

3.1. Gedrag en erfelijkheid: reflexen, instinct en spontaan gedrag

Paul A.M. van Dongen © 2021

"Nothing in biology makes sense except in the light of evolution." (Dobzhansky 1973)
Nothing in evolution makes sense except in the light of genetics.

Samenvatting

Eigenschappen van levende organismen zijn 'erfelijk', als ze minstens deels door genen veroorzaakt zijn. Dat kan je met operationele criteria aantonen.

Mensen en dieren maken een onderscheid tussen positieve en negatieve stimuli, tussen beloning en straf. Het onderscheid tussen beloning en straf is zo basaal dat erfelijkheid daarvoor de verklaring moet zijn. Er is een verschil tussen diersoorten welke stimuli positief of negatief zijn; bijvoorbeeld voor dagdieren is duisternis een negatieve stimulus en voor nachtdieren juist licht.

Er zijn veel voorbeelden dat simpele stimuli bij mensen en dieren simpele reacties veroorzaken. Dat zijn reflexen. De oorspronkelijke (ongeconditioneerde) reflexen zijn erfelijk en niet het gevolg van leren. Er zijn ook stimuli die complexer, soorteigen gedrag veroorzaken, zoals bij voedselopname door jonge dieren. Dit noemen we instinctieve gedragingen. Dat kan je met operationele criteria aantonen. Ik bespreek soortkruisingen bij vissen, vogels en primaten, die aantonen dat het erfelijk is dat dieren soorteigen gedrag uitvoeren.

Samenvatting

1. Inleiding
2. Erfelijkheid
 - 2.1. Wat is erfelijk?
 - 2.2. Het aantonen van een rol van erfelijkheid
3. Natuurlijke selectie produceert doelmatig gedrag
 - 3.1. Positieve en negatieve stimuli
 - 3.2. Adaptatie - aanpassing
4. De oorzaken van gedrag
 - 4.1. Oorzaken binnen het organisme
 - 4.1.1. Gedrag in een constante omgeving
 - 4.1.2. 'Spontaan' gedrag
 - 4.1.3. Erfelijkheid van standpunten
 - 4.2. Oorzaken buiten het organisme
 - 4.2.1. Reflexen
 - 4.2.2. Instinctieve gedragingen
 - 4.3. Oorzaken buiten EN binnen het organisme
5. Erfelijkheidsonderzoek naar instinctief gedrag
6. Besluit
7. Appendix: de historische instinct-discussie

1. Inleiding

Ethologen bestudeerden het gedrag van veel verschillende soorten dieren. Daarbij zagen ze grote verschillen tussen diersoorten. Vroeger meenden ethologen zonder empirisch onderzoek dat allerlei gedragingen vooral door erfelijke factoren veroorzaakt zouden zijn. Deze ethologen gebruikten daarvoor het woord 'instinct'.

Hier verhelder ik eerst de begrippen 'erfelijk', 'aangeboren' en 'verworven'. Vervolgens verwoord ik directe en indirecte criteria volgens welke men op empirische basis kan concluderen dat erfelijkheid mede een oorzaak is van

een bepaald gedrag in een bepaalde situatie. In de hoofdstukken 3.2. en 3.3. heb ik de begrippen 'leren' en 'rijping' verhelderd. Het blijkt dat veel problemen na een heldere analyse theoretisch en empirisch oplosbaar zijn, of simpelweg verdwenen zijn.

Een van de doelen van dit boek is gedrag wetenschappelijk te verklaren. Men wil gedrag uit het verleden causaal verklaren. Een toets of dit gelukt is, is de succesvolle voorspelling van toekomstig gedrag. In dit hoofdstuk bespreek ik gedragsverschillen tussen soorten.

2. Wat is erfelijk?

Wetenschappelijke erfelijkheidsleer

In de tijd van Darwin was er nog geen empirische wetenschappelijke erfelijkheidsleer. Darwin realiseerde zich dat erfelijkheid essentieel was voor zijn evolutietheorie. In 1900 zijn de erfelijkheidswetten van Mendel (1866) herontdekt. Dat was het begin van een wetenschappelijke erfelijkheidsleer. Met kruisingsexperimenten werden veel erfelijke eigenschappen ontdekt. Hardy (1908) en Weinberg (1908) formuleerden een erfelijkheidsleer voor populaties: de populatiegenetica. Er werden kwantitatieve modellen ontwikkeld die de evolutieleer en de erfelijkheidsleer integreerden. In de kwantitatieve modellen was evolutie verandering in genfrequenties (hoofdstuk 4.1.).

DNA wordt overgeërfd

Er was discussie over wat in helder taalgebruik 'erfelijk' genoemd kan worden. "[...] *alleen genen [worden] erfelijk overgedragen. Noch geestelijke trekken, zoals een goed verstand of persoonlijkheid, noch materiële, zoals een bepaalde huidskleur of een bepaald bloedtype, worden als zodanig erfelijk overgedragen. De geslachtscellen hebben geen huid, geen bloed, geen verstand en geen persoonlijkheid.*" (Dobzhansky en Bremelkamp 1965, p. 86-87). Wat er overgeërfd wordt, zijn de genen, het DNA. De nucleotide-volgorde in het DNA is erfelijk bepaald. Daarvan is afgeleid de volgorde van aminozuren in een eiwit, die minder erfelijk bepaald is. De genen veroorzaken in grotere of kleinere mate de eigenschappen van levende organismen.

Eigenschappen, organen en gedrag

Organen, weefsels en ledematen zijn dingen, dus volgens deze terminologie is het predicaat 'erfelijk' hierop niet van toepassing. Maar het is wel een eigenschap (dus mogelijk erfelijk) of een organisme bepaalde organen of ledematen heeft. Het predicaat 'erfelijk' is wel van toepassing op de eigenschappen van organismes, organen, weefsels en ledematen. In deze terminologie zijn vleugels en armen niet erfelijk, maar het is wel erfelijk dat vogels vleugels hebben, en mensen armen. Gedrag is een opeenvolging van toestanden van mensen of dieren (Bunge 1977), en daarmee is gedrag geen eigenschap. Dus het predicaat 'erfelijk' is (strikt genomen) niet van toepassing op gedrag. Maar de kans dat een organisme in een bepaalde situatie een bepaald gedrag vertoont, kan wel erfelijk zijn. Dat kan men empirisch onderzoeken.

Erfelijke eigenschappen

Het predicaat 'erfelijk' wordt alleen gebruikt voor eigenschappen van levende organismen, zoals lichaamslengte, levensverwachting en de kleur van huid, haren of veren. Gedrag is geen eigenschap, maar een proces of opeenvolgende toestanden. Daarmee is gedrag, strikt genomen, niet erfelijk. Wat wel erfelijk kan zijn, is de kans dat een individu een bepaald gedrag in een bepaalde omgeving uitvoert. Voor het gemak kunnen we hiervoor de oneigenlijke uitdrukking 'erfelijk gedrag' gebruiken (tekstkauder 'Eigenschappen, organen en gedrag'). Dat kan men empirisch onderzoeken. Voor bepaalde reflexen nadert die kans de waarde 100%.

Er is wel voorgesteld om alleen de genen 'erfelijk' te noemen, en niet de eigenschappen die na ontwikkeling door deze genen veroorzaakt worden; deze zouden dan 'verworven' zijn (Bernard 1921). Dit wijkt af van het gangbare taalgebruik. Algemeen noemt men de meeste uiterlijke kenmerken van dieren 'erfelijk', hoewel deze geen van alle in de bevruchte eicel aanwezig zijn, maar pas na ontwikkeling tot stand komen. Ook gedragseigenschappen komen pas na ontwikkeling of leren tot uiting in een bepaalde situatie.

Geen tweedeling, maar wel een 16-deling

Hebb (1953) meende dat 'erfelijk' en 'aangeleerd' alleen gedefinieerd konden worden door wederzijdse uitsluiting: 'erfelijk' zou dan gedefinieerd zijn als 'niet-aangeleerd', en 'aangeleerd' als 'niet-erfelijk'. Dat kan beter. In tabel 1 onderscheid ik verscheidene factoren die relevant zijn voor het gedrag van organismen. Er zijn veel factoren die niet erfelijk zijn, en toch niet aangeleerd. Er is geen 2-deling (*dichotomie*), maar een 16-deling. Tabel 1 toont het verband tussen biologische en psychosociale invloeden enerzijds, en omgevings- en niet-omgevings-invloeden anderzijds. Enig commentaar lijkt gewenst.

Aangeboren. Men gebruikt het woord 'aangeboren' algemeen voor eigenschappen die bij de geboorte aanwezig zijn. Hier maak ik onderscheid tussen erfelijke eigenschappen (DNA, genen), en voorvallen tijdens de zwangerschap en bij de geboorte, waarvan de gevolgen ook 'aangeboren' genoemd worden.

Erfelijk. We zeggen dat een eigenschap van mens of dier 'erfelijk' is, als aan de criteria verwoord in sectie 2.2. is voldaan.

Mutaties. Tijdens het leven kan het DNA veranderd worden; dat zijn meestal beschadigingen: mutaties. Mutaties in lichaamscellen kunnen aandoeningen veroorzaken, waarvan

Tabel 1. Allerlei factoren die invloed kunnen hebben op persoonlijkheid, attitude of gedrag. Blauw = erfelijk; groen = biologisch, soms omgevingsinvloed; geel = biologische omgevingsinvloed; roze = psychosociale omgevingsinvloed. Dit schema wordt in hoofdstuk 6.1. toegepast op de praktijk.

categorie 1	werkingstijd	relevante factoren	categorie 2	beïnvloed door de omgeving
biologisch		1. genen bij conceptie	aangeboren	geen omgevingsinvloed
		2. prenatale gebeurtenissen		deze factoren worden soms beïnvloed door de omgeving
		3. geboortecomplicaties		deze factoren worden beïnvloed door de omgeving
		4. verworven mutaties		
		5. hersenletsel		
		6. voeding		
		7. geneesmiddelen		
		8. verworven ziektes		
		9. verslavende middelen	verworven (maar niet aangeleerd)	
psychosociaal	lange termijn	10. ouders (opvoeding)	aangeleerd (= ook verworven)	deze factoren worden beïnvloed door de omgeving
		11. vriendjes (<i>peers</i>)		
		12. school, samenleving		
		13. individuele ervaringen		
	14. sociaal-economisch			
	korte termijn	15. <i>priming</i>	hier-en-nu	
		16. actuele situatie		

kanker het meest bekend is. Die mutaties worden op de dochtercellen overgedragen, maar niet op de nakomelingen van het individu. Mutaties in de geslachtscellen hebben geen gevolgen voor de huidige generatie, maar wel voor toekomstige generaties.

Verworven eigenschappen zijn na de geboorte opgelopen. Een deel hiervan is verworven door leren en een deel door andere processen, zoals infecties of verwonding.

Aangeleerde verbanden: we zeggen dat een mens of dier een verband heeft aangeleerd, als aan de criteria verwoord in hoofdstuk 3.2. is voldaan.

Omgevingsinvloeden zijn bijna overal. Alleen het DNA bij conceptie is niet onderhevig aan omgevingsinvloeden.

Hersenletsel is een categorie apart. Eigenlijk valt dit onder verworven ziektes, maar omdat hersenletsel zo'n grote invloed op gedrag kan hebben, noem ik dit afzonderlijk. Hersenletsel kan volledig door de omgeving veroorzaakt worden (trauma, vergiftiging), of nauwelijks (herseneninfarct, hersenbloeding), of minder (hersenvliesontsteking).

Nature versus nurture. *Nature* is in ieder geval de genen bij conceptie, maar sommigen beschouwen alle biologische factoren (tabel 1) als *nature*. Sommigen beschouwen als *nurture* de verworven eigenschappen of de aangeleerde verbanden, of ook alle omgevingsinvloeden. De begrippen *nature* en *nurture* zijn zo vaag dat ze niet bruikbaar zijn.

'Erfelijk' versus 'aangeboren'

Om de oorzaken van gedrag te analyseren, is het belangrijk om de begrippen 'erfelijk' en 'aangeboren' te onderscheiden (zie ook tabel 1). Ik noem een eigenschap 'erfelijk' als deze mede door genen wordt veroorzaakt. 'Aangeboren' is het totaal van eigenschappen bij de geboorte. Ik geef enkele voorbeelden.

- In 1961 was er het Softenon-drama. Er werden 12.000 baby's geboren met onderontwikkelde ledematen. Er werd aangetoond dat dit veroorzaakt werd doordat zwangere vrouwen in de 3e of 4e week van de zwangerschap thalidomide (Softenon®) hadden gebruikt (Mellin en Katzenstein 1962, Tausig 1962). Dit is het bekendste voorbeeld van een aangeboren aandoening die door inname van een geneesmiddel veroorzaakt wordt, en die niet erfelijk is.
- Er zijn veel genen geïdentificeerd waarvan abnormale varianten een oorzaak zijn van afwijkingen aan de ledematen bij de mens (Roberts en Tabin 1994). Dit zijn voorbeelden van erfelijke ziektes waarvoor het gen geïdentificeerd is.
- Bij eeneiige tweelingen kan het tweelingtransfusie syndroom optreden, wat bij één of beide leden van de tweeling tot afwijkingen kan leiden (Cincotta e.a. 2000). Hierdoor kunnen de genetisch identieke leden van een tweeling bij de geboorte uiterlijk verschillend zijn. Dit zijn dan aangeboren, niet-erfelijke afwijkingen die verschillen bij eeneiige tweelingen.

Erfelijke eigenschappen zijn een product van genen of allelen. 'Goede allelen' worden bevorderd door natuurlijke selectie, maar veel schadelijke allelen zijn nog aanwezig bij de huidige mensen en dieren (hoofdstuk 5.2.).

Aangeboren, niet-erfelijke eigenschappen zijn meestal het gevolg van toevallige prenatale gebeurtenissen.

2.2. Het aantonen van een rol van erfelijkheid

Afzonderlijke genen

In het eenvoudigste geval is er één gen met twee allelen, met een eigenschap die in twee varianten voorkomt. Mendel (1866) deed zijn erfelijkheidsonderzoek aan eigenschappen van erwtenplanten waarvan hij uit eerdere kruisproeven al de indruk had dat deze erfelijk overgedragen werden. Inderdaad voldeden deze geselecteerde eigenschappen aan eenvoudige wetmatigheden van dominante en recessieve overerving. Later zijn eigenschappen van planten en dieren ontdekt die volgens dezelfde wetmatigheden overerfd, zoals de ABO-bloedgroepen bij mensen en de ziektes sikkelcelanemie en fenylketonurie. Het bleek dat deze eigenschappen door enkele allelen van afzonderlijke genen veroorzaakt werden. Bij uitzondering is het verband tussen allelen en fenotype zo simpel dat men kan overzien hoe de allelen een oorzaak zijn van het uiterlijk of gedrag. Maar meestal zijn de verbanden tussen allelen en eigenschappen te complex om te overzien (hoofdstuk 10.2.).

Kinderen lijken op hun ouders

Een voorwetenschappelijke ervaring was dat kinderen op hun ouders lijken (Aristoteles, over de voortplanting). Wetenschappelijk onderzoek heeft dit bevestigd: er zijn inderdaad correlaties tussen de eigenschappen van de ouders enerzijds, en die van de nakomelingen anderzijds. Dat is onder andere aangetoond voor de lichaamslengte en IQ.

Hierbij moet men bedacht zijn op enkele complicaties.

1. Verwante personen leven vaak in een overeenkomstige omgeving. Als men gelijkenis tussen verwanten vindt, moet men de oorzaak van die gelijkenis opsporen: is het vooral erfelijkheid, vooral omgeving, of beide.
2. Mensen selecteren huwelijkspartners die meer op henzelf lijken dan het gemiddelde individu in de populatie. Dat leidt tot een te hoge schatting van de invloed van genen.
3. Het komt voor dat de biologische vader een ander is dan de officiële vader. Dat leidt

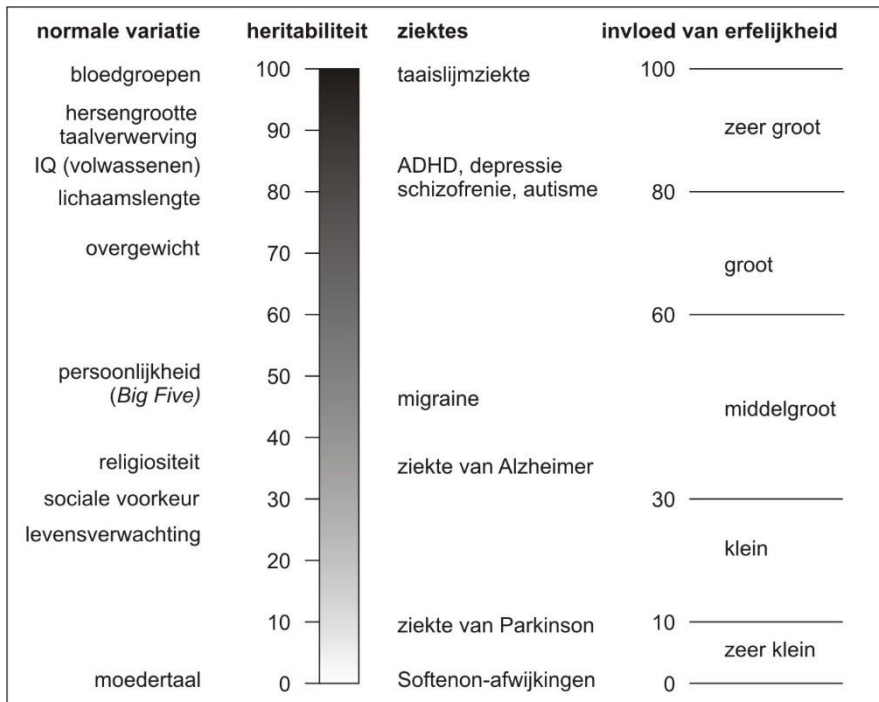
dan tot lage overeenkomst bij twee-eiige tweelingen en daardoor tot een te lage schatting van de heritabiliteit.

