zich te mengen in een gevestigde paarrelatie in sterke mate onderdrukt te zijn. De werkzaamheid van dit taboe blijkt nauwelijks beïnvloed te worden door de rangverhoudingen tussen de mannen. Kummer (1971) kon dit aantonen via experimenten, waarbij van twee mannen er één met een wijfje werd geconfronteerd en dit voor zich kon opeisen, terwijl de ander dit op een afstand kon gadeslaan. Werd de ander daarna bij het paar gelaten, dan meed hij zoveel mogelijk het contact met dit paar. 'Zorgvuldig' weggijkend en filosofisch naar verre einders turend,

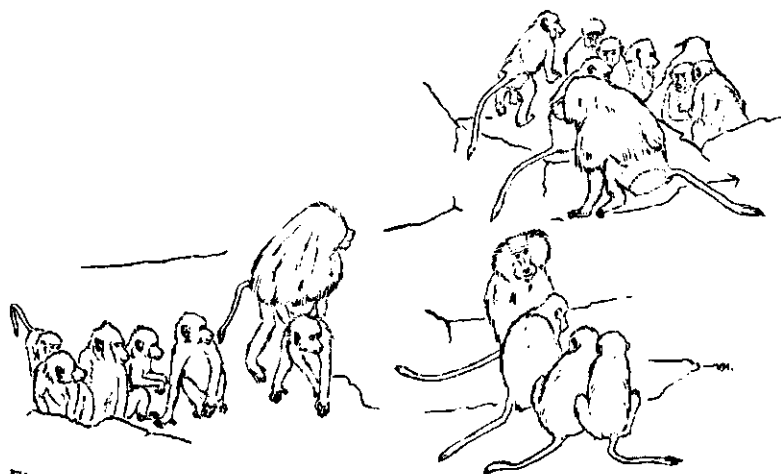


Fig. 7. Door aan een wilde troep mantelbavianen voer te verstrekken, werd een concentratie van dieren teweeggebracht en wedijver om het voer opgewekt. In deze omstandigheid raakten de mannen onzeker over de integriteit van hun harem. Terwijl zij elkaar bedreigen en door 'bestijgen' (linkse man) hun eigendomsrecht demonstreren, schuilen de wifjes in de aanvalsschaduw van hun man. Naar Kummer (1971).

gaf hij de indruk zich niet van het andere paar bewust te zijn. Werd de procedure herhaald met een nieuw wifje, waarbij de rollen van de mannen waren omgewisseld, dan ontwikkelde zich hetzelfde tafereel.

Dat een soortgelijke sociale organisatie langs geheel verschillende weg gerealiseerd kan worden, dus een ander mechanisme als grondslag kan hebben, toont ons de gelada-baviaan (*Theropithecus gelada*). Deze grote bodembewonende aap is, in tegenstelling tot wat de naam suggereert, geen recente verwant van het genus *Papio*, maar een der laatste vertegenwoordigers van een lang-geïsoleerde evolutielijn met vele convergente kenmerken met de bavianen. Binnen de groepen van deze soort kunnen eveneens permanente éénmansharems worden onderscheiden. Hier zijn de wifjes echter geen slaafse volgers van een ijverzuchtig hoedende man. In de paarformatie speelt het wifje mede een actieve rol. Het eerste wifje verdedigt de integriteit van deze band en weert de avances van andere wifjes af. Pas na enige tijd stemt zij toe in de aanname van een tweede wifje, waarna het eerste

wijfje ten opzichte van het tweede optreedt en door deze bejegend wordt als ware zij een tweede man. Het tweede wijfje gedraagt zich op haar beurt hetzelfde t.o.v. een eventuele derde, etc. (Crook, 1970; Kummer, 1971).

De functie van sociale gedragingen

Wanneer men het 'mechanisme' van het sociale gedrag of van de sociale organisatie van een diersoort onderzocht heeft, blijft nog steeds de vraag open waartoe deze diersoort die sociale verschijnselen bezit. Daarmee raken we tot een volgende vraagstelling die op de descriptieve analyse van een biologisch verschijnsel volgt en die naast de vraag naar de veroorzaking of het mechanisme daarvan staat. Dat is de vraag naar de functie of de adaptieve betekenis van dat verschijnsel.

Zoals een gedrag zelf het gevolg is van een samenloop van factoren, evenzo zal dat gedrag op zijn beurt weer gevolgen hebben voor de omstandigheden, waarin de individuen van een soort leven. Zijn er onder deze gevolgen, die van betekenis zijn voor de overlevingskansen of reproductiekansen van de actor, dan zal het mechanisme waarop het betreffende gedrag berust onderhevig zijn aan natuurlijke selectie. Is er namelijk wat betreft dit gedragskenmerk genetische variatie binnen de soort, dan zal een eventuele variant, welke gunstiger gevolgen heeft voor de overlevings- en voortplantingskansen van zijn bezitter (d.w.z. welke de beste aanpassing aan de heersende omstandigheden levert), geleidelijk de overhand krijgen. De situatie die we op het ogenblik aantreffen is een momentopname uit dit selectieproces, dat 'ongewild' tot aanpassing leidt, maar zich - achteraf bezien - voordoet als een doelgericht ontwikkelingsproces (vergelijk de bijdrage van Van den Assem in dit boek).

Het gaat er nu bij de onderhavige vraagstelling om, vast te stellen welke de adaptieve gevolgen zijn van bepaalde vormen van sociaal gedrag en van de daaruit voortvloeiende sociale organisatie, m.a.w. welke gevolgen de overlevings- en voortplantingskansen begunstigen en op het teweegbrengen waarvan de evolutie van het gedragsproces is toegeëspitst.

Men kan deze vraag beantwoorden op verschillende niveaus. Op de eerste plaats kan men zich afvragen wat de functie van een gegeven gedragselement is. In vele gevallen ligt deze functie voor de

hand. Het is zonder meer duidelijk dat bijvoorbeeld mannelijk paargedrag 'bedoelt' een bevruchting tot stand te brengen en dat bijvoorbeeld vluchten 'bedoelt' een dier te onttrekken aan onaangename of zelfs schadelijke bejegening door andere dieren. Maar zelfs hier mag niet over het hoofd gezien worden dat aanvankelijk onbelangrijke, secundaire gevolgen mede een rol van betekenis kunnen gaan spelen; zie het reeds aangehaalde voorbeeld van het vrouwelijk presentieergedrag, dat bij sommige apen mede als onderdanigheidssymbool is gaan functioneren.

Is in sommige gevallen de functie a priori duidelijk, in andere gevallen, in het bijzonder wanneer het om bewegingen en structuren gaat waarvoor een communicatiefunctie verondersteld wordt, is gericht onderzoek nodig. Bij lagere dieren waar het interactiegedrag een betrekkelijk eenvoudig stimulus-response karakter heeft en waar de reactie vaak bepaald wordt door een vrij eenvoudige combinatie van signaalstimuli, kan met behulp van modelproeven worden achterhaald in hoeverre bepaalde bewegingen en structuren van betekenis zijn en welke de effecten zijn die zij sorteren (zie bijvoorbeeld Tinbergen, 1949, 1968). Bij hogere dieren, zoals apen, zijn zulke proeven veel moeilijker. In de natuurlijke situatie blijken de dieren te reageren op complexe en subtiel gestructureerde patronen. Schematische weer-gaven daarvan, die bovendien in onnatuurlijke context worden aangeboden, leiden zelden tot herkenbaar en interpreteerbaar gedrag (Cullen, 1972). In deze gevallen kan wellicht de meting van het effect op autonome fysiologische processen als de hartslag, de bloeddruk, de galvanische huidreflex, e.d. aanwijzingen geven. Wordt voor een beweging een communicatiefunctie verondersteld, dan kan men ook voor alle interacties, waarin die beweging voorkomt, onderzoeken welke veranderingen in gedrag bij de partner op die uitdrukkings-beweging volgen, en eventueel ook, hoe dit wederom het gedragsver-loop van de actor beïnvloedt. Systematische kwantitatieve onderzoeken van deze aard zijn nog betrekkelijk weinig gedaan, alhoewel er voorbeelden zijn voor zulke uiteenlopende diersoorten als een bar-beel (Dunham et al., 1968), mezen (Stokes, 1962) en de chimpansee (Van Hooff, 1972). Cullen (1972) wijst er overigens terecht op dat vooral bij hogere dieren, waar de veronderstelde uitdrukkingsbewe-ging doorgaans ligt ingebed tussen allerlei andere, vaak moeilijk be-schrijfbaar bewegingen en bovendien kan samenhangen met bepaalde veranderingen in de algehele context, wel aannemelijk valt te maken

maar moeilijk definitief valt te bewijzen dat de geconstateerde gedragsveranderingen in de partner werkelijk het gevolg zijn van de veronderstelde uitdrukkingbeweging.

De adaptieve betekenis van vormen van sociale organisatie

In het bovenstaande ging het om de functie van een gegeven gedragspatroon. Op een ander niveau liggen de vragen wat voor adaptieve betekenis het kan hebben dat een dergelijke functie überhaupt vervuld wordt en dat dit dan geschiedt juist op de gerealiseerde wijze. Evolutie is, zoals elders in dit boek al is betoogd, selectie uit verschillende bestaansvormen die zich voordoen. Dit impliceert dat de vraag over de adaptieve betekenis pas interessant wordt, als alternatieve mogelijkheden reëel lijken, in het bijzonder als ze bij verwante soorten zelfs gerealiseerd zijn. Zo is de vraag: 'wat is de adaptieve betekenis van eetgedrag?' grenzeloos triviaal, aangezien het voor dieren blijkbaar de enige mogelijkheid is om aan voedingsstoffen te komen. De vraag: 'wat is de reden dat kokmeeuwen in kolonies broeden?' is daarentegen zinnig; er zijn immers vele soorten die het anders doen.

Aanwijzingen in dit verband kunnen we dan ook in de eerste plaats verkrijgen door verschillen in sociaal gedrag en sociale organisatie in verband te brengen met oecologische variabelen. Daartoe moeten deze beide natuurlijk eerst beschreven en geclassificeerd worden.

De volgende opsomming geeft een, uiteraard sterk vereenvoudigd, overzicht van de vormen van samenlevingsverbanden. Het is opgesteld aan de hand van bijdragen in boeken geredigeerd door Grassé (1952), Etkin (1964) en Ellis (1965).

Dispersie, bij solitaire dieren (meestal in territoria).

Concentratie, plaatselijke opeenhopingen van dieren:

- 1 aggregaties (geen sociale factoren), bij sommige lagere dieren,
- 2 anonieme groepen (onder invloed van sociale factoren, echter individuele herkenning afwezig of nauwelijks van betekenis) te verdelen in (a) open anonieme groepen (geen groepsidentiteit), bijvoorbeeld een school haringen, vlucht vinken in de winter of een migrerende kudde wildebeesten, en (b) gesloten anonieme groepen (groepsidentiteit, zoals door een gemeenschappelijke geur), bijvoorbeeld een rattenkolonie of bijenvolk (waarbij bovendien een taakdifferentiatie bestaat

in z.g. kasten),

3 geïndividualiseerde groepen (gebaseerd op individuele herkenning), gelede structuren van diverse aard, gekenmerkt door roldifferentiatie en rangorde; bij uitstek bij hogere dieren.

De meer geavanceerde samenlevingsvormen, die ook meer ontwikkelde waarnemings- en geheugenfuncties veronderstellen, omdat zij berusten op de onderscheiding van groepsgenoten en de kennis omtrent hun patroon van onderlinge betrekkingen, treffen we vanzelfsprekend aan bij dienovereenkomstig 'hogere' dieren; de meer complexe vormen van sociale organisatie uit de laatste categorie vinden we bij uitstek bij de zoogdieren. Afgezien hiervan echter is er geen duidelijke relatie tussen plaats op de fylogenetische schaal en samenlevingsvorm. Zo vormt een hogere primaat als de mantelbaviaan 's nachts plaatselijke aggregaties van vele honderden individuen indien slaaprijfen schaars zijn in hun biotoop (Kummer, 1971).

Zoals al opgemerkt varieert de sociale organisatie van vele soorten sterk tijdens en buiten het voortplantingsseizoen. Speciale aanpassingen ten behoeve van de voortplanting zijn bijvoorbeeld het broedpaar in leef-territorium (zangvogels) of in nest-territorium binnen een kolonie (zeevogels), en de balts-arena van o.a. de korhoen (*Lyrurus tetrix*) of een antiloo als de Uganda kob (*Adenota kob*).

De voornaamste oecologische variabelen zijn:

Aard van het voedsel De techniek voor localisatie en/of verwerving varieert van eenvoudig (rondscharrelen op zoek naar zaden e.d.) tot ingewikkeld (jagen, vissen, insectenvangen),

Spreiding van het voedsel varieert van dispers (vaak cryptische vormgeving) via toevalsverdeling tot geconcentreerd: (tijdelijk) op vaste of wisselende plaats optredende overvloed (vruchtboom, school sardines),

Nest- en rustgelegenheid (spreiding, toegankelijkheid, localiseerbaarheid e.d.),

Predatie en parasitisme (aard en verscheidenheid van natuurlijke vijanden, die een soort heeft; intensiteit van de bedreiging; is deze constant of tijdelijk, regelmatig of onregelmatig).

Vergelijkt men voor een groep diersoorten, zoals Crook (1965) dat voor de vogels heeft gedaan, het sociale gedrag en de sociale organi-

satie enerzijds met de milieu-omstandigheden anderzijds, dan vallen bepaalde globale verbanden op. Als voorbeeld kwamen de zeevogels al ter sprake, die over het algemeen broeden op gemakkelijk localiseerbare maar voor landroofdieren moeilijk toegankelijke plaatsen, als eilanden, moerassen, kliffen e.d., terwijl ze gedurende de rest van het jaar min of meer nomadisch zijn. Dit suggereert dat we hier met een aanpassing onder meer i.v.m. de predatie, vooral tegen lucht-vijanden, te doen hebben.

De sociale organisatie van een diersoort wordt aangepast in interactie met de in soms zeer diverse richting werkende selectiedrukken van al deze variabelen. In een aantal gevallen ligt zo'n selectiedruk voor de hand. Zo zal een vruchteneter, die leeft in een gebied waar op zeer gespreide plaatsen gedurende korte tijd struiken rijke vrucht dragen, het meest gebaat zijn met een organisatie, waarbij de dieren verenigd zijn in nomadische groepen. Ze kunnen dan de kortdurende overvloed op die plaats het best exploiteren. Op grond van bepaalde relaties tussen milieu en sociale organisatie kan men derhalve hypothesen vormen over de heersende selectiedrukken. Een krachtiger argument voor de werkzaamheid van een selectiedruk heeft men wanneer men ook empirisch kan aantonen dat een bepaalde factor leidt tot een verschil in overlevingskans bij dieren die in verschillende mate een bepaald gedragskenmerk bezitten.

Dergelijk onderzoek is zeldzaam, zeker waar het de verklaring van de adaptiviteit van sociale organisatievormen betreft. Als voorbeeld wil ik het onderzoek van de school van Tinbergen noemen, betreffende de adaptiviteit van het broedgedrag van meeuwen. Zoals gezegd vestigen de afzonderlijke broedparen zich op betrekkelijk dicht in kolonieverband bijeengelegene nestterritoria. Deze kolonies zijn buitengewoon opvallend, niet alleen door het vaak luidruchtige gedrag van de meeuwen, maar ook omdat de vogels vaak grotendeels wit zijn. Dit is een kenmerk dat als een aanpassing ten behoeve van de prooivangst kan worden begrepen, maar in verband met de broedzorg lijkt het eerder een nadeel (Tinbergen, 1967).

Kruuk (1964) onderzocht een kolonie kokmeeuwen (*Larus ridibundus*) in een Engels duingebied. Deze kolonie leed aan predatie door zowel bodem- als luchtvijanden. Sommige rovers, zoals vossen en incidentele grotere roofvogels, hadden het zowel op volwassen meeuwen als op eieren en kuikens begrepen. Andere, zoals kraaien, zilvermeeuwen en egels, was het alleen om eieren en kuikens te doen. Het

bleek dat broedsels die geproduceerd werden in territoria in het centrum van de kolonie en wel gedurende het hoogtepunt van het broedseizoen de grootste kans maakten op een succesvolle toekomst. Broedsels aan de rand van de kolonie en broedsels uit het voor- en naseizoen hadden een aanzienlijk geringere kans. We treffen hier dus een selectieproces aan, dat al die genetische eigenschappen zal versterken, die er toe bijdragen dat de kokmeeuwen enerzijds streven naar een plaats in het centrum van de kolonie en dat ze anderzijds gelijktijdig tot de produktie van legsels komen. Dit is de selectie die men gaande ziet en men kan zich nu afvragen hoe deze selectie tot stand komt, m.a.w. wat de selecterende factoren zijn. Zoals gezegd veroorzaakte de predatie een aanzienlijke mortaliteit. Het bleek nu dat de meeuwen een aantal beschermingsgedragingen tegenover predatoren hebben, die inderdaad een zeker succes hebben, zij het dat dit voor de verschillende predatoren verschillend is. Zo worden bodemvijanden door scheervluchten afgeleid en geïntimideerd. Kruuk constateerde dat de effectiviteit van de afweer groter is naarmate er meer meeuwen bij betrokken zijn. Dit laatste is vooral in het centrum van de kolonie het geval, waar een predator rondom zich meeuwen alarmeert; aan de periferie geschiedt dit slechts aan één kant. Bovendien blijkt de neiging om tot nestverdediging te komen bij de afzonderlijke paren het grootst te zijn in het midden van hun broedtijd. Wanneer de meeste dieren dit hoogtepunt bereiken – dus in het midden van het broedseizoen – zal de gezamenlijke inzet maximaal zijn. Kortom, we hebben hier de predatie en de gezamenlijke afweer als factoren geïsoleerd, die zowel de tendentie tot het broeden in het centrum van de kolonie als wel in het midden van het seizoen versterken.

We kunnen ons nu afvragen: moet dat uiteindelijk niet leiden tot een hutje mutje op elkaar broeden van de meeuwen? Momenteel is het in ieder geval zo, dat een te sterke congregatie binnen de kolonie voorkomen wordt door de neiging van de dieren hun territorium van indringers te vrijwaren door ruimtescheppend agressief gedrag. Dat dit inderdaad de functie van het agressief gedrag is, bleek toen men het gedrag van indringers in territoria waarvan de eigenaars normaal reageerden, vergeleek met dat van indringers in territoria waarvan de eigenaars met behulp van een farmacon waren versuft (Tinbergen, 1967). Deze intolerantie heeft ongetwijfeld zin, aangezien de meeuwen geen enkele consideratie blijken te kennen met de eieren en

kuikens van andere broedparen; er bestaat intraspecifieke predatie. Ook om andere reden blijkt de spatiëring zinvol. Patterson (1965) kon aantonen dat verlaten eieren en jongen, waarvan de enige bescherming in hun cryptische kleuring ligt, een betere kans hebben onontdekt door predatoren te blijven, wanneer ze niet al te geconcentreerd voorkomen.

De koloniale organisatie van de kokmeeuw is het resultaat van twee tegengesteld werkende mechanismen: enerzijds de neiging om zich bij elkaar aan te sluiten, anderzijds de territoriaal-agressieve neiging. De natuurlijke selectie blijkt deze tegengestelde mechanismen op een bepaalde compromiswaarde in te stellen. Deze kan voor verwante soorten verschillen. Zo is de nestdichtheid bij de zilvermeeuw duidelijk lager dan bij de kokmeeuw. Wat hun koloniaal gedrag betreft vertonen beide soorten een sterke overeenkomst. De zilvermeeuw is echter groter en zal derhalve effectiever anderssoortige predatoren kunnen afweren. Evenmin als de kokmeeuw is de zilvermeeuw afkerig van de eieren en kuikens van de burens. Men zou zich derhalve kunnen voorstellen, dat een lagere nestdichtheid voor de zilvermeeuw adaptief is. Of het verschil in nestdichtheid hiermee juist verklaard is, valt bij gebrek aan voldoende vergelijkende gegevens echter nog niet te zeggen.

De genoemde kokmeeuwenstudie is een mooi voorbeeld van gericht causaal-analytisch onderzoek betreffende de aangepastheid van een bepaald sociaal gedragskenmerk bij een soort.

Ook de studie van nauwverwante soorten, die sterk uiteenlopende milieus bewonen, kan ons inzicht geven met betrekking tot de aangepastheid van gedrag. Zo schrijft Kortmulder op p. 143 dat een aantal afwijkingen in gedrag, die de drieteenmeeuw vertoont in vergelijking met andere meeuwen, begrepen kunnen worden als zinvolle wijzingen ten behoeve van het broeden op enge kliffen.

De laatste jaren is er een toenemende belangstelling voor het gedrag van primaten, mede ook omdat men door vergelijkend onderzoek aan deze diergroep een beter inzicht hoopt te krijgen in het menselijk gedrag. Een van de vragen die ook hier weer voorop staat is die naar de adaptieve betekenis van de sociale organisatie bij de verschillende soorten.

Onze kennis hieromtrent is nog zeer gebrekkig, maar toch komt in bepaalde gevallen al enige tekening in het beeld. Illustratief is de studie van Kummer (1971) over de adaptieve betekenis van de sociale

organisatie van de mantelbaviaan (*Papio hamadryas*).

Zoals reeds werd beschreven, wijkt de mantelbaviaan nogal af van de gewone bavianen, doordat hij leeft in groepen, die zijn samengesteld uit permanente subgroepen in de vorm van éénmansharems.

Niet alleen in sociale organisatie, maar ook wat betreft het biotoop waarin ze voorkomen, is er een groot verschil tussen beide soorten. De gewone bavianen leven in gebieden met een relatief rijke vegetatie, zoals lichte oerwouden en boomsavannes. Binnen de 'home range' van een groep zijn doorgaans voldoende waterpoelen en slaapbomen. Voedsel komt plaatselijk voldoende geconcentreerd voor om fourageren door de groep als eenheid mogelijk te maken, zonder dat dit door onderlinge concurrentie ten nadele gaat van de zwakkere vrouwtjes en jonge dieren. Als groep zijn de dieren opgewassen tegen de in deze gebieden intensieve predatie, waaraan perifeer vertoevende en vooral solitaire dieren nogal eens ten offer vallen. De krachtige, van forse hoektanden voorziene volwassen mannetjes zijn, dank zij hun coöperatief optreden, geduchte tegenstanders van eventuele predatoren. De in het centrum van de groep vertoevende adulte vrouwtjes met jongen profiteren hier het meest van. In dichte begroeiing waar het gevaar voor predatie toeneemt zien we hoe de dieren zich nauwer aaneensluiten.

De mantelbaviaan heeft zich daarentegen aangepast aan het leven in arme en droge woestijnsavannes. De betrekkelijk kleine struiken waarvan de dieren zich voeden staan sterk verspreid. Tezamen met de relatieve schaarste van waterpoelen verklaart dit de veel grotere home range van de groepen. Door het ontbreken van bomen slapen de dieren op voor predatoren moeilijk toegankelijke steile kliffen. Dit soort kliffen hebben vaak wel een grote 'huisvestingscapaciteit', maar komen soms slechts zeer sporadisch voor. Vaak vormen dan ook verscheidene groepen mantelbavianen slaap-aggregaties van vele honderden individuen op een dergelijk klif. In tijden van droogte geschiedt hetzelfde bij de laatste resterende waterpoelen. In vergelijking met de gewone bavianen is de intergroep-tolerantie dan ook duidelijk toegenomen. 's Morgens splitst de slaapaggregatie zich in de afzonderlijke groepen, die in verschillende richtingen uitzwermen. Is de voedseldichtheid gering, dan splitsen deze groepen zich tijdens het fourageren bovendien nog eens in de afzonderlijke harem-subgroepen.

Kummer (1971) maakt aannemelijk dat deze harem-subgroepen kunnen worden begrepen als éénstruiks-fourageereenheden. De man

bezit in zo'n harem de functie van beschermer en gedecideerd leider. Dit is van essentieel belang in marginale omstandigheden, wanneer een planmatig en consequent migratiegedrag nodig is om tijdig aan voldoende voedsel en water te komen. In zulke marginale omstandigheden (die immers voor de adaptieve selectie van zeer groot belang zijn) heeft de opsplitsing in éénmansgroepen bovendien tot gevolg dat ook de wijfjes en kleinere dieren op de relatief bescheiden voedselbronnen aan bod kunnen komen.

De sociale organisatie van de mantelbaviaan kan dus duidelijk begrepen worden als een aanpassing aan het extreme biotoop. Zij is voortgekomen uit de oorspronkelijke bavianenorganisatie door een vermindering van de intolerantie tussen de groepen en door een versteviging en bestendiging van de consort-relatie. De geringere predatiedruk, in vergelijking met het oorspronkelijk milieu, liet bovendien toe dat de harembezitters zich onafhankelijker gingen bewegen.

De hypothese over de adaptieve betekenis van deze sociale organisatie wint aan aannemelijkheid doordat de enige andere soort met harem-subgroepen, de niet-verwante gelada-baviaan, leeft in overeenkomstige omstandigheden. Het is een bewoner van de onherbergzame en relatief voedselarme gebergten van Ethiopië. De hypothese vraagt overigens om bevestiging door empirische aantoning van de veronderstelde selectiedrukken.

De ontwikkeling van het sociale gedrag

Een heel andere vraag, aansluitend op de vorige, is die naar de ontwikkeling van het gedrag, zowel de ontogenetische als de fylogenetische. Kruijt laat in deze publikatie zien dat een bepaald gedragsmechanisme, evenals andere aspecten van het organisme, tot stand komt onder invloed van genetische factoren die als het ware een ontwikkelingsrecept representeren. Bij het ontwikkelingsproces van het gedragsmechanisme is een voortdurende wisselwerking gaande tussen genetische en omgevingsinformatie. De ontwikkeling kan genetisch strak geprogrammeerd zijn, omdat nauwkeurig vastligt dat op een bepaald moment bepaalde omgevingsinvloeden volgens een bepaald voorschrift werkzaam zijn, zodat er geen ruimte is voor fenotypische variatie. Het genetisch programma kan ook soepel zijn, doordat er op bepaalde punten en momenten ruimte is voor inwerking van een verscheidenheid van invloeden met dienovereenkomstig ver-

schillende adaptieve uitkomsten. In dit geval is er ruimte voor fenotypische variatie onder invloed van en als aanpassing op de voor het betreffende individu geldende omstandigheden.

Er zijn vele aanwijzingen dat de ontwikkeling van het sociale gedrag bij de meeste dieren, vooral bij de invertebraten en lagere vertebraten, genetisch vrij strak geprogrammeerd is, m.a.w. dat het in belangrijke mate het resultaat is van fylogenetische aanpassing door middel van natuurlijke selectie. In meerdere of mindere mate is ruimte gelaten ten behoeve van individuele aanpassingen, bijvoorbeeld in verband met het leren kennen van groepsgenoten of de topografie van het eigen leefgebied.

Het tijdstip van deze leerprocessen is soms nauwkeurig in het genetisch program voorgeschreven, zoals bij het klassieke, door Lorenz beschreven 'imprinting'. Dit is een snel en nauwelijks omkeerbaar fixatieproces, dat bij de kuikens van nestvliedende vogels spoedig na het uitkomen plaatsvindt en dat de volgreactie adequaat op het moederdier richt; dit fixatieproces heeft bovendien gevolgen voor de latere sociale en seksuele gerichtheid (zie Eibl-Eibesfeldt, 1967; Immelmann, 1971).

Onderzoek aan hogere zoogdieren, zoals honden en apen, door o.a. Harlow en zijn medewerkers, toont aan dat er ook bij deze dieren tijdens de jeugd gevoelige perioden zijn. De interacties die dan plaats horen te vinden, allereerst met de moeder en later met leeftijdsgenoten, zijn van fundamenteel belang voor de adaptieve ontwikkeling van het mechanisme van het sociale gedrag (zie Sackett, 1970; Mitchell, 1970).

In het bijzonder bij de hogere apen zijn de sociale relaties uiterst complex. Er is een gedifferentieerd rollenstelsel, waarbij persoonlijke ervaringen en betrekkingen, en vooral ook de matrilineaire bloedverwantschapsbanden van belang zijn. Bij deze diergroep komen bovendien zeer frequent z.g. tri- of multi-partite interacties voor, waarbij drie of meer dieren tegelijk in een verschillende rol optreden (Kummer, 1967).

Een voorbeeld is het gedekte dreigen dat we o.a. van bavianen kennen. Een aap die dwarsgezeten wordt door een ander kan proberen zich tussen die ander en een derde partij te plaatsen, daarbij tegelijk onderdanig doend tegen die derde en defensief dreigend tegen zijn opponent. Op deze wijze kan hij erin slagen het derde dier tegen zijn eigen opponent op te zetten. Een dergelijke alliantievorming heeft

natuurlijk pas kans van slagen wanneer de beide andere dieren elkaar so wie so minder goed gezind zijn. Een dier zal dus vooral kans op succes hebben, wanneer hij de ontwikkeling van de sociale betrekkingen tussen de andere leden van zijn groep kent; dat is geen geringe taak. Dit soort relaties, die overigens nog maar nauwelijks zijn onderzocht, zijn de eerste vormen van wat je zou kunnen noemen sociale manipulatie. Een ander voorbeeld is het aanknopen van een vriendschappelijke relatie met een jong om daarmee bij dominante verwanten van dat jong een wit voetje te halen (zie ook p. 235). De soortgenoot wordt dus als een soort werktuig gebruikt ter verbetering van de eigen positie.

Het belang van deze sociale manipulatie voor het sociale succes van een aap betekent dat er een sterke intraspecifieke selectie gaande moet zijn ten gunste van de aanleg tot sociaal inzicht en sociale feeling. De ontwikkeling van dat sociale inzicht geschiedt onder invloed van leerprocessen, vooral tijdens speelse interacties met leeftijdsgenoten gedurende de jeugd. Ongetwijfeld ligt hier ten dele de verklaring voor de lange jeugdperiode die primaten in vergelijking met andere zoogdieren hebben. Er is al eens op gewezen dat deze sociale manipulatie en dit sociale inzicht wel eens de belangrijkste factor in de ontwikkeling van de intelligentie überhaupt bij de primaten kan zijn geweest (zie o.a. Chance & Jolly, 1971). De primaten, de mens en de chimpansee uitgezonderd, schijnen immers hun intellectuele potenties nauwelijks uit te buiten in het kader van niet-sociale, oecologische technieken. In dit soort technieken zijn bijvoorbeeld de knaagdieren de primaten beslist de baas. Vele knaagdieren bouwen holen of burchten, bevers bouwen dammen, vele soorten doen aan voedselopslag, e.d. Bij knaagdieren zijn dit ongetwijfeld voor het grootste deel fylogenetische adaptaties. Niettemin is het opvallend dat er bij de primaten van dergelijk gedrag nauwelijks iets te vinden is.

Een sociaal bepaalde vorm van gedragsaanpassing: de traditie

Het genetisch program kan, zoals gezegd, ruimte laten voor ontwikkelingsalternatieven, als aanpassing op variabele omstandigheden. Er blijken wat dit betreft twee mogelijkheden te bestaan.

Op de eerste plaats kan het dier door directe interactie met zijn omgeving tot individuele gedragsaanpassing komen. Hier spelen dus de normale leer- en gewenningsprocessen een rol. Zo kan een dier

bijvoorbeeld leren wespen met rust te laten of leren geen voedsel te pakken als man X in de buurt is, en wel op grond van de directe consequenties die deze gedragingen voor het dier zelf hebben. Een tweede mogelijkheid is dat het dier het vermogen en ook de neiging bezit tot imiteren (het doet of laat zonder meer datgene wat andere doen of laten) en tot observationeel leren (het pakt geen voedsel weg bij man X en het pakt geen wespen omdat het bij andere dieren gezien en 'begrepen' heeft wat daarvan de afloop is). Dit is het mechanisme van de gedragsaanpassing en kennisoverdracht via de traditie, die ook in de bijdrage van Sevenster ter sprake komt.

Gezien de hiervoor besproken, grote sociale alertheid van primaten is het niet verwonderlijk dat in het bijzonder bij deze diergroep het vermogen en de neiging tot aanpassing via traditie tot ontwikkeling is gekomen.

Japanse onderzoekers hebben een paar maal het ontstaan van een traditie kunnen waarnemen bij een groep van een makaken-soort (*Macaca fuscata*), die leeft op eilandjes voor de kust van Japan. Deze groep wordt al sinds 1952 bestudeerd. Zij werd aan een bepaald observatieterrein gewend door het regelmatig verstrekken van voer, o.a. aardappelen en graan. Een jaar nadat het voeren gestart was, werd waargenomen dat een jong wijfje, Imo genaamd, haar aardappels meenam naar een beekje om ze te wassen voor ze die opat. In de volgende jaren verspreidde deze gewoonte zich over een groot deel van de groep, te weten alle jonge dieren en een deel van de oudere vrouwtjes. De oudere dieren, in het bijzonder de volwassen mannen, bleken het minst geneigd tot het aannemen van nieuwe gewoontes.

Later werden de aardappels in zee gewassen. Nieuw geboren dieren namen het gedrag direct van hun moeders over en raakten zelfs zo gewend aan de zoute smaak, dat ze al hun voedsel voor elke hap in het zeewater sopten. Ze ontwikkelden een voorkeur voor zoute smaak. Een paar jaar later deed dezelfde Imo een nieuwe ontdekking. In plaats van op het strand gestrooide graankorrels stuk voor stuk uit het zand op te rapen, veegde ze een hele hand bij elkaar met zand en al en smeed die in het water. De graankorrels bleven drijven en konden dan zonder meer worden opgepikt. Ook dit gedrag verspreidde zich vervolgens (Kawai, 1965). De secundaire gevolgen van deze ontwikkelingen waren dramatisch; de jonge dieren leerden zwemmen en gingen zelfs zeewier e.d. als voedselbron ontdekken. Zo openden ze a.b.w. een nieuwe oecologische nis, een nieuwe bestaansmogelijkheid,

met alle mogelijke gevolgen voor hun verdere evolutie.

Hiermee komt een belangrijk aspect van de traditionele aanpassing naar voren, waarop ook door Sevenster wordt gewezen. De traditie vestigt een relatief permanente situatie, waarbinnen de natuurlijke selectie kan opereren ten gunste van de genetische varianten, die zich het best in die situatie schikken. Traditionele en fylogenetische aanpassing kunnen derhalve intens vervlochten raken.

De traditionele aanpassing neemt in een aantal opzichten een tussenpositie in tussen de fylogenetische en de individuele aanpassing.

Ten opzichte van de fylogenetische aanpassing is ze veel flexibeler. Ze heeft vooral betekenis voor de aanpassingen van de groep aan variaties in omstandigheden die specifiek voor de groep zijn. De traditie leidt dus tot een groepsspecifiek gedrag (dat overigens soortspecifiek kan zijn wanneer een traditie zich over de hele soort heeft verspreid).

Boven de individuele aanpassing heeft de traditie als voordeel dat gedragswijzen waarvan de verwerving gevaarlijk (al dan niet giftig zijn van voedsel) of onwaarschijnlijk is (waar bestaat bij extreme droogte nog kans op water) van generatie op generatie worden overgedragen. In een primatengemeenschap waarborgt de conservativiteit van de oudere dieren het behoud van wat waardevol is gebleken, terwijl de speelse exploratie-drang van de jongere dieren (gemakkelijk te vervangen als het fout mocht gaan) en het inzicht van een geniale enkeling, zoals Imo, materiaal aandragen voor de selectie van nieuwe adaptieve gewoontes.

Zo gemakkelijk als het is een traditie aan te wijzen bij zijn ontstaan, zoals in het voorbeeld van de Japanse makaak, zo moeilijk is het van een aanpassing die men in het veld waarneemt, vast te stellen in hoeverre zij fylogenetisch dan wel traditioneel bepaald is. Beide ontwikkelen zich op analoge wijze en kunnen, zoals gezegd, op de meest complexe wijze met elkaar vervlochten raken.

De sociale verschijnselen bij hogere primaten; in hoeverre zijn zij fylogenetisch dan wel traditioneel bepaald

Vooraf in verband met het sociale gedrag en de daaruit resulterende sociale organisatie is de vraag van belang in hoeverre deze fylogenetisch dan wel traditioneel (bij de mens zelfs cultureel) bepaald zijn, en wel omdat slechts traditionele aanpassingen op korte termijn toe-

gankelijk zijn voor adaptieve modificatie (ook al kunnen tradities buitengewoon hardnekkig blijken).

Deze vraag wordt nogal uiteenlopend beantwoord, vooral wanneer het de mens betreft. Dit blijkt overduidelijk uit de controversiële artikelen van Leach (1972) en Eibl-Eibesfeldt (1972). De eerste auteur, een sociaal anthropoloog, benadrukt de fundamentele verscheidenheid die het menselijk gedrag, in het bijzonder de non-verbale communicatie, zou kenmerken, en die vooral opvalt wanneer verschillende culturen worden vergeleken. Onze non-verbale contacten zouden op te vatten zijn als symbolen die op zich geen betekenis hebben, maar deze ontleen aan een culturele context. Ethologen zijn bijvoorbeeld geneigd de expressie van rang en status te vergelijken met soortgelijk dierlijk uitdrukkingsgedrag. Zij zijn bovendien geneigd te veronderstellen dat overeenkomsten in vorm en betekenis tussen ons en onze naaste verwanten kunnen berusten op genetisch bepaalde overeenkomsten in de betreffende coördinatie- en interpretatiemechanismen. Dergelijke veronderstellingen acht Leach ongerechtvaardigd. Om dit te illustreren, neemt hij o.a. het 'hoog-laag' element in de statussymboliek tot voorbeeld. De hooggeplaatste verheft zich in martiale houding; de ondergeschikte gedraagt zich nederig en onderwerpt zich, enz. enz. Overeenkomsten in dit opzicht tussen het menselijk imponeer- en submissiegedrag en dat van andere primaten zijn uiteraard velen opgevallen, en de gedachte dat het hier om homologe fylogenetische aanpassingen gaat is niet vreemd. Bij de mens echter kan in bepaalde culturele contexten deze symboliek zonder meer worden omgekeerd, bijvoorbeeld wanneer een ondergeschikte zich vervoegt bij een hooggeplaatst iemand en, ofschoon hoog boven zijn meerdere uittorend, dient te blijven staan voor het bureau waarachter de ander gezeten is. Hier refereert de symboliek naar een andere samenhang en komt blijkbaar, aldus Leach, niet in conflict met een aangeboren responsieschema. Zo er al patronen zijn die in alle culturen op dezelfde wijze worden uitgevoerd en begrepen, zouden deze berusten op culturele convergentie. De overeenkomstige ontwikkeling zou te wijten zijn aan ervaringselementen die alle volken gemeenschappelijk hebben of aan algemene menselijke eigenschappen die op zich geen specifieke relatie met communicatie hebben. Zo kunnen bijvoorbeeld expressies van walging worden afgeleid uit braakreacties, die alle mensen eigen zijn. Ofschoon deze verklaringswijze in vele gevallen geldigheid zal hebben, blijft het zeer de vraag of alle overeenkomsten in sociale uitingen

van de mens uitsluitend cultureel verklaard dienen te worden. Eibl-Eibesfeldt voert aan dat vele menselijke emotionele expressiebewegingen, zoals lachen, huilen, groetgedrag in alle tot nu toe onderzochte culturen voorkomen. Afgezien van bepaalde nuanceverschillen is er, zelfs tussen in andere opzichten sterk uiteenlopende culturen, een fundamentele overeenkomst, zowel in de morfologie van deze expressies, alsook in de samenhang waarbinnen zij optreden. Bovendien komen deze uitingen even gemakkelijk tot ontwikkeling bij doof-en-blind geboren kinderen. Dit vormt een aanwijzing dat de uniformiteit van deze expressies grotendeels moet berusten op genetische specificaties in het ontwikkelingsprogramma (zie ook de bijdrage van Baerends). Deze opvatting wordt gesterkt doordat vergelijkende studies aan primaten tonen, dat er in hun uitdrukkingsgedragingen overeenkomsten voorkomen, die vooral opvallen tussen verwante soorten. Anderzijds tonen de verschillen, die er niettemin bestaan, dat de vorm van de menselijke expressiebewegingen niet zonder meer vanzelfsprekend is. We kunnen ons zeer wel alternatieve vormen voorstellen. Zo is het denkbaar, dat de mens een vriendschappelijke gezindheid – net als bij de makaken geschiedt – zou kunnen uitdrukken met een serie snelle lipsmakbewegingen, in plaats van met een glimlach (zie Van Hooff, 1967, 1972).

Het is veel moeilijker uitsluitsel te krijgen in deze kwestie voor zover het de sociale organisatie van de hogere primaten en de mens betreft. De mate waarin de verschillende sociale tendenties, die aan de sociale organisatie ten grondslag liggen, zich manifesteren, is ongetwijfeld in hoge mate modificeerbaar o.i.v. omgevingsinvloeden (bijvoorbeeld de omstandigheden waaronder jonge dieren opgroeien: Sackett, 1970). Wellicht kan differentiële beïnvloeding van de sociale tendenties dan ook tot zeer verschillende vormen van sociale organisatie leiden.

De niet-humane primaten zijn veel meer aan een bepaald biotoop gebonden dan de alomtegenwoordige mens. Voor zover er beschrijvingen zijn van groepen van eenzelfde soort, levend in verschillende milieu-omstandigheden, laten deze soms verschillen in sociale organisatie zien. Zo leeft de Indische langoer in rijke stabiele milieus in groepen, waarin volwassen mannen en wijfjes voorkomen. In strenge milieus met een sterke seizoenafhankelijke schommeling in de voorradigheid van voedsel, treft men in de groepen slechts één volwassen man aan. De uitstoting van de overige mannen is een gevolg van de

grote agressiviteit ten gevolge van de intra-groepscompetitie. In dit milieu is deze organisatie mogelijk adaptiever doordat zij de meest gunstige omstandigheden schept voor de wijfjes en daarmee leidt tot een maximaal reproductiepotentieel ter compensatie van de seizoensterfte (zie Crook, 1970, 1971).

Op grond van deze en soortgelijke gegevens meent Crook dat de verschillen in sociale organisatie die we bij de hogere primaten aantreffen veelal rechtstreekse reacties zijn op de milieuomstandigheden. Deze bevoordelen selectief die sociale tradities, die in de gegeven omstandigheden adaptief zijn.

Dat in sommige gevallen verschillen in sociale organisatie wel degelijk (tevens) een genetische basis kunnen hebben, wordt gesuggereerd door de vergelijkende studies van Kummer (1971) en Nagel (1971) betreffende de sociale organisatie bij mantelbavianen en gewone bavianen, die hiervoor al beschreven is. Nagel trof een gebied aan in Ethiopië, waar bij een waterval een plotselinge overgang bestond tussen een bovenstrooms gebied van rijke vegetatie, bewoond door bavianen, en een arm canyon-gebied, bewoond door mantelbavianen. In het begin van de canyon, dus al in 'mantelbavianenland', werd nog een bavianengroep waargenomen. Deze groep had wel de fourageer- en slaapgewoonte (op kliffen) van mantelbavianen aangenomen, maar niet de sociale structuur. Verderop in de canyon werden een aantal hybridengroepen waargenomen. Deze hadden geen keus gemaakt voor een uniforme sociale organisatie van het ene of het andere type, zoals men zou verwachten indien dit een traditionele zaak was. Integendeel, de groepen toonden een verbrokkeld beeld; sommige mannen probeerden min of meer succesvol een groepje wijfjes te hoeden, andere vertoonden geen enkele neiging in die richting. Dit suggereert dat het hoedgedrag, dat de grondsteen van de sociale organisatie bij de mantelbavianen is, hier een expressie is van de genetische constitutie van de mannen. Kummer (1971) transplanteerde volwassen bavianenwijfjes naar mantelbavianengroepen en omgekeerd. De bavianenwijfjes werden direct geannexeerd door een man en leerden na enige tijd adequaat te reageren op zijn hoedgedrag; omgekeerd leerden de mantelbavianenwijfjes zich vrijer te bewegen in een bavianengroep. Dit toont aan, dat het vooral de mannelijke rol is die de sociale structuur bepaalt. Een definitief antwoord zou kunnen worden geleverd door jonge dieren, mannetjes zowel als wijfjes, in een groep van de andere soort onder te brengen, zo mogelijk vlak na de geboorte via een

pleegmoeder. Komen er dan nog soortspecifieke trekken tot ontwikkeling, dan kan men deze zonder meer als fylogenetische aanpassingen kwalificeren.

Tenslotte zullen we de mens beschouwen, de primatensoort die de meest uiteenlopende biotopen heeft gekoloniseerd en een verscheidenheid aan bestaanswijzen heeft ontwikkeld. Hij leeft in groepen bestaande uit meer of minder duidelijk afgebakende familie- of gezins-eenheden. De paarrelatie kan (meer of minder strak) monogaam, polygyn of, bij wijze van zeldzame uitzondering, polyandrisch zijn. Vooral in de meer ontwikkelde samenlevingen maakt het individu, behalve van gezin en familie, deel uit van een complex stelsel van overlappende sociale groepen (werk, vereniging, partij, kerk, natie, enz.) die ieder hun eigen conventies en rolverwachtingen hebben (zie Ambrose, 1965). Deze scala aan schakeringen toont duidelijk de belangrijke rol van culturele determinanten in de menselijke sociale structuur. Toch blijft ook hier de vraag in hoeverre sociale uitingen, zoals de neiging tot hiërarchische organisatie en tot gezinsvorming, de rolverschillen tussen man en vrouw, de possessiviteit t.o.v. geslachts-partner en materiële bezittingen, het incesttaboe, enz. berusten op fylogenetische aanpassingen. Het gaat hier tevens om de vraag waar de grenzen liggen van de culturele modificeerbaarheid. Een empirische aanpak, zoals die voor bavianen mogelijk is, stuit bij de mens op praktische en ethische beperkingen. Gedragsbiologen, culturele anthropologen e.d. kunnen dus voorlopig nog redetwisten over deze vraag, die overigens niet alleen van interesse is voor de wetenschapper, maar ook voor de politicus, de bezorgde vader en de dolle mina.

De geklede aap tussen ethologie en antropologie

kleding en mode bij chimpansees

F. SIERKSMA

'Willingness to recognize important categories of behavior different from those that have concerned traditional anthropology should stimulate innovation in the analysis of human behavior.'

Phyllis Jay

Ethologie en antropologie

Filosofische, culturele en andersoortige antropologen – de sociologen inbegrepen – hebben er expliciet of impliciet een dogma van gemaakt, dat alle menselijke gedrag bij uitstek en uitsluitend menselijk is, al willen sommigen pro memorie nog wel toegeven, dat bijvoorbeeld de zuigbewegingen van een baby instinctief zijn, een in de ethologie overigens grotendeels verouderd begrip. Daarbij gaat men, alweer expliciet of impliciet, uit van de tegenstelling tussen *de mens* en *het* dier en verdonkeremaant op die manier maar liefst de hele evolutie, excusez du peu. Dat is op zichzelf overigens een boeiend verschijnsel: de meeste mensen hebben weet van de evolutie, maar die evolutie behoort niet tot hun bagage; ze hebben die evolutie op school met hun verstand geleerd, maar ze hebben haar niet gevoelsmatig verwerkt. Vooral onze naaste verwanten, de apen en de mensapen, weigert men gevoelsmatig als zodanig te erkennen. In de dierentuinen roepen 'die gekke apen' steeds weer het gelach op, dat het verband tussen lachen en agressiviteit alleen maar bevestigt. Vooral in culturen die het christendom belijden, staat de aap in een slechte reuk. In de middeleeuwen zag men zelfs kans, om de afkeer van het eigen nest te combineren met de afkeer van de vrouw: niet de aap, maar de apin (*simia*) was het symbool van de duivel en alles dat vies en vuns is (Janson, 1952). Er is sindsdien in de grond van de zaak in het Westen weinig veranderd. Alle culturen hebben volgens Janson

moeite met apen; maar dat is niet juist, want dat het anders en realistischer kan, werd bewezen in het oude China, waar men al heel lang geleden de voorstelling 'aap' heel objectief verdeelde in twee aspecten: de makaak, die de schelmachtige poetsenbakker is, en de gibbon, die de hele Chinese geschiedenis door het symbool is geweest van alles, dat welluidend en artistiek, poëtisch en gentlemanlike is (Van Gulik, 1967). Maar in ons Westen associeert men apen nog steeds met seksualiteit en wel zo, dat Gerald Durrell – zoals hij in een van zijn boeken vertelt – als apen copuleren, niet de apen, maar de toekijkende mensen observeert.

De recente pogingen van biologen en vooral ethologen, om de mens met betrekking tot apen en tot dieren in het algemeen tot een wat minder hovaardige houding te bewegen (Lorenz, 1963; Sierksma, 1963), zijn helaas gedwarsboomd door Desmond Morris met zijn in antropologisch opzicht volstrekt ondeskundig boek over de naakte aap, dat de culturele antropologen alleen maar in hun dogmatisme heeft gestijfd. Ethologen die meer zorgvuldigheid hebben betracht, zoals Eibl-Eibesfeldt en Wickler, hebben ook niet het gevaar weten te vermijden van wat Callan terecht ethologisme heeft genoemd (Callan, 1970). Zoals de antropologen met geen of veel te weinig kennis van zaken biologische simplificaties en/of absurditeiten hebben geproduceerd, zo dreigen nu ethologen complexe antropologische kwesties met simplificaties op te lossen. Ethologische spiegel duplicaten van wat op cultureel antropologisch terrein nog in 1969 mogelijk bleek (De Josselin de Jong, 1969), zouden beter vermeden kunnen worden.

Intussen heeft de reeds genoemde Callan een even bescheiden als serieus begin gemaakt met de confrontatie van ethologie en sociale wetenschappen. Een voortzetting daarvan, die zou uitlopen op een confrontatie van ethologie en antropologie, zal tot boeiende en belangwekkende problemen leiden, want men denke niet, dat dan alleen de antropologische wetenschappen in beroering zullen komen. Ook in de ethologie zullen dierbare uitgangspunten op zijn minst opnieuw in overweging moeten worden genomen. Dat ethologie 'de bestudering van de causatie van spiercontracties' inhoudt, zoals ik in mijn eerste ethologische leerjaar te horen kreeg, is aan sterke twijfel onderhevig geworden. De eerste voortekenen zijn er al enige tijd. Naar aanleiding van de leeuwin Elsa heeft Julian Huxley met zoveel woorden tegen de term 'ethologisch' geprotesteerd en daarvoor welover-

wogen het woord 'psychologisch' gesubstitueerd (Adamson, 1961). Vooral de primaten zullen het spook van het antropomorfisme, dat voorgoed uitgebannen scheen te zijn, weer laten rondwaren. Een amateur-primatoloog als Williams (Williams, 1967) wil, met de zegen van Lorenz, bewust zijn Humboldt's wolapen óók antropomorf beschrijven en verklaren. De beroepsprimatoloog en veldwerker Schaller doet ten aanzien van gorilla's precies hetzelfde en brengt daarbij een ijzersterk argument naar voren. Hij kon, schrijft hij, in het veld het gedrag van zijn gorilla's voorspellen, als hij naar hun ogen keek en dan 'followed my own feelings and mental processes' (Schaller, 1964). En tenslotte, aan het slot van zijn belangrijke, kwantitatieve analyse van het gedrag van chimpansees, waarschuwt Van Hooff dat men de kwalitatieve aspecten van dat gedrag niet moet verwaarlozen (Van Hooff, 1971). Het ziet er naar uit, dat de even fundamentele als moeilijke problematiek, die het behaviorism in de psychologie heeft opgeroepen, maar niet opgelost, opnieuw actueel zal worden, en al geeft De Groot niet een oplossing in *dit* geval, het feit dat hij ten aanzien van introspectie niet voor behavioristisch dogmatisme heeft willen capituleren, mag en moet worden vermeld als een voorbeeld dat wellicht sommigen zal inspireren (De Groot, 1965).

Het is allerm minst mijn bedoeling, om dieper op deze problematiek in te gaan. Aan de hand ervan kan er alleen even op worden gewezen, dat veel problemen, die wij nog als exclusief menselijk beschouwen, zich steeds meer al bij de studie der primaten beginnen op te dringen. Ook in dit opzicht moeten we 'evolution-minded' zijn. In die geest zou ik aandacht willen vragen voor een concreet en, voorzover bekend, nog niet eerder behandeld onderwerp: kleding en mode bij menselijke en niet-menselijke primaten, speciaal bij chimpansees. De motieven van deze keus zijn de volgende geweest. Het leek juist, om niet de zoveelste voordracht te houden over agressiviteit bij dieren en mensen. Over agressiviteit is al zo veel gezegd en geschreven, te veel mag men wel zeggen, als men bedenkt hoe weinig we ervan weten. Verder werd aan de mogelijkheid gedacht, dat als iemand die zich als antropoloog al lange tijd met kleding en mode bezig houdt, als etholoog iets zinnigs zou kunnen zeggen over een schijnbaar zo typisch menselijk en 'cultureel' onderwerp als kleding en mode, de culturele en andere antropologen, die zich - vooral in ons land - krampachtig blijven vastklemmen aan hun eerder genoemde dogma, misschien aanleiding zouden kunnen vinden, om hun standpunt iets

te nuanceren. Zelfs wanneer ze zich alleen maar even achter het oor zouden krabben, zou dit overspronggedrag de etholoog al genoeg doen.

Siergedrag van niet-menselijke en menselijke primaten

Van zich opdirkende primaten in het veld waren me, tijdens het symposium, alleen twee door Schaller bij de berggorilla waargenomen gevallen bekend. Nadien deelde Kortlandt me tot mijn vreugde schriftelijk mee, dat hij: 'al in 1960 een chimp ♀ in het wild 'opgesierd' (heeft) zien rondlopen' en later was hij zo vriendelijk, me een xerox van het niet gepubliceerde 'Reisverslag Chimpanseë Expeditie 1960' toe te sturen, waarin deze observatie is vastgelegd: 'Een moeder drapeerde een liaan als een sjaal om haar nek en schouders en liep aldus opgesierd enige tijd rond.' Kortlandt meent blijkens een mondelinge mededeling hiervoor in het Duits de term 'herumstolzieren' te hebben gebruikt, wat in ons verband niet onbelangrijk zal blijken te zijn. Van de door Schaller waargenomen gorilla-kinderen zette het ene een plant als een 'green hat' op zijn hoofd en legde het andere een kussen van mos 'like a cap' op zijn hoofd en wandelde daarmee rond 'appearing quite proud of its adornment' (Schaller, 1964, 1968). Dat in de door Kortlandt en Schaller waargenomen gevallen naar alle waarschijnlijkheid sprake is van kleedgedrag, blijkt pas in de context van hetzelfde gedrag van primaten in gevangenschap, al was het alleen omdat drie in algemene termen beschreven waarnemingen, hoe boeiend ook, niet voldoende zijn voor een wetenschappelijke theorievorming. Het is dus noodzakelijk, om eerst enige aandacht te geven aan een verschil tussen dieren in het veld en dieren in gevangenschap. Verschillende diersoorten in gevangenschap – uiteraard zijn er vele gradaties van gevangenschap – kunnen ons dingen leren, die we in het veld niet kunnen leren. Dat mogen we bij alle bewondering voor het moeilijk te overschatten veldwerk toch niet vergeten, ook met niet-menselijke primaten en daarbij denk ik uiteraard in de eerste plaats aan het veldwerk van Jane van Lawick-Goodall met de chimpansees van het Gombe Stream Reserve. Het blijkt namelijk, dat bij dieren in gevangenschap het bereik van verschillende gedragsvormen sterk vergroot wordt, en soms zelfs, dat nieuw gedrag optreedt. In gevangenschap blijken dieren niet zelden 'meer te kunnen', om het kort uit te drukken. Schaller vond de berggorilla een gemoedelijke

figuur, die niet uitblonk door intelligentie, maar Yerkes en anderen waren diep onder de indruk van de intelligentie van deze soort (Yerkes, 1929). Van diezelfde gorilla zag dezelfde veldwerker in één jaar tijds twee copulaties, die in de bekende ventro-dorsale positie werden uitgevoerd. In gevangenschap echter blijken deze mensapen allerm minst behoefte te hebben aan NVSH-boekjes over 'posities' en 'variëties', want ze vinden ventro-ventraal en latero-ventraal in verschillende variëties zelf wel uit. Van de niet-menselijke primaten is in het veld alleen bij de chimpansee werktuiggebruik waargenomen, terwijl in de dierentuin mensapen en allerlei apensoorten spontaan van werktuigen gebruik maken. Het laatste voorbeeld, dat in dit bestek gegeven kan worden, betreft het volgende. Yerkes schreef in 1945 naar aanleiding van het smeren met van alles en nog wat, dat chimpansees graag doen: 'The captive with an excess of leisure may turn artist'. Hij heeft waarschijnlijk niet vermoed, dat dit een profetie was, die nog eens letterlijk zou uitkomen, en dat zich in de bekende kunstverzameling van Sir Herbert Read een aantal schilderijen zou bevinden, die gemaakt zijn door de chimpansee-schilder Congo. Bij gebrek aan gesproken taal – een belangrijk verschil – heeft Congo zelf niet namen aan zijn kunstwerken kunnen geven, maar wanneer de mens bijvoorbeeld een van zijn werken 'waaier met gele stip' noemt, betekent dat inderdaad, dat Congo een waaiermotief met één zorgvuldig neergezette punt heeft geschilderd. We kunnen het feit, dat chimpansees met overgave, diepe concentratie en artistieke creativiteit schilderen (Morris, 1962), wel verdringen, zoals we andere feiten verdringen, maar het werk van verschillende onderzoekers heeft het aangetoond en Morris overdrijft dan ook niet als hij spreekt van 'a strong hidden potential for painting en drawing' bij deze mensaap.

Een volledige verklaring voor de grotere en in het laatstgenoemde geval zelfs nieuwe prestaties van dieren in gevangenschap is moeilijk te geven. Men is het er in ieder geval over eens, dat voor dieren – niet alleen voor primaten, zoals de genoemde voorbeelden misschien ten onrechte hebben gesuggereerd – in gevangenschap een aantal dingen wegvalt. Ze behoeven niet op hun *qui-vive* te zijn voor roofvijanden, ze behoeven niet voedsel te zoeken en ze behoeven in een optimale situatie niet naar sociale en seksuele partners te zoeken. Men is het er ook vrij algemeen over eens, dat hun behoefte aan activiteit grotere en eventueel nieuwe gedragsbanen zoekt. Morris spreekt in dit verband van 'surplus nervous energy which seems to require an outlet'

en Hediger, die speciaal studie van dieren in dierentuinen heeft gemaakt, spreekt van 'freigewordene Energien' en 'eine gegenüber dem Freileben überraschende psychische Leistungsfähigkeit' (Morris, 1962; Hediger, 1954). In het algemeen lijkt deze verklaring juist, ook al omdat bekend is, dat deze verschijnselen worden waargenomen bij soorten met een actief levenspatroon, én omdat bekend is, dat vlucht en de mogelijkheid van vlucht uitermate inhiberend werken. Hediger legt op dit laatste feit, dat iedere etholoog en iedere dierenvriend bekend is, terecht grote nadruk. Eén voorbeeld is voldoende: zelfs de oersterke gorilla, die, als hij daaraan behoefte had, gemakkelijk iedere vijand zou kunnen vermorzelen, is steeds bedacht op gevaar en is daarop volgens Schaller continu en zelfs subliminaal zintuigelijk ingesteld. Toch lijkt nader onderzoek van een en ander gewenst, waarbij vooral nieuw gedrag de aandacht verdient. Intussen is het bestaan van deze verschijnselen, los van de verklaring ervan, op zichzelf voor ons al belangrijk genoeg. Werktuiggebruik, schilderen enz. zijn bij de chimpansee niet 'onnatuurlijke' vormen van gedrag, zoals men circus-kunsten wel eens 'onnatuurlijk' noemt, maar ontstaan spontaan en blijken dus binnen het natuurlijke actiepatroon van deze soort te liggen, zoals bedelen om voedsel en lekkernijen in de dierentuin binnen het natuurlijke actiepatroon van andere, intelligente soorten blijken te liggen.

Hoewel het onderwerp tot nu toe niet bestudeerd is, blijkt het gedrag, dat ik voorlopig zou willen aanduiden met: zich opdirken, zich optutten enz., bij verschillende apen en mensapen niet zeldzaam te zijn; nogmaals, als spontaan gedrag (fig. 1). Bij experimenten van Glickman & Sroges bijvoorbeeld, waarbij onder meer een ketting werd aangeboden, voerde een groene meerkat met die ketting allerlei handelingen uit, om hem tenslotte om haar nek te draperen en zo uitgedost door haar kooi rond te lopen (Glickman & Sroges, 1966). Het is jammer, dat in dit en de andere gevallen de auteurs niet nauwkeuriger protocol hebben gemaakt, niet of nauwelijks het erop volgende of ermee samengaande gedrag hebben beschreven en niet een interpretatie hebben gegeven. Het is te hopen, dat dit in de toekomst wel zal gebeuren. Het zou namelijk allerminst verbazing wekken, als deze met een ketting experimenterende meerkat tenslotte de leukste oplossing van alle vond: zichzelf ermee versieren. Tot die veronderstelling wordt men gebracht door overeenkomstig gedrag van chimpansees, onze naaste verwanten van alle levende diersoorten, die in



Fig. 1. Een chimpansee stapt rond met een stok in de hand en een eike-tak rond de schouders gedrapeerd. Naar een foto, genomen in Burgers Dierenpark.

deze voordracht de meeste aandacht zullen krijgen. Yerkes vond de vraag, of men het bedoelde gedrag wel of niet 'selfadornment' moet noemen, in 1945 nog overbodig en hij legde er zijnerzijds alle nadruk op, dat dit gedrag het gevolg is van 'the urge to self-expression'. Zonder het daarmee oneens te zijn, integendeel, moet worden vastgesteld, dat de vraag, of er nu wel of niet sprake is van zelfversiering, natuurlijk even belangrijk is. Het is in dit verband van betekenis, dat de kenners van chimpansees, zoals Nissen en Van Hooff, het erover eens zijn, dat deze mensapen zichzelf opdirken, optutten, zichzelf versieren. De man, die voor het eerst dit boeiende gedrag beschreven heeft, is Wolfgang Köhler, die al voor de eerste wereldoorlog zijn befaamde experimenten met chimpansees uitvoerde, o.a. het bij het publiek bekend geworden experiment, waarbij een chimpansee van twee stokken één (lange) stok maakt. Ook buiten zijn proeven om heeft hij als een goede etholoog avant la lettre veel en lang naar zijn dieren gekeken. Zonder zijn beschrijvingen van omstreeks 1920 zou het nu onmogelijk zijn, iets zinnigs over kleding bij chimpansees te zeggen (Köhler, 1956).

Köhler begint de desbetreffende passages met de zin: 'They are fond of carrying quite widely different objects about on the body in

one way or another'. Bijna dagelijks liepen ze rond met een touw, een lap of een takje op de schouders. Gaf men Tschego een metalen ketting, dan deed ze die onmiddellijk om haar hals. Opvallend was het dragen van lange stukken touw of stof, die óf vanaf de schouders óf vanaf het hoofd gedragen werden en in beide gevallen tot op de grond neerhingen. Vielen die dingen op de grond, dan hielden de chimpansees ze vast door ze tussen de tanden dan wel met de kin op de borst vast te klemmen. Op één ding legt Köhler de nadruk: 'which-ever way it may be, they must have them dangling'. Ze moeten dus bungelen.

De betekenis van deze dingen kan men, aldus Köhler, duidelijk aflezen aan de omstandigheden en aan het gedrag van de dieren. Hij schrijft, in vertaling geciteerd: 'Ze spelen niet alleen met de dingen, die ze om zich heen hebben hangen, maar gewoonlijk ook met die van andere dieren, en hun plezier wordt dan zichtbaar vergroot door die dingen om zich heen te draperen. Het is waar, dat men soms een chimpansee op z'n eentje en toch gedrapeerd ziet rondlopen, maar zelfs in deze omstandigheden is hij meestal schelms verwaand of vermetel, zoals ook bij die gelegenheden, waarbij een versierde chimpansee, die in ieder opzicht in zijn beste humeur is, tussen zijn makkers trots heen en weer paradeert of dreigend op hen afkomt. Het volwassen vrouwtje, Tschego, was vaak zo getooid, wanneer ze samen met verscheidene van de kleinere dieren in een cirkel ronddraafde, volkomen op haar gemak, met haar hoofd op en neer knikkend, met haar mond wijd open en, anders dan bij die gelegenheden waarbij ze zich klaar maakte voor een aanval, met al haar spieren ontspannen. Dat het hele gezelschap aan het spelen was, kon niet betwijfeld worden door iemand, die hen zag terwijl ze in een cirkel rondliepen, de een achter de ander, het grote dier bij iedere stap of om de andere stap heftig stampend met de voet en de anderen de marcherende bewegingen op overdreven manier accentuerend . . . Er is geen waarnemer, die aan de indruk kan ontkomen, dat - afgezien van Sultan's blikje en Chica's enorme steenblok - de voorwerpen, die rondom het lichaam hangen, de functie van versieringen in de breedste betekenis van het woord hebben . . . Het ronddraven van mensapen met die om hen heen hangende dingen ziet er niet alleen grappig uit, het schijnt hun ook een naïef plezier te geven. Natuurlijk kunnen we nauwelijks aannemen, dat mensapen een visueel beeld hebben van hoe zij eruit zien, als ze op deze manier opgesierd zijn . . . maar het is zeer waar-

schijnlijk, dat een primitieve versiering als deze niet in verband staat met het uiterlijk effect; daartoe acht ik de chimpansee niet in staat (zegt nog steeds Köhler, maar in de laatste tijd wordt meer en meer waarschijnlijk, dat chimpansees daartoe wel in staat zijn (Gallup, 1969, 1971)) maar volledig gebaseerd is op het buitengewoon verhoogde lichaamsgevoel van het dier. Het is een gevoel van statigheid en trots, gevoelens die inderdaad ook bij mensen voorkomen wanneer ze zich versieren met sjerpen en lange linten, die tegen hun benen bungelen. Wij verhogen onze mening over onszelf door voor een spiegel onszelf te bekijken, maar het genoege dat we aan onze opschik ontlene, is niet afhankelijk van de spiegel, van visuele beelden van ons uiterlijk, of van enige andere visuele indruk; als iets met ons lichaam meebeweegt, voelen we ons belangrijker en statiger' (Köhler, 1938). De laatste zin is door Köhler gecursiveerd. Op een andere plaats in zijn boek zegt hij nog: 'Het is in overeenstemming met zijn spelkarakter, dat dit zichzelf-versieren vaak voorkomt wanneer de 'apen' dansen, en ook dat dit zichzelf-versieren het trotse heen en weer stappen en al die primitieve ritmische activiteiten van de groep teweegbrengt' (Köhler, 1938).

Het is duidelijk, dat ook Köhler, evenmin als de andere kenners van onze naaste verwant in het dierenrijk, er niet aan twijfelt, dat chimpansees zich versieren. Hij constateert verder een nauw verband tussen siergedrag en ritmisch gedrag, dat hij als een primitieve vorm van dansen beschouwt. Hij is er verder van overtuigd, dat deze objectief waarneembare gedragingen vergezeld gaan van subjectieve gevoelens van plezier, ijdelheid en verwaandheid en zelfs van een zo antropologische categorie als verhoogd lichamelijke besef. Hij vindt het blijkbaar niet nodig, een scherp onderscheid te maken tussen objectieve en subjectieve categorieën. Persoonlijk kan ik daar geen bezwaar tegen maken. Ook dergelijke verbanden moeten in de loop van de evolutie langzamerhand zijn ontstaan, en ik heb er geen enkel bezwaar tegen dat een chimpansee dezelfde gevoelens kent als ik, integendeel! Maar alvorens hierop in te gaan, moet eraan worden herinnerd, dat Köhler aan het siergedrag een spelkarakter toeschrijft, en daar hij dit naar mijn mening op ethologisch dwingende gronden doet, zal er nu eerst iets gezegd moeten worden over het onderwerp: spel bij dieren.