Vergelijken van verwanten - heritabiliteit

In veel uiterlijke eigenschappen van levende wezens zijn soortgenoten verschillend. Dit noemen we 'fenotypische variatie'. De relatieve bijdrage van erfelijkheid in de variatie van een eigenschap noemt men heritabiliteit (Wright 1920, Lush 1940). De variantie in een uiterlijke eigenschap komt tot stand door erfelijke variantie, omgevingsvariantie en onbekende factoren. Er is variantie door opgroeien in een gemeenschappelijke omgeving, en door opgroeien in een individueel-unique omgeving. Heritabiliteit is een getal dat varieert tussen 0 en 1. De heritabiliteit voor een bepaalde eigenschap wordt meestal geschat uit tweelingonderzoek: men vergelijkt de overeenkomst tussen een-eiige tweelingen en tussen twee-eiige tweelingen. Men berekent correlaties binnen een-eiige en twee-eiige tweelingen; binnen een-eiige tweelingen zijn de correlaties het grootst. Het is ook mogelijk om de heritabiliteit van ziektes te berekenen uit elektronische dossiers van patiënten met hun families (Polubriaginof e.a. 2018). Maar om uit correlaties causale verbanden af te leiden, moeten we een causale hypothese, model of wetmatigheid hebben. Dat wil zeggen: voor het berekenen van 'de' heritabiliteit moet men specificeren welk model gebruikt wordt voor de berekening (Eaves e.a. 1989, Evans e.a. 2002). De getalwaarde van de heritabiliteit hangt af van de keuze van het model. Hier bespreek ik heritabiliteit alleen globaal.

Ten onrechte gebruikt men vaak de uitdrukking 'erfelijk bepaald' voor fenotypes of gedrag. Men kan de uitdrukking 'genetisch bepaald' voor fenotypes of gedrag maar beter vermijden. Figuur 1 geeft voorbeelden van de waarde van de heritabiliteit voor eigenschappen en ziektes bij de westerse mens. Uit de waarde van de heritabiliteit kan men afleiden of erfelijkheid een grote invloed heeft, enige invloed of nauwelijks invloed.

Elders (hoofdstuk 2.3.) heb ik gegevens gepresenteerd over de lange-termijn ontwikkeling van lichaamslengte en IQ in westerse landen. Over een periode van 100 – 200 jaar zijn nadelige omgevingsinvloeden voor lichaamslengte en IQ afgenomen. Daardoor is de omgevingsvariantie afgenomen en de relatieve invloed van erfelijkheid toegenomen. Dus de heritabiliteit is toegenomen.



Figuur 1. Voorbeelden van heritabiliteit voor eigenschappen van de westerse mens en voor het optreden van verscheidene ziektes in het westen. Let wel: deze waarden van heritabiliteit zijn schattingen voor een bepaalde tijd en een bepaalde omgeving.

Empirisch onderzoek naar erfelijke eigenschappen

Er zijn directe en indirecte aanwijzingen dat een eigenschap in belangrijke mate door genen is veroorzaakt ¹. Empirisch erfelijkheidsonderzoek levert de **directe** aanwijzingen voor een rol van erfelijkheid. Denk hierbij aan:

1. kruisingsexperimenten,
2. pogingen om een gewenste variant te kweken,
3. meten van de heritabiliteit,
4. het ontdekken van erfelijke afwijkingen voor de eigenschap die onderzocht wordt (bijvoorbeeld erfelijke taalstoornissen),
5. het vaststellen welke genen een rol spelen bij het tot stand komen van die eigenschap,
6. het aantonen van inteelt-depressie.

Bij een groot aantal eigenschappen is de rol van erfelijkheid nog niet expliciet onderzocht. De **indirecte** empirische aanwijzingen voor erfelijke invloeden op een eigenschap zijn:

1. vergelijkend onderzoek tussen soorten (als er verschillen tussen soorten zijn, is dat een zwak argument dat de eigenschap erfelijk

is), en tussen populaties of culturen binnen een soort,

2. deprivatie of adoptie: de eigenschap ontstaat alleen na opgroeien in een omgeving met voorbeelden voor die eigenschap,
3. mogelijkheid tot modificatie,
4. sensitieve periode voor het verwerven of het uitvoeren van het gedrag,
5. lichamelijke aanpassingen aan die eigenschap.

In de praktijk gebruiken veel auteurs min of meer de bovenstaande criteria. Als voor een eigenschap aan deze voorwaarden voldaan is, maar het is niet door erfelijkheidsonderzoek aangetoond dat deze eigenschap erfelijk is, noem ik deze eigenschap erfelijk* (met een sterretje ²). Niet op basis van observaties alleen, maar alleen door experimenten kan men concluderen dat een eigenschap erfelijk (zonder sterretje) is. Als eigenschappen aan deze criteria voldoen, en als deze eigenschappen voorkomen bij alle (of de meeste) individuen van een soort, blijkt achteraf meestal dat die eigenschappen aangepast zijn aan de leefwijze of omgeving van deze soort (adaptief).

¹ Daarmee is de claim dat een bepaalde eigenschap 'erfelijk' is, een causale claim, en de logica en het empirisch onderzoek moeten voldoen aan de vereisten voor causale claims (hoofdstuk 10.2.).

² Vergelijkbare symbolen gebruik ik bij 'aangeleerd*' (hoofdstuk 3.2.) en 'intelligent*' (hoofdstuk 3.5.).

3. Natuurlijke selectie en doelmatig gedrag

3.1. Positieve en negatieve stimuli

Evolutionair voordelige doelen

De biologie is een andere wetenschap dan natuurkunde of scheikunde (Ayala en Dobzhansky 1974, Mayr 1988). In de natuur- en scheikunde zijn directe causale verbanden de acceptabele verklaringsprincipes. Maar in de biologie hebben we ook te maken met doelmatige onderdelen zoals DNA, enzymen en organen, en met doelgericht gedrag³. Daardoor speelt in de biologie het begrip 'waarde' een rol: de 'waarde' van stimuli betreft het evolutionair voordeel van die stimuli. In een natuurwetenschappelijke biologie probeert men het ontstaan en de werking van die doelmatige organen en doelgerichte gedragingen causaal te verklaren. Volgens de gen-centrische opvatting over evolutie bevordert natuurlijke selectie die erfelijke eigenschappen die de frequentie van de allelen van de drager vergroten. Het verbreiden van de eigen allelen wordt vooral bevorderd door de volgende factoren⁴.

- Alleen dieren die **overleven**, kunnen zich voortplanten, en kunnen hun nakomelingen en verwanten bevoordelen.
- In Darwinistische evolutie is het krijgen van **nakomelingen** noodzakelijk voor evolutionair succes.
- **Bevoordelen van verwanten**, en vooral de eigen nakomelingen, draagt bij tot evolutionair succes. Al geldt dit niet universeel.

Ik vat de begrippen overleven, voortplanten en bevoordelen van verwanten samen als evolutionair voordelige doelen, waarbij deze 'doelen' door causale processen ontstaan zijn. Men moet hier niet denken aan teleologie, 'doeloorzaken' of bewuste intenties (hoofdstukken 10.2. en 10.3.), maar aan causale processen, zoals biochemie of aan reflexen, of aan erfelijk leergedrag of aan terugkoppelsystemen.

Positieve en negatieve stimuli

De filosoof John Locke (1632-1704) meende dat alle kennis door ervaring ontstaan is, en verwierp het idee van aangeboren kennis. Maar toch schreef hij: *"Ik moet toegeven dat de natuur de mens een verlangen naar geluk, en een afkeer van ellende heeft gegeven. Dit zijn inderdaad aangeboren praktische principes, die continu werkzaam zijn en al onze handelingen onophoudelijk beïnvloeden – zoals prakti-*

³ In hoofdstuk 10.2 geef ik een verdere analyse van 'doelmatig' en 'doelgericht'. Voor een heldere bespreking dient men het Nederlandse

Uitzonderingen op biologische doelen

Zoals altijd in de biologie, gelden de biologische doelen overleven en voortplanten niet absoluut.

- **Overleven** is niet universeel noodzakelijk voor evolutionair succes. Bijvoorbeeld bij de Zwarte weduwe (een spin) wordt het voortplantingssucces van het mannetje bevorderd als hij zich laat opeten (Andrade 1996). Bij de Grote Kaardespinnet voedt de moeder haar nakomelingen, doordat haar lichaam op het juiste moment door een biochemische omzetting in een voedzame soep verandert (Kim e.a. 2000). Soms is het evolutionair voordelig dat een individu zich opoffert voor zijn nakomelingen. Bij eusociale soorten is het overleven van de koningin en haar vruchtbare nakomelingen essentieel; het komt voor dat steriele leden van de kolonie bij eusociale soorten hun leven opofferen ten gunste van de koningin of het volk (Bourke 2008).
- **Voortplanten** geldt niet voor ieder individu. In sommige situaties is het evolutionair voordelig om het voortplantingssucces van nauwe verwanten te bevorderen (Nam e.a. 2010). Bij eusociale soorten planten de meeste individuen zichzelf niet voort.
- **Bevoordelen van verwanten**. Er zijn situaties dat nauwe verwanten concurrenten van elkaar geworden zijn. Bij verscheidene soorten krijgen de ouders veel nakomelingen, en negeren daarna hun nakomelingen (r-selectie). Bij veel soorten zijn de ouders overleden als de nakomelingen geboren worden.

sche principes dat moeten doen. Dit kan bij alle personen en alle leeftijden universeel waargenomen worden, maar dit zijn neigingen om het goede te verwerven, en geen indrukken van waarheid op de kennis." (Locke 1689, boek 1 chapter 3, para. 3). Alleen voor positieve en negatieve stimuli accepteert Locke een aangeboren voorkeur, maar dat is geen aangeboren kennis. Of een stimulus positief of negatief is, is gekoppeld aan het bereiken van evolutionair relevante doelen. Positieve stimuli vormen voedsel, seks of positief sociaal contact; negatieve stimuli leiden tot weefselbeschadiging of tot deprivatie van voedsel, water, vrienden of sekspartners. Door selectie worden

woord 'doel' te splitsen in het fysische begrip 'goal' en het mentale begrip 'purpose'.

⁴ Zie echter het tekstkader 'Uitzonderingen op biologische doelen'.

eigenschappen bevordert die maken dat een organisme evolutionair positief gedrag vertoont, en evolutionair negatief gedrag vermijdt. *“Deze reacties hebben gemeen dat ze nuttig zijn. Zij weren een schadelijke stimulus af, en bevorderen een gunstige stimulus.”* (James 1890, II. 1).

Craig (1918) onderscheidde positieve en negatieve stimuli (voorkeuren en aversies). Of een stimulus positief of negatief is, is gekoppeld aan het gevolg ervan voor overleven of voortplanten – dus aan evolutie. Positieve stimuli vormen voedsel, voortplantingsmogelijkheden of positief sociaal contact. Negatieve stimuli leiden tot weefselbeschadiging of tot deprivatie van voedsel, water of sociale partners. Dit komt algemeen bij eencellige organismen voor; daarom gaat men ervan uit dat dit onderscheid zeer vroeg in de evolutie (1 - 2 miljard jaar geleden) is ontstaan. Mensen en dieren maken een erfelijk* onderscheid tussen de meest basale positieve en negatieve stimuli. Het onderscheid tussen positieve en negatieve stimuli is het uitgangspunt voor naderen of vermijden, en voor allerlei leergedrag. Dit is zo'n basaal onderscheid dat het niet geleerd kan zijn; het is een erfelijk* onderscheid. Het is de basis voor leren (hoofdstuk 3.2.). Allerlei andere stimuli kunnen aan die basale positieve en negatieve stimuli gekoppeld worden (dat noemt men 'conditioneren'). Door het gebruik van eerdere leerinhouden kunnen mensen en dieren beter hun doelen bereiken (hoofdstuk 3.2.). Mensen en dieren gebruiken ook hun intelligentie om hun doelen te bereiken, naar ik aanneem door causale processen.

Eencellige organismen

Toen ééncellige organismen zich konden verplaatsen, werd de richting van de verplaatsing relevant: het naderen van nuttige stimuli, en het vermijden van schadelijke. De ééncellige *Euglena* beweegt zich naar licht. Het is nuttig voor *Euglena* om naar het licht te gaan, want licht stimuleert zijn fotosynthese, waardoor *Euglena* voedings- en bouwstoffen maakt. In deze gevallen beweegt een organisme zich in een gradiënt van bijv. licht of chemische stoffen. Om een gradiënt te detecteren, moet een organisme sensoren hebben. Om in een gradiënt te bewegen, moet een organisme effectoren hebben. Dit alles komt voor in eencellige organismen zonder zenuwstelsel. Het is erfelijk* dat *Euglena* naar het licht beweegt, want alle *Euglena*'s doen dit zonder voorafgaande

ervaring. Dit was het primitieve begin van naderen en vermijden. Het onderscheid tussen positieve en negatieve stimuli werd al gemaakt, voordat er organismen waren met een zenuwstelsel.

Erfelijke of aangeleerde 'angsten'?

Er zijn verscheidene stimuli voorgesteld waarvoor mensen van nature (instinctief) schrikken of bang zijn (James 1890⁵, Thorndike 1923). Volgens de behaviorist John Watson (1924) zijn er maar weinig stimuli die een aangeboren angstreactie geven, maar andere stimuli kunnen daaraan gekoppeld worden (geconditioneerd), dus door ervaring verworven. We zien hier allerlei speculaties: het zou voor individuele mensen en dieren te riskant zijn om met gevaar te experimenteren: je kunt niet ongestraft onderzoeken of een leeuw echt gevaarlijk is, en daarom zou angst voor leeuwen wel erfelijk zijn. Mensen en dieren vermijden allerlei gevaarlijke situaties. In termen van beleving noemt men dit angst of vrees (Valentine 1930). Ik spreek liever in gedragstermen van het vermijden van stimuli. In het stuk over rijping van gedrag (hoofdstuk 3.3.) bespreek ik het vermijden van dieptes. In het stuk over erfelijke leer-systemen (hoofdstuk 3.2.) bespreek ik het leren te vermijden van natuurlijke vijanden.

Vermijden van donker

Bijna alle dieren zijn gespecialiseerd voor een actief leven overdag of 's nachts: er zijn dagdieren en nachtdieren. Als ze een ruimte mogen kiezen, kiezen dagdieren bij voorkeur een lichter ruimte, en nachtdieren vooral een donkere. Apen en mensen zijn echte dagdieren. Locke (1689) wist dat veel mensen het donker vermijden; hij vroeg zich af of de angst voor het donker bij kinderen zijn oorsprong had in onze 'dierlijke natuur' of in bakerpraatjes. Kinderen waren voor de 25^e maand niet bang voor het donker (Valentine 1930). *“Stel: twee moeders doen een experiment. De ene probeert haar kind te conditioneren dat hij bang wordt voor het donker, en de ander probeert haar kind te conditioneren dat hij bang wordt voor het licht. Ongetwijfeld zou de eerste even makkelijk slagen als de tweede zou falen.”* (Valentine 1930, p. 415). Mensen en andere primaten zijn in het licht veiliger dan in het donker, en ze vermijden erfelijk* het donker.

⁵ Harde, onverwachte geluiden, onbekende mensen, onbekende dieren, sommige onge-dierte, alleen-zijn (voor kinderen), zwarte voorwerpen, donkere ruimtes, hopen en hoeken,

hoogte, sommige ideeën over bovennatuurlijke machten, of een lijk van een mens.

3.2. Adaptatie - aanpassing

'Functie'

De evolutietheorie van Darwin (1859) biedt een causale verklaring voor het ontstaan van allerlei doelmatige eigenschappen van levende organismen. Deze theorie was de eerste natuurwetenschappelijke verklaring voor het ontstaan van levende wezens. Door Darwinistisch evolutie ontstaan organismen met eigenschappen, zodanig dat de kans op overleven of voortplanten van zichzelf of hun verwanten toegenomen is. Achteraf wordt dit 'functioneel' genoemd. In de biologie heeft het woord 'functie' uitsluitend betrekking op eigenschappen, onderdelen of gedragingen die in redelijke mate erfelijk zijn. Als het voorspelbare gevolg van een gedrag evolutionair voordelig is voor de actor, wordt dit wel de 'functie' van het gedrag genoemd (Tinbergen 1963, Hinde 1975, Millikan 1984, 1998, Neander 1991). Tinbergen (1963) gebruikte het woord 'functie' liever niet, omdat dit te vaag was. In plaats daarvan gebruikte hij het begrip 'overlevingswaarde'. Ook daar ben ik niet helemaal gelukkig mee, zie tekstkader 'Uitzonderingen op biologische doelen'. Omdat het begrip 'functie' zo complex is, gebruik ik liever de term '**evolutionair voordeel**' (van Dongen en Van den Bercken 1981). Het evolutionair voordeel van een mutatie (of eigenschap) is de oorzaak dat die mutatie behouden bleef, dus de oorzaak van het ontstaan en behoud (*cause d'être*) van die eigenschap.

Adaptatie

De evolutietheorie van Darwin is zo populair geworden, dat veel navolgers meenden dat alle eigenschappen van levende wezens het product waren van natuurlijke selectie. Terwijl Darwin zelf expliciet zei: "*Verder ben ik ervan overtuigd dat natuurlijke selectie het belangrijkste mechanisme voor verandering is, maar niet het enige.*" (Darwin 1859, p. 14). Veel evolutiebiologen denken dat adaptatie de oorzaak is van het ontstaan van alle eigenschappen van alle levende organismen in Darwinistische evolutie. Ook in theorieën over evolutie van gedrag is 'adaptatie' een centraal begrip geworden (Lorenz 1965, Williams 1966, Eibl-Eibesfeldt 1989). Dit leidde tot veel speculaties (zie tekstkader 'Adaptationisme'). In de evolutiebiologie kan men een eigenschap van organismen 'aangepast' noemen, als deze eigenschap (voldoende) erfelijk is; vervolgens dient men aan te tonen dat deze eigenschap 'evolutionair voordelig' is/was vergeleken met alternatieve eigenschappen. Veel speculaties voldoen niet aan deze voorwaarden.

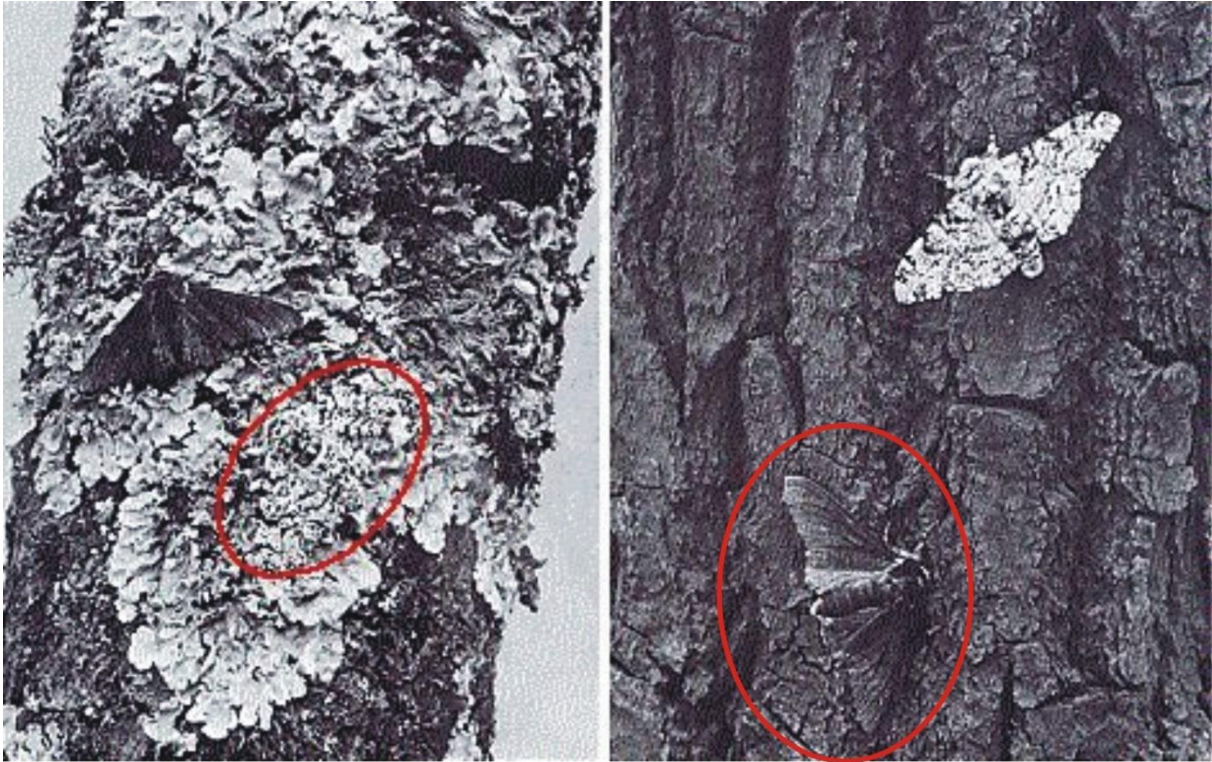
Adaptationisme - *Just-so stories*

Het idee dat alle eigenschappen van levende organismen optimaal aangepast zouden zijn aan hun omgeving, werd het 'adaptationisme' genoemd (Gould en Lewontin 1979). Gould en Lewontin zijn onnodig negatief over adaptatie, maar hun opvattingen zijn populair geworden. "*Gould en Lewontin waren zo welbespraakt dat ze erin slaagden om adaptatie – het belangrijkste en best-gedocumenteerde verklarende principe in de biologie – om te vormen tot een schuttingwoord buiten de evolutiebiologie, waar het beschouwd werd als intrinsiek post hoc en onnauwkeurig.*" (Tooby en Cosmides 1990, p. 760).

Aristoteles en Kant claimden dat alles in de levende natuur 'ergens goed' voor is. Dat leidde tot veel vrijblijvende speculaties (Tinbergen 1963, Gould en Lewontin 1979). Zo zouden in de evolutie van de mens de bolle borsten bij de vrouw ontstaan zijn, omdat die associëren aan billen, wat de paarband zou bevorderen (Morris 1967). Veel speculaties voldeden niet aan de randvoorwaarden van Darwinistische evolutie: (1) dat de betreffende eigenschap minstens deels erfelijk moest zijn, en (2) dat de eigenschap (vergeleken met alternatieve eigenschappen) de kans op overleven of voortplanten van het individu of zijn verwanten vergrootte. Dergelijke speculaties werden *just-so-stories* genoemd, naar een boek van Rudyard Kipling (1902). Een beroemd verhaal in dat boek is dat olifanten aan hun lange slurven gekomen zijn, doordat krokodillen hard getrokken hadden aan de aanvankelijk korte neuzen van olifanten.

Ik prefereer het empirisme boven 'het adaptationisme': bezie of je toetsbare uitspraken kunt formuleren over het ontstaan van eigenschappen van organismen, en of je die uitspraken empirisch kunt toetsten. En accepteer dat niet alle eigenschappen aangepast zijn.

Zoals bij veel kernbegrippen (hoofdstuk 7.1.) zijn onderzoekers er niet in geslaagd overeenstemming te bereiken over een definitie van 'adaptatie'. "*De grondregel – of eigenlijk de doctrine – is dat 'adaptatie' een speciaal en problematische begrip is, dat alleen gebruikt zou moeten worden als het echt nodig is.*" (Williams 1966, p. 4-5). Maar Williams specificeert niet 'waarvoor' dit nodig zou zijn. Ik stel voor om het zelfstandig naamwoord 'adaptatie' te vermijden, en het bijvoeglijk naamwoord 'geadapteerd' te gebruiken als technische term (zie onder).



Figuur 2. Berkenspanners: een lichte en donkere variant van deze vlinder op een lichte (links) en donkere (rechts) berkenstam.

De causale verklaring van het ontstaan van gedrag in de evolutie

Bij de eerste organismen waren er wel chemische omzettingen, maar geen gedrag. Pas toen primitieve organismen zich konden verplaatsen, konden we activiteit van een organisme 'gedrag' noemen. Dieren hebben een zenuwstelsel; activiteit in het zenuwstelsel veroorzaakt gedrag. Als men het ontstaan van gedragingen in de evolutie causaal wil verklaren, en deze verklaring empirisch wil toetsen, zijn de volgende stappen noodzakelijk.

1. Men dient aan te tonen dat deze gedraging (voldoende) door allelen worden veroorzaakt.
2. Men dient aan te tonen welke voorvallen in de omgeving van mens of dier het gedrag direct veroorzaken (Tinbergen 1963).
3. Men dient een hypothetische causale verklaring te formuleren over hoe die eigenschap in de evolutie ontstaan kan zijn ('functie', Tinbergen 1963). Dat is een hypothese waardoor individuen met deze eigenschap in deze omgeving beter hun allelen verspreiden dan individuen met andere allelen. In het algemeen gaat dit over overleven, voortplanten en het bevoordelen van verwanten.
4. Tenslotte dient men die causale hypothese empirisch te toetsen (zie volgende alinea).

Industrieel melanisme – Een empirische toets voor adaptatie

Soms lijkt een eigenschap evident aangepast aan de omgeving, maar er ontstaan toch problemen om dit empirisch wetenschappelijk aan te tonen. Het meest klassieke voorbeeld van adaptatie is wel het industrieel melanisme van de berkenspanner (*Biston betularia*, een vlindertje). De berkenspanner was voor de industriële revolutie in Engeland een lichtgekleurd vlindertje met enkele donkere stipjes. Als deze vlinder op een berkenstam zit, valt hij niet op, vooral op een berkenstam met korstmossen (figuur 2). In 1765 begon de industriële revolutie in Engeland. Toen kwamen er steeds meer fabrieken die zwarte rook uitstootte. In industriegebieden werden de bomen donkerder door roet. In 1848 werd bij Manchester de eerste zwarte variant van de berkenspanner waargenomen. Tutt (1896) meende dat de donkerdere vlindertjes in industriegebieden een betere schutkleur hadden, en dat ze daardoor minder door vogels gevangen werden (zie ook Kettlewell 1955, 1956). Rond 1960 was meer dan 90% van de berkenspanners in Manchester en Birmingham van de zwarte variant. Dit was in de leerboeken bij uitstek het overtuigende voorbeeld van evolutie door adaptatie (Huxley 1942).

	reactief, <i>elicited</i> , <i>respondent</i>	spontaan, <i>emitted</i> , <i>operant</i>
complex	oorzaak waargenomen Antwoord op wetenschappelijke vraag Reactie op sociale omgeving Trekbeweging (vogel) Bouw complex nest Bouw simpel nest Vermijden van diepte Sociaal glimlachen Schrikreactie (<i>startle</i> , Moro) Tepelzoekreflex (<i>rooting</i>) Grijpreflex Oogknipperen (<i>blinking</i>) Accomodatiereflex Zuigreflex Pupil-lichtreflex Niesreflex, hoestreflex Terugtrekreflex Kniepeesreflex (monosynaptisch)	oorzaak niet waargenomen Op eigen initiatief boek schrijven Muziek componeren Gedicht schrijven Op eigen initiatief wandelen IJsberen Brabbelen van baby's Geeuwen Hikken Neonataal glimlachen Bewegen ledematen door baby
simpel		

Figuur 3. Enkele voorbeelden van simpele en complexe gedragingen waarvoor al dan niet een oorzaak is waargenomen.

Door beperking van de luchtverontreiniging vanaf 1975 werden de berken weer lichter van kleur en nam de zwarte variant van de berkenspanner in frequentie af. Toch leverden latere experimenten aanvankelijk onvoldoende experimentele ondersteuning voor een rol van adaptatie. Wordt de donkere variant in een gebied met veel donkere berken inderdaad minder door vogels gevangen doordat deze een betere schutkleur heeft (Mikkola 1984, Liebert en Brakefield 1987, Howlett en Majerus 1987)? Pas na 2010 is aangetoond (1) dat het industrieel melanisme veroorzaakt werd door één mutatie (van 't Hof e.a. 2011), en (2) dat selectieve predatie inderdaad afhing van de schutkleur (Cook e.a. 2012). Zelfs het meest beroemde, meest plausibele voorbeeld van adaptatie moest toch nog empirisch getoetst worden, en dat was niet eenvoudig.

4. De oorzaken van gedrag

Ontstaan en ontwikkeling van gedrag

Reeds voor de geboorte maken dieren en mensen allerlei bewegingen. Dat is waargenomen bij vissen, kikkervisjes, vogels en zoogdieren. Het ontstaan en de ontwikkeling van gedrag weerspiegelt de ontwikkeling van het zenuwstelsel. Van de meeste bewegingen voor de geboorte is geen oorzaak waargenomen. Bij sommige gedragingen van mensen en dieren na de geboorte is de oorzaak van het gedrag direct waarneembaar, maar bij veel gedrag niet. In figuur 3 rangschik ik de gedragingen met en zonder waarneembare oorzaak van simpel naar complex. Vaak stellen onderzoekers reflexen tegenover 'willekeurige'

acties; die willekeurige acties zouden door de neocortex veroorzaakt zijn (Prochazka e.a. 2000, Hultborn 2006).

Uitspraken over belevingen of motivaties kunnen misleidend zijn. Immers in verscheidene situaties doen neurologische en psychiatrische patiënten uitspraken over de redenen van hun gedrag, terwijl de arts weet dat dit gedrag een andere oorzaak heeft.

4.1. Oorzaken binnen het organisme

Men kan het ontstaan van normaal gedrag niet experimenteel bestuderen door zoveel mogelijk stimuli weg te laten. Bij afwezigheid van zintuiglijke en sociale stimuli ontstaat gestoord gedrag (Grassian 2006). Normaal gedrag ontstaat alleen in een normale omgeving.

'Oorzaken van spontaan gedrag'

Fysiologen en endocrinologen weten dat er allerlei processen plaatsvinden in de hersenen en in het lichaam, die ze meestal niet kunnen observeren, maar die wel plaatsvinden en die het gedrag kunnen beïnvloeden. Die processen spelen een rol bij het zogenaamde spontane gedrag.

- **Zenuwcellen.** Er is onbegrepen activiteit van zenuwcellen: in het oog zijn de gangliocellen actief in volledige duisternis, en ook zenuwvezels in de gehoorzenuw in volledige stilte (Granit 1941, Kuffler e.a. 1957, Evans en Palmer 1980). Die activiteit verbreidt zich in de hersenen en kan leiden tot gedrag waarvoor geen uitwendige oorzaak waar te nemen is.

- **Reflexen.** Bij reflexen besteedt men meestal alleen aandacht aan de directe gevolgen van activiteit van neuronen. Maar (1) het gedragseffect van een reflex leidt in de regel tot sensorische terugkoppeling (von Holst en Mittelstaedt 1950, 1971), die ook weer zijn gedragseffecten kan hebben, en (2) die neurale activiteit plant zich verder voort in de hersenen, en kan allerlei ander gedrag veroorzaken.
- **Terugkoppeling.** In het zenuwstelsel komen allerlei terugkoppelingen voor.
- **Ritmische processen.** Levende organismen hebben allerlei 24-uurs ritmes, die het gevolg zijn van de uitwendige dag/nacht-afwisseling en een inwendige, erfelijke circadiane pacemaker. Die 24-uurs ritmes komen voor in activiteit, lichaamstemperatuur en de concentratie van allerlei hormonen (Wever 1979, van Dongen 1991).
- **Lichaamsonderhoud.** Processen van lichaamsonderhoud zijn deels ritmisch. Als mensen of dieren eten of drinken, verteren ze dit voedsel en verliezen ze vocht, zodat ze enige tijd later weer moeten eten en drinken. Denk hierbij ook bijvoorbeeld aan het vochtig houden van de ogen (oogknippen).

Het probleem met dit alles is dat die hersenactiviteit (nog) niet observeerbaar is, en dus zijn uitspraken hierover (nog) ontoetsbaar.

Uitwendige dag/nacht afwisseling

Als dieren of mensen in een omgeving zijn met een normale dag/nacht-afwisseling, zijn de individuen van sommige soorten vooral in de donkerperiode actief, en van andere soorten vooral in de lichtperiode. Men neemt aan dat in de evolutie de eerste zoogdieren warmbloedig waren, zodat ze daardoor de lege nachtelijke niche konden bezetten (Crompton e.a. 1978). De eerste zoogdieren waren dan nachtdieren. Later zijn in allerlei lijnen van zoogdieren, waaronder de primaten, weer dagdieren geëvolueerd, maar veel soorten bleven nachtdieren (Park 1940). Nachtleven en dagleven vergen speciale aanpassingen zoals in het vangen van prooi en het vermijden van roofdieren (Smale e.a. 2003, Kronfeld-Schor en Dayan 2003). Het is erfelijk* of een dier een nachtdier of een dagdier is.

Inwendige circadiane ritmes

Voor een experiment verbleef een man in een grot zonder tijdsindicatie, waar alle invloeden van dag en nacht geëlimineerd zijn. Hij kon wel naar eigen behoefte het licht aan of uit doen. Dan vertoont zo'n man een stabiel ritme van slapen en wakker zijn met een periodeduur

van iets meer dan 24 uur. Dat eigen inwendige ritme noemt men het circadiane ritme (Aschoff 1965). Men zou verwachten dat experimenten zonder tijdsindicatie vervelend zijn voor de proefpersonen, maar dat is juist niet het geval: ze voelen zich juist opvallend prettig, als ze uitsluitend volgens hun eigen behoeftes kunnen leven (Wever 1979, p. 6). Alle onderzochte gewerde dieren vertonen een circadiane ritme met een periodeduur van ongeveer 24 uur. Het circadiane ritme is erfelijk. *“Onze kennis van het circadiane systeem van dieren op het moleculair, cellulair, weefsel- en organisme-niveau is opmerkelijk. We beginnen te begrijpen hoe ieder niveau bijdraagt tot de emergente eigenschappen en de complexiteit van het totale systeem.”* (Kronfeld-Schor e.a. 2013).