Geen categorie van gedrag is in de ethologie zo omstreken als het spel. Aan het bestaan van spel bij dieren in de verschillende betekenissen, die de taal eraan geeft, wordt wel door niemand getwijfeld.

Voorzover mij bekend is er niet één etholoog, die het voorkomen van spel, niet alleen bij primaten, maar ook bij zoogdieren en vogels, ontkent. Daarom zegt Loizos terecht, dat men het probleem niet oplost door een ander woord te kiezen (Morris, 1967). De werkelijke problemen zijn de veroorzakende factor of factoren van het spel en de functie of functies ervan. Voor een goede behandeling daarvan is in dit kader uiteraard geen tijd beschikbaar, maar misschien mag gezegd worden, dat ethologen en antropologen er goed aan zouden doen, om rekening te houden met de historicus Huizinga, die in 1938 zijn tijd ver vooruit was met zijn boek 'Homo ludens', waarin hij schreef: 'Spel is ouder dan cultuur, want het begrip cultuur, hoe onvoldoende omschreven het ook mag zijn, veronderstelt in ieder geval menselijke samenleving, en de dieren hebben niet op de mensch gewacht, om hen te leren spelen. Ja, men kan veilig verklaren, dat menselijke beschaving aan het algemeene begrip spel geen wezenlijk kenmerk heeft toegevoegd. Dieren spelen juist als mensen' (Huizinga, 1938). Vertaald in onze begrippen betekent dit, dat de mens het spelen van de dieren, om precies te zijn: van zijn primaten-voorouders heeft geërfd en dit gedrag wel heeft ontwikkeld, maar essentieel niet veranderd.

Over de veroorzaking van spel is tot nu toe weinig zinnigs gezegd. Men heeft eigenlijk alleen geconstateerd, dat de motivatie van verschillende gedragssystemen, zoals agressiviteit, vlucht en sexualiteit, die bij spel geactiveerd worden, laag is, zodat o.m. elementen uit die gedragssystemen in een vrij willekeurige en dus 'gemengde' volgorde in het spel voorkomen. Met betrekking tot de functie van het spel is gezegd, dat het jonge dier en de jonge mens de ernst van het leven al spelend leren, maar daartegen is niet zonder reden ingebracht, dat de juveniel de ernst ook zonder spel kan leren. Eenzelfde tegenwerping kan bij de huidige stand van zaken worden gemaakt tegen de constatering, dat jonge rhesusapen zonder spel met soortgenoten geen sociale integratie bereiken en gestoord gedrag laten zien, zoals o.m. is gebleken uit de zeer bekende experimenten van Harlow. Tenslotte zou ik er op willen wijzen, dat spel alleen bij hoger georganiseerde soorten voorkomt, die, zoals Russell schrijft, 'more distractable than the single-minded instinctive animals' zijn, en dat het spel dus waarschijnlijk te maken heeft met 'the change from instinct to intelligence' (Russell, 1962). Dit is in overeenstemming met het feit, dat spel heel vaak samengaat met exploratief en inventief gedrag. Bovenal moet er

echter de nadruk op worden gelegd, dat spel niet-ernst is. Spel kan bij mens én chimpansee in ernst ontaarden, maar het is niet-ernst. Spel is een kwaliteit van andere gedragssystemen, het is de niet-ernstige kwaliteit ervan. Men zou daarom spel complex-intentiegedrag kunnen noemen. De eerdergenoemde Loizos heeft verder de belangwekkende opmerking gemaakt, dat spel bijna altijd een invitatie tot meespelen inhoudt en dat die invitatie interspecifiek is. Het spel nodigt ook individuen van andere soorten, de soort *Homo sapiens* inclus, uit tot meespelen: 'The observer of play is in fact under constant pressure to join in'. Dit, gevoegd bij de overige opmerkingen, doet het vermoeden rijzen, dat spel niet alleen met de dodelijke ernst van de wetenschap benaderd moet worden, maar dat dit óók eens speels moet worden gedaan. Op één punt kan dit vermoeden al gespecificeerd worden. De onderzoekers gaan er vrijwel eenstemmig van uit, dat spel een functie of functies heeft, ook als ze die functie(s) niet kennen. Zou het niet mogelijk zijn, om er eens van uit te gaan, dat spel óók niet-functionele elementen kan hebben? Mocht deze veronderstelling bij nader onderzoek verdedigbaar zijn, dan zou een antropoloog iets beter begrijpen, waarom perioden van decadentie in de geschiedenis der menselijke culturen bijna altijd ook de perioden zijn, waarin een volk, of de leidende klasse van dat volk, het meest en het intensiefst speelt, speelt als onverantwoordelijke kinderen (bij dier en mens is spelgedrag vooral juveniel gedrag). Die antropoloog zou dan ook iets beter begrijpen, waarom een moralist bijvoorbeeld de spelende en speelse 18e eeuw van Europa streng veroordeelt, terwijl de estheet door diezelfde eeuw kan worden meegesleept. Hij zou ook beter begrijpen, waarom moralist en estheet, de man van de ernst en de man van het spel, in één persoon verenigd kunnen zijn.

Hoe het zij, spel als algemeen herkenbaar gedrag is een gegeven en het omvat ook het siergedrag van de chimpansee. Wanneer we Köhler's beschrijving van dat gedrag nauwkeurig lezen en daarbij even afzien van de soms subjectivistische termen, dan valt het op, dat dit gedrag zeer nauw verwant is met wat in de ethologie imponeren en dreigen wordt genoemd. Köhler gebruikt éénmaal de term 'dreigend naderen' en éénmaal 'dreigende houding', maar daar moet onmiddellijk aan worden toegevoegd, dat dit imponeergedrag een ludiek karakter heeft, speels dreigend is met ontspannen spieren. Men kan dus zeggen, dat de versierde chimpansee bluft, want speels dreigen is indruk willen maken, laten zien, dat het eventueel ernst zou kunnen

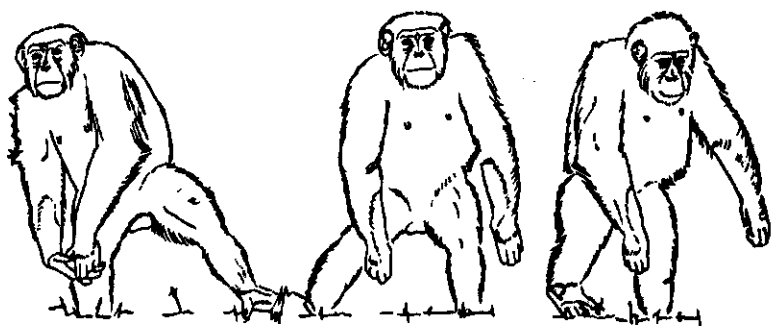
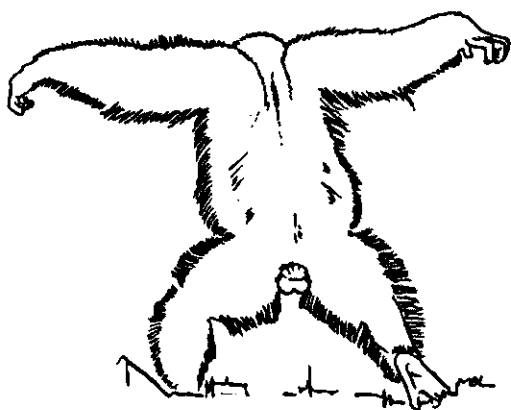


Fig. 2. Blufgedrag bij apen. Uit Van Hooff, 1971. Boven: de 'stamp-draf' is een stukje blufgedrag waarbij de voeten krachtig tegen de grond worden geslagen. Midden: de 'zwaaiipas'. Beneden: Opeenvolgende fases van de 'arm-zwaai' van de chimpansee.

worden (fig. 2). In dit verband kan worden herhaald wat al eerder in het algemeen werd gezegd, dat volgens de veldbiologe Van Lawick-Goodall spel bij chimpansees niet zelden ernst wordt, zoals bij de mens. Op deze wijze meende ik langs objectivistische weg het siergedrag van de chimpansee te kunnen verklaren als speelse agressiviteit en bluff – een voor de theorie van het menselijk costuum niet onbelangrijke conclusie – toen een half jaar geleden de dissertatie van Van Hooff verscheen (Van Hooff, 1971). Zijn belangrijke analyse van het chimpanseegedrag, die zowel objectivistisch kwantitatief als verfijnd is, maakte het me mogelijk, mijn hypothese niet alleen bevestigd, maar ook verfijnd te zien. Daar een etholoog met de interpretatie van het gedrag van een dier, dat hijzelf niet grondig kent, altijd voorzichtig moet zijn, heb ik dr. Van Hooff gevraagd of hij Köhler's beschrijving van het siergedrag van zijn chimpansees kon en wilde vertalen in de termen van zijn moderne, exacte terminologie. Dit bleek heel goed mogelijk te zijn en dr. Van Hooff was zo vriendelijk, Köhler's beschrijving punt voor punt te willen vertalen. Het is te betreuren, dat de details weggelaten moeten worden, maar het resultaat was, dat het gedrag, dat bij de chimpansee met het siergedrag gepaard gaat, bestaat uit die elementen van de organisatiestructuur van het sociale gedrag, die behoren tot het sociale spel, speelse agressiviteit, bluff en show. Kortom, zoals Van Hooff in een brief schreef, 'een speels imponeergedrag'.

Het show-element, dat aan de reeds gegeven analyse door Van Hooff kon worden toegevoegd, is voor de costuumtheorie uiteraard waardevol, maar voordat de in kleding geïnteresseerde etholoog-antropoloog nu verheugd de stap van chimpansee naar mens maakt (een zeer voor de hand liggende stap) moet eerst in het kort de vraag worden gesteld en beantwoord, of het siergedrag inderdaad het speels agressief imponeren veroorzaakt. Alles schijnt erop te wijzen, dat die vraag bevestigend beantwoord moet worden, dat dus het dragen van kettingen enz. aan het lichaam dit imponeren veroorzaakt, al zijn vanzelfsprekend meer observatie en analyse noodzakelijk. Voor dit positieve antwoord pleit nogal sterk de opmerking van Köhler, dat een chimpansee dikwijls in zijn of haar eentje opgetut rondstapt en dat hij of zij ook dan zich meestal speels imponerend gedraagt. Sociale interactie is blijkbaar niet een vereiste, een tot nadenken stemmend feit. In dit verband krijgt de schijnbaar onbetekenende notitie van Schaller, die al geciteerd werd, duidelijk relief. Zijn kleine gorilla

was immers heel trots op zijn hoedje. Ook Kortlandt's 'herumstolziëren' is ermee in overeenstemming. Köhler interpreteert dit als een verhoogd lichamelijksbesef en roept daarbij eigen en anderer introspectie te hulp. Nogmaals, daar bestaat geen enkel bezwaar tegen, maar toch kan worden geprobeerd, om naar een meer objectivistische verklaring te zoeken. Daarbij kan men ervan uitgaan, dat een van de typerende kenmerken der primaten het gebruik van hun handen is en dat speciaal chimpansees, óók in het veld, worden gekenmerkt door een flexibel werktuiggebruik. Nu kan men het werktuiggebruik in het algemeen zien als zelfvergroting dan wel zelfverlenging, als 'self-extension'. Talloze diersoorten maken zichzelf bij imponeergedrag werkelijk of schijnbaar groter, om meer indruk te maken, maar zij gebruiken daarbij uiteraard niet de handen, die ze niet hebben. Een chimpansee doet dat wel en in verschillende contexten. De chimpansee, die in het veld met behulp van een takje door een gaatje in een termietenheuvel naar termieten vist, heeft zijn vingers verlengd. Het lijkt erop, dat dit een uitvinding is die spelenderwijs is gedaan, want Köhler's chimpansees in gevangenschap visten met stokjes naar mieren, ook als die mieren veel efficiënter met de hand konden worden opgeveegd. Een andere vorm van werktuig- en eigenlijk ook van wapengebruik lijkt op emotionele basis te zijn uitgevonden. Een imponerende chimpansee gaat o.m. takken aan bomen schudden, wat de indruk maakt, overspronggedrag te zijn. Of daarbij ooit een tak is afgebroken, of dat de uitvinding onafhankelijk is gedaan, is onbekend, maar in zo'n situatie kan ook met een losse tak worden geschud en gezwaaid en die tak kan eventueel gericht naar de indringer worden gegooid. Het schudden met een losse tak, nu, lijkt duidelijk zelfvergroting in het raam van imponeergedrag te zijn. Zoals chimpansees zich, evenals talrijke andere soorten, bij imponeren direct groter maken door overeind staande haren, bredere schouders enz., zo vergroot hij zichzelf ook indirect, 'kunstmatig', namelijk met een stok. Jay schrijft hierover: 'Anyone who has seen a monkey or ape, and especially a chimpansee, use a stick or stone in display knows how much more effective the display is than when the animal does not use objects' (Jay, 1968). In dit verband kan men nu veronderstellen, dat ook de dingen, waarmee een chimpansee zich opdirkt, middelen tot zelfvergroting zijn, met dien verstande, dat deze vorm van emotioneel vertoon van ludieke aard is in tegenstelling met de ernst van het imponerende emotionele vertoon. Köhler's meermalen geciteerde zin

moet in ons objectivistisch jargon luiden: 'dingen, die met ons lichaam meebewegen, maken ons groter en indrukwekkender; idem bij de chimpansee'.

Speelse agressiviteit, bluf en show zijn dus de voornaamste elementen van dat gedrag van de chimpansee, dat we alleen al met het oog op bluf en show siergedrag mogen noemen. Dat is van niet geringe betekenis voor het kleedgedrag van Viki en dat van de mens. Viki was het chimpansee-meisje, dat als baby door het echtpaar Hayes als hun eigen kind in huis werd genomen en dat bij hen opgroeide, terwijl haar pleegouders probeerden, haar zo veel mogelijk menselijk gedrag bij te brengen. In onze context is van betekenis, dat Viki dol was op kleren. Toen haar pleegmoeder bij grote hitte haar kleren uittrok, trok Viki ze resoluut weer aan. Toen Viki nieuwe schoentjes kreeg, kon worden vastgesteld: 'Viki aanbad haar rode schoentjes van het eerste ogenblik af'. Cathy Hayes vat het aldus samen: 'Doordat een chimpansee zich van nature graag opsiert, heeft ze echt veel plezier in haar garderobe. Ze vermaakt zich vaak door in haar la rond te rommelen en zichzelf allerlei rare combinaties van kleren aan te trekken' (Hayes, 1951). Met enige nadruk kan dus worden vastgesteld, dat Viki's kleedgedrag niet 'onnatuurlijk' is, geen 'circusgedrag' is, maar direct aansluit bij de soortspecifieke mogelijkheden van de chimpansee. Zoals men zou kunnen zeggen, dat chimpansees in het oerwoud wel zouden zijn gaan schilderen, als ze maar linnen, verf en penselen hadden kunnen maken, zo zou men ook kunnen zeggen, dat ze zich in het oerwoud al hadden gekleed, als ze maar stoffen en naald en draad hadden kunnen maken.

In de laatste zin is impliciet al uitgedrukt, wat nu expliciet moet worden gezegd. Köhler is naar aanleiding van het zich versieren van de chimpansees al een heel eind in de richting van kleding gegaan, maar de wetenschappelijk beslissende stap heeft hij niet gezet, namelijk dat bij de mens kleding in de eerste en in de laatste plaats versiering is, zelfversiering. Köhler meent, dat die versieringen van chimpansees wat primitief zijn, zoals wij nog maar al te vaak menen, dat de voorkeur van bijvoorbeeld 'primitieve' negers voor de bekende kralen uit de zendingsverhalen primitief is. In feite zijn de dingen, waarmee chimpansees zich optutten, even veel en even weinig primitief als de kralen van de negers en even veel en even weinig primitief als de dure diamant van een chique dame en de kettingen van de jeugd anno 1972, hun kleding niet uitgezonderd. Vrijwel alle, zo niet

alle costuumtheoretici zijn het er over eens, dat zich kleden primair zich versieren is. Er zijn wel veel volken zonder kleding in de enge betekenis van het woord, maar er is geen enkel volk zonder versierse-len (Grottanelli, 1960). Zodra *Homo sapiens* op het toneel verscheen, maakte hij kunst en een van zijn bewaard gebleven scheppingen is de Venus van Willendorff. Men zou haar kunnen omschrijven als een klomp vrouwelijk sleutelprikkels en wellicht is dat de oorzaak, dat velen niet opmerken, dat deze naakte vrouw uit de dageraad van onze geschiedenis haar hoofdhaar al tot een fraai kapsel heeft versierd en dat ze armringen draagt. En om van het oudste verleden van de mens naar het heden te springen, de voorkeur van de hedendaagse jeugd voor sieraden is algemeen bekend. Heel karakteristiek is de meest recente studie over kleding. Het is de monografie van het echtpaar Strathern, die de kleding van een Papoea-volk behandelen. Zij blijken ethnologen te zijn, die zich in het geheel niet met costuumtheorie hebben bezig gehouden. Des te veelzeggender is, dat zij volkomen vanzelfsprekend, bijna argeloos, al in de titel van hun boek spreken van 'self-adornment' (Strathern, 1971). Hawkesforth schreef in de vorige eeuw over de Indianen van het uiterste zuiden van Zuid-Amerika: 'They are content to be naked, but ambitious to be fine' (Westermarck, 1891). En tenslotte, als kleding functioneel absoluut noodzakelijk is zoals bij de Eskimo's, wordt niet het lichaam, maar wordt de kleding versierd. Groos zat er in de vorige eeuw niet zo ver naast met zijn 'allgemeine, instinktive Trieb, sich ein möglichst vorteilhaftes Ansehen zu verschaffen' (Groos, 1899). Dat daarbij de kleding als zodanig niet de hoofdzaak, maar veel meer een basis is, heeft een van de grote vrouwen van de Parijse Haute Couture, Maggy Rouff, aldus geformuleerd: 'Hoe paradoxaal het ook mag klinken, de accessoires zijn wel onderdeel, maar toch hoofdzaak.' In het voorgaande werden uiteraard slechts enkele voorbeelden gegeven van wat in een ander verband uitvoerig bewezen zou kunnen worden: menselijk kleedgedrag is primair siergedrag.

Daarin onderscheidt de mens zich niet van de chimpansee, en omgekeerd. Evenmin bestaat er een wezenlijk verschil tussen deze twee soorten met betrekking tot de meervoudig gedetermineerde motivatie van het sier- dan wel kleedgedrag. Ook bij de mens zijn speelse agressiviteit, bluff en show de drijfveren, die hem ertoe brengen, om zich te versieren en te kleden: 'the pride of life' (Laver, 1969). Wanneer nu deze twee zo verwante soorten identiek gedrag met een identieke,



Fig. 3. Portret van Hendrik VIII, een duidelijk voorbeeld van imponeren bij de mens door middel van kleding.

complexe motivatie hebben, dan is men wel gedwongen, om daaruit conclusies te trekken ten aanzien van de evolutie, d.w.z. ten aanzien van onze niet- en halfmenselijke voorouders.

In een tijd van bijna alomtegenwoordige 'sex' wekt het wel eens verwondering, dat niet sexualiteit en erotiek de primaire kleding-motivatie vormen. Toch is dat het geval. In dit verband mag algemeen ethologisch wel even gewezen worden op de interessante stelling van Hingston, dat 'animal colour and adornment' in het dierenrijk niet een sexuele, maar een agressieve, d.w.z. een dreigende dan wel imponerende functie hebben (Hingston, 1933). Dat geldt in ieder geval primair voor de menselijke kleding en versiering. Verschillende auteurs schrijven de theorie, dat versiering en kleding middelen tot zelfvergroting zijn, toe aan zichzelf of aan Flügel, maar Flügel zelf vermeldt,

dat al in 1906 L. W. Flaccus hierop expliciet heeft gewezen en daarbij onder meer het voorbeeld van de wandelstok als middel tot 'self-extension' heeft genoemd (Flügel, 1930). Het feit, dat kleding een imponerende functie heeft (fig. 3), heeft tot gevolg gehad, dat al eens eerder op een bijeenkomst van biologen een voordracht over kleding is gehouden. Op het symposium over 'The natural history of aggression' van het Engelse Institute of Biology in 1963 heeft namelijk de bekende costuumdeskundige James Laver een lezing gehouden met de titel 'Costume as a means of social aggression' (Carthy & Ebling, 1964). Laver gebruikt daar de term 'the hierarchical principle', die in zoverre van betekenis is, als we erdoor herinnerd worden ten eerste aan het feit, dat we de primaten-erfenis der hiërarchie in vrijwel alle menselijke samenlevingen en groeperingen terugvinden, ten tweede aan het feit, dat in al die samenlevingen de status van een individu binnen de hiërarchie door zijn versiering/kleding tot uitdrukking werd en wordt gebracht. Andere costuumtheoretici gebruiken andere termen, maar in feite zijn ze zonder uitzondering van mening, dat versiering en kleding in de eerste plaats dienen, om te imponeren, al kennen ze de ethologische term niet. Het is naar mijn mening zelfs zo, dat, als in de menselijke samenlevingen de vrouwen presenteren, zoals ook apinnen presenteren, dit heel vaak plaats vindt in de context van imponeren. In het oude Egypte bijvoorbeeld waren de voorname dames gekleed in transparante costuums, die niets te raden overlieten, maar de slavinnen moesten naakt lopen. Men vindt imponeren met behulp van kleding dus niet alleen in de z.g. primitieve culturen, waar bijvoorbeeld alleen een koppensneller een kunstfallus als versiering op zijn hoofd mag dragen of alleen een bepaalde functionaris een luipaardhuid om zijn lendenen mag dragen, maar ook in de 'Hochkulturen' van China, Japan, India, Egypte, Hellas, Rome enz. Ook in het oude China was de 'struggle for high life' in volle gang, toen groeperingen, die de exclusieve drakengewaden niet mochten dragen, toch een achterdeurtje vonden, waardoor ze die gewaden wel mochten dragen (Cammann, 1952). Het schenken van een kledingstuk als een bewijs van grote eer vindt men in het oude China, de Arabische en andere culturen. Als Kiener daarom als belangrijkste factor van de kledingmotivatie meent te moeten noemen 'der Wille zur Persönlichkeitsgestaltung und Selbstbestätigung' (Kiener, 1956), dan is het niet een onvergeeflijke simplificatie wanneer men daarvoor de eenvoudige ethologische term imponeren substitueert, die zo ken-

merkend is voor chimpansee en mens. De mens is een unieke soort, maar nu ook weer niet zó'n unieke soort als sommige mensen denken. Zelfs Haldane (voor zover bekend de enige bioloog, die zich met kleding heeft bezig gehouden) is niet aan die zelfoverschatting ontkomen, toen hij aan de imponerende functie van versiering en kleding voorbijzag en als functie van de kleding in de evolutie de verbetering, de verfijning en veredeling van de vrouwelijke gelaatstreken en lichaamsvormen noemde: 'van de steatopygie van de Hottentotvrouw naar de moderne Europese vrouw', zoals hij het uitdrukt (Haldane, 1926). Er is geen tijd, om zijn misvattingen volledig te ontzenuwen. Het is in ieder geval duidelijk, dat in Haldane's tijd geen studentes in mini-rok bij een strikt zakelijk bezoek aan een docent zo tegenover hem gingen zitten, dat hij gedwongen was, om door een doorzichtig slipje heen hun schaamhaar te bewonderen. Wel had Haldane kunnen weten, dat zijn moeder dan wel grootmoeder nog rondliepen in een z.g. cul, die kunstmatig moest suggereren wat hij in natura bij de Hottentottenvrouwen laakt: geprononceerde billen. Er is in de evolutie van de mens veel minder veranderd dan Haldane denkt, zowel in het speels erotische als in het speels agressieve vlak. Met betrekking tot het laatste kan er tenslotte nog even op worden gewezen, dat de zucht tot imponeren ook de verklaring is van het feit, dat allerlei modes van de vrouw zo lelijk zijn; lelijk in die zin, dat, hoewel ook de menselijke man gevoelig is voor 'supernormal (sexual) sign stimuli', deze modes excessen zijn, die nog wel imponerend, maar niet meer sexueel/erotisch aantrekkelijk zijn. Om anderen te overtroeven, gingen in een bepaalde periode van de geschiedenis van Japan de vrouwen steeds meer kimono's over elkaar dragen, zodat het beeld van een vrouw uit die tijd het best omschreven kan worden als een hoop stof, waaruit een hoofdje steekt. In de geschiedenis van Europa zijn er kapsels geweest, die het gezicht van het hoogste punt van het lichaam degradeerden tot het midden van de eenheid lichaam-kapsel en die de vrouwen dwongen, om zich geknield in hun rijtuigen te laten vervoeren. In de tijd vóór de Franse revolutie was het Rousseau, die zich theoretisch, en waren het de beroemde en onbemiddelde grisettes, die zich praktisch ervan bewust werden, dat het excessieve imponeren de doodsteek was voor het erotische presenteren. De grisettes lieten metterdaad zien, dat een jonge vrouw met een simpel, maar aantrekkelijk costuum en een lintje en een stukje gaas de blikken van de mannen meer trok dan de imponerende toestanden, die

de chique en à la mode geklede dames droegen.

Mens en chimpansee versieren zich dus en worden daarbij gedreven door speelse agressiviteit, bluf en show. Indien er geen bezwaar tegen is om aan chimpansees bewustzijnsverschijnselen toe te kennen, zou ik willen wijzen op een ander belangrijk aspect van het verhoogde lichamelijke besef, waarover Köhler spreekt. Er bestaat een weinig onderkend, maar duidelijk verband tussen kleding en feestelijkheid. Dat verband bestaat zelfs nog in onze samenleving, waarin het soms lijkt, alsof feesten en feestjes meer regel dan uitzondering zijn en dus hun feestelijk uitzonderingskarakter schijnen te verliezen. Een jonge vrouw, die op een universiteitsbibliotheek werkt, leerde me, dat dit slechts schijn is. Ze droeg lange tijd mini, maar verscheen tijdens de maxi-rage op een dag in een fraaie maxi, waarmee ik haar een compliment maakte. Na twee dagen droeg ze weer mini. Op mijn vraag, of de maxi niet bevallen was, ongemaakt was bij het lopen of zo, zei ze: 'Helemaal niet, maar het is niet alle dagen feest'. De antropologie vindt dit als een universeel verschijnsel. De in het dagelijkse leven naakte Nuermeisjes gingen gekleed in een lange dansrok naar een feest (Fischer, 1966). De ouderen herinneren zich het Zondagse pak en het Paasbest, maar ook jonge, tegen de maxi-rage protesterende Dolle Mina's beklagden zich er tegenover mij over, dat 'je in Amsterdam niet meer in mini naar een feestje kunt gaan'. Zou het in dit verband héél dwaas zijn, om te veronderstellen, dat Köhler's versierde chimpansees zich ook feestelijk gedragen? Men zou bijna zeggen, dat ze met hun dansje en hun uitgelaten stemming een feestje bouwen. Het is te hopen, dat toekomstig onderzoek de geldigheid of ongeldigheid van deze en andere verschijnselen zal aantonen of waarschijnlijk maken.

Modegedrag van niet-menselijke en menselijke primaten

Wanneer ik nu na dit summier verhaal probeer, om nog summierder iets over mode bij niet-menselijke en menselijke primaten te zeggen, dan zal niemand verwachten, dat er een centrum van Haute Couture bij chimpansees is ontdekt, laat staan bij onze geliefde Leidse stekelbaars. Wel moeten we, evenals bij het woord kleding, bij het woord mode even afstappen van de rails, die het taalgebruik voor ons heeft gelegd. Als werkdefinitie van mode zou ik even willen gebruiken: mode is een korter of langer durende variatie van groepsgedrag, die de

sociale spelcurve vertoont. Op deze definitie is het een en ander aan te merken, zoals op iedere begripsomschrijving in de gedragswetenschappen, maar van beslissende betekenis in ons verband is, dat er niet staat: van kleedgedrag. Mode kan men waarnemen bij alle mogelijke soorten van menselijk gedrag, ook bij kunst, filosofie en theologie. Wat de laatste betreft, de Groninger theoloog H. de Vos heeft indertijd bij zijn professoraal afscheid gesproken over theologie als spel en, zoals zal blijken, dan is de weg naar mode open. In de filosofie heeft men in het nabije verleden in ieder geval drie modes kunnen observeren: de Bergson-mode, de Sartre-mode en de Wittgenstein-mode. De Wittgenstein-mode van een zeer recent verleden was meer een subcultuur-verschijnsel, omdat Wittgenstein voor alfa's te moeilijk bleek te zijn, maar niettemin heeft Hermans met zijn 'Wittgenstein in de mode' in de roos geschoten (Hermans, 1967); men zie daar voor de modieuze détails. De existentialistische mode, waarvan Jean Paul Sartre de fashion-leader was, was zeer algemeen en ieder die hem heeft meegemaakt, zal zich herinneren, hoe deze filosofische mode zich precies zo verbreidde als de vrouwelijke New Look van diezelfde na-oorlogse periode. Eerst was er Sartre zelf met zijn 'L'être et le néant', dat door de ijverige arbeid van allerlei secondaire, locale fashion-leaders ongelezen op zeer vele tafels van studeerkamers en salons lag, en met zijn toneelstukken, die volle zalen trokken. Toen kwamen de boeken en de artikelen over Sartre en het existentialisme en, niet te vergeten, de gesprekken. De existentialistische mode verbreidde zich als een prairiebrand en met het dwangmatig karakter, dat zo typerend is voor modes. Iedereen, die maar iets met filosofie, theologie, kunst en 'cultuur' te maken had of wilde hebben, moest over het existentialisme mee kunnen praten. En natuurlijk kwamen er symposia, o.a. te Scheveningen, waar een Leidse hoogleraar zelfs de ontdekking gedaan meende te hebben, dat Job al een existentialist was geweest. Voor tijdschriften, week- en dagbladen was het existentialisme een must. Het ene boek na het andere over dit onderwerp of een aspect ervan verscheen. Uitgevers deden goede zaken, zoals de stoffenfabrikanten als gevolg van de New Look. In onze eigen tijd zou men van een Marcuse-mode kunnen spreken, maar ik zou in dit geval liever van een rage spreken; het modevak kent subtiele onderscheidingen. Bij vrij intensieve navraag is me intussen gebleken, dat er geen literatuur over dit aspect van de filosofie schijnt te bestaan, iets dat niet zozeer voor het verhoogde lichamelijk-

heidsbesef der filosofen, als wel voor hun verhoogd geestesbesef symptomatisch schijnt te zijn.

Over de oorzaken van modegedrag bestaat niet dezelfde eenstemmigheid als over het feit, dat zich kleden hoofdzakelijk zich versieren is. Vanzelfsprekend is modegedrag complex van aard en motivatie, maar één beweegreden is aantoonbaar primair: nieuwsgierigheid, de nieuwsgierigheid, die een van de hoofdkenmerken der primaten is. Westerse mode-theoretici en historici, die zich in onze tijd zeer ethnocentrisch tot het Westen beperken, zien als primaire motivatie van modegedrag de statusoorlog tussen de standen dan wel klassen. Dat is begrijpelijk, want de geschiedenis van het Westen wordt in hoge mate gekenmerkt door de emancipatie niet alleen van de vrouw, maar ook van de burger en de arbeider. Ziet men ook eens buiten de eigen cultuur, dan vindt men feiten zoals het volgende voorbeeld, die een andere en meer fundamentele verklaring noodzakelijk maken. Toen het oude China in de T'ang-periode een toppunt van macht had bereikt, kwamen er veel afgevaardigden van andere landen met hun gevolg naar de Chinese hoofdstad, om de keizer hun respect te betuigen. Volgens de genoemde theorie, dat de inferieure partij de dominante partij naäapt, om zich met hem te kunnen identificeren – een theorie, die in China wel opgaat met betrekking tot de eerder genoemde drakengewaden – zouden de Chinezen hebben moeten neerzien op de barbaren en hun kleding en hooghartig in hun eigen gewaden zijn voortgeschreden. Hier was geen sprake van burgers, die zo nodig de adel moesten imiteren. Hier waren de heersers van het Oosten. En toch namen de Chinezen en vooral hun vrouwen gretig allerlei bijzonderheden van de vreemde kleding over en was deze periode een van de meest modieuze en ook een van de meest 'sexy' tijdperken van China's costuumgeschiedenis (Mahler, 1959; Van Gulik, 1961). Het is duidelijk, dat nieuws-gierigheid in de letterlijke zin van het woord – nogmaals: deze typische primateneigenschap – in dit geval de drijfveer was. Omdat wij veelal geneigd zijn, om deze naäpende nieuwsgierigheid alleen toe te schrijven aan apen en z.g. primitieve volken, is het ook in dit opzicht nuttig, de eigen cultuur en de eigen geschiedenis niet te vergeten. Zo stuurde in 1827 de pasja van Egypte aan koning Karel X van Frankrijk de eerste giraffe die de Fransen ooit gezien hadden. Iedereen trok uit, om het wereldwonder te aanschouwen en tout Paris droeg hoeden, kapsels en costuums 'à la Girafe' (Uzanne, 1898).