De verdeling van activiteiten over het etmaal

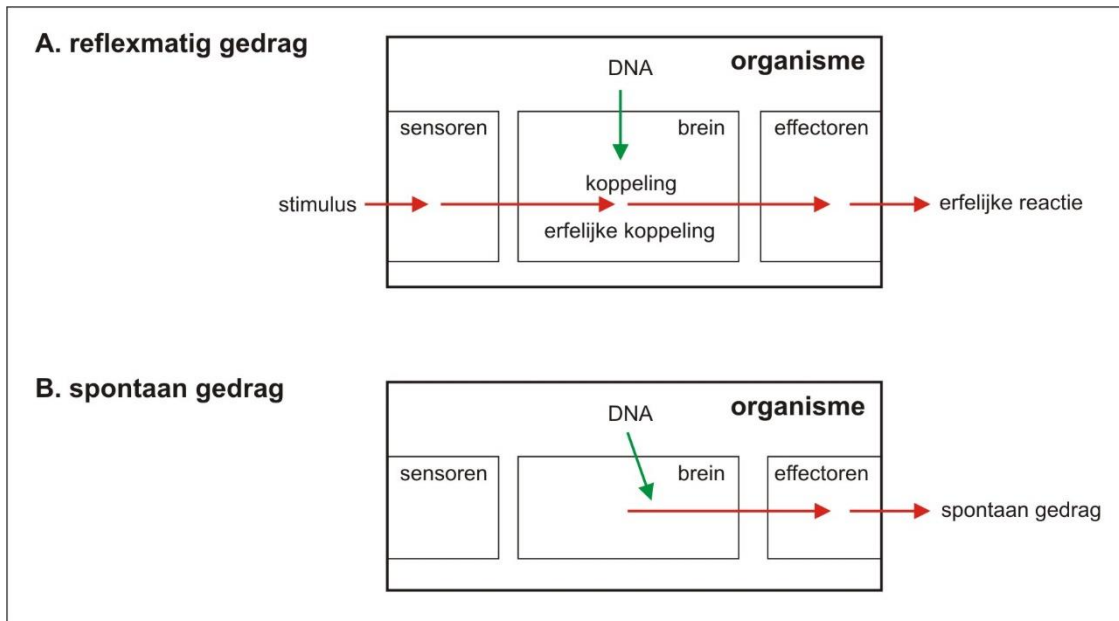
Gegeven dat een dag 24 uur duurt, moeten mensen en dieren al hun activiteiten over die 24 uur verdelen. Denk voor actief gedrag aan voedsel verwerven en eten, verplaatsen, sociale activiteiten inclusief competitie. In roofdier/prooi-systemen staan roofdieren en prooidieren voor het probleem hoe te overleven. Daartoe verdelen ze tijd en ruimte, zodat ze vooral actief zijn op tijden en plaatsen waaraan ze aangepast zijn (Kronfeld-Schor en Dayan 2003). De rest van het etmaal besteden dieren aan slapen. Er zijn grote verschillen tussen zoogdieren in slaapduur: (1) de meeste zoogdieren slapen 8 - 16 uur per etmaal, maar (2) vleermuizen en opossums slapen lang (19 - 20 uur per etmaal), en (3) olifanten en hoefdieren slapen kort (2 - 5 uur per etmaal, Campbell en Tobler 1984). De gemiddelde slaapduur van een soort is erfelijk*.

Gedrag zonder oorzaak?

Burrhus Skinner (1938) onderscheidde (figuur 3):

- reactief of uitgelokt gedrag dat het gevolg is van een waargenomen externe stimulus,
- spontaan gedrag (*operant*) waarvoor geen externe stimulus geïdentificeerd is.

Skinner wilde in principe gedrag causaal verklaren. Dat was natuurlijk lastig bij spontaan gedrag. *“De meeste druk in de zoektocht naar de veroorzakende stimuli was de angst voor ‘spontaniteit’ en de implicaties daarvan voor vrijheid. [...] Ik bedoel niet dat er geen krachten zijn die spontaan gedrag veroorzaken, maar gewoon dat die krachten niet in de omgeving liggen. We kunnen die niet waarnemen en dat hoeft ook niet. We kunnen alleen zeggen dat dit gedrag uitgezonden wordt door het organisme.”* (Skinner 1938, p. 20).



Figuur 4. Het schema van reflexmatig en spontaan gedrag. (Dit is het algemene schema voor de oorzaken van gedrag in dit boek, waarbij rode pijlen voor de directe invloed van de omgeving staan, groene pijlen voor erfelijkheid, en blauwe pijlen voor leren.)

Skinner ging ervan uit dat spontaan (*operant*) gedrag veroorzaakt wordt door niet-observeerbare hersenprocessen (figuur 4).

Door Erich von Holst ontwikkelde Konrad Lorenz (1973) dezelfde verklaring voor 'spontaan gedrag' als Skinner, waarbij hij expliciet afscheid nam van de opvatting dat complex gedrag een reeks reflexen is. In een natuurwetenschappelijke interpretatie wordt 'spontaan gedrag' veroorzaakt door interne processen in de hersenen. Lorenz verwees naar causale hersenprocessen, maar anderen dachten vooral aan subjectieve, mentale processen. *"Deze visie was het gevolg van de verwarring tussen 'spontaniteit' en het wezenlijk subjectieve concept 'vrije wil'."* (Tinbergen 1951, p. 71).

Variabel gedrag

Ratten die goed getraind zijn in een doolhof, vertonen op hun tocht door de doolhof toch allerlei 'spontane' onderbrekingen afwijkend van hun aangeleerd gedrag (Devenport 1983). Ze vertonen niet het meest efficiënte gedrag naar de beloning. De vraag is: waardoor vertonen ratten dergelijk 'fout' gedrag: (1) is dit het gevolg van een imperfect zenuwstelsel, of (2) is het biologisch nuttig dat gedrag variabel is? Er zijn wat speculaties over het biologisch nut van variatie in gedrag.

- Als dieren zich voorspelbaar zouden gedragen, kunnen hun natuurlijke vijanden, hun concurrenten en hun prooien daar rekening

mee houden ten nadele van het voorspelbare dier.

- Variabel ('spontaan') gedrag is ook onderdeel van leren, want reinforcers kunnen de frequentie van een gedrag alleen beïnvloeden, als dat gedrag of onderdelen ervan aanvankelijk ook 'spontaan' voorkomen.
- Na sommige hersenletsels vertonen ratten efficiënter en meer stereotiep gedrag dan intacte dieren (Devenport 1983).

Het is niet experimenteel aangetoond dat variabel gedrag evolutionair nuttiger is dan voorspelbaar gedrag, maar dat is in sommige situaties wel plausibel (zie boven).

4.2. Oorzaken buiten het organisme

Reflexen en instinctieve gedragingen zijn beide vooral erfelijk. Men gebruikt het woord 'reflex' vooral voor simpele gedrag, en 'instinctief gedrag' voor complexer gedrag (James 1890, Pavlov 1926). Bij reflexen zijn vrij weinig neuronen betrokken, maar de overgang is geleidelijk. Toch bespreek ik reflexen en instinctieve gedragingen afzonderlijk.

4.2.1. Reflexen

Het woord 'reflex' wordt in twee betekenissen gebruikt.

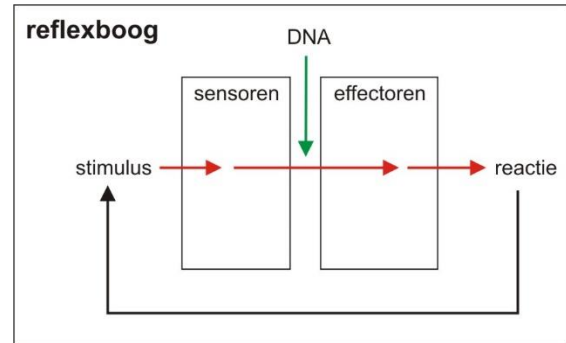
1. Snelle, automatische, simpele reactie op een simpele stimulus, zoals bijvoorbeeld terugtrekken bij een pijnprikkel of de schrikreactie.

2. Een onderdeel van een reflexboog (Sherrington 1906); daarmee is de reflexboog een terugkoppelsysteem (Wiener 1948, figuur 5). Voorbeelden van reflexbogen zijn de kniepees-reflex en de pupil-lichtreflex (dat de pupil nauwer wordt als er extra licht op het oog valt).

Beide vormen van reflexen worden hieronder besproken. Essentieel voor een reflex is dat het een reactie op een prikkel is (Boes 2014). Als de stimulus sterker wordt, wordt in het algemeen de responsie sterker (de Wet van Reflex-intensiteit).

Reflexen bij pasgeboren baby's

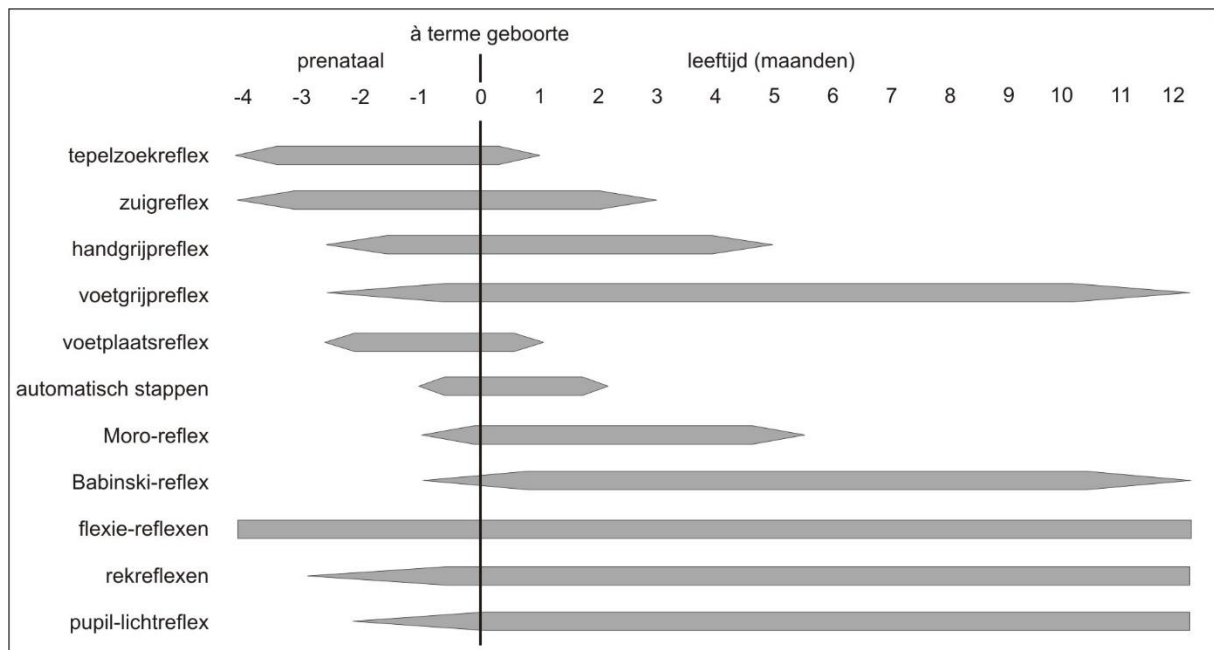
Pasgeboren baby's vertonen meteen na de geboorte allerlei reflexen, d.i. voorspelbare gedragingen op allerlei stimuli (Vossen 1971). Ook prematuur geboren baby's vertonen een deel van die reflexen; deze zijn al in de baarmoeder ontstaan (figuur 6, Pressler en Hepworth 1997). De tepelzoekreflex en de zuigreflex ontstaan vroeg; deze reflexen zijn essentieel voor het overleven van pasgeboren zoogdieren. Veel reflexen die bij de geboorte aanwezig zijn, verdwijnen binnen enkele maanden, maar andere reflexen blijven gedurende het hele leven aanwezig. In feite zijn er veel meer reflexen bij baby's dan in figuur 6 vermeld zijn. Het zooggedrag bij pasgeboren zoogdieren wordt in sectie 4.2.2. van dit hoofdstuk besproken.



Figuur 5. De reflexboog als terugkoppelsysteem. In sommige gevallen verlopen alle processen binnen het lichaam, en in andere gevallen deels buiten het lichaam. Daarom kan in dit algemene schema de grens van het lichaam niet getoond worden.

Rekreflexen

De kniepeesreflex is de bekendste reflex. Als een arts met een reflexhamer net onder de knieschijf slaat, gaat daarna en daardoor het onderbeen omhoog bij normale, gezonde personen. De latentie van deze reflex is zeer kort (21 ms, Frijns e.a. 1997). Voor het optreden van deze reflex krijgt de patiënt de opdracht ontspannen te zijn, wat de invloed van de hersenen op deze reflex toont. Als deze reflex afwezig, klein of abnormaal groot is, wijst dat op een stoornis in het ruggenmerg.



Figuur 6. Het ontstaan en verdwijnen van enkele reflexen bij mensenbaby's, gebaseerd op gegevens van Vossen (1971), Eibl-Eibesfeldt (1989) en Pressler en Hepworth (1997). Deze auteurs beschrijven veel meer reflexen.

Dit is een algemene reflex voor dwarsgestreepte spieren: als een spier plots door een externe oorzaak uitgerekt wordt, trekt deze spier zich samen. Het neurale schema voor deze reflex is bekend: sensorische neuronen activeren motoneuronen. Omdat dit verklaard kan worden door een schakeling van slechts twee neuronen met daartussen één synaps, noemt men dit een monosynaptische reflex (Sherrington 1906, Carew 1985).

Rekreflexen zijn al aanwezig bij premature baby's van 31 weken; wanneer ze voor het eerst ontstaan, is onbekend (O'Sullivan e.a. 1991). Rekreflexen komen algemeen voor bij zoogdieren en vogels. De genen die een rol spelen bij het ontstaan van monosynaptische rekreflexen worden nu ontrafeld (Chen e.a. 2003).

Zelfs bij monosynaptische rekreflexen is er enige rijping: bij baby's van 1 - 4 dagen trekken meer verschillende spieren samen dan bij volwassenen (Myklebust e.a. 1986, Myklebust en Gottlieb 1993).

De terugtrekreflex (flexiereflex)

Bij weefselbeschadiging, bijvoorbeeld door het branden van de hand of het trappen in iets scherp, trekken mensen en dieren meteen de hand of voet in. Armen of benen buigen zich en daarom heet dit een flexiereflex. Een dergelijke terugtrekreactie is evolutionair zeer oud. *"Reflexmatig gedrag is de opeenvolging van een enkele samentrekking na een enkele prikkeling. Een vage manifestatie van deze opeenvolging markeert de dageraad van het gevoelig leven. Ja, de simpelste dieren werden herkend als levend, doordat ze inkrimpen als ze aangeraakt worden."* (Spencer 1855, p. 427). De meest premature baby's en ratjes vertonen al een flexiereflex; bij de meest premature individuen is de drempel voor deze reflex het laagst (Andrews en Fitzgerald 1994, Fitzgerald 2005). Bij allerlei dieren ontstaat de flexiereflex eerder dan de rekreflex (Kudo en Yamada 1987). Bij een sterke prikkel op de voet zool trekken volwassen mensen hun been terug met een latentie van 110 ms (Shahani en Young 1971).

Pupilreflexen

Bij de mens varieert de pupildiameter tussen 2,2 mm en 7,9 mm; deze wordt beïnvloed door verschillende reflexen (Ellis 1981). Het oog heeft een terugkoppelreflex zodat de hoeveelheid licht die op het netvlies valt, voor de actuele belichting optimaal is. In het donker is de pupil wijd zodat er zoveel mogelijk van het beschikbare licht op het netvlies valt, en in het licht is hij nauw. Als een arts in een vrij donkere ruimte met een lampje in één oog schijnt, worden de pupillen van beide ogen binnen 250

– 400 ms nauwer. Dit is de **pupil-lichtreflex**. Bij deze reflex spelen 4 soorten neuronen een rol (dus 3 synapsen, Hultborn e.a. 1978). Als deze reflex bij patiënten afwezig is, wijst dat op schade aan de hersenstam. Deze reflex blijft intact als de visuele schors beschadigd is: de patiënt is dan blind, maar vertoont de reflex wel. Deze reflex ontstaat bij de mens tussen de 32^e en 37^e week na conceptie (Robinson en Fielder 1990).

Er is een **pupil-accomodatiereflex**: als een voorwerp dichterbij het oog komt, wordt de pupil nauwer, zodat een scherper beeld op de retina wordt afgebeeld.

Naast deze reflexen zijn er ook invloeden van het **autonome zenuwstelsel**: sympathische invloeden (noradrenaline) verwijden de pupil en parasympathische invloeden (acetylcholine) vernauwen hem. Dit speelt een rol in de communicatie: mensen reageren positiever op een gezicht met wijde pupillen (Gründl e.a. 2012). Vrouwen maakten hun gezicht aantrekkelijker (en zien minder scherp) door atropine in hun ogen te druppelen.

Reflexen en erfelijkheid

In het algemeen neemt men zonder nader onderzoek aan dat reflexen erfelijk zijn. De volgende observaties tonen dat reflexen vooral erfelijk* zijn.

1. Voor veel reflexen zijn de neurale verbindingen al aanwezig voor de geboorte, en deze verbindingen zijn hetzelfde bij allerlei gewervelde dieren.
2. Reflexen zijn aanwezig bij alle gezonde baby's en alle volwassenen. Als een reflex bij de geboorte of na een voorval afwezig is, is dat aanwijzing voor pathologie. Voor verscheidene reflexen geldt dat ze vooral bij bepaalde leeftijden optreden (figuur 6).
3. Er zijn overeenkomsten en verschillen in reflexen tussen diersoorten. Mensen, mensapen en apen hebben dezelfde neonatale reflexen (Redshaw 1989). Houdings- en pupilreflexen zijn overeenkomstig bij verschillende zoogdieren, maar de tepelzoekreflexen zijn verschillend tussen nestblijvers en nestvlinders, en aangepast aan de bouw van de moeder.
4. Verscheidene reflexen zijn bij de geboorte aanwezig; ze zijn prenatiaal ontstaan. Omdat ongeboren mensen en dieren niet aan de relevante stimulus/response-combinaties zijn blootgesteld, kunnen deze reflexen niet door imitatie of leren zijn ontstaan.
5. Neonatale reflexen zijn verstoord bij sommige erfelijke aandoeningen; alleen dan is aangetoond dat ze erfelijk zijn. Hersenletsel bij de geboorte verstoort neonatale reflexen.

6. Sommige reflexen, zoals oogknipperen en de pupil-lichtreflex, kan men niet bewust onderdrukken.

Eigenlijk zou men voor iedere afzonderlijke reflex bij ieder afzonderlijke diersoort moeten onderzoeken of deze reflex erfelijk is. Maar de overeenkomsten tussen reflexen en het optreden ervan tussen diersoorten zijn zo overweldigend, dat men al bij voorbaat concludeert dat reflexen erfelijk* zijn. Men vindt dat geen interessant onderwerp voor nader onderzoek.

Veranderde reflexen

Reflexen zijn niet altijd star en onveranderlijk. Door leren kunnen reflexen veranderen (hoofdstuk 3.2.).

Reflexen habitueren. Verscheidene reflexen habitueren, d.w.z. de reactie neemt af bij herhaald aanbieden van dezelfde stimulus. Habitatie is een echt leereffect, en niet het gevolg van bijvoorbeeld de reactie van zintuigcellen op een constante stimulus, of spierversmoedigheid. Habitatie is gevonden bij onder andere de glabella-reflex. Als bij een baby de huid tussen de wenkbrauwen boven de neus (de glabella) wordt aangeraakt, sluit de baby de ogen (de glabella-reflex). Ook blinde kinderen vertonen de glabella-reflex. Essentieel onderdeel van deze reflex is dat deze normaal habitueert: na enkele malen stimuleren verdwijnt de reactie, ook bij baby's (Kahn-D'Angelo en Nelson 1988).

Snellere reflexen door training. Er zijn verscheidene voorbeelden van reflexen die sneller worden door training. Voor een experiment keek een resusaap naar een fixatiepunt; dat fixatiepunt verdween en een nieuw punt lichtte op, het target. Dan springen de ogen van de aap in een reflex gericht op het target; zo'n oogsprong heet een saccade. Een saccade is een reflex; de reactietijd hiervoor is normaal zo'n 200 ms. Als het verband tussen het fixatiepunt en de target optimaal is, kan de reactietijd na training erg kort worden: 70 ms (Fischer en Boch 1983). Dat noemt men 'spoedsaccades'. Spoedsaccades kunnen ook bij mensen opgewekt worden; dan is de reactietijd 100 ms (Fischer 1986). Het is opmerkelijk dat zo'n ogenschijnlijk simpele visuo-oculomotor reflex door training zo sterk versneld kan worden. De oorspronkelijke saccade kwam tot stand door de oorspronkelijke neurale schakeling. Voor spoedsaccades moet er een andere, kortere, neurale baan gevormd zijn.

Conditionering. Als de oorspronkelijke stimulus voor een reflex samen met een andere stimulus voorkomt, kan later die andere stimulus ook zonder de oorspronkelijke stimulus de reflex opwekken (hoofdstuk 3.2.)

De relevantie van reflexen

Aanvankelijk bestudeerde men reflexen als een geïsoleerde activiteit van het zenuwstelsel, maar Sherrington (1906) claimde al dat reflexen in het algemeen onderdeel zijn van de geïntegreerde werking van het zenuwstelsel. Maar na een leerproces kunnen mensen complexe handelingen, zoals spreken, pianospelen en tennisspelen, zo snel uitvoeren, dat er in die keten niet genoeg tijd was voor feedback (Lashley 1948). Het zou goed kunnen dat reflexen geen rol meer spelen in dergelijk snel, aangeleerd gedrag. Wel neemt iedereen aan dat de licht-pupilreflex en de lens-accommodatiereflex een rol spelen bij het normale zien. De terugtrekreflex en reflexmatig oogknipperen voorkomen lichaamsbeschadiging. Daarnaast is het algemeen aanvaard dat allerlei reflexen en terugkoppelsystemen een rol spelen in onwillekeurige activiteiten van het lichaam, zoals ademen, de hartslag en allerlei interne regelsystemen voor bloeddruk, lichaamstemperatuur, bloedsuikerspiegel en bloedzuurstofgehalte.

Is complex gedrag een reeks reflexen?

Verscheidene onderzoekers probeerden gedrag causaal te verklaren. Zij gingen uit van reflexen of stimulus/responsie-combinaties - wat hetzelfde is. Het gevolg van een responsie op een eerdere stimulus zou dan de stimulus zijn voor de volgende reflex (Spencer 1855, Loeb 1918, Pavlov 1926, Tolman 1932, Lorenz 1937). Deze theorie stuit op bezwaren.

1. Mensen en dieren vertonen heel wat gedrag zonder dat een oorzaak waargenomen kon worden. In heel wat situaties doen dieren en mensen 'maar wat', totdat er een relevante stimulus optreedt. Fysiologen en ethologen gaan ervan uit dat dieren 'spontaan' gedrag vertonen door niet-waarneembare processen in hun brein.
2. Mensen vertonen na leren gedragsketens die zo snel verlopen dat er binnen die ketens te weinig tijd voor reflexen is. Dat geldt bijvoorbeeld voor spreken, gevorderd pianospelen en gevorderd tennissen (Lashley 1948).

Het gevolg van een eerder soorteigen gedrag is vaak niet een welomschreven stimulus voor een volgend gedrag. Het eerdere soorteigen gedrag wordt gevolgd door 'spontaan' gedrag: het dier blijft zitten of verplaatst zich; hij kijkt, luistert of snuffelt, en als hij een relevante stimulus treft, reageert hij op die stimulus. Complex gedrag is een samenstel van reflexmatig, aangeleerd en 'spontaan' gedrag, in een grillige, onvoorspelbare volgorde.

4.2.2. Instinctieve gedragingen

Ethologie

Met de komst van een wetenschappelijke ethologie werd gedrag van dieren systematisch en empirisch onderzocht. Er werden veel observaties gepubliceerd vooral van het gedrag van insecten, vissen en vogels, dat weinig door ervaring beïnvloed was. Er werden allerlei complexe gedragingen waargenomen, die verschillend waren tussen soorten. Er zijn grote soortverschillen in gedrag. Veel biologen en veel ethologen gingen er bij voorbaat vanuit dat die soortverschillen erfelijke verschillen zouden zijn. Enige tijd was 'instinct' een kernbegrip in de ethologie (Lorenz 1937, Tinbergen 1951 en Kortlandt 1955). De historische instinct-discussie wordt in sectie 7 besproken.

Soorteigen gedrag

Er zijn veel stimuli waarop dieren nogal voorstelbaar reageren. Zo'n stimulus noemt men een sleutelstimulus, en het gedrag noemt men een vast gedragspatroon. De vaste gedragspatronen zijn soorteigen gedrag. Vroeger hechtte men eraan dat die reactie stereotiep en onveranderlijk was, terwijl nu duidelijk is dat er variatie in het instinctief gedrag voorkomt. Er is zowel variatie tussen individuen, variatie in de sleutelstimulus, en variatie in de omgeving zodat het gedrag beter aansluit bij de omgeving. De schakeling in het zenuwstelsel die maakt dat het dier op de sleutelstimulus reageert met het vaste gedragspatroon, noemt men het *innate releasing mechanism*⁶ (figuur 7). Deze gedragingen kunnen betrekkelijk simpel en ongegericht zijn, zoals het sperren van pasgeboren vogeltjes, of complexer en gericht zoals het pikken van kuikens. Maar ook nog complexer met variabele reacties op de buitenwereld,

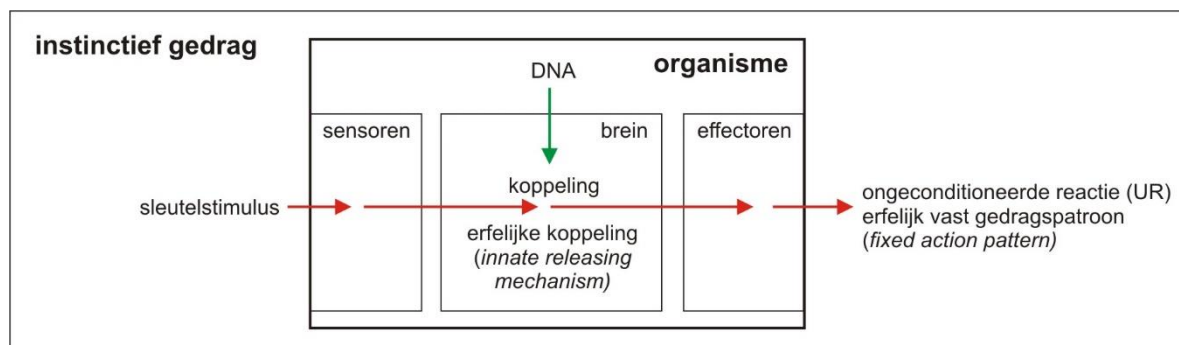
zoals soorteigen hofmakerij, de bouw van het soorteigen nest, en de trekbewegingen van vissen en vogels. Er zijn zeer veel voorbeelden van soorteigen gedrag bij allerlei diersoorten, maar voor de eenvoud bespreek ik hier de voedselopname door pasgeboren vogels en zoogdieren, de tocht van een pasgeboren kangeroe naar de buidel, en het voedsel zuigen door een kolibrievlinder.

Voedselopname door jonge vogels

Meteen nadat jonge vogeltjes uit het ei gekomen zijn, vertonen ze het soorteigen patroon van voedselopname:

- **Nestblijvers.** Veel nestblijvende zangvogels 'sperren' als een stimulus wijst op de komst van een ouder, eerst sperren ze recht omhoog maar na enkele dagen gericht naar een stimulus (Tinbergen 1951).
- **Nestvlinders.** Het eetpatroon is verschillend voor allerlei verschillende vogels. Pas uitgekomen jongen van de zilvermeeuw pikken naar de rode vlek op de snavel van een ouder; de ouder braakt het voedsel uit op de grond, pikt het op en voedt het jong (Tinbergen 1951). Pas uitgekomen pinguïns steken hun snavel in de bek van hun ouders, en zo worden ze gevoed. Pas uitgekomen kippenkuikens pikken voerkorrels van de grond; dit wordt uitgebreid besproken in het stuk over ontwikkeling van gedrag. Pas uitgekomen eendenkuikens eten vanaf de eerste dag zelfstandig.

Dit alles is erfelijk* gedrag voor voedselopname. Bij veel soorten komt er na de geboorte een leerelement, bijvoorbeeld de jongen leren goed voedsel te onderscheiden, en de ouders en de jongen leren elkaar individueel te herkennen (hoofdstuk 3.2.).



Figuur 7. Het schema van instinctief gedrag.

⁶ Dit is onderdeel van een theorie dat gedragingen 'klaar liggen' om uitgevoerd te worden, maar dat ze niet uitgevoerd worden, omdat er een remmend systeem is dat die uitvoering

blokkeert. De sleutelstimulus zou die remming opheffen (*releasing*).

Voedselopname door jonge zoogdieren

Er zijn grote verschillen tussen soorten zoogdieren. Sommige pasgeboren dieren kunnen van alles (nestvlieders zoals runderen, paarden en hazen), en andere bijna niets (nestblijvers, zoals mensen, katten, ratten, konijnen, kangoeroes). Bij alle zoogdieren is de moedermelk het eerste voedsel voor de pasgeboren baby's.

- **Nestblijvers.** Tepelzoeken is het meest vermelde gedrag van pasgeboren baby's van primaten (Prechtl 1958). Als een baby rond de mond aangeraakt wordt (of zonder stimulatie bij hongerige baby's), beweegt hij zijn hoofd op en neer tot hij op een bepaalde stimulus stuit (waarvan wij weten dat dit een tepel is). Dan neemt de baby dit ding in zijn mond en gaat zuigen.
- **Nestvlieders.** De jongen van nestvliedende hoefdieren en olifanten, gaan vrij snel staan, zij naderen de moeder, en zij vinden snel de tepel bij hun moeder. Het naderen van de moeder, het vinden van de tepel en het drinken zijn onderdeel van het soortelijke vaste gedragspatroon.

In het algemeen is zogen erfelijk*, instinctief gedrag bij zoogdieren. Maar er zitten ook leer-elementen in het zooggedrag, onder andere dat de baby's hun moeder leren herkennen (hoofdstuk 3.2.).

Gedrag van een pasgeboren kangoeroe

Jonge kangoeroes zitten in de buidel, maar het was de vraag hoe een pasgeboren kangoeroe vanuit de vagina naar de buidel kwam. Pasgeboren kangoeroes zijn kaal, blind en zeer klein: bij de reuzenkangoeroe (25 kg) weegt het pasgeboren jong minder dan 1 g. Aanvankelijk vermoedde men dat de kangoeroe-moeder haar pasgeboren jong naar de buidel bracht. Dat is niet zo. De pasgeboren kangoeroes klimmen op eigen kracht over de droge moederhuid naar de buidel en zuigen zich daar vast aan de tepel. Men vermoedde aanvankelijk dat de moeder de juiste weg voorbereidde door te likken, maar dat is niet zo: de moeder likt de eierzak, de navelstreng, het vruchtwater en het bloed achter haar jong op (Sharman en Calaby 1964).

De kolibrievlinder

Darwin (1872) presenteert een voorbeeld van goed-gecoördineerd, erfelijk* gedrag. Als een kolibrievlinder pas ontpopt is, vliegt hij naar een bloem, blijft stationair in de lucht hangen (als een kolibrie), ontrolt zijn lange tong en

steekt deze in een klein gaatje van die bloem, *“en volgens mij heeft niemand ooit deze mot zien oefenen op deze moeilijke taak, die precies mikken vereist.”* (Darwin 1872, p. 39). Later onderzoek heeft dit bevestigd. Kolibrievlinders hebben een erfelijke* voorkeur voor blauwe bloemen van ongeveer 32 mm met een radiaal patroon en een centraal contrast (Kelber 1997, 2002, Kelber en Balkenius 2007). Deze erfelijke* voorkeur is zo sterk dat andere patronen niet eenvoudig aangeleerd kunnen worden.

Kolibrievlinders bewegen mee met een bewegende bloem (Kern en Varjú 1998), maar bij windsnelheden groter dan 2 m/s lukt dat niet meer (Eisikowitch en Galil 1971). Dit wijst op een erfelijk*, snel terugkoppelsysteem.

4.3. Oorzaken binnen EN buiten het organisme

Er zijn veel voorbeelden dat de reacties op bepaalde stimuli erfelijk* zijn. Maar of die stimulus dat gedrag veroorzaakt, hangt ook af volgens een erfelijk* proces van de inwendige toestand van het dier.

- **Leeftijd:** rijpings- en ervaringsinvloeden. Er zijn grote gedragsverschillen tussen baby's, jonge dieren, adolescenten, volwassen/geslachtsrijpe individuen en ouderen. Sociale en seksuele ervaring en gevechtservaring hebben invloed op het gedrag. Dit alles zijn erfelijke* causale lichamelijke factoren met leerelementen.
- **Eten en drinken.** Of mensen en dieren gaan eten of drinken, hangt af van hun honger en dorst, het beschikbare voedsel, en van de ervaring die ze hebben met het beschikbare voedsel. Dit alles zijn erfelijke* causale lichamelijke factoren met leerelementen (hoofdstuk 3.2.).
- **Seizoensinvloeden.** Bij de meeste dieren is er een voortplantingsseizoen: seksueel gedrag komt alleen in dat seizoen voor. Dit alles zijn erfelijke* causale lichamelijke factoren.

Die lange-termijn invloeden binnen het organisme bespreekt men vaak in termen van 'motivatie'. Bij verscheidene experimenten hebben onderzoekers de 'motivatie' gemanipuleerd, bijvoorbeeld door enige tijd geen voedsel of drinken te geven. Het is zaak om die zogenaamde 'motivatie' te operationaliseren tot meetbare parameters.

Epigenetica

Er zijn twee verschillende vormen van genetica:

- traditionele genetica, gebaseerd op de volgorde van nucleïnezuren (van het DNA),
- epigenetica, gebaseerd op andere mechanismen die de transcriptie van genen beïnvloeden; zoals methylering van het DNA.