Het is niet verwonderlijk, dat – zoals al eerder werd opgemerkt – er een nauw verband bestaat tussen nieuwsgierigheid (explorerend gedrag) en spel, maar 'more observation and experiments are necessary before we can begin to ask the proper questions, let alone answer them' (Marler & Hamilton, 1966). Toch kan men al wel met Birch vaststellen, dat een chimpansee, aan wie men een stok geeft, niet met die stok een banaan, die buiten zijn bereik ligt, naar zich toe zal halen, terwijl die chimpansee dat wél zal doen, als hij eerst een dag of drie met die stok heeft gespeeld (Birch, 1945). Toen het onderwerp spel ter sprake kwam, naar aanleiding van versiering/kleding, is de nadruk gelegd op mogelijk niet-functionele aspecten van het spel. Nu het onderwerp mode ter sprake komt, blijkt, dat spel in ieder geval de functie kan hebben van het organisme flexibel en inventief te maken en te houden, zodat nieuwe mogelijkheden binnen het bereik komen te liggen; een aspect, dat, zoals Sevenster in dit symposium heeft geopperd, ook voor de evolutietheorie van grote betekenis kan zijn. Ook dolfijnen leren al spelend nieuwe spelletjes en doen spelenderwijs ontdekkingen. En ook de eerder genoemde Russell heeft al gewezen op de omstandigheid, dat spel relatief snel aanleren, afleren en het leren van nieuwe dingen mogelijk maakt. Men zou kunnen zeggen, dat door de lage motivatie van de bij het spel betrokken gedragssystemen het organisme meer 'afstand' van de dingen kan nemen.

Nieuwsgierigheid, die men ook 'the quest for intermediate arousal potential' (Marler & Hamilton, 1966) kan noemen, is wijdverbreid in het dierenrijk. Russell zegt, dat dit gedrag bij primaten losgekoppeld is, geëmancipeerd is van de overige gedragssystemen, zodat primaten nieuwsgierig zijn terwille van de nieuwsgierigheid, waarbij nieuwheid en ingewikkeldheid de belangrijkste prikkels zijn. Deze uitspraak wordt gestaafd door experimenten. Een belangrijke implicatie hiervan is, dat als nieuwheid een sterke prikkel is, daaruit volgt, dat een nieuwsgierig dier zich betrekkelijk spoedig zal vervelen. Welker heeft gesproken van 'attraction to novelty and satiation of interest with familiarity', waarmee men het volledig eens kan zijn, mits men wel bedenkt, dat deze terminologie geheel beschrijvend en niet verklarend is. Naar mijn mening is een goede verklaring, dat nieuwsgierigheid verveling impliceert. Morris spreekt met betrekking tot de schilderende chimpansees van hun 'perpetual quest for novelty' (Morris 1962). Het zal niemand verbazen, dat men juist bij spelende dieren

nieuwsgierigheid en verveling veel waarneemt. Men neemt het ook steeds weer waar bij spelende mensenkinderen en volwassenen; hier ligt – we komen er nog op terug – naar mijn mening de uiteindelijke oorzaak van het spel met het lichaam, dat mode heet. Bij dieren hebben de nieuwsgierigheid en de verveling bij het spel Eibl-Eibesfeldt verleid, om te schrijven, 'dass Tiere beim Spielen richtige Moden entwickeln (Eibl-Eibesfeldt, 1967). en hij verwijst daarbij naar een artikel over het spel van een das, die hij een tijd lang in huis heeft gehad. Ook in dat artikel spreekt hij van 'der modische Wechsel gebräuchlicher Spiele' (Eibl-Eibesfeldt, 1950). Rensch, die met primaten proeven heeft gedaan, om hun voorkeuren voor vormen en kleuren te onderzoeken, doet hetzelfde als Eibl-Eibesfeldt. Hij is zo enthousiast geworden over de significante wisseling van voorkeuren, dat hij spreekt van 'diese ästhetische Moden' en zelfs een vergelijking maakt met de gedekte kleuren van de vrouwencostuums rond 1900 en de veranderde voorkeur voor heldere kleuren na 1918 (Rensch, 1957). Nu kan men na de teken- en schilderexperimenten van Schiller en Morris wel niet meer twifelen aan esthetische capaciteiten bij primatensoorten, maar zowel Eibl-Eibesfeldt als Rensch en de hen hierin volgende Morris maken weliswaar niet een ethologistische, maar wel een ethologische fout. De door hen waargenomen gedragingen van individuen mag men niet mode of modieus noemen. Die gedragingen zijn voorwaarde voor mode, maar zijn niet mode, omdat mode een sociaal verschijnsel is en dus een groep veronderstelt, waarin sociale processen aan het werk zijn.

Het is weer Köhler, die een echte etholoog avant la lettre is geweest en die in dit geval het sociale karakter van mode wel heeft onderkend, ook al komt hij ook in dit geval niet tot conclusies, die theorievorming mogelijk maken. In zijn reeds genoemde boek spreekt hij herhaaldelijk van *fashion*, meestal met, soms zonder aanhalingstekens, en zonder dit te verantwoorden of duidelijk te verklaren. Men krijgt de indruk, dat zelfs bij deze onderzoeker zowel met betrekking tot versiering als tot mode een onbewuste barrière heeft bestaan, die het hem onmogelijk maakte, om de stap van chimpansee naar mens resoluut te nemen. De aanhalingstekens verduisteren de ethologische blik, zoals ze dat ook doen bij Bertalanffy, die schrijft: 'Weiterhin besteht eine gewisse kreative Fähigkeit bei allen Anthropoiden, die sich in 'Moden' ausdrückt, indem neue Einfälle eines Individuums von der Gruppe nachgemacht werden, wofür schon Köhler Beispiele

gegeven hat' (Rensch, 1968). Hij beschrijft zonder het blijkbaar zelf te weten het innovatieproces van fashion-leader en volgelingen en meent niettemin het woord mode tussen aanhalingstekens te moeten zetten. Daarom moet met enige nadruk worden verklaard, dat het ethologisch onjuist is, om in deze en vergelijkbare gevallen het woord mode tussen haakjes te plaatsen. Wie het gedrag van mensen observeert en dan, als daartoe op grond van dat gedrag aanleiding toe bestaat, van mode spreekt, kan blijkens de waarnemingen van Köhler chimpansees observeren en dan op dezelfde gronden tot modegedrag concluderen.

Als een vernieuwing in het groepsgedrag een blijvend karakter blijkt te krijgen, zoals bij de Japanse makaken is waargenomen, biedt dit op zichzelf geen moeilijkheden. Ook bij de mens zijn modeveranderingen tot instituties geworden. Zo is het 'binden' van de voeten van de Chinese vrouwen begonnen als mode en tot in de 20e eeuw geworden tot een van de meest karakteristieke en permanente kenmerken van de Chinese cultuur. Geen moeilijkheden, wel aanleiding te over tot nader onderzoek bij menselijke én niet-menselijke primaten. Maar dit terzijde. Er werd even benadrukt, dat we op grond van dezelfde criteria kunnen spreken van observeerbaar modegedrag bij chimpansee en mens.

Van dit gedrag is zelfs een geval waargenomen in het veld. Van Lawick-Goodall constateerde in 1961, dat haar chimpansees, die tot dan geen nesten in palmbomen hadden gemaakt, binnen één dan wel elf maanden merendeels het voorbeeld hadden gevolgd van een soortgenoot, die voor de verandering eens een nest in een palmboom had gemaakt (Van Lawick-Goodall, 1965, 1968). Binnen iets minder dan één maand (of elf maanden; de schrijfster spreekt zich in de twee genoemde publicaties tegen) heeft deze mode zich verbreid schrijft ze in de meest recente publicatie (1971), die ook haar voorlopig samenvattend verslag is van het gedrag van haar chimpanseepopulatie. Eind augustus is er het eerste nest in een palmboom en 'in October of the same year' zijn nesten in palmbomen mode geworden. Ze schrijft: 'Such nests apparently became a 'fashion' among the chimpanzee population.' Blijkbaar verhindert onkunde van modegedrag ook haar, om het woord zonder aanhalingstekens te schrijven. Dat is jammer, want bij het al gegeven argument kunnen we nog voegen de gelukkige omstandigheid, dat we juist bij modegedrag ons niet druk behoeven te maken over bewustzijnstoestanden en dergelijke, en dat we juist bij

dit gedrag ons niet in de methodologische nesten behoeven te werken. We hebben genoeg aan waarnemen, tellen en analyseren. Nadat deze lezing gehouden was, heeft Van Lawick-Goodall het onderzoek naar modegedrag bij chimpansees opnieuw met een observatie verrast, die tegelijkertijd een verrassing en een uitdaging is. Zoals bekend, is de chimpanseepopulatie van het Gombe Stream Reserve in zoverre omnivoor, dat zo nu en dan dieren worden gevangen, gedood en opgegeten. Van Lawick-Goodall (1971) schrijft nu in 'In the shadow of man': 'The picture which is emerging, from the years of information we have collected at Gombe, suggests that meat-eating behaviour in the chimpanzees occurs in cycles. It may be that a chance hunting success, when, for instance, a chimpanzee accidentally comes across a baby bushpig in the undergrowth, starts off a craze for meat in the group as a whole. While this craze lasts, for even one or two months, the adult and adolescent males may set out to hunt deliberately. Then, either because their craving is satisfied, or because a succession of hunts results in failure and they lose interest, the chimpanzees return to a diet of fruit, vegetables and insects. Until, a few months later, something triggers off another meat-eating craze'. Oppervlakkig gezien lijkt dit gedrag verrassend veel op cyclisch modegedrag en deze indruk wordt versterkt door het feit, dat een zo grote kenner van chimpansees in het veld als Jane van Lawick-Goodall drie maal het woord 'craze' (rage) gebruikt. Niettemin is nader ethologisch en fysiologisch onderzoek noodzakelijk, zoals onderzoek van het gehele modegedrag van chimpansees noodzakelijk is, maar het lijkt niet uitgesloten, dat dit cyclische 'meat-eating behaviour' echte elementen van modegedrag bevat.

Ook Köhler heeft, zoals gezegd, veel modes waargenomen (Köhler, 1925). Eén ervan kan als voorbeeld van een echte mode zonder zijn aanhalingstekens dienen, ook al omdat Köhler in dit geval gedrag heeft waargenomen, dat in principe hetzelfde gedrag is als het door Van Lawick-Goodall in het veld waargenomen gedrag, dat in- en outsiders heeft verbaasd en nog verbaast. Zij heeft namelijk geregeld gezien, hoe haar chimpansees termietenheuvels openden, een stokje door de opening staken, waarmee ze termieten 'opvisten', die ze dan van het stokje aflikten en opaten. Köhler nam al voor de eerste wereldoorlog waar – het kwam gedeeltelijk al ter sprake – hoe zijn chimps, wanneer er stromen mieren langs hun kooi kwamen, met strootjes en stokjes die mieren opvisten en oppeuzelden. Dit gedrag

was kennelijk een combinatie van het eten van een lekkernij en spelen, want als ze dat hadden gewild, hadden ze ook eenvoudig de stromen mieren, die niet langs, maar door hun kooi liepen, met de hand kunnen opvegen. Köhler vervolgt: 'Als de 'mode' een andere richting had genomen, werden ook de overvloedigste horden mieren eenvoudig genegeerd. Maar zolang de 'mode' duurde, kon men al onze dieren zien, naast elkaar gehurkt langs de weg, die de mieren gingen, iedereen gewapend met strootjes en takjes, als hengelaars op de oever van een rivier'. Deze waarneming van een andere mode van 'meat-eating behaviour' kan bovendien van betekenis zijn voor de nadere bestudering van het cyclische vlees eten van de chimps van Van Lawick-Goodall, die zo even gedeeltelijk is geciteerd.

Het kwam al even ter sprake, dat de nieuwsgierigheid van de primaten en de daaraan inherente verveling een van de fundamentele oorzaken van modegedrag is naar mijn mening. In dit verband kan er en passant op worden gewezen, dat dit ook de verklaring is van de typische spelcurve, die modegedrag vertoont. De kledingmodes en de spelmoden van dieren en mensenkinderen vertonen steeds dezelfde curve: de lijn gaat steil omhoog, blijft een tijd lang op hetzelfde niveau, om op een gegeven ogenblik vrijwel loodrecht naar beneden te gaan. In feite zijn spelcurve en modecurve identiek, wat niet verwondert, gezien het nauwe verband tussen nieuwsgierigheid, spel en mode. Ieder van ons herinnert zich het mysterieus schijnende feit, hoe in onze jeugd als bij toverslag van de ene dag op de andere bijvoorbeeld het verstoppertje spelen plaats maakte voor knikkeren. Niet zelden was er geen enkel verband tussen zo'n verandering en seizoen en klimaat. Zelf herinner ik me, hoe we in stromende regen knikkerden. Langzamerhand had iedereen bewust of onbewust genoeg gekregen van verstoppertje spelen, één modeleider begon te knikkeren en in een ommezien knikkerde iedereen. Het is met de kledingmodes van de mens niet anders gesteld, al spelen daarin ook nog andere factoren een rol, zoals bijvoorbeeld de afwezigheid dan wel aanwezigheid van sociale verandering, de aard en het tempo van die verandering, sociale structuur enz. Niettemin blijkt uit het modegedrag van de niet-menselijke primaten, dat er niet een onverbreekelijke causale relatie bestaat tussen modegedrag en sociale verandering. Dat blijkt ook uit het menselijk modegedrag zelf, als men de moeite wil nemen, om naar mensen en modes buiten het Westen te kijken.

Primair is en blijft de omstandigheid, dat menselijke en niet-mense-

lijke primaten nieuwsgierig zijn, en bloe genoeg van iets kunnen krijgen en dan het gedrag van het individu, dat met iets anders begint, gretig imiteren. Er is naar mijn mening geen halsbrekende fantasie nodig, om zich voor te stellen, hoe in de loop van de evolutie van onze voorouders en/of onze soort sier/kleedgedrag en modegedrag zich hebben verbonden, zodat modegedrag in de zin van kleding-modegedrag is ontstaan. Het lijkt vanzelfsprekend, dat onze voorouders dezelfde drang, om zichzelf te versieren, en dezelfde hang naar afwisseling en modieus gedrag hebben gehad als de aan ons zo nauw verwante chimpansee. Zodra men de mogelijkheid had, om zich iets handvaardiger en systematischer te versieren/kleden, kon de sociale behoefte aan afwisseling zich op dat terrein ook laten gelden en kon modegedrag ontstaan. Wanneer men naar de fraaie coiffure van de Venus van Willendorff kijkt, kan men niet nalaten, om zich af te vragen, hoe de vrouwen in die paleolithische gemeenschap dit kapsel hebben gevormd, de een nog mooier dan de andere, en hoe toen één vrouw het eens anders deed en met een nieuwe mode kwam, die door de andere vrouwen ijverig en naijverig werd nagevolgd. Want één ding staat in het enorme gebied van de mode vast. Als er één ding is, dat in alle tijden en samenlevingen aan mode en modes onderhevig geweest is en nog is, dan is dat het kapsel.

Nergens worden de teugels van de menselijke zucht naar variatie en verandering meer gevierd dan bij de vorming en versiering van het hoofdhaar. 'Once the human race discovered that hair was good-tempered, pliable, and regenerative, and could be cut, shaved, dyed, braided, crimped, curled, waved, puffed, padded, and frizzed, it proceeded to use hair in a vast variety of permutations of length, style, and color, in the long, continuous search for novelty, beauty, and status sometimes called fashion' (Cooper, 1971), zegt een auteur, die er overigens niet van op de hoogte blijkt te zijn, dat de Venus van Willendorff het bewijs is, dat de mens deze ontdekking onmiddellijk heeft gedaan, zodra hij als *Homo sapiens* op het aardse toneel verscheen. In plaats van 'once' te zeggen, kunnen we in dit geval werkelijk dateren: tegelijk met de mens zijn er de versiering en de kunst.

Tegenover zijn fundamentele behoefte aan afwisseling staat de niet minder fundamentele behoefte van de mens aan stabiliteit. De innerlijk gespleten 'hastily made over ape' (Rensch) kan ook in dit opzicht twee kanten uit, maar moet twee onverzoenlijken verzoenen. Som-

mige culturen, zoals die van het oude Egypte en het oude China, hebben in hun strijd voor stabiliteit in de samenleving de behoefte aan spel en variatie, ook in de kleding, eeuwen lang weten te onderdrukken, maar nooit volledig en nooit voorgoed. De tijdeloosheid van klederdrachten is een sprookje. Dat heeft men zelfs en juist in het Duitsland van na 1945 ingezien, waar vóór 1940 de korte leren broek voor de man en de 'Dirndl' voor de vrouw een bijna mythische eeuwigheidswaarde kregen. Twee symptomen van kleedgedrag zijn uitstekende indicaties voor het innerlijk tegenstrijdige en (gezien de zaken, die aan de orde werden gesteld) daardoor corrupte karakter van het nationaal-socialisme. In de eerste plaats is er Adolf Hitler's maîtresse, Eva Braun, die, als haar minnaar en Führer in haar nabijheid was, ingevolge diens wens heel gehoorzaam de 'Dirndl' droeg, maar tijdens zijn lange perioden van afwezigheid moderne, modieuze kleding droeg, de door haar minnaar verboden en verachte jazz-dansen danste en zong en . . . door bemiddeling van speciale adjudanten van haar minnaar haar modieuze en geraffineerde dessous uit Parijs betrok (Gun, 1968). In de tweede plaats is er de manipulatie met de oude klederdrachten, die de oeroude waarden van het Germanendom moesten suggereren in tegenstelling met de decadente costuums en waarden van het 'ontaarde' burgerdom, van 'Mode und Internationalismus' en 'die von jüdischen Konfektionären geschaffenen Formen, die die Welt von Hollywood bis Moskau, vom Nordkap bis Palästina zur einer charakterlosen Brei zusammenmanscht', zoals Hecker het zo beeldend uitdrukt. Niettemin creëerden Hecker en de andere mannen van de NS=Gemeinschaft 'Kraft durch Freude' bijvoorbeeld voor Oost-Pruisen een volkomen nieuwe klederdacht en wel 'unter bewusstem Verzicht auf die sogenannte Tradition', waarvan de mannelijke 'klederdracht' als twee druppels water op de uniform van de SA lijkt (Hecker, 1939). Kleding is symptomatischer dan men veelal denkt. In dit geval is het veelzeggend, dat (Germaanse) tradities moesten worden gemaakt, omdat men een agrarisch waardensysteem onmogelijk kon enten op een industriële samenleving. Overigens wisten Hecker c.s. heel goed, dat klederdrachten gestolde modeverschijnselen zijn.

Ook met de schijnbaar stabiele dracht van ons vreemde culturen moet men voorzichtig zijn, omdat ons ongeoefende oog de veranderingen, die toch doorzetten, niet ziet. Zo blijkt uit de 'Keur van Nieuwjaarsprenten van Yang lioe-tsjing', dat er per keizerlijke rege-

ringsperiode in de Manchu-tijd, waarin deze prenten zijn gemaakt, veranderingen in costuumdétails optreden – de accessoires zijn de hoofdzak, schreef Maggy Rouff – die een buitenstaander niet opvallen, maar die de insider in staat stellen, om de prenten exact te dateren, zoals ook hier costuumdeskundigen schilderijen nauwkeurig kunnen dateren op grond van de costuums. Tegenover de culturen, die op stabiliteit zijn aangelegd, staat de Westerse cultuur, waarin als eerste processen van sociale veranderingen op gang zijn gekomen, die steeds meer versneld zijn. Het is geen wonder, dat het Westen de mode-cultuur bij uitstek is. Modebewuste mensen zijn op veranderingen beluste mensen. Dit is niet alleen een verschijnsel van de twintigste eeuw. In een tijd, toen de techniek het nog niet mogelijk maakte, om milieu en samenleving zo intensief en snel te veranderen als nu, vertelt Léonard, de beroemde kapper van Marie Antoinette, dat één van zijn cliëntes, Mme. du Barry, uitroept: 'Le vrai mérite, dans l'empire du goût, c'est de n'être fidèle qu'à sa mobilité.' Het enige verschil tussen toen en nu is, dat, terwijl toen alleen 'enkele fijne luyden' deelnamen aan het snel wisselende spel van de mode, nu bijna de gehele, vooral de jeugdige, bevolking er aan deelneemt en wel in zo'n tempo, dat de inkopers alleen een order willen plaatsen, als de aan uiterst snelle modeveranderingen onderhevige kleding binnen veertien dagen geleverd kan worden.

Primatenerfenis

Dat er in Sovjet-Rusland geen uniforme kleding is en dat speciaal de vrouwen er grote belangstelling hebben voor modeshows, is bekend. Dat in het moderne China, waar men de gelijkheid van de mensen ook tot de sexen wil uitbreiden door middel van een bijna-unisex-costuum, dat bovendien niet aan verandering onderhevig is en zo stabiliteit demonstreert, toch ook al een verandering is opgetreden, is minder bekend. Toch is dat het geval. Mao en zijn volgelingen droegen als de dragers van wat in wezen een boerenrevolutie was een boerencostuum, maar toen Mao aan de macht was gekomen in China, droeg de leider in tegenstelling tot zijn volgelingen vouwen in zijn broekspijpen, zoals de goed observerende en goed geïnformeerde Scott meedeelt (Scott, 1958). Met deze pikante verandering zijn we aan het slot weer bij het hoofdthema van deze voordracht beland. Vouwen in de broekspijpen zijn een Westerse uitvinding, die dateert uit de

negentiger jaren van de negentiende eeuw (Laver, 1968). Misschien is dat de reden, waarom de costuumtheoretici – Laver is in de eerste en laatste plaats costuumhistoricus – dit verschijnsel hebben genegeerd. Voorzover bekend heeft alleen Kiener aandacht aan de vrouwen in de broekspijpen gegeven en hij heeft dat zeer grondig gedaan. Hij destilleert uit deze 'typische Ausdrucksform unserer Zeit' een 'typisch männliches Selbstbewusstsein', dat goed democratisch weigert te buigen (Kiener, 1956). De heer van het eind van de 19e eeuw – zo goed als die van de 1970's – voelde zich echter veel minder democraat dan heer en het lijdt m.i. dan ook geen twijfel, dat het signaal, dat van de vrouwen in de broekspijpen uitgaat, hetzelfde is als dat van de molensteenkragen van de zeventiende eeuw en de smetteloos witte boord van een recent verleden en het smetteloos witte overhemd-manchet, waarvoor nu nog televisiereclame wordt gemaakt. Dit signaal is: ik verricht geen (minderwaardig) lichamelijke arbeid, ik transpireer niet, ik behoef mij niet te bukken. Boeren moeten vaak met hun knieën op de grond liggen, om de gewassen uit de aarde te halen. Een politieke leider hoeft dat niet meer te doen – als recente foto's uit China niet bedriegen, dragen ook figuren in Mao's omgeving vrouwen in hun pantalon – en als hij dan het statussymbool der geperste broekspijpen leent, is dit de zoveelste bevestiging, dat 'man is a status animal' (Jules Henry) en dat ook in zijn kleding de primaire motieven niet van speels erotische, maar van speels agressieve en hiërarchische aard zijn. De sociale hiërarchie, die in meer of mindere mate in alle menselijke samenlevingen gevonden wordt, kan zoals gezegd wel niet anders dan een primatenerfenis zijn, als men bedenkt, dat – met uitzondering van de ook in dit opzicht atypische gibbon – alle hogere apensoorten en mensapensoorten hiërarchisch zijn georganiseerd. De vrouwen in voorzitter Mao's pantalon verraden, dat zelfs een cultuur, waarin men met grote ernst de mens volledig wil veranderen, zich van deze erfenis ook niet kan ontdoen. Evenals de chimpansee wil de mens opzichtig dan wel discreet 'herumstolzieren', of hij nu een heer van stand in correct costuum, of een jongeman met een het establishment provocerende pruik haar is. De geklede aap zou zich misschien kunnen afvragen, of die primatenerfenis meer omvat, dat hij niet kan liquideren.

G. P. BAERENDS

De vorige sprekers hebben, aan de hand van onderzoek bij dieren, een beeld gegeven van de ethologische methodiek en van een aantal in de ethologie ontwikkelde begrippen. Het is nu mijn taak om na te gaan in hoeverre de ethologie, met deze methoden en begrippen, een bijdrage kan leveren aan een verbreding en verdieping van onze kennis van het gedrag van de mens.

Reeds in de inleiding is gezegd dat de ethologische methodiek, omdat zij is ontwikkeld voor de studie van gedrag van dieren, er op is toegespitst om gedrag-veroorzakende factoren op te sporen zonder van subjectieve belevingen in het organisme kennis te dragen. Hoewel wij zulke subjectieve verschijnselen bij ons zelf en bij andere mensen, voor zover wij tenminste met hen kunnen praten, wél kunnen onderzoeken, schuilt toch in deze gegevens een dusdanige mate van onbetrouwbaarheid, door vooroordelen van de informant en onexactheid en onmeetbaarheid van de gegevens, dat het uiterst waardevol lijkt om parallel aan het gebruik ervan een andere methode te kunnen benutten, waarbij men van dit soort gegevens geen gebruik maakt. Nog meer echter dan door dit streven naar 'objectiviteit', is de ethologische aanpak gekarakteriseerd door de beschouwing van het gedrag, in zijn onderdelen zowel als in zijn geheel, als een in de evolutie gevormde functionele aanpassing. Het gedragsrepertoire van een soort kan in dit opzicht op dezelfde wijze worden bekeken als het arsenaal van orgaanstructuren waarmee de individuen van een soort zijn uitgerust. Evenals deze structuren zijn vele vormen van het gedrag soortspecifiek; een genetische basis bepaalt wat voor gedragsmogelijkheden er voor een soort open liggen en langs welke weg zij moeten worden ontwikkeld, dus ook wat daaraan door leerprocessen moet en kan worden bijgedragen.

Het totale mechanisme waardoor een dier in staat is zich aan zijn omgeving aangepast te gedragen, noem ik de organisatiestructuur van zijn gedrag. Bij alle tot nu toe onderzochte soorten bleken deze organisatiestructuren op overeenkomstige wijze uit ethologisch gekarakteriseerde vergelijkbare elementen te zijn opgebouwd. Soortsverschillen lijken steeds variaties op ditzelfde grondthema te zijn.

De door ethologen onderscheiden gedrags-elementen zijn in de voordracht van Van Iersel behandeld. Zij kunnen meestal door prikkels uit de buitenwereld worden opgewekt, waarbij een gedragsvorm vaak aan een eigen, adequate, prikkelsituatie blijkt te zijn gekoppeld. Bij sommige gedragingen is de invloed van deze specifieke prikkeling voortdurend noodzakelijk voor de voortgang en de oriëntatie van de bewegingen. Met name geldt dit voor de relatief eenvoudige reflexen, waaraan betrekkelijk weinig spiergroepen deelnemen en waarbij gewoonlijk een duidelijk verband tussen de sterkte van de toegediende prikkel en de intensiteit (o.a. volledigheid) van de optredende beweging bestaat. Naarmate echter meer spiergroepen aan een gedragsvorm deelnemen, wordt de kwantitatieve relatie met de opwekkende prikkeling minder stringent. In een aantal gevallen is gevonden dat zo'n meer ingewikkelde handeling na door een specifieke prikkelsituatie te zijn opgewekt, in ongewijzigde vorm blijft voortgaan, ook al wordt deze prikkelsituatie weer weggenomen. Het coördinatie-mechanisme dat deze gedragingen beheerst en ze een vaak zeer specifieke vorm geeft, moet dan dus zonder informatie van buiten de bewegingsvorm opbouwen. Op grond van deze, in de soort verankerde, coördinaties sprak Lorenz van 'Erbkoördination'. Wij zullen hier van vaste (gedrags) patronen spreken. Grotere onafhankelijkheid van de uitwendige prikkelsituatie vertonen de vaste patronen ook in die zin dat, in veel sterkere mate dan bij de reflexen, de bereidheid om op dezelfde uitwendige prikkelsituatie te reageren in de loop van de tijd varieert. Wanneer de drempelwaarde extreem laag is, kan zelfs een zeer onvolledige prikkelsituatie het gedrag tevoorschijn roepen, of kan het gedrag 'in vacuo' aflopen. De vaste patronen vormen samen met reflexmatige stuurcomponenten handelingen, die voor een aanpassing van de totale beweging aan de heersende omstandigheden zorgen. Vaak ligt aan het optreden van een aantal handelingen gezamenlijk deels eenzelfde complex van in- of uitwendige factoren ten

grondslag. Zo'n groep van causaal verbonden handelingen (soortspecifieke zowel als individueel aangeleerde) noemen we een gedrags-systeem; wanneer een bepaald systeem actief is, en het dier dus in een specifieke motivatie verkeert, worden andere systemen onderdrukt. Handelingen van eenzelfde systeem verzorgen vaak tezamen een bepaalde functie in het totale gedrag van het dier. Verschillende gedragsystemen kunnen in omvang, d.w.z. in het aantal ertoe behorende gedragingen, zeer sterk uiteenlopen. Ook kan de orde in grootte van het integratieniveau verschillen, zodat men al naar gelang systemen aan andere systemen ondergeschikt zijn of op andere systemen zijn gesuperponeerd, van subsystemen of supersystemen zou kunnen spreken. De grens tussen systemen is zeker niet scherp. Dezelfde elementen van lagere orde kunnen deel uitmaken van verschillende systemen van hogere orde (fig. 1a). Systemen kunnen op elkaar een positieve invloed uitoefenen, maar vooral ook een wederzijds onderdrukkende. Evenals de afzonderlijke handelingen kunnen ook systemen door bepaalde uitwendige situaties worden geactiveerd en deze activatietoestand kan langere tijd voortduren, ook nadat de activerende prikkeling verdwenen is. Inwendige factoren kunnen eveneens een systeem in gang zetten, dus de bereidheid tot het uitvoeren van de tot dat systeem behorende handelingen verhogen. Activatie van een systeem is dan ook vaak gekenmerkt door het optreden van een meer of minder specifiek zoekgedrag, dat er op gericht is de prikkels te vinden die de tot dat systeem behorende handelingen kunnen opwekken. Dezelfde uitwendige situatie kan soms meer dan één systeem activeren en in zulke gevallen ontstaan conflicten tussen systemen, die onder meer tot de interessante verschijnselen van ambivalentie, omrichten en oversprong aanleiding geven.

De structuur van deze aan het gedrag ten grondslag liggende organisatie is wel een hiërarchische genoemd. Tegen deze term hoeft geen bezwaar te bestaan, wanneer men hiermee niet wil uitsluiten, dat voor het doelmatig functioneren van een overkoepelend systeem (onverschillig de orde van het integratieniveau) zeer vaak terugkoppeling nodig is van een activiteit van lagere orde, of van het erdoor teweeggebrachte effect.

De uit ethologische analyse afgeleide organisatiestructuur kan men beschouwen als een computerprogramma, dat door het fysiologische mechanisme moet worden uitgevoerd. De Ruiter heeft gesproken over het onderzoek waarmee men tracht na te gaan hoe en waar in

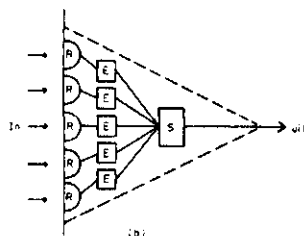
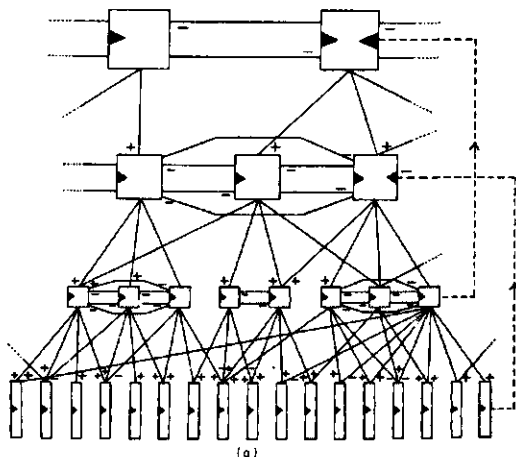


Fig. 1. (a) Hypothetische schematische voorstelling van de aan gedrag ten grondslag liggende organisatiestructuur. De onderste rij rechthoeken stellen de 'vaste patronen' of 'handelingen' voor, de vierkanten systemen van verschillende orde, die handelingen of andere systemen kunnen activeren (+) of afremmen (—). Systemen van gelijke orde remmen elkaar wederzijds af. De stippellijnen stellen twee van de vele terugkoppelingsrelaties voor die in de structuur kunnen voorkomen. Het schema kan naar beide zijden worden voortgezet. De zwarte driehoekjes in elke eenheid stellen de voor het optreden van die eenheid specifieke informatieverwerkende mechanismen voor, waarvan het principe in (b) is weergegeven.

In (b) zijn R de zintuigen, of onderdelen daarvan, die de prikkels opvangen en in zenuwimpulsen omzetten, E de instanties waar de waarde van de doorgegeven informatie met betrekking tot de betreffende motorische eenheid wordt gewogen en S de instanties waarin uit deze waarden door heterogene sommatie een uitgangswaarde wordt samengesteld, die de motorische eenheid activeert.

het lichaam verschillende aspecten van deze taak worden verricht.