Differentiatie. Bij de ontwikkeling van bevruchte eicellen differentiëren cellen tot weefsels en organen. Die gedifferentieerde cellen krijgen dochtercellen met dezelfde gedifferentieerde eigenschappen. Zij dragen dus de verworven differentiatie-eigenschappen over op hun nakomelingen. In de normale ontwikkeling zijn deze veranderingen onomkeerbaar. Bij differentiatie van weefsels en organen blijft de volgorde van de nucleïnezuren behouden, maar worden er moleculen aan het DNA gehecht, zodat sommige genen niet, en andere juist wel afgelezen worden. Het meest voorkomende mechanisme is dat een methyl-groep gehecht wordt aan een cytosine-molecule in het DNA (Goldberg e.a. 2007). Dit verandert DNA wordt bij celdeling overgedragen op de dochtercellen.

Waddington (1956) gebruikte het woord 'epigenetica' voor differentiatie van weefsels en organen.

Transgeneratieel. De rol van epigenetica bij de differentiatie van weefsels en organen is aangetoond. Maar de belangrijke vraag is of ook tijdens het leven verworven eigenschappen via de kiemlijn overgedragen worden. Ongunstige omgevingsomstandigheden, zoals ondervoeding, gifstoffen of afwijkende baby-zorg, kunnen veranderingen in het DNA veroorzaken die nog generaties later worden overgedragen (Franklin en Mansuy 2010). Maar na deze epigenetische modificaties waren de individuen niet beter aan hun omgeving aangepast dan ervoor. Er zijn geen duidelijke voorbeelden gepubliceerd dat overdracht van epigenetische veranderingen op de volgende generaties leidt tot beter aangepast individuen.

Gen-centrische neodarwinistische evolutie biedt een causale verklaring waardoor juist de allelen die de competitie wonden van alternatieve allelen, bewaard bleven; daardoor zijn organismen beter aangepast. Voorlopig biedt epigenetische overerving niet zo'n causale verklaring (Haig 2007).

5. Erfelijkheidsonderzoek naar instinctief gedrag

Hygiënisch gedrag van honingbijen

Het meest klassieke voorbeeld van gedragsgenetisch onderzoek bij dieren betreft hygiënisch gedrag van honingbijen. Honingbijen brengen hun jongen groot in cellen van hun honingraten. Larven kunnen vroegtijdig overlijden door infecties met bacteriën of door de varroamijt. Geïnfecteerde larven zijn een bron van verdere infecties; werksterbijen verwijderen instinctief de geïnfecteerde larven. Dat doen ze door de cel te openen en de larve eruit te verwijderen. Dat noemt men hygiënisch gedrag. Er zijn lijnen gekweekt van honingbijen met veel en met weinig hygiënisch gedrag. Als deze lijnen werden gekruist, ontstonden nakomelingen met weinig hygiënisch gedrag. Als deze bastaarden werden teruggekruist, ontstonden bijen met 4 gedragsvarianten: (1) bijen die de cellen openmaakten en de larve verwijderden; (2) bijen die alleen de cellen openmaakten, (3) bijen die geen cellen openmaakten, maar wel de larve verwijderden als de imker de cellen opgemaakt had, en (4) bijen die geen van deze gedragingen vertoonden. Deze gedragingen zijn dus erfelijk, en de eenvoudigste verklaring voor deze bevindingen was overerving door twee genen: één voor openmaken, en één voor verwijderen (Rothenbuhler 1964). Het optreden van hygiënisch gedrag is in ander onderzoek bevestigd, maar de overerving is complexer: er

bleken 7 genen een rol te spelen, die ieder afzonderlijk 9 - 15% van de variatie verklaarden (Lapidge e.a. 2002).

Gedrag na soortkruisingen

Met soortkruisingen kan men onderzoeken of erfelijkheid een rol speelt bij gedrag.

Voortplanting bij tandkarpers. De populaire aquariumvissen het plaatje (*platy*) en de zwaarddrager zijn verwant. Er zijn verschillen in details van het paringsgedrag. Die verschillen zijn zo groot dat soortkruisingen niet voorkomen als de vissen partners van hun eigen soort kunnen kiezen. Door alleen partners van de andere soort te bieden, zijn er bastaarden gemaakt, die een tussenvorm in het paringsgedrag vertonen (Clark e.a. 1954). Dit toont erfelijke verschillen aan.

Nestbouw door dwergpapegaaien. Er zijn verschillende soorten dwergpapegaaien van het geslacht *Agapornis*. Deze soorten maken een soorteigen nest, en zij hebben een soorteigen manier waarmee ze het nestmateriaal transporteren (Dilger 1962, Eberhard 1998). De nakomelingen van soortkruisingen vertonen de combinatie van het transportgedrag van hun beide ouders, wat ze niet hadden waargenomen. Dit toont dat dit gedrag voor deze dwergpapegaaien erfelijk is.

Vogeltrek bij zwartkoppen. Zwartkoppen zijn zangvogels die in een groot gebied leven, waaronder Noord-Europa. Het zijn trekvogels. Zwartkoppen uit Noordwest-Europa migreren

naar het zuidwesten naar Spanje en West-Afrika, terwijl zwartkoppen uit Noordoost-Europa naar het zuidoosten trekken naar het Midden-Oosten en Oost-Afrika. Door zwartkoppen met de hand groot te brengen kon aangetoond worden dat vogels uit beide populaties erfelijk* naar verschillende richtingen migreerden (Helbig 1992). De zwartkoppen uit Noordwest-Europa en Noordoost-Europa zijn gekruist. De bastaarden kozen een trekrichting tussen de trekrichtingen van hun beide ouders (Helbig 1996). Dit toont dat de trekrichting van zwartkoppen erfelijk is.

Vocalisaties van gibbons. Er zijn verscheidene soorten gibbons, en alle soorten produceren verschillende geluiden. Na soortkruisingen produceren de nakomelingen niet het gezang van een van hun biologische ouders, maar andere zangelementen die alleen door nakomelingen van soortkruisingen gemaakt worden (Geissmann 2000). Dat toont aan dat de zangelementen erfelijk zijn, en niet het product van leren.

Door deze soortkruisingen is de invloed van erfelijkheid op deze gedragingen aangetoond.

6. Besluit

Hier heb ik het begrip 'erfelijk' geoperationaliseerd en ik heb meer of minder strikte criteria geformuleerd wanneer empirisch bevestigd is dat een eigenschap van mensen of dieren 'erfelijk' is. Een vergelijkbare analyse heb ik elders gemaakt van de begrippen 'aangeleerd' (hoofdstuk 3.2.) en 'intelligent' (hoofdstuk 3.5.). In het schema van tabel 1 worden niet 2, maar 16 relevante factoren onderscheiden. Er is geen *nature/nurture* dichotomie.

Hierboven zijn verscheidene voorbeelden genoemd van gedrag dat in aanzienlijke mate door erfelijke factoren beïnvloed wordt. Reflexen vormen het simpelste voorbeeld van erfelijke* neurale koppelingen zodat een simpele stimulus een simpele reactie veroorzaakt. In het westen reserveert men het woord 'reflex' voor de koppeling tussen simpele stimuli en simpele reacties. Voor de meeste reflexen zijn er aanwijzingen dat ze erfelijk zijn, maar dit is slechts bij enkele reflexen door erfelijkheidsonderzoek ook echt aangetoond. In het westen gebruiken we de term 'instinctief gedrag' voor een erfelijke* koppeling tussen complexere stimuli en complexere gedragingen dan bij reflexen. De stimuli zijn soort-eigen sleutelstimuli en de gedragingen zijn soort-eigen vaste gedragspatronen.

7. Appendix: De instinct-discussie

Samenvatting

Wetenschappers voerden lang een ideologische discussie over 'instinct', waarbij ze pretendeerden dat dit een wetenschappelijke discussie was. Vooruitgangsdenkers en linkse denkers verwierpen het idee van instinct en van invloed van erfelijkheid als een reactionaire visie die vooruitgang belemmerde. Ik benader dit strikt empirisch: als men operationele criteria heeft voor 'erfelijk', 'aangeleerd' en 'adaptief', kan men de instinct-discussie als een empirisch wetenschappelijke discussie voeren.

	Samenvatting
1.	Inleiding
2.	De klassieke oudheid
3.	Middeleeuwse denkers
4.	De Verlichting
5.	'Instinct' in de 19 ^e eeuw
6.	'Instinct' in de 20 ^e eeuw
7.	Besluit

1. Inleiding

Ethologen bestudeerden het gedrag van veel verschillende soorten dieren. Daarbij zagen ze grote verschillen tussen diersoorten. Vroeger meenden ethologen zonder empirisch onderzoek dat allerlei gedragsverschillen vooral door erfelijke factoren veroorzaakt zouden zijn. Deze ethologen gebruikten daarvoor het woord 'instinct'. Veel filosofen en psychologen verwierpen juist het idee van 'aangeboren kennis'. En daarmee verwierpen ze ook het idee dat mensen of dieren complexe aangeboren gedragingen (= instincten) vertoonden.

Ik beschrijf hier de instinct-discussie (Griffiths 2004, Hampton 2004), omdat deze licht werpt op de ontwikkeling van ideeën binnen de psychologie en de biologie over de evolutie van gedrag. De vraag was of 'instinct' en 'instinctief' nuttige begrippen zijn. Deze vraag bestaat uit twee subvragen: verwijzen deze begrippen naar wetenschappelijk toetsbare inhoud, en zijn het nuttige begrippen, d.w.z. zijn het handige woorden voor begrippen waarvoor verder geen simpel alternatief woord voorhanden is? Sommige denkers en wetenschappers hechten een waarde-oordeel aan het begrip instinct:

- negatief: sommigen spreken over lagere instincten (zoals seksuele instincten) tegenover de Rede;
- neutraal: instinct is een woord voor allerlei positieve en negatieve neigingen;

- positief: onder andere Thomas de Aquino sprak over hogere instincten die God ⁷ aan de mens gegeven heeft; volgens Hume (1748) kan alleen instinctieve waardering van zintuiglijke waarnemingen de mens bevrijden van fundamenteel scepticisme. Figuur 8 toont de houding van wetenschappers t.o.v. 'instinct' en erfelijkheid.

2. De klassieke oudheid

Aristoteles

Aristoteles (384 – 322 BCE) heeft al in de oudheid onderwerpen besproken die relevant zijn voor de instinct-discussie.

Erfelijkheid. Aristoteles (*de generatione animalium*) formuleerde de eerste globale theorie over erfelijkheid dat dieren nakomelingen van hun eigen soort krijgen, en dat sommige kinderen uiterlijk op hun ouders of grootouders lijken. Aristoteles merkte terecht op dat niet de eigenschappen op zich overgeërfd werden, maar de 'mogelijkheid dat eigenschappen ontstaan'.

Kennis. Aristoteles (*posterior analysis* 100a3) heeft op basis van introspectie voorgesteld hoe mensen zonder voorkennis uit ervaring, toch kennis kunnen verwerven (hoofdstuk 3.2.). Dit is dus de vraag naar de eerste kennis. De eerste kennis ontstaat in de reeks waarnemen, onthouden, weer waarnemen, kennen. Stimuli waaraan een mens is blootgesteld, worden in het geheugen opgeslagen. Als eenzelfde stimulus daarna weer optreedt, blijft de

⁷ Ik gebruik het woord God (met een hoofdletter) als de eigennaam van de Christelijke god.

geheugen- inhoud beter bewaard; anders ver- vaagt de geheugeninhoud. Na herhaalde bloot- stelling herkennen ('kennen') we een ding di- rect. Voor Aristoteles is de waarneming (empiri- e) de basis van alle kennis. Deze eerste ken- nis noemt Aristoteles 'archè' (meervoud 'ar- chai'). Op deze 'archai' bouwt Aristoteles zijn kenleer en logica.

Zintuigen. Er zijn eigenschappen zoals horen of zien die mensen van nature verwerven (= aangeboren, *Ethica Nicomachea II*, 1103a26-30).

Gedragneigingen. "Mensen verlangen van nature naar kennis." (Metaphysica, 980a21). "Mensen hebben van nature een neiging tot imitatie en een voorkeur voor harmonie en ritme". "Vanuit dit begin ontstaan eerste ruwe improvisaties en daarna echte poëzie." ⁸ (ars poetica, 1448b20).

Moraal en deugden. En er zijn eigenschap- pen, zoals deugden en vaardigheden, die men- sen verwerven door leren of training (*Ethica Ni- comachea*, 1103a33-b21): "Deugdzaamheid ontstaat in ons niet van nature en niet tegen de natuur. Mensen hebben een natuurlijke neiging om deugden te verwerven en te vervolmaken." Hieruit blijkt dat Aristoteles een uitgesproken positief beeld heeft van de natuurlijke (aange- boren) neigingen van mensen.

Klassieke denkers na Aristoteles

De Stoïcijnen bouwden voort op de denkbeel- den van Aristoteles. Zij maakten onderscheid tussen aandrang (hormè) ⁹ en de rede (logos). Het woord 'hormè' kan neutraal gebruikt wor- den, maar wordt vaak in een negatieve beteke- nis gebruikt. Het Griekse woord 'hormè' wordt in het Latijn vertaald door 'instinctus' (Seneca) dat 'aansporing, ingeving, bezieling' betekent, maar het wordt ook wel in het Latijn in de ter- men met een negatievere lading 'libido' en 'vo- luptas' vertaald. In het algemeen werd het op- gevat als een neiging die mensen vanaf hun geboorte hebben. Lucretius Carus (ca. 60 BCE) schreef o.a. over instincten en drijven. Volgens hem heeft een Romeins aristocraat nog de instincten van een wilde.

3. Middeleeuwse denkers

Thomas van Aquino

Volgens middeleeuwse Christelijke denkers heeft God mensen alle eigenschappen, inclu- sief instincten, gegeven om zijn scheppings-

plan te voltooien. Van deze denkers was Tho- mas van Aquino (1274) de meest gerenom- meerde kerkleraar. Hij sprak over natuurin- stinct (*instinctus naturae*) als over neigingen die door God aan alle mensen gegeven zijn. Hij gebruikte het woord 'instinct' vooral in gun- stige betekenis: er is bijvoorbeeld een instinct om in God te geloven (*interiori instinctu Dei in- vitantis*). Thomas van Aquino meldde dat "een incestueus huwelijk tegen de natuurwet (*lex naturalis*) en tegen het natuurlijk instinct (*instinctus naturae*) is." (geciteerd uit Arnhart 2005).

4. De Verlichting

John Locke

Kennis. In het denken van de Engelse filosoof John Locke (1689) staan 'ideas' (ofwel concep- ten) centraal. Locke onderscheidt:

- 'simple ideas' die niet afgeleid zijn van nog eenvoudiger ideeën; volgens mij zijn deze identiek aan de 'archai' van Aristoteles;
- 'complex ideas', die opgebouwd zijn uit eenvoudiger ideeën; iedere koppeling tus- sen twee of meer 'ideas' (concepten) is op zich weer een 'idea' (concept).

Bijvoorbeeld: een kers heeft een uiterlijk en een smaak; dat zijn ieder afzonderlijk 'simple ideas'. De ervaring dat een ding met het uiter- lijk van een kers zus-en-zo smaakt, is een 'complex idea'. Ook het woord 'kers' is op zich een simple idea; maar dat het woord 'kers' staat voor het ding kers, is een complex idea. Het koppelen van concepten is de essentie van al het verwerven van kennis door mensen. Volgens Locke (1689, 2, 2, 2) komen deze 'simple ideas' uitsluitend voort uit waarneming en nadenken. "Deze basisideeën, het materi- aal van al onze kennis, worden gesuggereerd en geleverd aan onze geest uitsluitend op de twee manieren boven vermeld: waarneming en overdenking." (Locke (1689, 2, 2, 2). Volgens Locke is er geen 'aangeboren kennis'.

Aangeboren neigingen. Locke verwierp stel- lig het idee van aangeboren kennis. Maar toch schreef hij: "Ik moet toegeven dat de natuur de mens een verlangen naar geluk, en een afkeer van ellende heeft gegeven. Dit zijn inderdaad aangeboren praktische principes, die continu werkzaam zijn en al onze handelingen onop- houdelijk beïnvloeden – zoals praktische prin- cipes dat moeten doen. Dit kan bij alle perso- nen en alle leeftijden universeel waargenomen

⁸ Aristoteles gebruikte de termen σύμφορον en κατὰ φύσιν δὲ ὄντος, die door het Gutenberg Project in het Engels vertaald werden met

'instinct' (<https://sites.google.com/site/-ancienttexts/gk-a3>) .

⁹ Hiervan is het woord 'hormoon' afgeleid.