Dat de aan het gedrag ten grondslag liggende organisatiestructuren van soort tot soort verschillen vertonen, berust op in de evolutie tot stand gekomen verschillen in de erfelijke basis. Van Oortmerssen heeft hiervan in zijn voordracht voorbeelden gegeven. Ook binnen de soort vertonen verschillende individuen genetisch bepaalde gedragsverschillen. Het feit, dat genen ten grondslag liggen aan het gedrag van het individu, betekent echter niet dat bij de ontwikkeling van het gedrag in het leven van het individu geen leerprocessen zouden zijn betrokken. Zoals Kruijt heeft uiteengezet zorgt de informatie in de genen er voor dat het dier in de loop van zijn leven door ervaring de verdere specifieke informatie opdoet die het nodig heeft. Bij de gewoonlijk als 'inprenting' aangeduide leerprocessen is vaak genetisch vastgelegd, dat gedurende een bepaalde periode kenmerken van bepaalde objecten moeten worden geleerd en de aldus opgedane kennis stemt dan bij alle soortgenoten overeen, zonder dat dus alle benodigde informatie reeds in de genen aanwezig behoefde te zijn. Dit is vergelijkbaar met de ontwikkeling van organen door morfogenetische processen als chemodifferentiatie en inductie, waarbij ook een voortdurend samenspel tussen genetische en omgevingsinvloeden plaatsvindt. Naast deze starre en weinig reversibele leerprocessen komen ook leerprocessen voor (zoals het leren herkennen van voedsel) die minder star zijn en waarbij om leren mogelijk is. Tenslotte komt er, vooral bij hogere diersoorten, per individu verschillende door leren opgedane kennis voor, die op de aanwezigheid van relatief weinig door de genen geprogrammeerde leerprocessen wijst. Het optreden van geen van deze leerprocessen is echter geheel onafhankelijk van de genetische structuur. Ik zou daarom willen aannemen, dat het vermogen om door leren ervaring op te doen in tal van verschillende nuanceringen en met verschillende mate van vrijheid in de genetisch bepaalde organisatiestructuur van het gedrag opgesloten ligt.

Uiteraard kan een dier uitsluitend de prikkels waarnemen waarvoor zijn zintuigen toegankelijk zijn. Dat houdt echter niet in, dat bij het reageren op een bepaalde uitwendige situatie steeds van alle waarneembare prikkels gebruik wordt gemaakt. Veelal wordt slechts op een beperkt aantal kenmerken van de uitwendige situatie gereageerd en wel zó dat per handeling of per systeem bepaald is welke van de waarneembare kenmerken voor het opwekken van dit bepaalde gedrag effectief zijn en in welke mate. De prikkelsterkte van de situatie

wordt daarbij uiteindelijk bepaald door de gezamenlijke waarden van de afzonderlijke kenmerken; dit wordt de regel der heterogene summatie genoemd. Voor de gezamenlijke processen, die voor een bepaalde gedraging de selectie en waardebepalings van de elementen uit de prikkelsituatie uitvoeren (fig. 1b), is in de ethologie de term deblokkerend mechanisme (releasing mechanism, auslösendes Mechanismus) gebruikelijk. In welke mate de koppeling tussen de ontvangen prikkels en de uitgevoerde handelingen wel of niet door ervaring beïnvloedbaar is, verschilt van geval tot geval. Het lijkt waarschijnlijk dat door leerprocessen weinig beïnvloedbare deblokkerende mechanismen het mogelijk maken, dat door overdrijving van effectieve kenmerken 'supernormale' prikkelsituaties ontstaan, waarop het dier sterker met een bepaalde handeling reageert dan op de normale situatie.

Bij deze opvatting van het gedrag vormt de bovengeschetste - uit interactie van genen en milieu ontstane - organisatiestructuur de kern van de aangepastheid van het gedrag van de diersoort aan zijn levensomstandigheden. Deze kern kan, bijvoorbeeld door keuzemogelijkheden tussen alternatieve gedragingen of door modificaties met behulp van binnen het systeem mogelijke leerprocessen, binnen een zekere marge het hoofd bieden aan variaties in omstandigheden. Aanpassingen aan grote milieuwijzigingen zullen echter vooral door evolutieprocessen moeten geschieden, d.w.z. door middel van wijzigingen in de gedrag-beïnvloedende genen, tenzij een informatieoverdracht via traditie mogelijk is.

De organisatiestructuur geeft dus niet alleen mogelijkheden voor gedrag, zij legt ook beperkingen op. Men is in het algemeen wel bereid om deze gedachte ten aanzien van dieren te aanvaarden, maar ten aanzien van de mens, die toch over zulke indrukwekkende mogelijkheden tot leren beschikt, ligt deze gedachte minder voor de hand. Bovendien vinden wij mensen het niet prettig om te aanvaarden, dat wij in onze mogelijkheden worden beperkt. Wanneer wij echter de mens op grond van de vergelijkbaarheid van zijn morfologische structuur en zijn fysiologische mechanismen als een produkt van de evolutie in het dierenrijk opvatten, kunnen wij niet ontkomen aan de gedachte, dat ook aan het menselijk gedrag een door genen bepaalde organisatiestructuur ten grondslag moet liggen. Wij willen nu nagaan of ook ethologisch onderzoek redenen heeft opgeleverd om aan te nemen dat dit zo is.



a



b



c



d



e

Onderzoek van het gedrag van de mens met ethologische methoden is nog zeer jong; het kwam pas een jaar of tien geleden op gang. Dat komt deels doordat het menselijk gedrag zo ingewikkeld is en daarmee de analyse zo moeilijk en tijdrovend, maar ook doordat zij die in gedrag van de mens geïnteresseerd waren vanzelfsprekend werden opgevangen in een aantal andere, gevestigde, gedragswetenschappen zoals de antropologie, de psychologie en de psychiatrie.

Van een ethologische analyse van de organisatiestructuur van menselijk gedrag zijn wij dan ook nog ver verwijderd. Aan de hand van een aantal voorbeelden kan worden nagegaan of ook de mens mogelijk een dergelijke organisatiestructuur bezit, en of die uit de genoemde elementen is opgebouwd.

Allereerst komt dan de vraag naar voren of in het gedrag van de mens soortspecifieke elementen, zoals vaste patronen, voorkomen. Duidelijk is, dat de mens zich van tal van handelingen met een karakteristieke vorm bedient, maar zonder nadere analyse kunnen wij niet zeggen of deze constantheid van vorm door de soortspecifieke organisatiestructuur wordt bepaald ofwel berust op een leerproces dat uitsluitend bepaald wordt door de cultuur waarin men is opgegroeid. Het eerste wordt waarschijnlijker, wanneer dezelfde handelingsvorm bij geheel onafhankelijke culturen aanwezig is, of bovendien zelfs bij met de mens verwante andere diersoorten kan worden aangetroffen (fig. 2). Eibl-Eibesfeldt (1970) bestudeerde bij zeer verschillende mensenrassen en culturen de vorm van communicatiegedrag en vond daarbij, naast voor een bepaalde cultuur typische gedragspatronen, ook stereotype handelingen die alle culturen doorkruisten (Darwin, 1872, p. 361: 'the chief expressions exhibited by man are the same throughout the world'). Ekman et al. (1969) vonden, dat foto's van zulke signalen door personen uit zeer verschillende culturen ook eensluidend werden

Fig. 2. Twee series homologe gezichtsuitdrukkingen. I. Breed uitgetrokken mond met demonstratie van hoektanden in (a) mandril, (b) meisje en (c) Japanse toneelspeler. II. Het oplichten van de wenkbrauwen (in twee fasen) in (d) Balinees (wenkbrauwgroet) en (e) gelada-baviaan. De functionele betekenis van homologe gezichtsuitdrukkingen behoeft niet gelijk te zijn; de uitgetrokken mond heeft bij de mens (b, c) een dreigende, maar bij de mandril (a) een meer vriendelijke betekenis. Naar Eibl-Eibesfeldt (1970) en Andrew (1965).

geïnterpreteerd. Een voorbeeld is de wenkbrauwgroet (Eibl-Eibesfeldt, 1968). Deze groet wordt gebracht, wanneer men elkaar dicht genoeg is genaderd om details in de mimiek te kunnen onderscheiden; hij heeft een vriendelijke, tot nader contact uitnodigende betekenis. Een glimlach leidt de groet in, dan worden de wenkbrauwen omhooggebracht en gedurende ca 1/6 seconde omhooggehouden. Nadat de wenkbrauwen in de normale stand zijn teruggekeerd, volgt gewoonlijk weer een glimlach. Een in vorm overeenkomstige beweging komt bij apen voor; de huid bij de ogen heeft bij sommige onder hen een lichte opvallende kleur, waardoor een effect ontstaat, dat men bij onze eigen soort met opmaak weet te accentueren. Het reiken van de hand, een onder mensen veelvuldig voorkomend gebaar dat vaak is geïnterpreteerd als een demonstratie dat men geen wapens draagt, werd waargenomen bij chimpansees en gorilla's in sociaal contact, bijvoorbeeld bij een aap die toelating zocht tot een groep (Van Lawick-Goodall, 1968). Ook omarmen en mond-mond contacten komen bij elkaar vriendelijkgezinde chimpansees voor. De laatste zijn bij de chimpansees, evenals het kussen bij vele menselijke culturen, vaak gecombineerd met het van mond tot mond overgeven van voedsel. Bovendien vertoont de kusbeweging soms grote overeenkomst met het zoeken naar de tepel door een baby. Het zich-op-de-borst-slaan komt behalve bij de mens ook voor als onderdeel van het imponeergedrag van de gorilla, dat in nog andere elementen overeenkomt met het gedrag van opgewonden mensen (Schaller, 1963). Handelingen die de menselijke baby t.b.v. de ademhaling, het zogen, het zich vastgrijpen, huilen en glimlachen bezit, worden gewoonlijk ook als soortspecifieke vaste patronen beschouwd (Ambrose, 1961; Bowlby, 1969).

Voor een aantal uitdrukkingsbewegingen van de mens bewees o.a. Eibl-Eibesfeldt (1967) door studie van de mimiek van blind en doofstom geboren kinderen, dat deze bewegingen niet tot stand komen door afkijken van soortgenoten. De kinderen vertoonden onder verschillende omstandigheden gelaatsuitdrukkingen (zoals glimlachen, lachen, angst, droefheid, afkeer, ergernis, mokken), die in vorm geheel gelijk waren aan die van kinderen of volwassenen met een ongestoord waarnemingsvermogen.

In de tweede plaats wil ik de vraag stellen of bij de mens gedrags-systemen te onderscheiden zijn, die met elkaar kunnen interfereren.

Aanwezigheid van zulke systemen wordt steeds impliciet verondersteld wanneer men, zowel in het dagelijks leven als in wetenschappe-

lijke beschouwingen in psychologie en psychiatrie, spreekt van agressie, sexualiteit of angst. Ethologisch analytisch onderzoek om tot een causale definitie van zulke systemen te komen, is echter tot nu toe bij de mens in nog mindere mate dan bij dieren uitgevoerd. Wel kennen wij ook bij de mens het soort gedragsverschijnselen dat door Van Iersel als conflictgedrag wordt besproken. Elkaar uitscheldende tegenstanders slaan met hun vuisten op tafel, een omrichten van de aanval, vergelijkbaar met het trekken aan graspollen door dreigende meeuwen. In een situatie waarin de mens aarzelt hoe verder te gaan, ziet men vaak dat hij zich achter het oor krabt, de neus snuit, de haartooi bijwerkt of een ander op dat ogenblik functioneel irrelevant gedrag uitvoert (oversprong). Reeds Darwin (1872) betoogde, dat de menselijke mimiek een ambivalente uiting van gelijktijdig aanwezige tegenstrijdige neigingen is. Met toepassing van deze gedachte heeft Lorenz (1943) de vorm van de mimiek van honden, Leyhausen (1956) houdingen van katten en Kühme (1961) de 'slurfmimiek' van olifanten als een resultaat van simultane activering van de systemen voor aanval en voor vlucht uitgelegd (fig. 3).

Voor de mens (en voor de apen) is de opbouw en de veroorzaking van de gezichtsmimiek door verschillende onderzoekers (o.a. Van Hooff, 1962, 1971; Andrew, 1963; Brannigan & Humphries, 1972) nader onderzocht; hun resultaten suggereren, dat nog meer systemen bij de veroorzaking van deze signalen betrokken zijn, zonder echter het principe van de ambivalentie-hypothese te weerspreken.

Ten derde wil ik nagaan of ook bij de mens deblokkerende mechanismen voorkomen, die aan door zintuigen opgevangen prikkels een voor het oproepen van elke bepaalde gedraging karakteristieke effectiviteit toekennen, zodat een handeling (eventueel 'tegen beter weten in') reeds door slechts enkele voor haar opwekking hoogwaardige elementen van de adequate prikkelsituatie (z.g. 'sleutel'-prikkel) kan worden opgewekt.

Tal van dieren (bijvoorbeeld pauw, olifantsrups, pauwoog-pijlstaartvlinder, pauwoog-prachtbaars) gebruiken op ogen gelijkende vlekpatronen voor het afschrikken van roofvijanden. Ook de mens ondervindt het plotseling vertonen van zo'n patroon als een schok; temidden van allerlei willekeurige figuren trekt een patroon van concentrische ringen het sterkst onze aandacht.

Schmidt (1957) onderzocht met vlakke modelfiguren op grond van welke kenmerken de mens de gelaatsuitdrukking lachen als zodanig

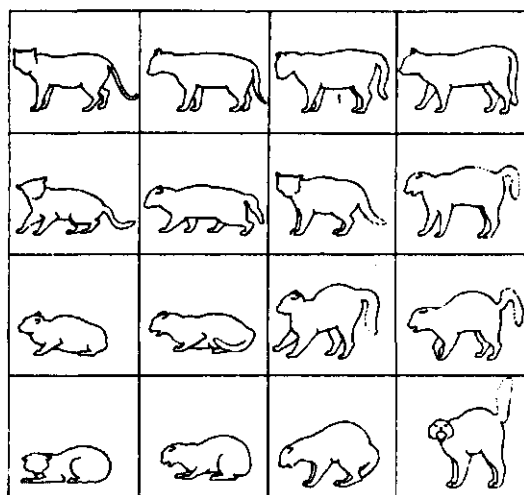
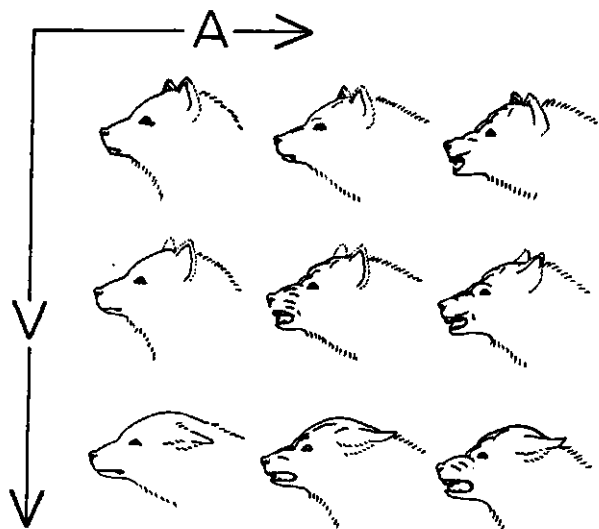


Fig. 3. Ambivalentie tussen de neigingen tot agressie (A) en vlucht (V) in de gezichtsuitdrukkingen van honden (naar Lorenz, 1943) en de lichaams-houding van katten (naar Leyhausen, 1956). De figuren moeten als een grafiek worden gelezen.

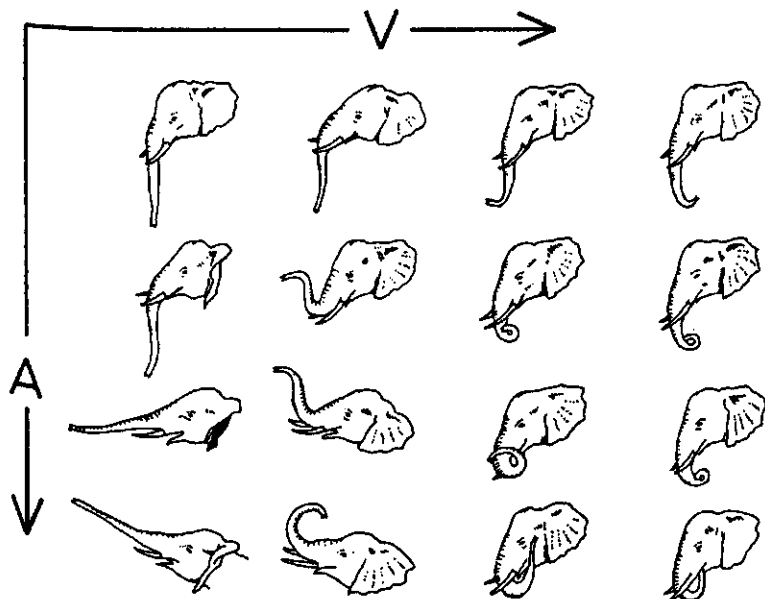


Fig. 3. vervolg. Ambivalentie tussen de neigingen tot vlucht (V) en agres-
sie (A) bij olifanten. Naar Kühme (1961).

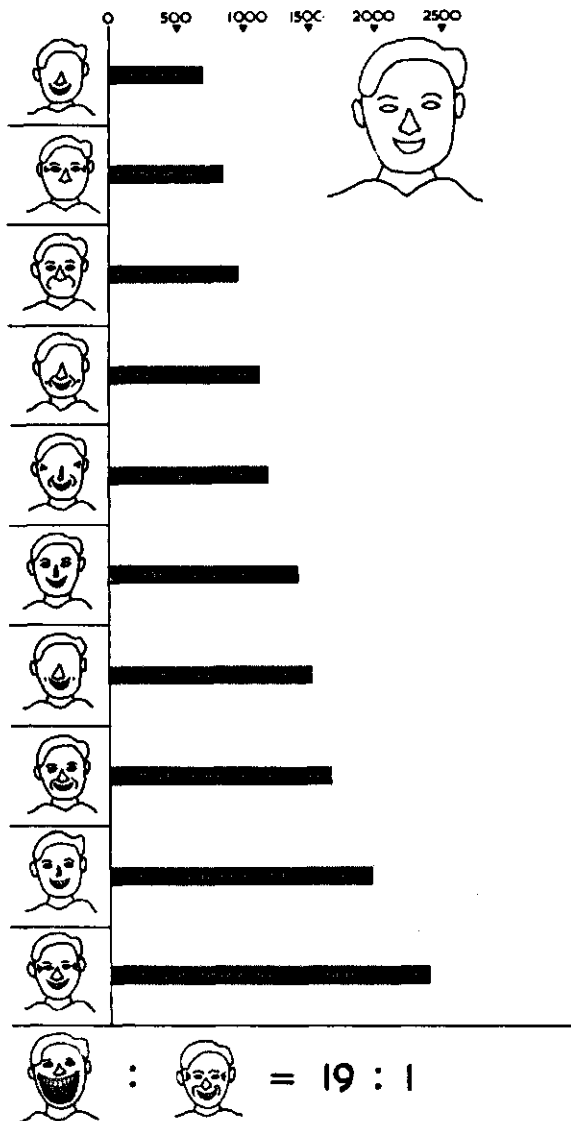


Fig. 4. Relatieve bijdrage van verschillende kenmerken uit een standaard gezicht (inzet) tot de gelaatsuitdrukking lachen, volgens een waardering door proefpersonen. Onder: vergelijking van de waardering voor een supernormaal (links) en een optimaal model (rechts). Naar Schmidt (1957).

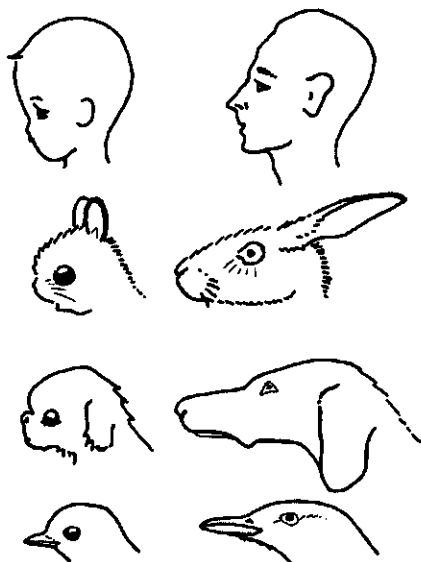


Fig. 5. Voorstelling van het 'Kindchenschema' van Lorenz (1943). Links gezichten, die bij een mens de neiging tot vertroetelen opwekken; rechts gezichten die op de mens de indruk van stoerheid en zelfstandigheid maken.

herkent. Personen, die deze beelden moesten vergelijken, bleken de mondstand als het belangrijkste kenmerk te beschouwen. Zeer belangrijk was ook de aanwezigheid van de ogen, terwijl het lacheffect verhoogd werd bij aanwezigheid van (in volgorde van belangrijkheid) wangplooien, tanden, oogplooien, een brede neus, en kuiltjes in het verlengde van de mondhoeken. De verkregen gegevens pleiten ervoor, dat voor dit gedrag de regel der heterogene summatie opgaat. Supernormale modellen zijn vooral door vergroting van de mond gemakkelijk te verkrijgen (fig. 4).

Lorenz (1943) heeft erop gewezen, dat mensen die huisdieren houden om ze te kunnen vertroetelen daarvoor diersoorten met hoge voorhoofden, relatief grote ogen, korte 'wipneuzen' en korte aangezichten kiezen. Deze eigenschappen zijn karakteristiek voor het babygezicht (fig. 5). Men geeft ze vaak aan poppekoppen en aan kinderen en dieren in tekeningen voor kinderboeken (Rie Cramer, Bambi). Om Lorenz's bewering te toetsen, vervaardigden Gardner & Wallach

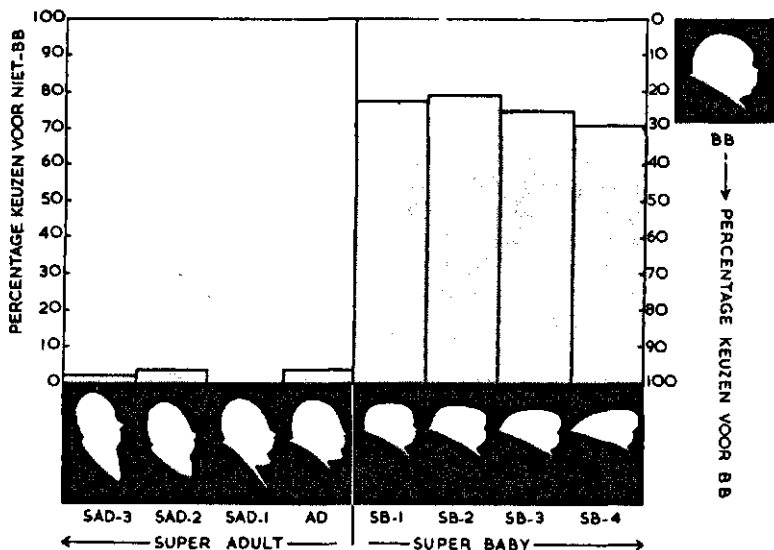


Fig. 6. De resultaten van de proeven van Gardner & Wallach (1965) over het 'Kindchenschema'. Het normale baby-profiel (BB) werd telkens tegenover het normaaladulte (AD), de superadulte (SAD,1,2,3) en de superbaby profielen (SB,1,2,3,4) aangeboden. De grijze kolommen geven voor elke combinatie aan in welke mate het van BB afwijkende profiel werd gekozen.

(1965) een reeks silhouetten van koppen, variërend van een in de lengte gerekt tot een in de lengte samengedrukt mensenhoofd en boden deze aan studenten ter keuze tegenover een correct babysilhouet aan (fig. 6). De voorkeur bleek inderdaad niet naar het normale BB-hoofd, maar naar de 'supernormale' hoofden (SB) met overdreven babykenmerken te gaan. Rensch (1963) liet proefpersonen uit reeksen afbeeldingen waarin hij, in verschillende combinaties, verschillende lichaamskenmerken van de mens kwantitatief had gevarieerd en overdreven, de mooiste kiezen. Figuur 7 geeft hiervan een voorbeeld; men bleek gemiddeld de voorkeur te geven aan modellen waarin een kenmerk boven het normale was overdreven. Ongetwijfeld zijn de pin-up girls en bodybuilders in onze cultuur een gevolg van deze voorkeur voor het supernormale. Ook in de kunst, de mode, in het ontwerpen van uniformen en in de reclame (fig. 8) maakt men van het bestaan

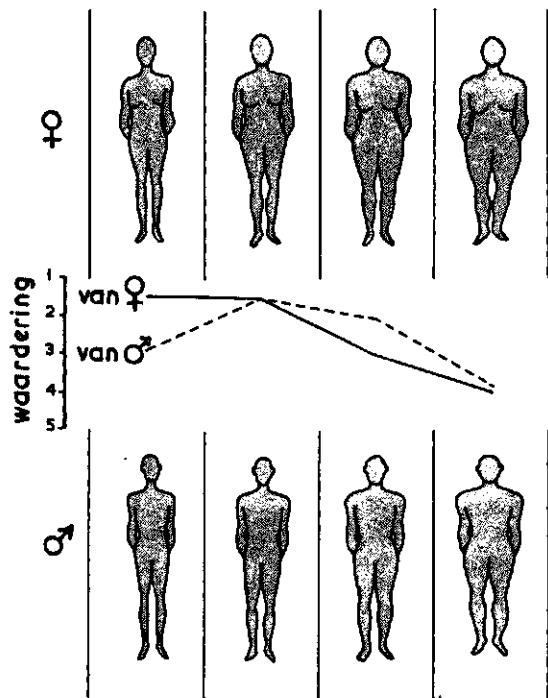


Fig. 7. Gemiddelde waardering (1 is hoogste, 5 is laagste score) van menselijke silhouetten door proefpersonen (de waarderingen door mannen en vrouwen, die onderling weinig verschillen, zijn samengenomen).

van deblokkerende mechanismen in de mens gebruik.

Ten vierde moeten wij ons afvragen of ook bij de mens, tijdens de ontwikkeling van het individuele gedrag, opgedane ervaring langs een genetisch geprogrammeerde weg wordt geïncorporeerd.

Het onderscheiden van verschillende perioden in de individuele menselijke ontwikkeling, waarin bepaalde ervaringen moeten worden opgedaan die voor het latere leven van essentiële betekenis zijn, is, sinds Freud de psycho-analyse bracht, in de psychologie en psychiatrie zeer gebruikelijk. De evidentie hiervoor berust meestal op onderzoek van pathologische afwijkingen, vooral verkregen met de introspectieve methode der psycho-analyse. Ethologisch onderzoek aan de mens is nog niet zo lang op gang dat wij over, de gehele ontwikke-

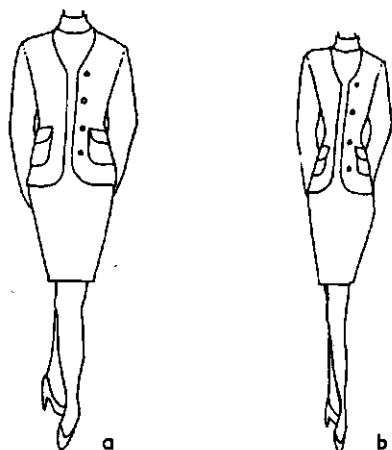


Fig. 8. Gemiddelde maten van mannequins (a) vergeleken met maten, zoals gebruikelijk zijn in mode- en reclametekeningen. Naar een ongepubliceerd onderzoek van H. Groenewold (1955).

lingsperiode bestrijken, beschrijvingen van het gedrag van individuele personen kunnen beschikken; experimenten over de ontwikkeling van de mens zullen meestal ontoelaatbaar zijn door risico's die zij voor de persoon zouden kunnen hebben. Door de ethologie geïnspireerd is echter het onderzoek van Ahrens (1954), die met het aanbieden van modellen onderzocht of het herkennen van de ouders door een kind in het eerste levensjaar op een geprogrammeerd leerproces berust (fig. 9). Hij vond dat een kind in de eerste maand al op donkere vlekken op lichte achtergrond reageert, maar spoedig sterker reageert op een patroon van vlekken naast elkaar. In de loop van de derde maand treedt glimlachen alleen op wanneer behalve de beide vlekken ook de bovenste helft van een gezicht wordt vertoond. Enkele weken later is het gehele gezicht nodig maar kan de mond nog ontbreken. In de vijfde en zesde maand worden de mond en het bovenlichaam aan het beeld toegevoegd terwijl de ogen steeds meer gedifferentieerd moeten worden om een goede reactie te geven. Het individueel herkennen van de verzorgster volgt pas na de zevende maand.

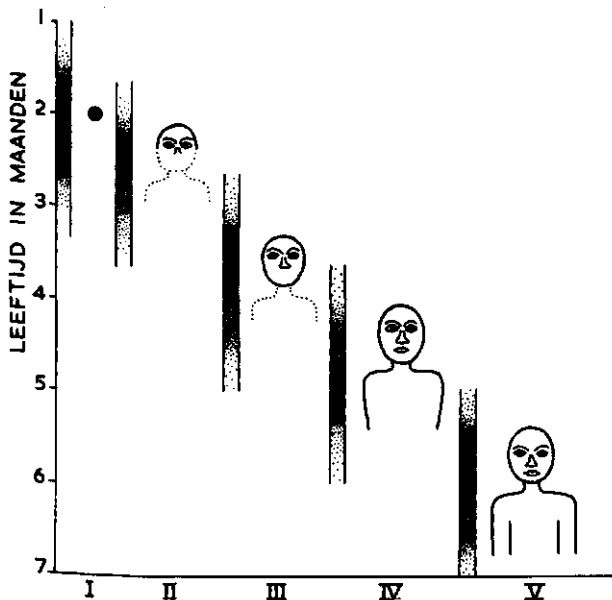


Fig. 9. Schema van de volgorde (vijf stadia) waarin bij een baby de kennis van het menselijk gelaat zich ontwikkelt. Na het 5e stadium wordt het herkennen van individuele personen geleidelijk aan merkbaar. Naar Ahrens (1954).

Bestaan er tussen mens en dier principiële verschillen in gedragsstructuur?

Ook wanneer men nu uit het bovenstaande de conclusie zou trekken dat bij de mens een genetisch gefundeerde organisatiestructuur van het gedrag aanwezig is, kan men nog verder zoeken naar eigenschappen die de mens kwalitatief anders zouden maken dan elke andere diersoort. Men heeft wel gedacht dat het gebruik van werktuigen typisch zou zijn voor de mens. Er is echter een graafwesp die een steentje gebruikt om het vulmateriaal in zijn nestingang aan te stampen; de schuttersvis *Toxotes jaculator* schiet waterdruppels naar een boven de wateroppervlakte op een plant zittend insect. Eén van Darwin's Galapagos-vinken gebruikt een takje of cactusstekel om insectenlarven uit hout te peuteren. De Egyptische gier gooit struis-

vogeleieren stuk met een steen. Een zeeotter gebruikt een steen als aambeeld om zwemmend op zijn rug mosselen stuk te slaan. Chimpansees vangen termieten door in de gaten van de nesten stokjes te steken, waarvan zij eerst de bladeren hebben afgehaald. Ook maken chimpansees sponzen van gekauwde bladeren om water te zuigen uit holten waarin zij met hun bek niet komen konden en gebruiken zij bladeren als toiletpapier (Van Lawick-Goodall, 1968). En in het laboratorium konden chimpansees stokken in elkaar schuiven en kisten opstapelen om zodoende voedsel binnen hun bereik te brengen. Werktuiggebruik is dus geen criterium waarmee een scherpe scheiding tussen mens en dier mogelijk is.

Men heeft ook wel beweerd dat alleen de mens cultuur zou hebben maar dieren niet. Om het begrip cultuur te definiëren, moeten wij ons realiseren, dat er in principe drie wijzen zijn waarop een individu in het bezit van informatie kan zijn gekomen. Ten eerste kan hij die informatie hebben meegekregen in zijn genen, ten tweede kan hij die informatie door een 'trial and error' leerproces zelf hebben opgedaan, daartoe al of niet door andere individuen gestimuleerd. Ten derde kan hem de informatie door anderen rechtstreeks zijn doorgegeven; en dit nu is cultuur. Inderdaad heeft deze laatste mogelijkheid zich bij de mens ontzaglijk ontwikkeld, maar hij ontbreekt bij dieren niet. Zo bestaan bijvoorbeeld tussen bavianentroepen in verschillende woongebieden in Oost-Afrika detailverschillen in gewoonten, die aanpassingen zijn aan eigenaardigheden van het woongebied en die door de jongen van de ouderen worden overgenomen (Washburn, pers. meded.). Japanse onderzoekers (Kawai, 1965) vonden bij de aap *Macaca fuscata*, dat zich binnen één troep door imitatie van het gedrag van een twee jaar oud wijfje, de gewoonte ontwikkelde om baltaten in het water te wassen. Deze handeling waartoe de aap spontaan het initiatief had genomen, werd van generatie op generatie overgeleverd.

Dat bij de mens cultuur een grote vlucht kon nemen is zeker in de hand gewerkt door het feit dat hij een taal bezit, waarin hij met woorden zaken of begrippen kan aanduiden. Hij kan dus over dingen spreken en bovendien kan hij die taal opschrijven en langs schriftelijke weg informatie aan volgende generaties overdragen. De communicatiehandelingen, waarvan in sommige voordrachten sprake was, kunnen wel dienen om een mededeling te doen over de motivatietoestand van het individu dat de handeling uitvoert en soms kan er

een aanwijzing mee worden gegeven, maar een begrip kan er niet mee worden aangeduid. Pogingen om aan apen een gesproken taal te leren, hebben steeds gefaald, maar toch is recent op twee wijzen aangetoond dat chimpansees met begrippen kunnen werken. Het echtpaar Gardner (1969) is er in geslaagd aan een chimpansee een gebarentaal te leren zoals die voor communicatie bij doofstommen wordt gebruikt. Begrippen als tuin, bloem, paard, beer, verstoppertje spelen, inpakken, enz. konden door een gebaar worden aangeduid. De aap gebruikte de doofstommentaal zelf en begreep hem wanneer mensen

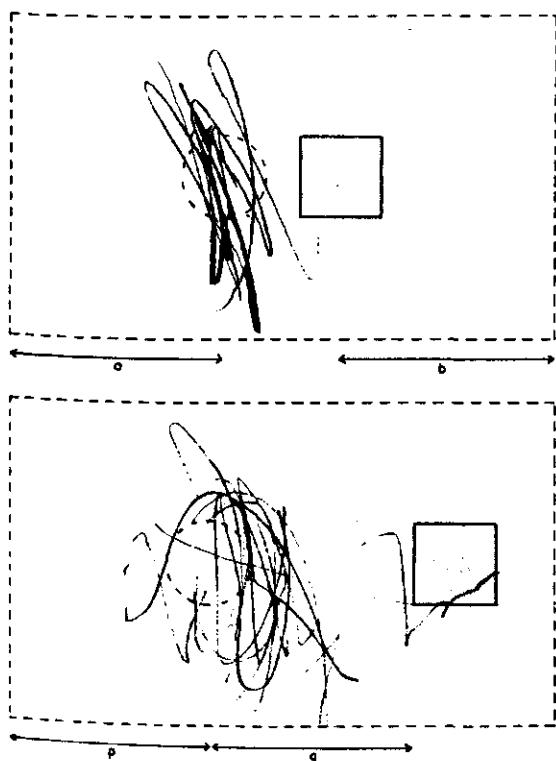


Fig. 10. Localisatie van krabbels door een chimpansee, in balans met een aangeboden figuur (grijs vierkant op rechthoekig papier). In het bovenste voorbeeld plaatst de aap de krabbels zo dat $a=b$, en het onderste zo dat $p=q$. Naar Morris (1962).

deze gebruikten. Premack (1971) leerde een chimpansee stukken plastic, die in kleur, grootte en vorm verschilden, als symbolen voor begrippen te gebruiken. Aan de stukken waren magneten bevestigd, waardoor ze op een metalen plaat in verticale rijen tot zinnen konden worden aaneengeschakeld. Het was o.a. mogelijk met deze zinnen de aap orders over te brengen, die dan goed werden uitgevoerd. Dit werk geeft bovendien mogelijkheden voor onderzoek naar de biologische basis van taalstructuur, van het bestaan waarvan men zich in de moderne psycholinguïstica sterk bewust is geworden.

Tenslotte zouden wij ons nog kunnen afvragen of kunst bij dieren voorkomt, gevoel voor esthetica. In de eerste plaats moet dan worden gewezen op de Australische priëlvogels die hun nesten met kleurige vruchten, bloemen, opvallende bladeren of korstmossen versieren. Voorts heeft Rensch (1965) aan vissen, vogels en zoogdieren in keuzeopstellingen regelmatige, tegenover onregelmatige figuren aangeboden en gevonden dat in het algemeen aan regelmatige figuren de voorkeur wordt gegeven. Morris (1962) en Rensch hebben mensapen laten schilderen. Zij vonden daarbij dat de apen inzicht in compositie vertoonden door in aan hen voorgelegde figurenconstellaties door bepaalde vervlekken een evenwicht te brengen (fig. 10). Morris meent, dat het tekenen van de mensapen even ver gaat en op dezelfde basisprincipes berust als het tekenen van kinderen tot aan het vierde jaar (fig. 11).

Wanneer inderdaad het gedrag van de mens op in principe gelijke



Fig. 11. De verst voortgeschreden differentiatie tot nu toe waargenomen in tekeningen van apen (links, chimpansee) vergeleken met de eerste afbeelding van een gezicht door een menskind (rechts). Naar Morris (1962).

wijze is opgebouwd als dat van dieren, uit dezelfde soorten eenheden bestaat, en zich op overeenkomstige wijze tijdens het leven van het individu ontwikkelt, dan mag van de ethologische benaderingswijze een belangrijke bijdrage tot de kennis van het menselijk gedrag worden verwacht. Deze bijdrage moet in de eerste plaats komen van een bestudering van het gedrag van mensen met behulp van de denk-, waarnemings- en, waar mogelijk en ethisch toelaatbaar, experimenteerwijze van de ethologie. Resultaten van onderzoek bij dieren zullen van grote waarde zijn om de probleemstelling te ontwikkelen, men zal er zich echter voor moeten hoeden het beeld, dat op grond van een analyse van een bepaalde diersoort is verkregen, zonder meer als model naar de mens te extrapoleren.

Toepassing van ethologische methodiek op menselijk gedrag

Van praktische betekenis is de ethologische inbreng bij het ontwikkelen van pedagogische maatregelen en programma's die de ontwikkeling van de individuele mens zo optimaal mogelijk moeten laten verlopen, en voorts wanneer wij door het manipuleren van omgevingsfactoren die het gedrag van mensen beïnvloeden, aspecten van menselijk gedrag die voor het algemeen en persoonlijk belang schadelijk zijn, zouden willen trachten te voorkomen of beperken.

Opvoedkundige theorieën zijn tot nu toe sterk onderhevig geweest aan mode, sterk beïnvloed door filosofieën over wat men in een periode goed, prettig voor de kinderen, prettig voor de ouders, leerstellig of ethisch vond. Wat wij echter vooral dienen te weten om tot een goede pedagogie te komen, is de wijze waarop de ontwikkeling van de organisatiestructuur is geprogrammeerd. Onze pedagogische maatregelen moeten zo goed mogelijk in dit natuurlijke programma passen. Door vergelijkingen met dieren weten wij dat er zo'n programma moet zijn, maar uitsluitend door studie van de mens zelf, kunnen wij dat programma in details leren kennen.

Bij het denken over dit genetisch vastgelegde en aan de oecologische nis van de mens aangepaste programma, moeten wij ons realiseren of wij nog inderdaad in de nis leven waarop ons programma is ingesteld. (De oecologische nis is het complex van voor een soort essentiële levensomstandigheden.) Ca. 2½ miljoen jaar geleden ontstonden anthropoïden die wij als mensen beschouwen, in het proces van mutatie en selectie aangepast aan het leven in een savanna-achtig land-

schap. Aanvankelijk voorzag de mens in zijn onderhoud door het verzamelen van voedsel en door jacht en visserij; later (ca. 10.000 jaar geleden) ontwikkelde hij landbouw. Lange tijd moet hij in kleine, uit één of enkele families bestaande, groepen hebben geleefd, zoals dat nu bijvoorbeeld nog bij de bosjesmannen gebruikelijk is. Pas ca. 50.000 jaar geleden hadden zich echter grotere conglomeraties ontwikkeld en daarmee ging samen, dat de mens de hem omgevende natuur in sterke mate veranderde. Dit proces is sindsdien in versneld tempo voortgegaan, vooral in de laatste eeuw. Deze snelheid zou voor het mechanisme van evolutionaire aanpassing van ons genoom zeer wel te groot geweest kunnen zijn om met de nieuwe gewijzigde omstandigheden gelijke tred te kunnen houden. Dit nog temeer omdat wij met de moderne geneeskunde de selectiekracht aantasten. De mogelijkheid bestaat daarom, dat wij nu een milieu hebben uitgedacht, dat niet langer optimaal is voor sommige aspecten van onze genetisch geprogrammeerde ontwikkelingsprocessen. Nog nergens is de ethologie van de mens ver genoeg voortgeschreden om zich hierover verantwoord te kunnen uitspreken en dus ook om er strikte voorschriften, richtlijnen en therapieën op te kunnen baseren. Er zijn echter tal van problemen aan te wijzen voor de oplossing waarvan een ethologische aanpak wenselijk lijkt; ik wil hiervan in het volgende enkele voorbeelden geven.

Hospitalisme Een aantal psychiaters, waarvan hier vooral Goldfarb, Spitz en Bowlby genoemd moeten worden, constateerde bij kinderen die tussen leeftijden van zes maanden tot vijf jaar geruime tijd zonder hun moeder of vaste verzorgster in tehuizen waren opgenomen, een syndroom van gedragsafwijkingen dat de naam 'hospitalisme' heeft gekregen. Het wordt door deze onderzoekers toegeschreven aan het gebrek aan regelmatig contact met eenzelfde moederfiguur. Vooral door de psycho-analyticus Bowlby (1969) werd dit syndroom met bepaalde resultaten van ethologisch onderzoek in verband gebracht. En hoewel het aangevoerde feitenmateriaal nog als onvoldoende moet worden beschouwd om het effect van deprivatie, vooral op langere termijn, te bewijzen (De Wit, 1962; O'Connor, 1971) verdient de interpretatie van Bowlby hier alle aandacht.

Ook al voldeed het hospitaalsysteem aan hoge eisen van lichamelijke verzorging, één factor ontbrak: het voortdurende contact van het kind met de eigen moeder. Bij tal van verschillende diersoorten, voor-

al onder de zoogdieren en de vogels, zorgen een aantal speciale gedragsmechanismen voor het ontstaan, de ontwikkeling en het handhaven van dit contact. Een individuele herkenning tussen ouder en jong wordt zeer spoedig bewerkstelligd; bij sommige vogels (bijvoorbeeld zeekoet, Tschanz, 1968) begint dit zelfs al vóór uitkomen van het ei, via geluid. Vreemde jongen worden meestal niet geaccepteerd en verstoten (bijvoorbeeld bij wildebeesten). Het bestaan van zulke mechanismen laat zien, dat het verzorgen van het jong door de eigen moeder een belangrijke overlevingswaarde moet hebben. Bowlby meent dat de hechte band tussen moeder en jong in de eerste plaats door zijn waarde voor de bescherming tegen roofvijanden is geëvolueerd. In overeenstemming hiermee is de waarneming van Anderson (1972), dat in een groep moeders die zich bij hun met elkaar spelende kinderen bevinden, elke moeder steeds zoveel mogelijk frontaal naar haar kind toegekeerd is opgesteld (onafhankelijk van de afstand waarop het kind zich bevindt) en onrustig wordt zodra het kind zich even achter haar bevindt.

De hechte band wordt met verschillende middelen bereikt. Blurton-Jones (1972c) argumenteert uitvoerig, op grond van vergelijkend ethologische waarnemingen, dat het menskind, meer dan nestblijvende jongen van andere dieren, eraan is aangepast om door de moeder te worden gedragen en niet om ergens voor lange tijd te worden gestald in een veilig nest. Nauwkeurige ethologische beschrijvingen van het gedrag van moeders met jonge kinderen, die Konner (1972) bij Bosjesmannen maakte, geven inzicht in de mechanismen waarmee de hechte relatie tussen moeder en kind wordt opgebouwd en gehandhaafd.

Belangrijk in deze relatie is het persoonlijk herkennen van de moeder door het kind. We hebben boven reeds gezien, hoe het kind in de eerste zes maanden een mens, maar daarna persoonlijk de moeder (of verzorgster) leert kennen. Het hospitalisme treedt nu na deze kritische zesde maand op, indien de verzorgster niet continu blijft, maar zoals dat in inrichtingen gebruikelijk is, telkens weer door een andere persoon wordt afgelost. Het zonder moeder opgenomen kind vertoont dan eerst de z.g. 'protestfase' van het syndroom, die enkele uren tot één of meer weken kan duren, waarin het luide huilbuien heeft, wild in de wieg beweegt, voor zover het daartoe in staat is zoekbewegingen naar de moeder uitvoert, en toenadering van anderen afwijst. In de tweede, z.g. 'wanhoopsfase' nemen de bewegingen af en

wordt het huilen meer monotoon; het kind raakt teruggetrokken en inactief. In de derde 'verwijderingsfase' gedraagt het kind zich, oppervlakkig beschouwd, weer wat meer sociaal, maar het toont toch ten opzichte van niemand de affectieve binding die voor normale kinderen van deze leeftijd karakteristiek is. Blijft de opname in de inrichting en de wisseling van verzorgster voortduren, dan raakt het kind steeds meer in zichzelf gekeerd en meer in zaken dan in mensen geïnteresseerd. En hoewel het kind opgewekt en niet onaangepast kan lijken, blijkt het voor personen onverschillig te zijn geworden. De verklaring die Bowlby voor het hospitalisme-syndroom geeft, komt er op neer, dat de baby, omdat hij op zijn activiteiten t.o.v. de moeder niet in antwoord de terugkoppelingsprikkels krijgt die hij volgens zijn genetisch bepaald ontwikkelingsprogramma zou moeten ontvangen, in de harmonische uitvoering van dit programma wordt gestoord. Het kind ontwikkelt zich dan in een alternatieve richting tot een individu dat wij in onze maatschappij asociaal zouden noemen en soms later als misdadiger zullen bestempelen, maar dat misschien toch nog wel degelijk aangepast genoemd zou kunnen worden, namelijk aan de toestand waaronder de ontwikkelingsafwijking bestond: het ontbreken van een vaste moederfiguur.

Een belangrijke handeling waarmee de baby een reactie van de moeder uitlokt is het glimlachen. Reeds werd het 'deblokkerend mechanisme' besproken, waardoor wij bij waarneming van de verschillende karakteristieke kenmerken van een glimlach eveneens tot lachen worden gedwongen, terwijl bovendien onze stemming wordt beïnvloed. Omdat deze reactie na de zesde maand steeds meer op één bepaalde persoon raakt ingeprint onder uitsluiting van andere personen, ontvalt na deze leeftijd aan een gehospitaliseerd kind dit mechanisme tot contactzoeken; het licht niet meer en lokt dus ook niet de vereiste terugkoppeling uit.

Sexuele inprenting Het door Kruijt besproken, bij vogels gevonden verschijnsel, dat een dier kennis van de toekomstige geslachtspartner door een leerproces verwerft in een periode waarin hij nog niet geslachtsrijp is, komt volgens Meves (1967, 1971) ook bij de mens voor. Deze psychiater is geneigd te geloven dat in dit proces twee fasen onderscheiden kunnen worden. Op vier tot zevenjarige leeftijd zouden kinderen in niet-erotische toestand een algemene, maar relatief irreversibele, kennis opdoen ter herkenning van de toekomstige geslachts-

partner en de zelf te spelen rol. Fixatie op een bepaalde partner of situatie (en bij fetisjisme een object) zou later optreden tijdens een toestand van hoge bereidheid tot sexualiteit, en niet aan een gevoelige periode gebonden zijn.

Het ligt voor de hand om vooral in de eerste inprentingsfase naar mogelijke oorzaken voor homosexualiteit te zoeken. Vergelijking met wat bij dieren over dit verschijnsel bekend is (Morris, 1952, 1955), leert ons, dat het wijs is hier met de mogelijkheid van verschillende veroorzakende factoren rekening te houden en in principe een onderscheid te maken tussen keuze van een partner van het eigen geslacht en zich gedragen als het andere geslacht (pseudo-mannelijk of pseudo-vrouwelijk gedrag), alsook tussen een incidenteel en een bij voorkeur optreden van deze verschijnselen.

Interactie tussen gedragssystemen De ethologische gedachtengangen over gedragssystemen en over de effecten wanneer onverenigbare systemen gelijktijdig worden geactiveerd, hebben Groen (Groen & Welner, 1966; Groen, 1969) geïnspireerd tot een hypothese over het ontstaan van psychosomatische storingen, zoals migraine, verhoogde bloeddruk, maagzweren, enz. Hij wijst er op, dat met activering van een gedragssysteem niet alleen dwarsgestreepte spieren, maar ook verschillende door het autonome zenuwstelsel geïnnerverde spieren en klieren van de inwendige organen zijn gemoeid. Voor patiënten met psychosomatische stoornissen is het kenmerkend, dat zij hun openlijk gedrag – de acties dus van hun skelet- en gelaatsspieren – afremmen. Gesuggereerd wordt nu, dat daarbij de autonome processen onverminderd of zelfs versterkt voortgaan en dat dit door leerprocessen ('instrumental conditioning' van vegetatieve verschijnselen, zoals door Miller, (1969) en medewerkers aangetoond), eventueel al tijdens de jeugd, wordt verstevigd en bestendigd. Groen (1955) heeft ook op de mogelijkheid gewezen, dat activiteiten van het viscerele systeem, die op een ogenblik niet functioneel relevant zijn, als 'oversprong' zouden kunnen optreden. Baerends (1968) heeft getracht in dit kader een hypothese op te stellen over de veroorzaking van psychogene jeuk.

De opbouw van een harmonische interactie van gedragssystemen en de invloed daarop van leerprocessen tijdens de ontogenie, was het onderwerp van het onderzoek van Kruijt (1964) over de ontwikkeling van het sociale gedrag van Bankivahoenders. Hierbij bleek, dat hanen hun soortspecifieke dreig- en baltshandelingen alleen dan in de ge-

schikte situaties en op de juiste wijze konden vertonen, wanneer zij gedurende bepaalde perioden in hun jeugd ervaringen hadden opgedaan met soortgenoten. Terwijl het kuiken opgroeide, kwamen de gedragssystemen voor vlucht, voor aanval en voor seksueel gedrag achtereenvolgens geleidelijk tot uiting, wat, behalve uit het optreden van nieuwe groepen handelingen, ook bleek uit een inperking van de mogelijkheden van eerder aan de dag getreden systemen. De wederzijdse inhiberende invloed, die verschillende gedragssystemen van gelijke orde op elkaar uitoefenen, heeft volgens Kruijt een stabiliserende invloed op het gedrag. Dieren die in het eerste levensjaar van contacten met soortgenoten waren verstoken, missen deze stabiliteit in hun gedrag in een mate die ervan afhankelijk is wanneer en hoelang dit contact werd verhinderd. Hun agressie en hun vluchtgedrag kunnen plotseling in elkaar overgaan en fel uitschieten; deze reacties zijn vaak ondoelmatig op de situatie afgestemd. Harlow's proeven (Harlow & Harlow, 1962) wijzen erop, dat ook bij rhesusapen een harmonische integratie van de verschillende gedragssystemen via ervaring in de jeugd, d.w.z. tijdens spel, verkregen wordt. Verscheidene van de bij deze dieren met experimenten verkregen gedragsafwijkingen – waarvan sommige treffende overeenkomst vertonen met 'case histories' uit de psychiatrische literatuur – bleken bij gelijke behandeling reproduceerbaar. Dit opent de gelegenheid om langs de weg van dierexperimenten ons inzicht in de mogelijke oorzaken van deze psychische stoornissen van de mens aanzienlijk te verdiepen. Ploog (1958, 1963) meent dan ook, dat het ethologische model van een organisatie-structuur, bestaande uit met elkaar geïntegreerde en interfererende systemen, zal helpen om tot een begrip te komen van oorzaken van sommige endogene psychosen (zoals acute schizofrenie), waarbij verschillende gedragssystemen of onderdelen ervan, plotseling, vaak met geringe relevantie tot de situatie, en in slecht gecoördineerde afwisseling, tot uiting komen. Ploog pleit ervoor om bij het onderzoek van deze psychopathiën aan de studie naar de oorzaken van de desintegratie van het 'Wirkungsgefüge' hoge prioriteit te geven.

Interactie tussen twee gedragssystemen kan nog bij twee andere gedragsstoornissen als oorzaak worden gezien. Meves (1971) vermeldt dat nachtelijke angstaanvallen (*pavor nocturnus*), zoals die bij sommige kinderen regelmatig voorkomen, vergezeld van dromen waarin zij zich bedreigd voelen, verdwijnen wanneer men zulke kinderen tijdens de therapie geregeld gelegenheid geeft tot agressief spel. Door

deze behandeling zou weer een harmonisch evenwicht tussen de neigingen tot aanval en vlucht worden ingesteld. Tinbergen & Tinbergen (1972) trachten het syndroom van kinderlijk autisme vanuit ethologisch gezichtspunt te benaderen in de zin van een conflict tussen de neiging tot aansluiting bij anderen en de neiging tot vluchten. Zij suggereren, dat bij autistische kinderen het vluchtsysteem een extreem lage drempelwaarde heeft en bepleiten een therapeutische behandeling, waarbij de neiging tot vluchten doelbewust omlaag wordt gebracht.

Agressie Tegenwoordig wordt agressie als een van de gevaarlijkste bedreigingen voor de mensheid beschouwd. Enerzijds denkt men daarbij aan agressie, die in groter groepsverband wordt bedreven, variërend van gelocaliseerde rellen en gewelddadigheden (Franse en Japanse universiteiten, Ulster) tot oorlogen tussen statenblokken met wapens van ongeremde vernietigingskracht. Anderzijds is men beducht voor agressieve conflicten tussen personen of kleine groepen in de werk- en woonsfeer, die bijvoorbeeld in verband worden gebracht met verschijnselen als flatneurose en jeugddriminaliteit. Of agressief gedrag tegenwoordig per individu gemiddeld vaker voorkomt dan vroeger, is moeilijk te zeggen. De geschiedenis kent vele voorbeelden van een verbijsterende agressiviteit. Sociaal gezien kan men daarbij twee vormen onderscheiden: onderlinge agressie tussen personen binnen een groep en gezamenlijke agressie tegen een andere groep. De neiging om zich met een leider en een groep te identificeren, die waarschijnlijk een hoge overlevingswaarde heeft bij confrontatie met een vijandelijke groep, baant de weg voor overgangen van de eerste categorie naar de tweede. Wanneer de ruimte en de levensomstandigheden redelijk goede mogelijkheden tot uitwijken laten, zoals bij nomaden die van jacht, veeteelt of het verzamelen van voedsel leven, uit zich de agressie meestal in openlijke, op verjagen gerichte strijd. Daarentegen heeft de agressie in gevestigde landbouwgemeenschappen (Edgerton, 1971; Alland, 1972), waar uitwijken onmogelijk of op zijn minst zeer onaantrekkelijk is, vaak de verstolen vorm van gifmoord en hekserij (waarvan de psychosomatische invloed niet te onderschatten valt). Nemen wij aan, dat ook bij de mens agressie een natuurlijk middel is om voor zich en zijn nakomelingen gunstige levensomstandigheden te verzekeren, dan moeten wij ons afvragen of toeneming van de bevolkingsdichtheid, agressie vaker en in versterkte mate zal doen voorkomen. Een hoog ontwikkelde technologie zal het

gevaar van de agressie nog meer vergroten.

Bestudering van de agressiviteit wordt dan ook van hoge urgentie geacht en verschillende richtingen van de gedragswetenschappen houden er zich nu mee bezig. Hoogst verwarrend is daarbij, dat men gewoonlijk niet of slechts slordig definieert wat men daarbij precies onder agressie verstaat. Dit wordt vaak impliciet en vanzelfsprekend aangenomen. Het komt dan vrijwel steeds neer op een functioneel begrip, d.w.z. een classificatie vanuit het effect, dat met het gedrag bereikt of beoogd wordt. Aangezien echter het doel van het onderzoek is de schadelijke aspecten van agressie te beperken of te voorkomen, zou men niet met een functionele, maar met een causale definitie moeten werken. Om een machine te kunnen bijstellen, repareren of verbeteren, heeft men in de eerste plaats kennis nodig over de wijze waarop hij werkt.

De etholoog zal dan, via een causale analyse van het totale gedrag, willen streven naar een definitie in het kader van de uit gedrags-systemen opgebouwde organisatiestructuur en hij zal hopen, dat de gedragsfysioloog – op een wijze zoals De Ruiter in zijn voordracht heeft geschetst – zijn onderzoek hierop kan aansluiten en daarmee de kennis van de bouw en werkwijze van het aggressiemechanisme verder zal verdiepen. Intussen kunnen 'gedragsembryologen' gegevens verzamelen over factoren, die de ontogenie ervan beïnvloeden.

Onze huidige ethologische, psychologische en fysiologische kennis biedt tal van verschillende mogelijkheden om deze problematiek aan te pakken, maar geen enkele om reeds nu remedies tegen gevaarlijke agressie op te bouwen. Het is jammer, dat Lorenz' boek 'Das sogenannte Böse' (1963) – hoe waardevol ook door de rijkdom aan interessante waarnemingen en ideeën – in plaats van op de essentiële leemten in onze kennis en op de noodzaak van onderzoek te wijzen, geheel ten onrechte en op een apodictische manier tal van uitspraken over het mechanisme van agressie doet. Lorenz neemt voetstoots aan, dat alles wat men op functionele gronden agressie zou kunnen noemen – en dat is voor hem niet alleen echt dreig- en vechtgedrag, maar ook sport en het bedrijven van kunst en wetenschap – onder controle staat van hetzelfde mechanisme, dat meer nog dan door prikkels van buitenaf, door een inwendig geproduceerde drang wordt gestuwd, die slechts kan worden weggenomen ('afgereageerd') door het uitvoeren van met het mechanisme samenhangende handelingen. Met de uitspraak, dat het hier om een 'aangeboren' mechanisme gaat, wordt op

de door Kruijt (in deze publikatie) gesignaleerde wijze, de vraag naar de factoren, die de ontwikkeling ervan bewerkstelligen, genegeerd.

Terecht is op dit boek van Lorenz scherpe kritiek gekomen van personen, die een onbevooroordeelde ethologische aanpak van het agressieprobleem voorstaan (Barnett, 1967; Hinde, 1967; Tinbergen, 1968); maar helaas was het ook koren op de molen van hen, die op grond van hun eigen, aan die van Lorenz tegengestelde levensfilosofie, de ethologische aanpak vijandig gezind zijn, omdat zij de gedachte aan een genetische basis van menselijk gedrag maar liever willen verwerpen (Montagu, 1968; Hunt, 1970).

Met Lorenz ben ik van mening, dat de mens een systeem (of wellicht meerdere systemen, Hassenstein, 1972) voor agressie moet bezitten, dat via zijn genetische basis is aangepast aan milieumomstandigheden waarin de mens heeft geleefd en tendele nog leeft, maar wellicht niet (dat is een vraag voor nader onderzoek) aan alle hedendaagse milieufactoren, in het bijzonder die van de hoog ontwikkelde landen. We weten, dat het agressieve gedrag kan worden opgewekt door uitwendige prikkels, specifieke zoals een rivaal-soortgenoot, maar ook onspecifieke frustrerende factoren, zoals hindernissen van verschillende aard. We weten, dat de drempelwaarde voor zulke factoren vaak langs nerveuze of langs hormonale weg regelbaar is en dit geeft één mogelijke verklaring voor het feit dat de bereidheid tot het uitvoeren van agressief gedrag kan fluctueren. Het is mogelijk, dat de fluctuaties bovendien nog kunnen worden toegeschreven aan een endogene agressiefactor; spontane impulsproductie door zenuwcellen, zonder dat deze daartoe specifiek zijn aangespoord, is bekend. In hoeverre een hoge bereidheid tot agressie – op welke wijze ook ontstaan – dwingend leidt tot het uitvoeren van een handeling en in hoeverre daarbij het systeem 'ontladen' wordt, is natuurwetenschappelijk onvoldoende geverifieerd. De noodzaak tot 'afreageren' stoelt op het catharsis idee, een erfenis van de oude Grieken, waarvan het tijd wordt, dat de waarde eens grondig experimenteel wordt onderzocht. In ethologische experimenten met dieren waarbij men de bereidheid tot agressie vóór en na het uitvoeren van vechtdrag mat, vond men soms een daling, maar soms ook een stijging van deze bereidheid. De bewering, dat de neiging tot agressie bij de mens zou dalen door een agressieve daad, is dus reeds voorbarig; nòg voorbariger is de bewering, dat dit zou kunnen via gedrag waarvan men niet heeft onderzocht of, en hoe het organisatorisch (dus causaal) met

het mechanisme voor de agressie is verbonden. Onderzoek over de invloed van het aanschouwen van agressief gedrag op televisie of film op het zelf uitvoeren van gewelddadigheden heeft nog niet tot eensluidende resultaten geleid, waarschijnlijk door verschillen in proefopzet (Berkowitz, 1964; Feshbach & Singer, 1971).

Blijkt uit het onderzoek, dat Lorenz' intuïtie (zoals zo vaak het geval was!) toch juist is, dan zal men inderdaad in principe maatregelen kunnen ontwerpen om een sterke en herhaalde prikkeling van het agressieve mechanisme van de mens te beperken en om geactiveerde agressie in niet of minder schadelijke banen te leiden. Zelfs al bewijst dit onderzoek de juistheid van Lorenz' gedachten, dan is het zeker niet overbodig geweest, want het zal dan tevens kunnen helpen om praktisch uitvoerbare remedies te ontwerpen.

Onze huidige kennis van het gedrag bij dieren en hiermee parallel lopende gegevens en gedachten in de psychologie en psychiatrie doen vermoeden, dat de beste bestrijding van ongewenste agressie zal kunnen worden gevonden in opvoedingsmethoden, ontwikkeld op een grondige kennis van de gedragsontogenie van de mens. Het lijkt wel of Lorenz' streven, om toch in ieder geval nog op enig integratieniveau tussen aangeboren en aangeleerde elementen in het gedrag te willen onderscheiden, hem ervan heeft weerhouden het waarborgen van plasticiteit in de ontwikkeling van een gedragspatroon als een in principe belangrijke en waardevolle taak van de genen te zien. Neemt men bijvoorbeeld aan, dat het in een dichtbevolkte gemeenschap voor individuen van een bepaalde soort een hoge overlevingswaarde heeft om een snel te ontketenen agressiviteit te hebben, maar overwegen daarentegen de nadelen van zo'n lage agressiedrempel in een dunbevolkte gemeenschap, dan is het beter, wanneer die agressiedrempel niet genetisch is gefixeerd, maar gedurende de ontwikkeling, bijvoorbeeld onder invloed van het aantal ontmoetingen die het jonge dier met anderen heeft, wordt bepaald. In zo'n geval kan men dus ook experimenteel door aantal en aard van deze ontmoetingen te manipuleren, het gemiddelde agressieniveau van de volwassene beïnvloeden.

Disintegratie In het bovenstaande werd betoogd, dat de potentiële mogelijkheden van het gedragsmechanisme zich slechts goed kunnen ontwikkelen wanneer de juiste, tengevolge van het ontwikkelingsprogramma 'verwachte' terugkoppeling van de activiteiten wordt ontvangen op een wijze analoog aan die waarop een nieuw embryonaal

weefsel door inductie vanuit een eerder geïnduceerd weefsel kan ontstaan. Door deze wisselwerking ontstaat het geïntegreerde gedrag van het individu (Ambrose, 1964: 'an individual is moulded into a unique personality'), maar omdat een deel van de terugkoppelingen van soortgenoten moet komen, is dit principe ook essentieel bij de ontwikkeling van een sociale gemeenschap. De consequentie van deze gedachte is, dat bij het uitblijven van de vereiste terugkoppelingen de integratie niet tot stand komt, of waar hij reeds bestond, gevaar loopt te verbloeden. In een maatschappij, waarin wij zoveel factoren uit het oorspronkelijke milieu van de mens hebben veranderd, moeten we daarom bedacht zijn op de mogelijke disintegratieverschijnselen. In het kader van de individuele persoonlijkheid vraagt men zich dan af of in onze moderne westerse gemeenschap het gevoel van onvrede, nutteloosheid en wanhoop inderdaad toeneemt (en daarmee tevens het druggebruik). In het kader van de sociale gemeenschap lijkt een toename merkbaar van niets ontziende criminaliteit en van conflicten en rellen tussen groepen binnen een gemeenschap, die zich vaak uiten met een vernielende kracht, die even zinloos als benauwend is. Lorenz (1970, 1971) meent inderdaad, dat men hier van disintegratie van het gedrag kan spreken en hij oppert daarvoor een aantal ethologische oorzaken. Net als bij zijn agressieboek kan men betreuren dat het hier om beweringen gaat, die niet door kritisch onderzoek worden geschrapt. Maar net als ten aanzien van de agressie zijn die gedachten zo belangrijk dat zij zulk onderzoek rechtvaardigen en een hoge urgentie geven. Lorenz noemt o.a. de vernieling van de ons omringende natuur, waardoor een mogelijkheid voor specifieke terugkoppelingen van gedragingen wegvalt. Voorts denkt hij aan de voortdurende toename van de op een ieder inwerkende prikkels; doordat er steeds meer mensen komen, die zich met meer goederen omgeven, meer lawaai maken en zelfs, via telefoon en televisie, aandacht vragen wanneer ze fysiek niet terplaatse zijn. We weten uit de proeven met mensen die enige tijd in een constant prikkelarm milieu werden geïsoleerd (Zubek, 1969), dat hierdoor het gedragsmechanisme tijdelijk disintegreert; er zijn aanwijzingen, dat dit eveneens gebeurt bij een prikkeling, die het optimale ver overschrijdt. Eén van de reacties is dan een zich isoleren en afwenden, dat aan autisme herinnert en een vermindering van sociaal gevoel impliceert. Territoria kunnen tegen overprikkeling een beveiliging vormen, maar bij te hoge dichtheid stort het territoriumsysteem in. Een derde punt betreft de betekenis

van traditie voor de integratie van onze op cultuur gebaseerde samenleving. Er zijn aanwijzingen, dat gedragspatronen eerder van ranghogere, dan van ranglagere individuen worden nagebootst; dat zou betekenen dat het rangordesysteem belangrijk zou zijn voor zulke leerprocessen. Tast men – om wat voor reden ook – terecht of ten onrechte de autoriteit van de ranghogere aan, dan valt daarmee een milieufactor weg, die voor zulke leerprocessen bevorderlijk zou zijn. Eén van de oorzaken waardoor in onze maatschappij het gezag van een oudere ranghogere wordt aangetast, is het feit dat door de snelle ontwikkeling van wetenschap en technologie, van de nieuwe generatie vaardigheden en kennis verlangd worden, die de oudere generatie nog niet had en dus ook niet kan overdragen. De antagonistische instelling t.a.v. de oudere generatie – dat ook een biologisch zinvol verschijnsel kan zijn (dispersiemechanisme) – wordt hierdoor vervroegd en verscherpt en komt met de kennisoverdracht in conflict.

Experimenteel is het disintegratieproces bestudeerd door Calhoun in kolonies van ratten en muizen, die de gelegenheid kregen zich binnen een beperkte ruimte, maar met ad libitum voedsel, water en nestgelegenheid, te ontwikkelen. In de rattenproef (Calhoun, 1962) werden de gemiddelde dichtheid en het aantal ontmoetingen tussen dieren van de populatie in een deel van de ruimte verhoogd door hen te leren bij voorkeur in dat deel en in elkaars gezelschap te eten. In het muizenexperiment (Calhoun, 1970) groeide de populatie geleidelijk aan tot na 700 dagen een piek van 2200 individuen was bereikt. Sinds echter (na 400 dagen) een aantal van 1000 individuen werd gepasseerd, was – evenals in de dichtbevolkte buurt van het rattenexperiment – een toenemende stress-toestand merkbaar, met veel onderlinge agressie, onvolkomenheden in het moedergedrag en daling van de vruchtbaarheid. Na de 700ste dag daalde de populatiesterkte snel, onder voortzetting van deze disintegratieverschijnselen en zonder dat, althans binnen een jaar, herstel optrad.