Peter Marler (1991) leerinstinct	Anders Ericsson (1993) topprestaties door training
Robert Ardrey (1966) territoriuminstinct	Robert Hinde (1968) instinct is irrelevant begrip
Konrad Lorenz (1965) phylogenetic adaptation	Ashley Montagu (1962) man has no instincts
William Thorpe (1956) Instinct and learning	Theodore Schneirla (1956) verwerpt erfelijkheid
Nico Tinbergen (1951) The study of instinct	Daniel Lehrman (1953) kritiek op Lorenz
Konrad Lorenz (1937) The nature of instinct	
Edward Tolman (1932) instinct als reflexketen	Trofim Lysenko (1932) officiële Sovjet-leer
Ivan Pavlov (1927) instinct = reflex	Margaret Mead (1927) Samoa
	John Watson (1924) instinct is nutteloos begrip
Wesley Wells (1922) erfelijk versus verworven	Zing Yang Kuo (1921) geen instincten in psychologie
	Jacob R. Kantor (1920) niet bij de volwassen mens
Edward Thorndike (1911) reactie zonder eerdere ervaring	Knight Dunlap (1919) geen instincten
Oskar Heinroth (1911) arteigene Triebhandlungen	
Henri Bergson (1907) instinct in vitalisme	
Charles Whitman (1899) instincts	
Herbert Spencer (1899) instinct = complexe reflex	
Wilhem Wundt (1896) instinct bij mens en dier	
William James (1890) mens meer instincten dan dieren	Franz Boas (1887) geen erfelijkheid
George Romanes (1875) instinct bij jonge dieren	Friedrich Engels (1883) bij mens alleen sociale evolutie
Douglas Spalding (1873) instinct bij jonge dieren	
Charles Darwin (1859) allerlei instincten	Alfred Russell Wallace (1870) vooral leren en ervaring
	Alexander Bain (1859) instinct niet aangetoond
David Hume (1748) natural instinct can free us from doubt	Robert Owen (1816) belang van scholing
John Locke (1689) positieve en negatieve stimuli	
René Descartes (1637) dieren zijn automaten	
Thomas de Aquino (1274) instincten door God gegeven	
Aristoteles (330 BCE) aangeboren gedragsneigingen	
positief over instinct of erfelijkheid	negatief over instinct of erfelijkheid

Figuur 8. De houding van verschillende onderzoekers t.o.v. instinct en de invloed van erfelijkheid op gedrag. Blauw: filosofen; groen: biologen; roze: sociaal wetenschappers.

worden, maar dit zijn neigingen om het goede te verwerven, en geen indrukken van waarheid op de kennis.” (Locke 1689, boek 1 chapter 3, para. 3). Alleen voor positieve en negatieve stimuli accepteert Locke een aangeboren voorkeur, maar dat is geen aangeboren kennis.

David Hume

Aangeboren. Juist zoals Locke, accepteerde Hume (1739, 1748) dat naderen van positieve stimuli en het mijden van negatieve stimuli ‘aangeboren’ zijn. Hume stelde de vraag “*wat wordt bedoeld met aangeboren?*” “*Ik zou graag willen weten wat bedoeld wordt met de opmerking dat eigenliefde, of afkeer van verwonding, of seksuele aantrekking niet aangeboren is.*” (Hume 1748, p. 16, footnote). Volgens Hume zijn de eigenschappen van de zintuigen van de mensen en dieren aangeboren, dus het is aangeboren wat mensen en dieren van een bepaalde omgeving waarnemen.

Kennis. Hume accepteert hetzelfde onderscheid in *simple* en *complex ideas* als Locke. We nemen *simple ideas* direct waar, en deze afzonderlijke indrukken kunnen we door onze verbeelding verbinden. Maar om vanuit waarnemingen te concluderen tot dingen of causaliteit noemt Hume ‘*imagination*’ of ‘*fiction*’.

Instinct. David Hume was een uniek filosoof. Terwijl de meeste filosofen de verschillen tussen mensen en dieren benadrukten, onderzocht Hume vooral de overeenkomsten. Na een bespreking dat mensen hun verbeelding gebruiken om uit directe waarneming tot verbanden te concluderen, vervolgde Hume: “*Dieren trekken hun conclusies niet door redeneren, en kinderen ook niet. En de meeste mensen ook niet in hun dagelijkse handelingen en conclusies. En zelfs filosofen niet die zich in het dagelijkse leven net zo gedragen als gewone mensen, en geleid worden door dezelfde principes. De natuur moet hen uitgerust hebben met een handzaam, meer algemeen bruikbaar principe, want een bewerking met zulke grote gevolgen voor het leven, als het afleiden van gevolgen uit oorzaken, kan niet toevertrouwd worden aan onzekere processen zoals redeneren en argumenteren.*” (Hume 1748, 9.5). Daarnaast vertonen dieren “*rechtstreeks vanuit de natuur*” gedrag dat hun inzicht overschrijdt, en dat zij nauwelijks verbeteren door oefening. “*Dat noemen we instincten*” (Hume 1748, 9.6.). Volgens Descartes (1637) gedragen dieren zich als automaten, en alleen de mens heeft de Rede en een vrije wil. Maar

Hume draaide het uitgangspunt van Descartes om: de Rede is niet meer dan een instinct. “*Mensen kunnen experimenteel redeneren, juist zoals de beesten [...] en dat is een soort instinct of een mechanische kracht.*” (Hume 1748, 9.6.). “*De Rede is slechts de slaaf van de passies – en dat hoort zij ook te zijn.*” (Hume 1739, B2.3.3).

Instinct bij Immanuel Kant

Voor Immanuel Kant staat de Rede centraal. Volgens hem beschikken mensen over de Rede om rationeel te beslissen wat moreel juist gedrag is. “*Wij nemen als uitgangspunt aan, dat er in een levend organisme dat georganiseerd is, d.i. doelmatig op het leven ingericht, uitsluitend werktuigen tot een goal¹⁰ aangetroffen worden die tot dat goal het meest passend en het best aangemeten zijn. Als er nu een wezen met Rede en een wil zou zijn voor wie het eigenlijk goal van de natuur zou zijn diens instandhouding, welzijn en gelukzaligheid, dan zou dat wezen het zeer slecht getroffen hebben met zijn organisatie om met zijn verstand zijn instandhouding te realiseren. Want alle handelingen die hij hiertoe uit zou oefenen, en al zijn gedragsregels, zouden nauwkeuriger door zijn instinct voorgeschreven kunnen worden, en ieder goal zou daardoor zekerder bereikt worden, dan het verstand ooit kan realiseren*” (Kant 1785, 4: 395). Dus voor het bereiken van geluk kan men beter vertrouwen op instinct dan op de rede. Maar volgens Kant zijn mensen als rationele wezens geschapen om het goede te doen. Daarom moeten we mensen zonder instinctieve verlangens te zijn. “*De algehele wens van ieder verstandelijk wezen zou moeten zijn volledig vrij te zijn van voorkeuren als bron voor behoeften, die geen absolute waarde hebben om dit te wensen.*” (Kant 1785, 4: 428).

5. 'Instinct' in de 19e eeuw

Naar aanleiding van de analyses van Locke (1689) en Hume (1739, 1748) werd de opvatting gemeengoed dat alle kennis afgeleid is van ervaring. Men wist wel dat uiterlijke kenmerken overgeërfd worden, maar dat is geen kennis. Dieren vertonen complexe, nuttige gedragingen als reactie op de omgeving. Maar ook dat is geen kennis. De instinctdiscussie¹¹ gaat over de vraag of de kans op dergelijke gedragingen erfelijk is.

¹⁰ Het woord ‘doel’ (*Zweck*) kan verwijzen naar een mentaal doel of naar een fysiek doel. Dat wordt hier respectievelijk ‘*purpose*’ en ‘*goal*’ genoemd (hoofdstuk 10.2).

¹¹ Degler (1991) presenteert meer details van deze discussie.

Robert Owen

Robert Owen ¹² (1771 – 1858) was een sociaal bewogen ondernemer in de UK en na 1826 in de USA. In 1816 schreef hij 'A new view of society'. Hij meende dat door de juiste opvoeding en scholing en door het scheppen van eerlijke kansen nieuwe, betere mensen gemaakt kunnen worden, die rationeel en moreel zijn. Owen doet geen expliciete uitspraken over erfelijkheid en instinct, en dat is een tactische keuze. "Deze verhandelingen zijn bedoeld om uiteen te zetten wat waar is, en niet om te bestrijden wat onwaar is. Want uiteenzetten wat waar is leidt tot verbetering zonder onheil aan te richten, ook niet tijdelijk, terwijl een aanval op wat onwaar is, vaak nadelige gevolgen heeft." (Owen 1816). De ideeën van Owen inspireerden veel psychologen, pedagogen en leraren in de UK en de USA. Er ontstond een brede beweging dat opvoeding, scholing en een faire samenleving een 'betere mens' zouden maken. Een eventuele invloed van erfelijkheid of instinct op het gedrag van mensen zou vooruitgang in de weg staan. Alle voorbeelden van zogenaamd instinctief gedrag zouden in feite voorbeelden zijn van snel leren, imitatie of instructie.

Instinct bij Herbert Spencer

Omdat het woord 'instinct' in het dagelijks spraakgebruik een negatieve lading had, begon Herbert Spencer (1855, p. 432 in 1899 editie) zijn hoofdstuk over instinct met: "Instinct kan worden omschreven als complexe reflexwerking, waarmee ik me beperk tot de oorspronkelijke betekenis, en niet, zoals het gewone volk doet ¹³, als ieder andere vorm van verstand dan het menselijke verstand. Ik zeg 'omgeschreven' en niet gedefinieerd, want er is geen scherpe scheidslijn tussen instinct en reflexwerking." (Spencer 1855, p. 432 in 1899 editie). Daarmee heeft Spencer instinct fysiologisch omschreven.

Instinct bij Charles Darwin

Charles Darwin had een uitgebreide tekst over instinct geschreven voor 'The origin of species' (Darwin 1859), maar onder druk van de uitgever is dit sterk ingekort voor dat boek, en de overige tekst is één jaar na het overlijden van Darwin verschenen (Darwin 1883). Darwin kende de gevoeligheden rond het woord 'instinct', en daarom schreef hij: "Ik ga niet

proberen het woord instinct te definiëren [...] maar iedereen weet wat bedoeld wordt met "instinct drijft de koekoek tot migratie, en haar eieren te leggen in de nesten van andere vogels". Er zijn handelingen die we alleen met ervaring kunnen voltooien. Als een dier, en vooral een jong dier, dergelijke handelingen uitvoert, zonder eerdere ervaring, en vooral als veel individuen het uitvoeren, zonder kennis van de gevolgen, dan noemen we dit meestal instinctief." (Darwin 1859, ch. 7). Voorbeelden van instinctief gedrag zijn o.a. de jaarlijkse trekbewegingen van vogels en zoogdieren, en het bouwen van nesten en holen (Darwin 1883). Darwin (1859, p. 267) concludeerde "dat instincten in de natuur enige variaties vertonen." Enige variatie moest er ook zijn binnen zijn evolutietheorie: er kan alleen sprake zijn van natuurlijke selectie, als er binnen een populatie varianten zijn, waarop geselecteerd kan worden. Darwin accepteerde dat instincten niet altijd tot gunstige gevolgen leiden. "Dat [een neiging] af ten toe faalt, is geen valide argument tegen de bewering dat die neiging instinctief is, want ieder instinct faalt af en toe of wordt teniet gedaan, zoals dat soms gebeurt met ouderliefde of sociale neigingen." (Darwin 1868 p. 123-124). In het algemeen zijn instinctieve gedragingen ontstaan, doordat ze voordelig waren voor de actor. "Geen enkel instinct is ontstaan uitsluitend ten voordele van andere dieren, maar ieder dier kan zijn voordeel doen met de instincten van andere dieren." (Darwin 1859, ch. 7). In 'The expression of emotions in man and animals' presenteerde Darwin (1872) voorbeelden van gedrag van mensen dat volgens hem aangeboren ¹⁴ was, en universeel voor mensen. Darwin zag veel instinctieve 'wreedheden' in de natuur, en hij vond het veel bevredigender dit toe te schrijven aan natuurlijke selectie dan aan een Schepper. "Het is misschien niet logisch, maar ik vind het veel meer bevredigend te beschouwen dat de jonge koekoek zijn pleegbroeders uit het nest gooit, dat mieren slaven maken, dat de larven van sluipwespen zich voeden met de levende lichamen van hun prooi, dat katten spelen met muizen, dat otters en aalscholvers spelen met levende vissen, niet als instincten die speciaal door de Schepper gegeven zijn, maar als onderdeeljes van één algemene wet die leidt tot de vooruitgang van alle organismen – Vermenigvuldig, Varieer, laat de sterkste Leven, en

¹² Karl Marx noemde Owen een 'utopisch socialist', om het denken van Owen te onderscheiden van het zogenaamde 'wetenschappelijk socialisme' van Marx zelf.

¹³ Dat wijst erop hoe gevoelig het begrip 'instinct' toen al lag.

¹⁴ Omdat er in die tijd geen wetenschappelijke erfelijkheidsleer bestond, kon Darwin het onderscheid tussen aangeboren en erfelijk niet maken.

laat de zwakste Sterven (Darwin 1883, p. 129¹⁵).

Instinct bij Alfred Russel Wallace

Alfred Russel Wallace had onafhankelijk van Darwin een evolutietheorie op basis van natuurlijke selectie ontwikkeld; zij hebben hierover gezamenlijk gepubliceerd (Darwin en Wallace 1858). Wallace hing de ideeën van Owen (1816) aan dat mensen uitsluitend gevormd worden door opvoeding en scholing. Wallace ontkende zelfs een rol van erfelijkheid bij het zooggedrag van pasgeboren zoogdieren en bij het bouwen van nesten door vogels. *“Heeft de mens instincten? Neen. Hij kan simpele handelingen uitvoeren zonder onderwijs, maar nooit complexe handelingen.”* (Wallace 1859,). Wallace ontkende het belang van instincten zelfs bij dieren, *“Als het begrip instinct iets betekent, dan betekent het ‘t vermogen om een complexe handeling zonder onderwijs of ervaring uit te voeren. Dat zou niet alleen aangeboren ideeën inhouden, maar zelfs zeer speciale aangeboren kennis. Als dat voor zou komen, zou dat het sensationisme¹⁶ van Mill en alle moderne ervaringsfilosofie omver werpen.”* (Wallace 1891). Wallace verwierp een rol van instinct omdat hij het idee van *a priori* kennis verwierp, en omdat het verwerpen van instinct paste in zijn ‘vooruitstrevende’ wereldbeeld. Hij verwierp een rol van instinct dus op theoretische, en niet empirische gronden. Naar mijn mening is er geen empirische ondersteuning voor *a priori* kennis (in de gebruikelijke betekenis van ‘kennis’, hoofdstuk 10.4), maar wel voor erfelijke stimulus/responsie-koppelingen, zoals reflexen en instinctief gedrag, erfelijke voorkeuren, en voor erfelijke leersystemen (hoofdstuk 3.2).

Instinct bij Douglas Spalding en Georges Romanes

Douglas Spalding (1873) had experimenten gedaan over het ontstaan van pikgedrag bij kuikentjes die pas uit het ei gekomen zijn (hoofdstuk 3.3.). Hij concludeerde dat de kuikens complex pikgedrag uitvoeren zonder enige voorafgaande ervaring. Psychologen accepteerden die conclusie niet. *“Het standpunt van psychologen van de al te zuivere analytische school is niet dat de feiten van instinct onverklaarbaar zouden zijn, maar dat ze ongelofwaardig zijn.”* (Spalding 1873, p. 282). Hij citeert de Chamber's Encyclopaedia (1859 -

1868) waarin het *“volledig ongelofwaardig”* genoemd wordt dat een pas uitgekomen kuikentje zonder oefening gericht naar insecten of graankorrels pikt. *“Er is een school in de psychologie die volhield dat wij en alle andere dieren alle kennis en vaardigheden die nodig zijn voor het voortbestaan, in de loop van ons individueel leven moeten verwerven. Die school had zoveel invloed dat veel van de grootste autoriteiten in de wetenschap weigerden te geloven in die instructieve prestaties van jonge dieren, waarover de minder geleerde massa geen enkele twijfel had.”* (Spalding 1875, p. 507). Het bleef wel de vraag hoe dergelijke instinctief gedrag in de evolutie kon ontstaan, terwijl men geen wetenschappelijke erfelijkheidsleer had om dit te verklaren. Spalding geloofde (met Darwin) in de overdracht van verworven eigenschappen: *“Één woord over de oorsprong van instincten. Samen met andere evolutionisten heb ik betoogd dat de instincten van de huidige generatie verworven kunnen zijn als het product van opeengehoopte ervaringen van eerdere generaties.”* (Spalding 1875, p. 508). In enkele generaties zouden deze ervaringen vastgelegd worden als erfelijke instincten. George Romanes (1875) bespreekt dit positief, waarbij hij meldt dat *“de naam Spalding gekoppeld is aan bijna de enige experimentele verificateur”* van de theorie van erfelijk instinctief gedrag. Voorbarig claimde Romanes dat dit de definitieve theorie was *“die volledig gezegevierd heeft over de doctrine van de ‘psychologie van de individuele ervaring’.”* (Romanes 1875, p. 553).

Instinct bij Jean-Henri Fabre

Jean-Henri Fabre was een Frans entomoloog die het gedrag van verschillende soorten sluipwespen heeft geobserveerd, en met allerlei interventies gemanipuleerd (Fabre 1879, Fabre en Texeira de Mattos 1915, 1919). Hij schreef een hoofdstuk *‘The wisdom of instinct’*, dat sluipwespen in normale, natuurlijke omstandigheden, instinctief complex gedrag uitvoeren dat evolutionair voordelige gevolgen heeft. En hij schreef een hoofdstuk *‘The ignorance of instinct’*, dat sluipwespen, nadat de situatie is gemanipuleerd, doorgaan met het automatisch uitvoeren van gedragsketens, die tot niets leiden, en waarvan de sluipwesp in principe had kunnen waarnemen dat dit tot niets zou leiden.