Een toeneming van agressie en een afnemende van sociaal gedrag vonden Hutt & Vaizey (1964) ook bij verhoging van het aantal ontmoetingen van in groepen spelende kinderen (fig. 12). Kinderen met hersenbeschadiging vertoonden de aggressiestijging in sterkere mate. Autistische kinderen vertoonden deze reacties op de omgeving niet, maar zij zochten in tegenstelling tot de beide andere groepen, bij toeneming van het aantal steeds meer de wanden van de kamer op.

Proeven met dieren brengen ons zo op gedachten, die uit onder-

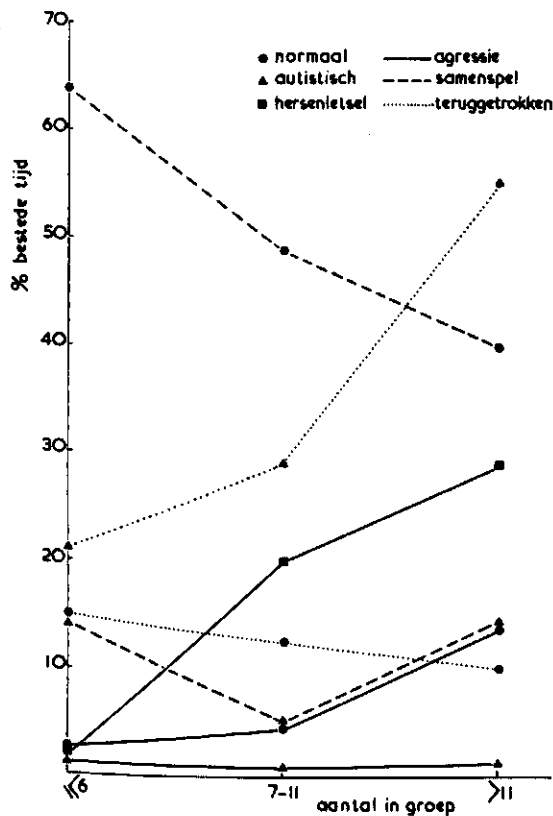


Fig. 12. Invloed van de grootte van de groep op het optreden van agressie en samenwerking in groepen van normale, autistische en hersenbeschadigde kinderen. Naar Hutt & Vaizey (1964).

zoek aan de mens niet of heel anders tevoorschijn zouden komen. Wij kunnen de aan dieren verkregen gegevens niet rechtstreeks op de mens toepassen, maar wel trachten te toetsen of de waargenomen verschijnselen ook voor de mens opgaan. Bij allerlei vormen van planning over het milieu van de mens zouden wij er rekening mee moeten houden, dat de bij dieren gevonden verschijnselen, zelfs al zijn ze bij de mens nog niet aangetoond, toch mede voor de mens zouden kunnen gelden. Zo mogen wij, met hetgeen wij nu weten over de ontwikkeling van gedrag bij dier en mens, de enorme betekenis van

de band tussen moeder en kind niet onderschatten, bij het bepalen van de verzorgingsdienst in hospitalen, bij het bezien van de problematiek van 'werkende vrouwen', van instellingen als crèches, communes, e.d., maar ook bij het eventueel maken of handhaven van een adoptiewetgeving, waarbij het nog mogelijk zou zijn, dat het door een pleegmoeder opgevoede kind wordt opgeëist door de natuurlijke moeder nadat de kritische leeftijd van 6 maanden, waarop de persoonlijke binding met de verzorgster begint, is gepasseerd.

Dieren en mensen, die in een nieuwe omgeving worden gebracht, gaan deze verkennen zodra de door de ingreep opgewekte angst voldoende is afgezaakt om dit exploratiegedrag toe te laten. Ze komen niet eerder tot rust – en dat geldt ook voor het goed functioneren van veel van hun fysiologische processen – voordat zij met de nieuwe omgeving vertrouwd zijn; vaak komen zij bovendien nooit tot rust wanneer die omgeving niet aan bepaalde 'verwachte' kenmerken voldoet. Wij, die onze omgeving kunstmatig geheel kunnen veranderen, zouden dan toch wel eens mogen weten, wat wij op grond van de organisatiestructuur van ons gedrag eigenlijk van onze omgeving verwachten, welke prikkels wij ervan nodig hebben om goed te kunnen functioneren. Dat wij ons hiervan bewust zijn blijkt o.a. uit het gepraat over recreatie. Maar het ontbreekt toch nog aan fundamenteel onderzoek naar wat nu voor deze recreatie de essentiële elementen zijn, evenals voor de steden- en huizenbouw. Het feit, dat bewoners van lage landen zich op de duur niet behaaglijk voelen in het bergland, en omgekeerd, en dat het verlangen om terug te keren tot vroegere woonomstandigheden soms zeer sterk kan worden, ook al waren die omstandigheden objectief gezien zeer slecht, pleit voor een invloed van leerprocessen, die misschien wel het karakter van inprenting hebben. Maar daarnaast stellen wij wellicht ook eisen, die niet door ervaring met een bepaald milieu verkregen zijn. Wij dienen dit alles eigenlijk te weten, voordat wij ons oorspronkelijk milieu stukmaken en nieuwe verzinsels opbouwen.

Ten aanzien van de persoonlijke levenswijze is dankzij de geneeskunde veel meer bekend. Toch kan ook daar de etholoog belangrijke punten helpen aangeven, zoals t.a.v. de betekenis van circadische ritmen bij de dagindeling, de oorzaken van psychosomatische afwijkingen en de invloed van de voedingswijze en het gebruik van medicijnen op de hier telkens weer gereleveerde interactie tussen moeder en kind (Richards & Bernal, 1972).

De visserijbioloog Michael Graham maakt in zijn boek 'Human Needs' (1951, p. 154) in een hoofdstuk over opvoeding van kinderen de volgende opmerking: 'we can rely partly on the social training that children demand instinctively, . . . we can also rely on what parents unconsciously train their children to, because the most effective training by parents is done without thinking. Those parents who essay to use their reason of how children should be brought up might reflect that the problem of the right upbringing of children is rather too difficult to be amenable to the reasoning powers of one young couple'. Maar uit wat hij verder zegt is het toch ook duidelijk, dat hij ook van mening is, dat het onder de huidige omstandigheden onontkoombaar is, dat wij deze problematiek wel binnen de 'reasoning powers' van de wetenschap trachten te brengen.

Multidisciplinair gedragsonderzoek

De wetenschappelijke aanpak van het algemene probleem om de mens zo lang mogelijk in harmonie met zijn milieu te laten leven, is geen zaak voor een enkele discipline. Een belangrijke inbreng van de ethologie werd in deze voordracht bepleit; maar ook psychologie, pedagogie, psychiatrie, anthropologie, sociologie en politicologie zullen hun aandeel moeten blijven leveren of liefst vergroten. Voor een aantal problemen, zoals bijvoorbeeld dat van de oorlog en van de 'survival value' van verschillende samenlevingsvormen, van veranderingen van de leeftijdsopbouw van de menselijke populatie als gevolg van geboortebeperking en geneeskunde, enz., zullen bijdragen van nog andere takken van wetenschap, zoals historie en economie, onontbeerlijk zijn. Grenzen tussen al deze vakken dienen te vervagen en dat moet worden bereikt doordat men elkaars taal wil aanhoren en *begrijpen*; niet om hem slechts, zoals nog te veel voorkomt, met onvoldoende beheersing te *spreken*. Wij zouden heel ver kunnen komen als wij voor dit werk om te voorkomen dat wij 'naar de maan gaan', over een organisatie zouden beschikken gelijkwaardig aan die welke nu de retourvluchten naar dit hemellichaam verzorgt. In alle betrokken disciplines bestaan voor dit werk tal van hypothesen en gedachtengangen; wat wij echter bovenal nodig hebben zijn feiten. De ethologie is nu in een positie om in principe feiten over het gedrag van de mens te kunnen gaan leveren. De methoden van waarnemen en conclusies trekken, ontwikkeld aan veel onderzoek met

dieren, zijn nu ook op mensen, vooral kinderen, beproefd (Ambrose, 1968; Hutt & Hutt, 1970; Blurton-Jones, 1972a). Het gedrag van de mens is weliswaar veel ingewikkelder, maar de choreografie kent methoden (Labanschrift) om het tot in details te beschrijven, met polygrafische technieken kunnen verschillende metingen aan gedrag gelijktijdig worden geregistreerd (Prechtel en Lenard, 1968), en het moderne rekentuij brengt het hanteren en bewerken van het uitgebreide hieruit resulterende gegevenmateriaal binnen ons bereik.

We moeten wel verwachten, dat toepassing van de op deze wijze verkregen wetenschappelijke kennis moeizaam zal verlopen, want evenals bij andere consequenties van het aanvaarden van natuurwetten (maatregelen tegen overexploitatie van natuurlijke voedsel- of grondstoffenbronnen, milieuverontreiniging) zullen de te nemen maatregelen voor sommige personen of groeperingen in eerste instantie onaangenaam moeten zijn. Wie aan de belangen en ideologieën van individuen of groepen beslist prioriteit wil geven boven het aanvaarden van natuurwetten, heeft aan de objectieve wetenschappelijke kennis, waarvoor ik pleit, geen behoefte en zal zich zelfs wellicht genoopt voelen het vergaren van die kennis te belemmeren. Maar zo'n politiek is in wezen struisvogelpolitiek, die – en ook dat is een ethologisch gegeven – niet door struisvogels maar wel door mensen wordt bedreven!

Gedrag als aanpassingsfenomeen, een beschouwing over functie van gedrag

(J. van den Assem)

- Assem, J. van den, 1967. Territory in the three-spined stickleback, an experimental study in intra-specific competition. *Behaviour, Suppl.* 16: 1-164.
- Bakker, K., 1967. Natuurlijke selectie en oecologie. Symposium populatiebiologie, Amsterdam 31 maart-1 april. Pudoc, Wageningen, p. 147-173.
- Caroll, Lewis, 1865. Alice in wonderland. (Paperbackuitgave 1951) Washington Square Press, New York, p. 58.
- Chitty, Dennis, 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc. ecol. Soc. Austr.* 2: 51-78.
- Croze, H., 1970. Searching image in carrion crows. Hunting strategy in a predator and some anti-predator devices in camouflaged prey. *Z. Tierpsychol., Beiheft* 5: 1-86.
- Cullen, E., 1957. Adaptation in the kittiwake to cliffnesting. *Ibis* 99: 275-302.
- Iersel, J. J. A. van, 1953. An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback. *Behaviour, Suppl.* 3: 1-159.
- Jeuken S.J., M., 1958. Function in biology. *Acta biotheor.* 13: 29-46.
- Kluyver, H. N., 1951. The population ecology of the great tit, *Parus m. major*. *Ardea* 39: 1-135.
- Krebs, Charles J., 1970. *Microtus* population biology. Behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecology* 51: 34-52.
- Krebs, John R., 1970. Territory and breeding density in the great tit, *P. major*. *Ecology* 52: 2-22.
- Kruuk, H., 1964. Predators and anti-predator behaviour in the blackheaded gull. *Behaviour, Suppl.* 11: 1-130.
- Lack, D., 1966. Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford, p. 1-341.
- Patterson, I. J., 1965. Timing and spacing of broods in the blackheaded gull. *Ibis* 107: 433-459.

- Pittendrigh, C. S., 1958. Adaptation, natural selection and behavior. In: Anne Roe & George Gaylord Simpson (ed.): Behavior and evolution. Yale University Press, Ch. 18, p. 390-416.
- Ruiter, L. de, 1955. Countershading in caterpillars. *Archs néerl. Zool.* 11: 1-57.
- Tinbergen, N., G. J. Broekhuysen, F. Feekes, J. G. W. Houghton, H. Kruuk & E. Szulc, 1962. Egg shell removal by the blackheaded gull, *L. ridibundus* L.: A behavioural component of camouphlage. *Behaviour* 19: 74-117.
- Watson, A., 1964. Aggression and population regulation in red grouse. *Nature, Lond.* 202: 506-507.
- Watson, A. & R. Moss, 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrates. A. Watson (ed.): S.E.B. Symposium 10, Blackwell Scientific Publ. Oxford & Edinburgh.
- Williams, George C., 1966. Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, p. 1-307.
- Wolda, H., 1967. Variaties in aantallen dieren in natuurlijke populaties. Symposium populatiebiologie, Amsterdam 31 maart-1 april. Pudoc, Wageningen, p. 11-36.
- Wynne-Edwards, V. C., 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver & Boyd, London & Edinburgh, p. 1-653.
- Wynne-Edwards, V. C., 1964. Population control in animals. *Scient. Am.* (August 1964): 68-74.

Veroorzaking van gedrag, ethologisch gezien

(J. J. A. van Iersel)

- Adrian, E. D., 1931. Potential changes in the isolated nervous system of *Dytiscus marginalis*. *J. Physiol.* 72: 132-151.
- Andersson, B. & W. Wyrwicka, 1957. The elicitation of a drinking motor conditioned reaction by electrical stimulation of the hypothalamic 'drinking' area in the goat. *Acta physiol. scand.* 41: 194-198.
- Barfield, R. J., 1964. Induction of copulatory behaviour by intracranial placement of androgen in capons. *Am. Zool.* 4: 133.
- Blurton-Jones, N. G., 1960. Experiments on the causation of the threat postures of Canada geese. *Rep. Wildfowl Trust, 1960*: 46-52.
- Blurton-Jones, N. G., 1968. Observations and experiments on causation of threat displays of the great tit (*Parus major*). *Anim. Behav. Monogr.* 1,2.
- Carr, W. J. & W. F. Caul, 1962. The effect of castration in rat upon the discrimination of sex odours. *Anim. Behav.* 10: 20-27.
- Franzisket, L., 1963. Characteristics of instinctive behaviour and learning in reflex activity of the frog. *Anim. Behav.* 11: 318-324.
- Gardner, B. T., 1964. Hunger and sequential responses in the hunting behaviour of salticid spiders. *J. comp. physiol. Psychol.* 58: 167-173.

- Harris, G. W., R. P. Michael & P. P. Scott, 1958. Neurological sites of action of stilboestrol in eliciting sexual behaviour. Ciba Foundation Symposium on the 'Neurological basis of Behaviour'. Churchill, London.
- Hinde, R. A., 1954. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). II. The waning of the response. *Proc. R. Soc., B.* 142: 331-358.
- Hinde, R. A., 1958. The nest-building behaviour of domesticated canaries. *Proc. zool. Soc. Lond.* 131: 1-48.
- Hinde, R. A., 1959. Unitary drives. *Anim. Behav.* 7: 130-141.
- Hinde, R. A., 1960. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). III. The interaction of short-term and long-term incremental and decremental effects. *Proc. R. Soc., B.* 153: 348-420.
- Hinde, R. A. & E. A. Steel, 1964. Effect of exogenous hormones on the tactile sensitivity of the canary brood patch. *J. Endocr.* 30: 355-359.
- Holst, E. von, 1969. Zur Verhaltensphysiologie bei Tieren und Menschen. Gesammelte Abhandlungen Band 1 - Piper paperback. R. Piper & Co., München.
- Holst, E. von & U. von Saint Paul, 1963. On the functional organisation of drives. *Anim. Behav.* 11: 1-20 (zie ook: *Naturwissenschaften* 18: 409-422).
- Hutchison, J. B., 1967. Initiation of courtship by hypothalamic implants of testosterone propionate in castrated doves (*Streptopelia risoria*). *Nature, Lond.* 216: 591-592.
- Iersel, J. J. A. van, 1953. An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback. *Behaviour, Suppl.* 3: 1-159.
- Jarmon, H. & A. A. Gerall, 1961. The effect of food deprivation upon the sexual performance of male guinea pigs. *J. comp. physiol. Psychol.* 54: 306-309.
- Lehrman, D. S., 1955. The physiological basis of parental feeding behaviour in the ring dove (*Streptopelia risoria*). *Behaviour* 7: 241-286.
- Lisk, R. D., 1967. Neural localization for androgen activation of copulatory behaviour in the male rat. *Endocrinology* 80: 754-761.
- Lorenz, K. Z. & N. Tinbergen, 1938. Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. *Z. Tierpsychol.* 1: 5-44.
- Marler, P., 1961. The filtering of external stimuli during instinctive behaviour. In: W. H. Thorpe & O. L. Zangwill (eds): Current problems of animal behaviour. Cambridge University Press, London.
- Michael, R. P., 1961. An investigation of the sensitivity of circumscribed neurological areas to hormonal stimulation. In: S. Katy & J. Elkes (eds): Regional neurochemistry. Pergamon Press, Oxford, p. 465-480.
- Miller, N. E., 1948. Theory and experiment relating psychoanalytic displacement to stimulus-response generalization. *J. abnorm. soc. Psychol.* 43: 155-178.
- Miller, N. E., 1960. Motivational effects of brain stimulation and drugs. *Fedn. Proc. Fedn. Am. Socs exp. Biol.* 19: 846-854.

- Prechtl, H. F. R., 1953. Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen. I. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel. *Behaviour* 5: 32-50.
- Roeder, K. D., 1963. Nerve cells and insect behavior. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Schleidt, M., 1954. Untersuchungen über die Auslösung des Kollerns beim Truthahn (*Meleagris gallopavo*). *Z. Tierpsychol.* 11: 417-435.
- Schütz, E. & B. Tschanz, 1971. Die Wirkung von Nestmaterial auf das Nestbauverhalten des dreistachligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*). *Revue suisse Zool.* 78: 793-805.
- Sevenster, P., 1961. A causal analysis of a displacement activity (fanning in *Gasterosteus aculeatus*). *Behaviour, Suppl.* 9: 1-170.
- Sevenster-Bol, A. C. A., 1962. On the causation of drive reduction after a consummatory act (in *Gasterosteus aculeatus* L.). *Arch. néerl. Zool.* 15: 175-236.
- Smith, R. J. F. & W. S. Hoar, 1967. The effects of prolactin and testosterone on the parental behaviour of the male stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Anim. Behav.* 15: 342-352.
- Tinbergen, N., 1959. Comparative studies of the behaviour of gulls (*Lariidae*): a progress report. *Behaviour* 15: 1-70.
- Wiepkema, P. R., 1961. An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). *Arch. néerl. Zool.* 14: 103-199.
- Wilson, D. M., 1961. The central nervous control of flight in a locust. *J. exp. Biol.* 38: 471-490.

Hoofdstukken uit:

- Hinde, R. A., 1966. Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology. McGraw-Hill, New York.
- Manning, A., 1967. An introduction to animal behaviour. Edw. Arnold Ltd, London.
- Marler, P. & W. J. Hamilton, 1966. Mechanisms of animal behaviour. J. Wiley & Sons, New York.

Veroorzaking van gedrag, fysiologisch gezien

(L. de Ruiter)

- Campbell, J. F., D. Bindra, H. Krebs & R. P. Ferencsik, 1969. Responses of single units of hypothalamic ventromedial nucleus to environmental stimuli. *Physiology and Behavior* 4: 183-187.
- Code, C. F. (ed.), 1967. Control of food and water intake. Handbook of physiology, Section 6, Vol. I, Washington.
- Dijkgraaf, S. & H. J. Vonk, 1971a. Vergelijkende dierfysiologie, deel 1. Vegetatieve functies. Oosthoek, Utrecht.

- Dijkgraaf, S. & H. J. Vonk, 1971b. Vergelijkende dierfysiologie, deel 2. *Animale functies*. Oosthoek, Utrecht.
- Eleftheriou, B. E., 1972. The neurobiology of the amygdala, *Advances in Behavioural Biology*, Vol. 2. Plenum Press, New York-London, 819 p.
- Grossman, S. P., 1966. The VMH: a center for affective reactions, satiety, or both? *Physiology and Behavior* 1: 1-10.
- Milner, P. M., 1971. *Physiological psychology*. Holt, Rinehart & Winston, London, 531 p.
- Morgane, P. J. (ed.), 1969. Neural regulation of food and water intake. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 157: 531-1216.
- Phillips, A. G. & G. J. Mogensson, 1969. Self-stimulation of the olfactory bulb. *Physiology and Behavior* 4: 195-197.
- Ungersted, U., 1971. Stereotaxic mapping of the MA pathways in the rat brain. *Acta physiol. scand., suppl.* 367: 1-48.
- Valenstein, E. S. (ed.), 1969. Motivation, emotion and behavior elicited by activation of central nervous system sites. *Brain, behavior and evolution* 4: 289-376.
- Vanderwolf, C. H., 1971. Limbic-diencephalic mechanisms of voluntary movement. *Psychol. Rev.* 78: 83-113.
- Wall, P. D., 1972. Somatosensory pathways. *A. Rev. Physiol.* 34: 315-336.
- Wiepkema, P. R., 1971a. Positive feedbacks at work during feeding. *Behaviour* 39: 266-273.
- Wiepkema, P. R., 1971b. Behavioural factors in the regulation of food intake. *Proc. Nutr. Soc.* 30: 142-149.

Gedrag en erfelijkheid

(G. A. van Oortmerssen)

- Anderson, P. K., 1965. The role of breeding structure in evolutionary processes of *Mus musculus* populations. In: R. Honcariv (ed.): *Mutations in populations*. CSAV Prague, p. 17-21.
- Bastock, M., 1956. A gene mutation which changes a behaviour pattern. *Evolution, Lancaster, Pa.* 10: 421-439.
- Caspari, E. W., 1958. Genetic basis of behavior. In: A. R. Roe & G. G. Simpson (eds.): *Behavior and evolution*. Yale University Press, New Haven, p. 103-127.
- Caspari, E. W., 1967. Gene action as applied to behavior. In: J. Hirsch (ed.): *Behavior genetic analysis*. McGraw-Hill Inc., New York, p. 112-134.
- Costello, D. P., 1940. The fertilizability of nucleated and non-nucleated fragments of centrifuged Nereis eggs. *J. Morph.* 66: 99-134.
- Darwin, C., 1871. *Decent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.

- Ehrmann, L., B. Spassky, O. Pavlovsky & Th. Dobshanzky, 1965. Sexual selection, geotaxis and chromosomal polymorphism in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, Lancaster, Pa. 19: 337-346.
- Falconer, D. S., 1960. Introduction to quantitative genetics. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Fuller, J. L. & W. R. Thompson, 1960. Behaviour genetics. Wiley, New York.
- Grüneberg, H., 1952. The genetics of the mouse. *Bibliographica Genetica* XV. Nijhoff, 's-Gravenhage.
- Hirsch, J., 1962. Individual differences in behavior and their genetic basis. In: E. L. Bliss (ed.): Roots of behavior. P. Hoeberg, New York.
- Jervis, G. A., 1954. Phenylpyruvic oligophrenia. *Proc. Ass. Res. nerv. ment. Dis.* 33: 259-282.
- Knippers, R., 1971. Einführungen zur Molekularbiologie. Bd. 2. Molekulare Genetik. G. Thieme Verlag, Stuttgart.
- Kortmulder, K., 1968. Book review. *Genetica* 39: 153-160.
- Lagerspetz, K., 1964. Studies on the aggressive behaviour of mice. *Annales Academiae scientiarum fennicae. Ser. B.* 131: 1-131.
- Lerner, I. M., 1954. Genetic homeostasis. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Manning, A., 1961. The effect of artificial selection for mating speed in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 9: 82-92.
- Merrell, D. J., 1953. Gene frequency changes in small laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 7: 95-101.
- Merrell, D. J., 1953. Selective mating as a cause of gene frequency changes in laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, Lancaster, Pa. 7: 287-296.
- Nicolai, J., 1959. Familientradition in der Gesangentwicklung der Gimpels. *J. Orn., Lpz.* 100: 39-46.
- Oortmerssen, G. A. van, 1970. Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice (*Mus musculus*). A behaviour-genetic study. *Behaviour XXXVIII*: 1-92.
- Oortmerssen, G. A. van & J. A. Beardmore, 1967. An age factor affecting variance of a behavioural character in F_1 hybrids between inbred lines of the house mouse. *Experientia* 23: 328.
- Petit, C., 1958. La déterminisme génétique et psycho-physiologique de la compétition sexuelle chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. biol. Fr. Belg.* 92: 248-329.
- Petit, C. & L. Ehrman, 1969. Sexual selection in *Drosophila*. In: Th. Dobzhansky, M. K. Hecht & W. C. Steere (eds.): *Evolutionary Biology* Vol. 3. North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Roberts, R. C., 1967. Implications of behavior-genetics for genetics. In: J. Hirsch (ed.): *Behavior-genetic analysis*. McGraw-Hill Inc., New York, p. 340-343.

- Rothenbuhler, W. C., 1967. Genetic and evolutionary considerations of social behavior of honey bees and some related insects. In: J. Hirsch (ed.): Behavior-genetic analysis. McGraw-Hill Inc., New York, p. 61-106.
- Scharloo, W., 1967. Genetische variatie en selectie in populaties. In: Populatiebiologie. Pudoc, Wageningen, p. 126-146.
- Scott, J. P., 1954. The effects of selection and domestication upon the behavior of the dog. In: E. S. Russell (ed.): Symposium on 25 years of progress in mammalian genetics and cancer research. *J. natn. Cancer Inst.* 15: 739-758.
- Thiessen, D. D., 1972. Gene organization and behavior. Random House, New York.
- Tryon, R. C., 1929. The genetics of learning ability in rats. *Univ. Calif. Publ. Psychol.* 4: 71-89.
- Tryon, R. C., 1940. Genetic differences in maze-learning ability in rats. *Yb. natn. Soc. Stud. Educ.* 39: 111-119.
- Vossen, J. M. H., 1966. Exploratief gedrag en leergedrag bij de rat. Alberts' Drukkerijen, Sittard.
- Waddington, C. H., 1957. The strategy of the genes. George, Allen & Unwin Ltd., London.
- Wellensiek, S. J., 1965. Ervten, toen en nu. In: Honderd jaar mendel. Pudoc, Wageningen, p. 81-92.
- Wiepkema, P. R., 1966. Verhaltensänderungen bei hirnschädigten Mäusen. *Umschau* 17: 577.

Evolutie van gedrag (K. Kortmulder)

- Cullen, E., 1957. Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting. *Ibis* 99: 275-302.
- Haldane, J. B. S., 1958. The statics of evolution. In: J. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford: Evolution as a process. Allen & Unwin, London.
- Jander, U., 1966. Untersuchungen zur Stammesgeschichte von Putzbewegungen von Tracheaten. *Z. Tierpsychol.* 23: 799-844.
- Kortmulder, K., 1972. A comparative study in colour patterns and behaviour in seven asiatic *Barbus* species; a progress report. *Behaviour, Suppl.* XIX.
- Lorenz, K., 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *Suppl. J. Ornith.* 89: 194-294.
- Oortmerssen, G. A. van, 1970. Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice, *Mus musculus*; a behaviour genetic study. *Behaviour* 38: 1-92.
- Wickler, W. A., 1960. Die Stammesgeschichte typischer Bewegungsformen der Fisch-Brustflosse. *Z. Tierpsychol.* 17: 31-66.

Williams, G. C., 1966. Adaptation and natural selection; a critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, New Jersey.

Ontogenie van gedrag

(J. P. Kruijt)

Bateson, P. P. G., 1966. The characteristics and context of imprinting. *Biol. Rev.* 41: 177-220.

Gottlieb, G., 1971. Development of species identification in birds. An inquiry into the prenatal determinants of perception. University Chicago.

Hamburger, V., 1963. Some aspects of the embryology of behavior. *Quart. Rev. Biol.* 38: 342-365.

Harlow, H. F., 1962. Development of the second and third affectional systems in Macaque monkeys. In: T. T. Toulent, S. L. Pollack & H. E. Himwich (eds.): Research approaches to psychiatric problems. Grune & Stratton, London, New York.

Harlow, H. F. & M. K. Harlow, 1966. Learning to love. *Am. Scient.* 54: 244-272.

Hebb, D. O., 1953. Heridity and environment in animal behavior. *Br. J. Anim. Behav.* 1: 43-47.

Immelmann, K., 1970. The influence of early experience upon the development of social behavior in estrildine finches. *Proc. XVth int. Ornithol. Congr., Den Haag*: 316-338.

Klinghammer, E., 1967. Factors influencing choice of mate in altricial birds. In: H. W. Stevenson, E. H. Hess & L. H. Rheingold: Early behavior. Wiley, New York.

Konishi, M. & F. Nottebohm, 1969. Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: R. A. Hinde (ed.): Bird Vocalizations. Cambridge, p. 29-48.

Kruijt, J. P., 1964. Ontogeny of social behaviour in Burmese red junglefowl. *Behaviour, Suppl.* 12.

Kruijt, J. P., 1971. Early experience and development of social behaviour in Junglefowl. *Folia psychiat. neurol. neurochir. neerl.* 74: 7-20.

Lehrman, D. S., 1953. A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Q. Rev. Biol.* 28: 337-363.

Levine, S., 1962. The effects of infantile experience on adult behavior. In: A. J. Bachrach (ed.): Experimental foundations of clinical psychology. New York.

Lorenz, K., 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Orn. Lpz.* 83: 137-213 en 289-413.

Lorenz, K., 1937. Ueber die Bildung des Instinktbegriffes. *Naturwissenschaften* 25: 289-300, 307-318, 234-331.

Lorenz, K., 1965. Evolution and modification of behavior. University of Chicago.

- Nicolai, J., 1959. Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels. *J. Orn. Lpz.* 100: 39-46.
- Nottebohm, F., 1967. The role auditory feedback in the development of avian vocalizations. *Proc. XVth int. Ornithol. Congr., Oxford*, p. 265-280.
- Oppenheim, R., 1970. Embryology of behavior in birds. A critical review of the role of sensory stimulation in embryonic movement. *Proc. XVth int. Ornith. Congr., Den Haag*, p. 258-277.
- Schneirla, T. C., 1956. The interrelationships of the 'innate' and the 'acquired' in instinctive behavior. In: P. P. Grassé (ed.): *L'Instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*. Paris: Masson, p. 387-452.
- Schutz, F., 1965. Sexuelle Prägung bei Anatiden. *Z. Tierpsychol.* 22: 50-103.
- Thorpe, W. H., 1961. Bird-song. Cambridge University.
- Tinbergen, N., 1951. The study of instinct. Clarendon, Oxford.
- Tinbergen, N., 1963. On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.* 20: 410-433.
- Watson, J. B., 1913. Psychology from the standpoint of a behaviorist. Lippincott, Philadelphia.

Vergelijkend en fysiologisch-psychologisch onderzoek van leerprocessen

(J. M. H. Vossen)

- DiCara, L. V. & J. M. H. Vossen, 1969. Een nieuwe kijk op het autonome zenuwstelsel. *Natuur Tech.* 11: 383-395.
- Evans, S. M., 1968. Studies in invertebrate behaviour. Heinemann, London.
- Glickman, S. E. & B. B. Schiff, 1967. A biological theory of reinforcement. *Psychol. Rev.* 74: 81-109.
- Hernández-Peón, R. & H. Scherrer, 1955. 'Habituation' to acoustic stimuli in cochlear nucleus. *Fedn Proc. Fedn Am. Soc. exp. Biol.* 14: 71.
- Olds, J. & P. Milner, 1954. Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of the brain. *J. comp. physiol. Psychol.* 47: 419-427.
- Valenstein, E. S., 1966. The anatomical locus of reinforcement. In: E. Stellar & J. M. Sprague (eds.): *Progress in Physiological Psychology* Vol. 1, Academic Press, New York.

Aanbevolen algemene literatuur, die niet is geciteerd:

- Bindra, D. & J. Stewart (eds.), 1966. Motivation. Penguin Books Ltd., Harmondsworth.
- Geldard, F. A., 1970. Handboek van de psychologie. Spectrum, Aula 435-436.
- Gottwald, P., 1971. Kybernetische Analyse von Lernprozessen. Oldenbourg Verlag, München.

- Hilgard, E. R., 1956. Theories of learning. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Vossen, J. M. H., 1966. Exploratief gedrag en leergedrag bij de rat. Swets en Zeitlinger, Amsterdam. Hfdst. II. De perseveratie-consolidatie-theorie van het geheugen.
- Vossen, J. M. H., 1969. Habituatie en bekrachtiging. Dekker en Van de Vegt, Nijmegen.

De rol van leerprocessen in natuurlijke situaties

(P. Sevenster)

- Croze, H., 1970. Searching image in carrion crows. *Z. Tierpsychol. Suppl. 5*.
- Dawson, B. V. & B. M. Foss, 1965. Observational learning in budgerigars. *Anim. Behav. 13*: 470-474.
- Dilger, W. C., 1960. The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*. *Z. Tierpsychol. 17*: 649-685.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1963. Angeborenes und Erworbenes im Verhalten einiger Säuger. *Z. Tierpsychol. 20*: 705-754.
- Ewer, R. F., 1963. The behaviour of the meerkat *Suricata suricata*. *Z. Tierpsychol. 20*: 570-607.
- Hinde, R. A., 1970. Animal behaviour. Inc. Graw-Hill.
- Kear, J., 1962. Food selection in finches with special reference to inter-specific differences. *Proc. zool. Soc. Lond. 138*: 162-204.
- Klopfer, P. H., 1963. Behavioural aspects of habitat selection: the role of early experience. *Wilson Bull. 75*: 15-22.
- Klopfer, P. H. & J. P. Hailman, 1965. Habitat selection in birds. In: Advances in the study of behaviour. Academic Press Inc., New York, p. 279-303.
- Lorenz, K. & U. von St. Paul, 1968. Die Entwicklung des Spiessens und Klemmens bei den drei Würgerarten *Lanius collurio*, *L. senator* und *L. excubitor*. *J. Orn., Lpz. 109* (2): 137-156.
- Miller, A. H., 1931. Systematic revision and natural history of the American shrikes (*Lanius*). *Univ. Calif. Publ. Zool. 38*: 11-242.
- Nicolai, J., 1964. Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. *Z. Tierpsychol. 21*: 129-204.
- Norton-Griffiths, M., 1967. Some ecological aspects of the feeding behaviour of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) on the edible mussel (*Mytilus edulis*). *Ibis 109*: 412-424.
- Schneider, D. G., L. D. Mech & J. R. Tester, 1971. Movements of female raccoons and their young as determined by radiotracing. *Anim. Behav. Monogr. 4*: 1-43.
- Sevenster, P., 1968. Motivation and learning in sticklebacks. In: D. Ingle (ed.): The central nervous system and fish behaviour. The University of Chicago Press.

- Sevenster, P., 1973. Incompatibility of response and reward. In: R. A. Hinde (ed.): Constraints on learning.
- Tinbergen, N., 1951. The study of instinct. Clarendon Press, Oxford.
- Wecker, Stanley C., 1963. The role of early experience in habitat selection by the prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus* Bairdi. *Ecol. Monogr.* 33: 307-325.
- Weiss, P., 1950. Experimental analysis of coordination by the disarrangement of central-peripheral relations. *Symp. Soc. exp. Biol.* 4: 92-111.
- Wells, M. J., 1958. Factors affecting reactions to mysis by newly hatched sepia. *Behaviour* 13: 96-111.

Sociale relaties bij dieren

(J. A. R. A. M. van Hooff)

- Allee, W. C., 1951. Co-operation among animals. Henry Schuman, New York.
- Baerends, G. P., 1971. De evolutie van signaalhandelingen. *Versl. gewone verg. afd. Natuurk.* 80 (4): 62-68.
- Chance, M. R. A. & A. Jolly, 1971. Social groups of monkeys, apes and men. Dutton, New York.
- Crook, J. H., 1965. The adaptive significance of avian social organizations. In: P. E. Ellis, 1965. p. 181-218.
- Crook, J. H., 1970. The socio-ecology of primates. In: J. H. Crook (ed.): Social life in birds and mammals. Academic Press, London, p. 103-166.
- Crook, J. H., 1971. Sources of co-operation in animals and man. In: J. F. Eisenberg, W. S. Dillon & S. Dillon Ripley (ed.): *Man and beast, comparative social behavior*. Smiths. Inst. Press, Washington, p. 235-260.
- Cullen, J. M., 1972. Some principles of animal communication. In: R. A. Hinde, 1972. p. 101-125.
- Dunham, D. W., K. Kortmulder & J. J. A. van Iersel, 1968. Threat and appeasement in *Barbus stoliczkanus* (Cyprinidae). *Behaviour* 30: 15-26.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1967. Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper, München.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1972. Similarities and differences between cultures in expressive movements. In: R. A. Hinde, 1972. p. 297-314.
- Ellis, P. E., 1965. Social organization of animal communities. *Symp. zool. Soc. Lond.* 14.
- Etkin, W., 1964. Social behaviour and organization among vertebrates. University Chicago Press.
- Frings, H. & M. Frings, 1968. Other invertebrates. In: Th. Sebeok (ed.): *Animal communication, techniques of study and results of research*. Indiana University Press, Bloomington, p. 244-270.
- Frisch, K. von, 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Berlin.

- Grassé, P., 1952. Structure et psychologie des sociétés animales. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.* 34.
- Hinde, R. A., 1970. Animal behaviour, a synthesis of ethology and comparative psychology. McGraw-Hill, New York.
- Hinde, R. A., 1972. Non-verbal communication. Cambridge University Press.
- Hooff, J. A. R. A. M. van, 1967. The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. In: D. Morris (ed.): Primate ethology. Weidenfeld & Nicolson, London, p. 7-68.
- Hooff, J. A. R. A. M. van, 1971. Aspecten van het sociale gedrag en de communicatie bij humane en hogere niet-humane primaten. Dissertatie, Utrecht.
- Hooff, J. A. R. A. M. van, 1972. A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. In: R. A. Hinde, 1972. p. 209-242.
- Immelmann, K., 1971. Ontogenetische Entwicklung sozialer Beziehungen bei Mensch und Tier. *Naturw. Rdsch., Stuttg.* 24: 325-334.
- Kawai, M., 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. *Primates* 6: 1-30.
- Kruuk, H., 1964. Predators and antipredator behaviour of the black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Behaviour Suppl.* 11: 1-129.
- Kummer, H., 1967. Tripartite relations in Hamadryas baboons. In: S. A. Altmann (ed.): Social communication among primates. University Chicago Press, p. 63-71.
- Kummer, H., 1971. Primate societies, group techniques of ecological adaptation. Aldine, Chicago.
- Lawick-Goodall, J. van, 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Anim. Behav. Monogr.* 1 (3): 161-311.
- Leach, E., 1972. The influence of cultural context on non-verbal communication in man. In: R. A. Hinde, 1972. p. 315-348.
- Lorenz, K., 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *J. Ornithol.* 89: 194-294 (Sonderheft).
- Lorenz, K., 1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. *Z. Tierpsychol.* 5: 235-409.
- Lorenz, K., 1957. Mens en hond. Ploegsma, Amsterdam.
- Mitchell, G., 1970. Abnormal behavior in primates. In: Primate behavior, developments in field and laboratory research, 1, Academic Press, New York, p. 196-253.
- Nagel, U., 1971. Social organization in a baboon hybrid zone. *Proc. 3rd int. Congr. Primatol. Zürich 1970*, 3: 48-57. Karger, Basel.
- Newell, G. E., 1964. Physiological aspects of the ecology of intertidal molluscs. In: K. M. Wilbur & C. M. Yonge (ed.): Physiology of Mollusca. Academic Press, New York, p. 59-81.
- Patterson, I. J., 1965. Timing and spacing of broods in the black-headed gull. *Ibis* 107: 433-439.
- Reese, E. S., 1966. The complex behaviour of Echinoderms. In: R. A. Boolootian (ed.): Physiology of Echinodermata. Wiley, New York, p. 157-218.

- Reynolds, V. & F. Reynolds, 1965. Chimpanzees of the Budongo Forest. In: I. DeVore (ed.): *Primate behavior*. Holt, Rinehart & Winston, New York, p. 368-424.
- Sackett, G. P., 1970. Unlearned responses, differential rearing experiences and the development of social attachments by rhesus monkeys. In: *Primate behaviour, developments in field and laboratory research 1*: 112-140. Academic Press, New York.
- Stokes, A. W., 1962. The comparative ethology of great blue, marsh and coal tits at a winter feeding station. *Behaviour* 19: 208-218.
- Tinbergen, N., 1942. An objective study of the innate behaviour of animals. *Bibliotheca biotheor.* 1: 39-98.
- Tinbergen, N., 1949. De functie van de rode vlek op de snavel van de zilvermeeuw. *Bijdr. Dierk.* 28: 453-465.
- Tinbergen, N., 1964. The evolution of signaling devices. In: W. Etkin, 1964. p. 206-230.
- Tinbergen, N., 1967. Adaptive features of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). *Proc. 14th int. Ornithol. Congr.* p. 43-59.
- Tinbergen, N., 1968. Sociaal gedrag bij de dieren. Aula 378, Utrecht.
- Wickler, W., 1967. Socio-sexual signals and their intraspecific imitation among primates. In: D. Morris (ed.): *Primate ethology*. Weidenfeld & Nicolson, London, p. 69-147.
- Wickler, W., 1968. Mimicry, valse berichtgeving in de natuur. *Wereld-akademie* 29, de Haan/Meulenhoff.

De geklede aap tussen ethologie en antropologie (F. Sierksma)

- Adamson, J., 1961. *Living free*. Introduction by Julian Huxley. 2nd ed. New York.
- Birch, H. G., 1945. The relations of previous experience to insightful problem-solving. *J. comp. Psychol.* 38: 367-383.
- Callan, H., 1970. *Ethology and society*. Oxford.
- Cammann, S., 1952. *China's dragon robes*. New York.
- Carpenter, C. R., 1964. *Naturalistic behavior of nonhuman primates*. Pennsylvania.
- Carthy, J. D. & F. J. Ebling (eds.), 1964. *The natural history of aggression*. London and New York.
- Cooper, W., 1971. *Hair*. London.
- De Vore, I. (ed.), 1965. *Primate behavior*. New York.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1950. Über die Jugendentwicklung eines männlichen Dachses (*Meles meles* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles. *Z. Tierpsychol.* 7: 327-355.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1967. *Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung*. München.
- Fischer, H. Th., 1966. The clothes of the naked Nuer. *Int. Archs Ethnography* 50: 60-71.

- Flügel, J. C., 1930. The psychology of clothes. London.
- Gallup, G. G., 1969. Chimpanzees: self-recognition. *Science* N.Y. 167: 86-87.
- Gallup, G. G., 1971. Selbsterkennen bei Schimpansen. *Umschau* 6: 209.
- Gehlen, A., 1950. Der Mensch. 5. Aufl. Bonn.
- Glickman, S. A. & R. W. Sroges, 1966. Curiosity in zoo animals. *Behaviour* 26: 151-188.
- Groos, K., 1899. Die Spiele der Menschen. Jena.
- Groot, A. D. de, 1965. Thought and choice in chess. Den Haag.
- Grottanelli, V. L., 1960. De versierde mens. Baarn. Ned. vert.
- Gulik, R. H. van, 1961. Sexual life in ancient China. Leiden.
- Gulik, R. H. van, 1967. The gibbon in China. Leiden.
- Gun, N. E., 1968. Eva Braun. Rotterdam. Ned. vert.
- Haldane, J. B. S., 1926. Daedalus or science and the future. London. 7th impr.
- Hayes, C., 1951. The ape in our house. New York.
- Hecker, H., 1939. Trachten unserer Zeit. München.
- Hediger, H., 1954. Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Zürich.
- Hermans, W. F., 1967. Wittgenstein in de mode. Amsterdam.
- Hingston, R. W. G., 1933. The meaning of animal colour and adornment. London.
- Hooff, J. A. R. A. M. van, 1971. Aspecten van het sociale gedrag en de communicatie bij humane en hogere niet-humane primaten. Dissertatie, Utrecht.
- Huizinga, J., 1938. Homo ludens. Haarlem.
- Janson, H. W., 1952. Apes and ape-lore in the Middle Ages and the Renaissance. London.
- Jay, Ph. (ed.), 1968. Primates. New York.
- Jewell, P. A. & C. Loizos, 1966. Play, exploration, and territory in mammals. *Symp. zool. Soc. Lond.* 18.
- Josselin de Jong, P. E., 1969. Contact der continenten. Leiden.
- Kiener, F., 1956. Kleidung, Mode und Mensch. München.
- Köhler, W., 1956. The mentality of apes. London, 5th ed.
- Laver, J., 1968. Dandies. London.
- Laver, J., 1969. Modesty in dress. London.
- Lawick-Goodall, J. van, 1965. Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. In: I. de Vore (ed.): Primate behavior. New York.
- Lawick-Goodall, J. van, 1967. My friends the wild chimpanzees. Washington D.C.
- Lawick-Goodall, J. van, 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Anim. Behav. Monogr.* 1: 161-311.
- Lawick-Goodall, J. van, 1971. In the shadow of man. London.
- Lorenz, K., 1963. Das sogenannte Böse. Wien.
- Mahler, J. G., 1959. The Westerners among the figurines of the T'ang dynasty of China. Rome.
- Marler, P. & N. J. Hamilton, 1966. Mechanisms of animal behavior. New York.

- Morris, D., 1962. The biology of art. London.
- Morris, D. (ed.), 1967. Primate ethology. London.
- Rensch, B., 1957. Ästhetische Faktoren bei Farb- und Formbevorzugen von Affen. *Z. Tierpsychol.* 14: 71-99.
- Rensch, B. (Hrsg.), 1968. Handgebrauch und Verständigung bei Affen und Frühmenschen. Bern.
- Russell, W. M. S., 1958, 1959, 1961, 1962. Evolutionary concepts in behavioural science. *Gen. Syst.* III: 18-28, IV: 45-73, VI: 51-92, VII: 157-193.
- Schaller, G. B., 1964. The year of the gorilla. Chicago.
- Schaller, G. B., 1968. The mountain gorilla. Chicago. 3e dr.
- Schrier, A. M., H. F. Harlow & F. Stollnitz (eds.), 1965. Behavior of non-human primates. New York. 2 vols.
- Scott, A. C., 1958. Chinese costume in transition. Singapore.
- Sierksma, F., 1963. Testbeeld. Amsterdam.
- Strathern, A. & A. M., 1971. Self-decoration in Mount Hagen. London.
- Uzanne, O., 1898. Les modes de Paris. Variations du goût et de l'esthétique de la femme 1797-1897. Paris.
- Washburn, S. L. & Ph. C. Jay (eds.), 1968. Perspectives on human evolution. New York.
- Westermarck, E., 1891. History of human marriage. London.
- Williams, L., 1967. Man and monkey. London.
- Yerkes, R. M., 1953. Chimpanzees. A laboratory colony. New Haven. 3e dr.
- Yerkes, R. A. & A. W., 1921. The great apes. New Haven.

De ethologische benadering van menselijk gedrag
(G. P. Baerends)

- Ahrens, R., 1954. Beitrag zur Entwicklung des Physiognomie- und Mimik-erkennens. *Z. exp. angew. Psychol.* 2: 412-454 en 599-633.
- Alland, A., 1972. The human imperative. Columbia University Press, New York, London.
- Ambrose, J. A., 1961. The development of the smiling response in early infancy. In: B. M. Foss (ed.): Determinants of infant behaviour, Vol. 2. Methuen, London; Wiley, New York, p. 179-201.
- Ambrose, J. A., 1964. Personality. *New Society* Nov. 5.
- Ambrose, J. A., 1968. The comparative approach to early child development: the data of ethology. In: E. Miller (ed.): Foundations of child psychiatry. Pergamon Press, London.
- Anderson, J. W., 1972. Attachment behaviour out of doors. In: N. Blurton Jones (ed.): Ethological studies of child behaviour. University Press, Cambridge, p. 199-215.
- Andrew, R. J., 1963. The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. *Behaviour* 20: 1-109.

- Andrew, R. J., 1965. The origin of facial expressions. *Scient. Amer.* 213,4: 88-94.
- Baerends, G. P., 1968. Een ethologische beschouwing over het optreden van krab-handelingen. In: H. Musaph (ed.): *Jeuk, een multidisciplinaire benadering*. Bohn, Haarlem, p. 13-39.
- Barnett, S. A., 1955. 'Displacement' behaviour and 'psychomatic' disorder. *Lancet*, Dec. 10: 1203-1208.
- Barnett, S. A., 1964. Social stress. In: J. D. Carthy & C. L. Duddington (ed.): *Viewpoints in biology*. Butterworths, Londen.
- Barnett, S. A., 1967. On the hazards of analogies between human aggression and aggression in other animals (a review of 'On Aggression' by Konrad Lorenz). *Scient. Amer.* 216 (2): 135, 136, 138.
- Berkowitz, L., 1964. The effects of observing violence. *Scient. Amer.* 210 (2): 35-41.
- Blurton-Jones, N. (ed.), 1972a. *Ethological studies of child behaviour*. University Press, Cambridge.
- Blurton-Jones, N., 1972b. Characteristics of ethological studies of human behaviour. In: N. Blurton-Jones (ed.): *Ethological studies of child behaviour*. University Press, Cambridge, p. 3-33.
- Blurton-Jones, N., 1972c. Comparative aspects of mother-child contact. In: N. Blurton-Jones (ed.): *Ethological studies of child behaviour*. University Press, Cambridge, p. 305-328.
- Bowlby, J., 1969. *Attachment and loss*. Vol. I. *Attachment*. The Hogarth Press, Londen.
- Brannigan, Ch. R. & D. A. Humphries, 1972. Human non-verbal behaviour, a means of communication. In: N. Blurton-Jones (ed.): *Ethological studies of child behaviour*. University Press, Cambridge, p. 37-64.
- Calhoun, J. B., 1962. Population density and social pathology. *Scient. Amer.* 206 (2): 139-146.
- Calhoun, J. B., 1970. A meta-designer faces the future. *Design News, Detroit*, Sept. 15: 48-60.
- Darwin, Ch., 1872. *The expression of the emotions in man and animals*. John Murray, Londen.
- Edgerton, R., 1971. *The individual in cultural adaptation*. University of California Press.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1967. *Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung*. Piper, München.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1968. Zur Ethologie des menschlichen Grussverhaltens. *I. Z. Tierpsychol.* 25: 727-744.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1970. *Liebe und Hass*. Piper, München. (Nederlandse vertaling: *Liefde en haat*. Ploegsma, Amsterdam).
- Ekman, P., E. R. Sorenson & W. V. Frieser, 1969. Pan-cultural elements in facial displays of emotion. *Science, N.Y.* 169: 86-88.
- Feshbach, S. & R. D. Singer, 1971. *Television and aggression*. Jossey-Bass, San Francisco.
- Gardner, R. A. & B. T. Gardner, 1969. Teaching sign language to a chimpanzee. *Science, N.Y.* 165: 664-672.

- Gardner, B. T. & L. Wallach, 1965. Shapes of figures identified as a baby's head. *Percept. Mot. Skills* 20: 135-142.
- Graham, M., 1951. Human needs. The Cresset Press, London.
- Groen, J. J., 1955. De mens als psycho-somatische totaliteit van reactiepatronen. *Ned. Tijdschr. Psychol.* 10: 187-223.
- Groen, J. J., 1969. Ken U zelve, het mensbeeld in de psychobiologische geneeskunde. Universitaire Pers, Leiden.
- Groen, J. J. & A. Welner, 1966. The biological basis of psychosomatic medicine. *Israel Ann. of Psychiatry and Rel. Disciplines* 4: 136-147.
- Harlow, H. F. & M. K. Harlow, 1962. Social deprivation in monkeys. *Scient. Amer.* 207 (5): 136-146.
- Hassenstein, B., 1972. Das spezifisch Menschliche nach den Resultaten der Verhaltensforschung. *Neue Anthropologie, Bd. 2, T. 2*: 60-97.
- Hinde, R. A., 1967. The nature of aggression. *New Society Mrt.* 2: 302-304.
- Hinde, R. A., 1970. Animal behaviour, a synthesis of ethology and comparative psychology. 2e druk. McGraw-Hill Inc., New York.
- Hooff, J. A. R. A. M. van, 1962. Facial expressions in higher primates. *Symp. zool. Soc. Lond.* 8: 97-125.
- Hooff, J. A. R. A. M. van, 1971. Aspecten van het sociale gedrag en de communicatie bij humane en hogere niet-humane primaten. Dissertatie, Utrecht.
- Hunt, M., 1970. Man and beast. *Playboy* 17 (7): 80-82, 114, 179-183.
- Hutt, C. & M. J. Vaizey, 1964. Group density and social behaviour. *Prog. Primatology* 1: 225-227.
- Hutt, S. J. & C. Hutt, 1970. Direct observation and measurement of behaviour. Thomas, Springfield.
- Kawai, M., 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet. *Primates* 63: 1-30.
- Konner, M. J., 1972. Aspects of the developmental ethology of a foraging people. In: N. Blurton-Jones (ed.): *Ethological studies of child behaviour*. University Press, Cambridge, p. 285-304.
- Kramer, S., 1965. Ethology and human character formation. *Int. Psychiatry Clinics* 2: 303-350.
- Kruijt, J. P., 1964. Ontogeny of social behaviour in Burmese red junglefowl. *Behaviour, Suppl.* 12: 1-201.
- Kühme, W., 1961. Beobachtungen am afrikanischen Elefanten in Gefangenschaft. *Z. Tierpsychol.* 18: 285-296.
- Lawick-Goodall, J. van, 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe-Stream Reserve. *Anim. Behav. Monogr.* 1 (3): 161-311.
- Leyhausen, P., 1956. Verhaltensstudien an Katzen. *Z. Tierpsychol., Beiheft* 2.
- Lorenz, K., 1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. *Z. Tierpsychol.* 5: 235-409.
- Lorenz, K., 1963. Das sogenannte Böse. Boro-thra-Schoeler, Wenen.
- Lorenz, K., 1970. The enmity between generations and its probable ethological cause. *Studium gen.* 23: 963-997.
- Lorenz, K., 1971. Die acht Todsünden der zivilisierten Menschheit. *Mannheimer Sozialwiss. Stud.* 3: 281-340.

- Meves, Chr., 1967. Vergleichbare Strukturen von Verhaltensstörungen bei Kindern und Tieren. *Prax. Kinderpsychol.* 16: 237-281.
- Meves, Chr., 1971. Seelisch bedingte Verhaltensstörungen bei Kindern, ihre Ursachen und ihre Therapie. In: W. Behler (ed.): *Das Kind - eine Anthropologie der Kindheit*. Herder, Freiburg.
- Miller, N. E., 1969. Learning of visceral and glandular responses. *Science, N.Y.* 163: 434-445.
- Montagu, M. F., 1968. *Man and aggression*. Oxford University Press, New York.
- Morris, D., 1952. Homosexuality in the ten-spined Stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). *Behaviour* 4: 233-262.
- Morris, D., 1955. The causation of pseudofemale and pseudomale behaviour: a further comment. *Behaviour* 8: 46-57.
- Morris, D., 1962. *The Biology of Art*. Methuen, London.
- O'Connor, N., 1971. Children in restricted environments. *Folia psychiat. neurol. neurochir. neerl.* 74: 71-77.
- Ploog, D., 1958. Ueber das Hervortreten angeborener Verhaltensweisen in akuten schizophrenen Psychosen. *Psychiatria et Neurol.* 136: 157-164.
- Ploog, D., 1963. Verhaltensforschung und Psychiatrie. In: Gröhle, Jung, Mayer-Gross & Müller (eds.): *Psychiatrie der Gegenwart*. Band I, 1B, Teil B, p. 291-443.
- Precht, H. F. R. & H. G. Lenard, 1968. Verhaltensphysiologie des Neugeborenen. *Fortschr. Pädologie* 2: 88-122.
- Premack, D., 1971. Language in chimpanzee? *Science, N.Y.* 172: 808-822.
- Premack, D. & A. J. Premack, 1972. Teaching language to an ape. *Scient. Amer.* 227 (4): 92-99.
- Rensch, B., 1963. Versuche über menschliche 'Auslösermerkmale' beider Geschlechter. *Z. Morph. Anthropol.* 53: 139-164.
- Rensch, B., 1965. Ueber ästhetische Faktoren im Erleben höherer Tiere. *Naturw. Medizin* 2: 43-57.
- Richards, M. P. M. & J. F. Bernal, 1972. An observational study of mother-infant interaction. In: N. Blurton-Jones (ed.): *Ethological studies of child behaviour*. University Press, Cambridge, p. 175-197.
- Schaller, G. B., 1963. *The mountain gorilla*. University of Chicago Press.
- Schmidt, W., 1957. Attrappenversuche zur Analyse des Lachens. *Psychol. Beitr.* 3: 223-264.
- Tinbergen, N., 1968. On war and peace in animals and man. *Science, N.Y.* 160: 1411-1418.
- Tinbergen, N. & E. A. Tinbergen, 1972. Early childhood autism - an ethological approach. *Z. Tierpsychol., Beiheft* 10: 1-53.
- Tschanz, B., 1968. Trottelummen. *Z. Tierpsychol., Beiheft* 4: 1-103.
- Wit, J. de, 1962. *Problemen rond de moeder-kind relatie*. Van Campen, Amsterdam.
- Zubek, J. P., 1969. *Sensory deprivation*. Appleton-Century-Crofts, New York.

Aanbevolen algemene literatuur, die niet is geciteerd

Dubos, René, 1968. *So human and animal*. Scribners, New York.

Eisenberg, J. F. & W. S. Dillon (ed.), 1969. *Man and beast: Comparative Social Behaviour*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Jolly, A., 1972. *The evolution of primate behaviour*. Macmillan, New York, Londen.

Morris, D., 1967. *The naked ape*. Cape, Londen.

Morris, D., 1967. *The human zoo*. Cape, Londen.

Morris, D., 1972. *Intimate behaviour*. Cape, Londen.

Pfeiffer, G. E., 1969. *The emergence of man*. Harper and Row, New York, Londen.

Russell, C., & W. M. S. Russell, 1968. *Violence, monkeys and man*. Macmillan, Londen.

Storr, A., 1968. *Human aggression*. Allen Lane The Penguin Press, Londen.

Tiger, L., 1969. *Man in groups*. Nelson, Londen.

Wickler, W., 1971. *De aard van het beestje*. Ploegsma, Amsterdam.

- aanpassing 21 e.v., 31, 183, 218, 252
- aantalsregulatie 32 e.v., 35, 36 e.v.
- adaptie 242
- Adenota* 243
- Agapornis* 211
- aggregatie 225
- agonistisch gedrag 92
- agressie 35, 37, 123, 257, 269 e.v., 298-299, 315, 320-321
- ambivalentie, simultane 75 e.v.
- angstaanvallen 314
- antilopen 243
- apen 257 e.v., 308
- arousal-effecten 52
- autisme 315
- autoriteit, aantasting van 320
- baltshouding
 - bij kalkoen 154-155
 - bij meeuwen 143-144, 148, 150
 - bij stekelbaars, zie stekelbaars
- bankivahoenders 176
- Barbus* spp. 147 e.v.
- bavianen 236 e.v.
 - , gelada- 239, 248
 - , gewone 236, 255
 - , mantel- 236, 247, 255
- bedelbeweging bij vogels 44
- behaviorism 9, 12, 42, 160
- bekrachtigers 193, 198
- bidsprinkhanen, voortplantings-gedrag 22
- bijenlarven, foulbrood bij 127
- blufgedrag bij chimpansee 267-268
- chimpansee 233 e.v., 257 e.v., 281, 307
- chromosomen 117
- circadische ritmen 39, 322
- conditioneren 205 e.v.
 - , klassiek 186
 - , operant 193
 - , weerstand tegen 211
- communicatie 156
- concentratie van individuen, 224, 242
- coördinatiemechanisme 289
- copulatiegedrag
 - , bij apen 258
 - , bij bidsprinkhanen 66
- curare 201
- cultuur 306
- deblokkerende mechanismen 293, 303
- disintegratie 318
- dispersie van individuen 224, 242
- drang 48, 49
- dreighouding
 - bij chimpansee 267
 - bij kokmeeuw 155-156
- drinkgedrag 90
- Drosophila* 26, 121, 131, 132
- dwergpapegaaien 211
- eekhoorn 210
- eend
 - , mandarijn- 228
 - , wilde 228

- gedrag 85
- eindhandeling 56, 84
- eirolbeweging bij gans 43
- elektrische prikkels 85, 194
- embryologie van gedrag 167
- endogene activiteit 64 e.v.
- Ephestia kühniella* 127
- erfelijkheid 115
 - van leervermogen 218
- Estrildinae 219
- ethologie 160, 258
 - , definitie 8, 10
- evolutie 131, 136, 221
 - gedrag klauwwieren 216
- evolutie-dynamica 136
- evolutie-statica 136
- excitatie-toestand, centrale 68
- exitatoir systeem 189
- extinctie van reflexen 188, 191

- feromoon 226
- fenotype 115, 129
- fenylketonurie 130
- fototaxis 121, 122
- functie, biologische 21
- fylogenie van gedrag 136, 141

- gebarentaal 307
- gedrag
 - , aangeboren 163
 - , coördinatie van 224
 - , definitie 17, 40
 - , doelgerichtheid van 23
 - , effect van 19
 - , embryologie van 167
 - , fylogenie van 136, 141
 - , gedisintegreerd 318
 - , geleerd 161
 - , intraspecifiek 230
 - , interspecifiek 230
 - , ontogenie van 158
 - , sociaal 2, 223
 - , soortspecifiek 161, 206, 288
 - , spontaan 46, 47, 65
- gedragselementen

- bij chimpansee 233, 235
- bij stekelbaars 231
- gedragsfuncties, modellen 97
- gedragsgenetica 141
- gedragsinhibitie 72 e.v.
- gedragsonderzoek
 - , kwantitatief 24
 - , multidisciplinair 323
- gedragsstructuur 305
- gedragssystemen 290-291
 - , fysiologie van 84
 - , interactie 94, 313
 - , motivatie van 55
- genotype 115, 129
- geotaxis 121, 122, 129
- gezichtsuitdrukkingen 294 e.v.
- gorilla's 259 e.v.

- habituatie 184, 189
- handelingen, volgorde van 58
- hartslagfrequentie 202
- hersenen 85, 91, 93, 194
- hersennechanisme 113
- Hirsch, labyrint van 121
- hond 44, 297-298
- hongercentrum 86 e.v.
- hormonen 50, 51, 64
- hospitalisme 310
- hypothalamus 85 e.v.

- immuniteit tegen concurrentie 148
- imponerge gedrag 267 e.v., 296
- inhibitair systeem 189
- inktvissen 209
- inleidend gedrag 84
- inprenting 292, 322
 - , seksuele 312
- interacties, tri- of multipartite 249

- kakkerlak 67
- kanarie 117
- kenmerken
 - , individuele 182
 - , soorttypische 182, 210

klaauwen 214
kleedgedrag bij primaten 257
klierreacties 200
koolmees, territoriumgedrag van 36
korboen 243
kraaien 25, 26, 209

langoer 254
Larus ridibundus 24 e.v., 29, 143 e.v., 244

leerproces 50, 162, 182, 205, 250, 292, 304, 322
, definitie 207

Lorenz, theorieën van 160

Lyrurus tetrix 243

Macaca 222, 281

- *fuscata* 251, 306

- *sylvana* 236

meeuw

, drieteen- 30, 143 e.v.

, kok- 24 e.v., 29, 143 e.v., 244

, zilver- 246

Melospiza melodia 173

Mendel, wetten van 126

mens 256 e.v.

mimicry 229

modegedrag bij primaten 276

motivatie van gedrag 48 e.v.

, algemene 51

, specifieke 51, 53

motivatie-analyse 77

motivationale netwerken 109

motorisch systeem 104

muizen

, dans- 129

, huis- 123, 132

mutatie 139

nature-nurture thema 158 e.v., 284

neo-darwinisme 137 e.v.

Nereis diversicolor 184

nestbouwgedrag bij kanarie 55

neuronen 80 e.v.

nieuwsgierigheid 278, 283

oecologische

- technieken 250

- variabelen 243

ontogenie van gedrag 158

opprikgedrag bij klauwieren 215

opvliegintentie 154

orgaanreacties 200

Pan troglodytes 233

Papio 239

- *cynocephalus* 236, 255

- *hamadryas* 236, 247, 255

paringssnelheid bij *Drosophila* 122, 123, 127

parkieten 221

partnerkeuze via zang 174

Pavlov, onderzoek van 9, 187, 200

pedagogische maatregelen 309

perseveratie-consolidatie theorie 199

pleegouders

- bij vink 174

- bij weduwvogels 219

poetsen 154, 227

populatiesterkte 320

Ploceidae 218

predatie 31, 229, 244

priëlvogels 308

prikkel-specifiek 45

primaten 252

quasi-planmatigheid 142, 150, 152, 164

rafelen van huismuizen 132 e.v.

ratten, selectie op intelligentie 120

reactie-specifiek 45

recombinatie 139

recreatie 322

reflex 42 e.v., 186, 289

, latentietijd bij 42

, na-effect bij 43, 61

- na-ontlading bij 43
- summatie bij 44, 293
- vermoeidheid bij 44
- rhesusapen 176, 177, 266, 314
- ritualisatie 156, 227
- ruimtelijke verdeling van individuen 224

- saccharine 194
- salamanders 211
- samenlevingsvormen 242
- scholeksters 222
- schuttersvis 305
- selectie (natuurlijke) 27, 30, 31, 139, 244
- op leervermogen 217
- selectieve aandacht 102
- sensorische systeem 101
- sequentie-analyse 53
- sexuele activiteit 48-49, 57, 273
- siergedrag bij primaten 260
- signaalhandelingen 152
- slurfmimiek 297, 299
- sociaal gedrag 2, 223
 - functie van 240
 - ontwikkeling van 176
- soorttypische kenmerken 182, 210
- spel 266
- springspinnen 58
- stambomen 151-152
- stekelbaars 19, 28, 30, 33 e.v., 41, 48-49, 56 e.v., 72 e.v., 161, 212, 231
- stimulus-responsie sequenties, soorttypische 182 e.v.
- surrogaatmoeders 177
- symbiose 230

- taxi-component 40-43
- Taxotes jaculator* 305
- territoriumgedrag 36 e.v.
 - van meeuwen 148, 245
 - van de stekelbaars 33 e.v.
- thermoregulatie 94-96
- Theropithecus gelada* 239, 248

- Tinbergen als leermeester 15
- toevalsverdeling van individuen 224
- traditie 221, 250
- Tryon-effect 124, 128

- vacuüm-handelingen 46
- variatie 115
- ventileren bij stekelbaars, zie waaiergedrag
- vergeetproces 189, 190
- verzoeningsgebaar bij drieteenmeeuw 143
- Viduinae 218
- vink 42-43, 174, 208, 210
 - goud- 117
 - pracht- 219
- vlucht 72, 298-299
- voedselzoekgedrag 208
 - flexibiliteit van 214
- voortplantingsgedrag 22
 - bij muizen 133
 - bij stekelbaars 232

- waaiergedrag bij stekelbaars 19 e.v., 27, 40, 62, 63, 72 e.v.
- weduwvogels 218
- wenkbrauwgroet 294-296
- werkende vrouwen 322
- werktuiggebruik 262, 270, 282, 305
- wervervogels 218

- zalm, oriëntatiemechanismen 22
- zandhappen bij stekelbaars 40, 59-60
- zang
 - bij song sparrow 173
 - bij vinken 170 e.v.
- zeeduivel 229
- zeeduizendpoot 184
- zenuwstelsel, centrale (czs) 46, 64 e.v., 68, 75, 79-84
- zigzagdans bij stekelbaars 47, 234
- zoekgedrag 56
- zomertaling 228