¹⁵ In *The origin of species* staat een kortere versie van dit citaat.

¹⁶ Dit is het filosofisch standpunt dat alle kennis ontstaat door direct sensaties. (Niet te verwarren met de huidige betekenis dat media nieuws

zo sensationeel mogelijk brengen.) Dit betreft James Mill (1829), de vader van John Stuart Mill.

Hoe star zijn instinctieve gedragingen?

Er zijn voorbeelden beschreven van star, automatisch instinctief gedrag door sluipwespen dat niet leidt tot evolutionair voordelige gevolgen (Fabre 1879, Fabre en Texeira de Mattos 1915, 1919). Maar ook bij insecten zijn instinctieve gedragingen niet volledig star (hoofdstuk 3.5.). Darwin (1859) concludeerde *“Dat instincten in de natuur enige variaties vertonen.”* (p. 267). Darwin accepteerde dat instincten soms falen: *“Dat [de neiging] af ten toe faalt, is geen valide argument tegen de bewering dat het gevoel instinctief is, want ieder instinct faalt af en toe of wordt teniet gedaan, zoals dat soms gebeurt met ouderliefde of sociale neigingen.”* (Darwin 1868 p. 123-124). Ook William James benadrukte dat instincten niet star zijn: *“Een generatie geleden meende men dat een wezenskenmerk van instincten was dat ze uniform en onfeilbaar waren; nu weten we dat dit voor zoogdieren en zelfs voor lager dieren niet juist is.”* (James 1890, 391-392).

Er zijn inderdaad voorbeelden van star instinctief gedrag. Zo begraven eekhoorns noten in de grond in een stereotiepe reeks handelingen. Als een jonge, onervaren eekhoorn met noten geplaatst wordt op een parket, waarin hij niet kan graven, voert hij toch die reeks handelingen uit, alsof hij een noot begraaft, met handelingen die zichtbaar geen resultaat hebben (James 1890, p. 400). Maar het volledig star instinctief gedrag is eerder uitzondering dan regel. In 1940 publiceerde de Nederlandse etholoog Bierens de Haan het boek 'Instincten van dieren en hun verandering door ervaring', waarin hij de flexibiliteit van instinctieve handelingen benadrukt.

Volledig star, automatische gedrag faalt als de omgeving niet voorspelbaar is. En de omgeving is nooit strikt voorspelbaar. Als een dier niet inspeelt op de actuele situatie en het actuele gedrag van anderen, zal zijn gedrag vaak nutteloos zijn. Bij veel instinctieve gedragingen zijn er ook leerelementen. Bijvoorbeeld: (1) dieren leren hoe hun soortgenoten eruit zien of ruiken, (2) dieren leren de positie van hun nest. Als een dier een instinctieve handeling verscheidene malen in zijn leven uitvoert, leert hij wat de gevolgen van die handeling zijn (James 1890, p. 390).

Instinct bij William James

William James (1842-1910) was een belangrijke Amerikaanse grondlegger van de wetenschappelijke psychologie. James (1890) sprak positief over 'instinct' van de mens. *“Instinct wordt gewoonlijk gedefinieerd als het vermogen om te handelen zodat bepaalde doeleinden worden geproduceerd, zonder vooruitzicht op deze doeleinden, en zonder eerdere opleiding in de uitvoering. Het behoeft geen bewijs dat instinct, aldus gedefinieerd, op enorme schaal in het dierenrijk voorkomt.”* (James 1890, p. 383). Daarmee formuleerde James een teleologische definitie van instinct, waarbij ook 'vooruit zien' onderdeel van de definitie is. *“De handelingen die we instinctief noemen, zijn van het algemene reflex-type.”* (p. 383). Ondanks de teleologische definitie, had James een visie op instincten die getuigde van onbevooroordeelde observatie: instinctieve handelingen zijn niet per sé onveranderlijk. *“Van den beginne zijn dieren uitstekend toegestemd met instincten, maar de uiteindelijke gedragingen worden aangepast door een combinatie van de instincten met ervaring.”* (p. 390-391). De instinctieve reactie op een stimulus is niet altijd star, en soms is de reactie evolutionair nuttig en soms evolutionair schadelijk. *“De natuur heeft strijdige impulsen ingeplant om op veel klassen van dingen te reageren. [...] Het dier dat deze vertoont, verliest de instinctieve manier van doen, en leidt een leven van aarzelendheid en keuzes.”* (p. 392-393).

Volgens James is het een onjuiste en achterhaalde opvatting dat instincten star en onfeilbaar zouden zijn. Bij veel instinctieve gedragingen zijn er ook leerelementen. *“Als een dier met geheugen een instinctieve handeling eenmaal heeft uitgevoerd, is dat dier daarna natuurlijk niet meer 'blind' voor de gevolgen.”* (James 1890, p. 390). James onderscheidde meer instincten bij de mens dan bij enig ander zoogdier.

6. 'Instinct' in de 20e eeuw

Instinct bij Sigmund Freud

Freud gebruikte het woord '*Instinkt*' zelden en dan nog alleen voor het automatisch gedrag van dieren (Mills 2004). Wel meende Freud dat aangeboren 'driften', zoals de Doodsdrift en de Levensdrift, een belangrijke rol spelen in het mentale leven van mensen (zie tekstkader 'De woorden 'Trieb', 'drive' en 'instinct''). Deze driften zijn volgens Freud ontstaan doordat ingrijpende gebeurtenissen op de volgende generaties werden overgedragen, zoals bij de legende over het ontstaan van het Oedipus complex (Freud 1913). Freud geloofde in de overdracht van verworven eigenschappen. Freud's boek *“Triebe und Tribschicksale”* (Freud 1915) verscheen in een Engelse vertaling onder de titel *“Instincts and their vicissitudes”* (Freud en Baines 1925), wat tot veel misverstand heeft geleid (Mills 2004).

De woorden 'Trieb', 'drive' en 'instinct'

De zelfstandige naamwoorden 'Trieb', 'instinct' en 'drive' worden respectievelijk gebruikt door psychoanalytici, ethologen en sociaal wetenschappers.

In het denken van **Sigmund Freud** stond het begrip 'Trieb' (NL 'drif', E. 'drive', zoals levens- of doodsdrijf) centraal. Het begrip 'Trieb' stond voor motivatie van de mens, terwijl Freud het woord 'Instinkt' zelden gebruikte en dan nog alleen voor het automatisch gedrag van dieren (Mills 2004). Het begrip 'Trieb' heeft een geheel eigen lading in het moeilijk toegankelijke taalgebruik van Freud, die anders is dan 'Instinkt'. (De titel van Freud's boek "Triebe und Triebchicksale" (Freud 1915) is verkeerd vertaald in "Instincts and their vicissitudes" (Freud en Baines 1925).)

Amerikaanse **leerpsychologen** hanteren het begrip drijfveer ('drive') als interveniërende variabele tussen stimulus/omgeving en responsie/gedrag. Een basale theorie is dat het 'goal' van een individu is de drive te verminderen (*drive reduction*, Hull 1943). Drive is een theoretisch begrip dat niet direct meetbaar is.

Duitse **ethologen** hanteerden aanvankelijk het begrip „*arteigene Triebhandlung*“ (Heinroth 1918, Lorenz 1932). Later gaf Lorenz de voorkeur aan het woord 'instinct', waarbij hij zich de gevoelige verschillen tussen de woorden 'instinct' en 'drive' realiseerde. *"Instinct is niet meer dan een woord. Men kan alleen uitspraken doen over instinctief gedrag. Om de verwarring rond het woord instinct te vermijden, gebruikte Heinroth de uitdrukking "soort eigen drifhandeling" („arteigene Triebhandlung“) in plaats van instinctief gedrag. Dat is ongetwijfeld de beste term. Maar als ik toch kies voor 'instinctief gedrag', is dat omdat het woord 'drift' (drive) overgenomen is door kringen die proberen juist het bestaan te ontkennen van wat wij met dit begrip (instinct) bedoelen. Om verwisselingen te vermijden tussen de drift-begrippen van de Amerikaanse behavioristen en de psychoanalytici, die volgens mij afwijkend zijn, moet ik het Duitse woord (Triebhandlung) verlaten ten gunste van het Latijnse (instinct)."* (Lorenz 1937, p. 19). Het woord 'instinct' wordt gebruikt in de betekenissen (1) complex gedrag van een dier of mens dat vooral door erfelijke eigenschappen veroorzaakt is, en (2) de veronderstelde motivatie waarom dit dier het gedrag uitvoert (Hocking 1921). In de tweede betekenis is het woord 'instinct' identiek aan het woord 'drive'.

De tegenstellingen tussen 'instinct' en 'drive' weerspiegelen vooral een strijd tussen wetenschapsrichtingen. Dit was niet zomaar een uitwisseling van opvattingen tussen afstandelijke geleerden. Hier gebruik ik het zelfstandig naamwoord 'instinct' niet meer, maar uitsluitend het bijvoeglijk naamwoord 'instinctief'.

Instinct bij Edward Thorndike

Edward Thorndike (1874 - 1949) was een Amerikaanse psycholoog die leergedrag van dieren en mensen bestudeerde. Hij schreef over 'instinct': *"In dit hele boek bedoel ik met instinct iedere reactie die een dier zonder ervaring maakt op een situatie. Dit omvat dus bewuste en onbewuste handelingen. Iedere reactie op een nieuw verschijnsel die voor het eerst ervaren wordt, wordt dan instinctief genoemd. Instincten omvatten alles waartoe het zenuwstelsel van een dier in staat is, zover als dit overgeërfd is."* (Thorndike 1911, p. 37), waarmee Thorndike een definitie van instinct gaf in termen van gedrag en de voorgeschiedenis van het dier. Maar *"Iedereen die bezwaren heeft tegen het woord instinct, mag dit woord overal vervangen door 'hocus-pocus'."* (Thorndike 1911, p. 37), waaruit blijkt dat het begrip 'instinct' in 1911 gevoelig lag.

Antropologen benadrukken de rol van cultuur

In het begin van de 20e eeuw was er een omslag in het denken bij Amerikaanse sociale wetenschappers. *"Rond 1930 was het even moeilijk om een Amerikaans sociaal psycholoog*

aan te wijzen die een raciale verklaring voor het gedrag van mensen accepteerde, als het gemakkelijk was er eentje in 1900 te vinden." (Degler 1989, p. 1). Vooral Franz Boas en zijn student Alfred Kroeber hebben bijgedragen tot deze omslag in het denken. Boas (1911) benadrukte in zijn boek *'The mind of primitive man'* het belang van cultuur en opvoeding. Boas ontkennde dat er erfelijke verschillen tussen rassen zijn in mentale of sociale eigenschappen. Alfred Kroeber (1917) erkende erfelijke verschillen tussen mensen, maar geen erfelijke verschillen tussen volken: *"De prestaties van een groep, relatief tot andere groepen, worden niet beïnvloed door erfelijkheid, omdat volgende grote groepen uitmiddelen in organische gesteldheid."* (Kroeber 1917, p. 203), wat een onlogische uitspraak is. In de antropologie is het idee dominant geworden dat mensen vooral door cultuur gevormd worden, en dat invloed van erfelijke factoren te verwaarlozen is. Margaret Mead leek dit idee te bevestigen door haar ervaringen op Samoa (Mead 1928). *"Binnen het centrale concept van cultuur, zoals dat ontwikkeld was door Boas en zijn studenten, werden mensen opgevat als afhankelijk noch van instinct, noch van erfelijk overgedragen*

capaciteiten, maar wel van aangeleerde leefpatronen die geleidelijk opeenhoopten door eindeloos lenen, aanpassen en innoveren.” (Mead en Bunzell 1960). “Vooraf door culturele druk is bij de mens de aard van de aap veranderd in de aard van de mens. Het moet worden benadrukt dat deze verandering niet veroorzaakt is door het onderdrukken van de instinctieve neigingen van apen, maar door hun geleidelijke vervanging door adaptief meer effectieve methoden om de uitdagingen van de omgeving tegemoet te treden, namelijk door een extra ontwikkeling van intelligentie. [...] In de loop van de evolutie van de mens is de kracht van instinctieve neigingen geleidelijk verschrompeld, totdat de mens nagenoeg al zijn instincten verloren heeft. Als er nog enkele resten van instincten in de mens overgebleven zijn, dan is dat misschien in de automatische reactie op een plotseling hard geluid, of als plotseling de grond onder de voeten verdwijnt. Verder heeft de mens geen instincten.” (Montagu 1962a, culture). “Het kwaad zit niet in de aard van de mens, het is aangeleerd. [...] agressie is aangeleerd, net als alle vormen van geweld die mensen vertonen.” (Montagu 1962b, humanization). Het idee van afwezige instincten en verregaande maakbaarheid van mensen werd de dominante opvatting in de sociale wetenschappen (zie hoofdstuk 6.3.).

Ivan Pavlov

De fysioloog Pavlov (1927) had een deterministisch wereldbeeld: hij wilde alle processen in termen van oorzaak en gevolg beschrijven. “Gedurende de laatste 20 jaar heb ik de hoogste hersenactiviteiten van de hond bestudeerd, de werking van de cerebrale hemisferen. Ik heb deze werking uitsluitend fysiologisch bestudeerd, en ik heb nooit enige psychologische opvattingen of termen gebruikt.” (Pavlov 1923, p. 359). Juist zoals James, maakte Pavlov geen onderscheid tussen ongeconditioneerde reflexen en instinct. “Hieruit volgt dat instincten en reflexen de onvermijdelijke reacties zijn van het organisme op externe en interne stimuli, en dat er dus geen noodzaak is twee verschillende termen te gebruiken. Van deze twee heeft ‘reflex’ de beste papieren, omdat het vanaf het eerste begin in een strikt wetenschappelijke betekenis gebruikt is.” (Pavlov 1927, p. 11). Pavlov zegt expliciet “... maar instinct is een leeg begrip, Je zou net zo goed

ieder ander woord kunnen gebruiken, zoals bijvoorbeeld ‘schacht’. Instinct verklaart niets.”¹⁷ Hij stelt voor het woord ‘instinct’ niet meer te gebruiken, zoals “vele oude waarheden nu weggegooid zijn” (geciteerd uit Windholz 1987, p. 124).

In het denken van Pavlov moesten alle gedragingen door reflexen verklaard worden. Voor de experimenten waren de honden met een tuig aan de opstelling bevestigd. Één hond verzette zich en bleef op het tuig bijten. Dit ‘verklaarde’ Pavlov door een ‘vrijheidsreflex’ te postuleren die ook verder evolutionair voordelig zou zijn (Windholz 1987). Pavlov vond het belangrijk een volledig overzicht van reflexen te hebben, omdat dat de basis is voor de corticale activiteit van de ‘hogere dieren’. Daarom betreurde hij het dat er nog zo weinig bekend was over reflexen (Windholz 1987).

De visies van John Watson

John Watson wilde een exacte psychologie ontwerpen, waarbij alle uitspraken door observatie getoetst konden worden; daartoe verwierp hij alle subjectieve elementen¹⁸. “Twee tegengestelde gezichtspunten zijn nog dominant in het Amerikaans psychologisch denken: introspectieve of subjectieve psychologie, en behaviorisme of objectieve psychologie.” In de opeenvolgende publicaties van Watson ziet men de ontwikkeling zijn ideeën over instinct.

1. In 1913 schreef hij in “Psychology as the behaviorist views it”: “... het waarneembare feit dat organismes, zowel mensen als dieren, zich aanpassen aan hun omgeving door erfelijkheid en hun gewoontes.” (Watson 1913, p. 167. Toen meende hij nog dat er een rol voor erfelijkheid is.
2. In zijn boek “Psychology from the standpoint of a behaviorist” was hoofdstuk 6 “Erfelijke reactievormen: emoties” (36 pagina’s) en hoofdstuk 7 “Erfelijke reactievormen: instincten” (38 pagina’s). Watson (1919, p. 231) schrijft “het feit dat er geen scherpe scheidslijn is tussen emotie en instinct.”¹⁹ Verder bespreekt hij kritisch wat andere psychologen over instinct geschreven hebben, en concludeert dat veel wat ‘instinctief’ genoemd wordt, ‘verworven’ is. Maar in 1919 besloot hij nog met “Hoewel de mens over een klein aantal volledige instincten beschikt, heeft hij veel afgebroken

¹⁷ Ik ben het met Pavlov eens dat het woord ‘instinct’ niets verklaard, maar volgens mij is ‘instinctief’ een handige beschrijvende term.

¹⁸ Daarmee heeft hij hetzelfde ideaal als ik met dit boek: de oorzaken van gedrag zoveel mogelijk in toetsbare zinnen bespreken

¹⁹ Dit is een merkwaardige zin, volgens mij behoren emotie en instinct tot verschillende ontologische categorieën.

instinctieve neigingen." (Watson 1919, p. 266).

3. In zijn boek *'Behaviorism'* uit 1924 neemt Watson het meest uitgesproken standpunt in. Uit zijn eigen waarnemingen aan baby's concludeerde hij dat pasgeboren baby's 'niet-aangeleerde' gedragingen en reacties vertonen. Deze 'niet-aangeleerde' gedragingen en reacties zijn het uitgangsmateriaal voor latere 'conditionering' (zijn figuur op p. 138). Watson stelde hoge eisen aan empirische onderzoek van gedrag, maar zonder empirische data verwierp hij een eventuele invloed van erfelijkheid. "... *er is niet zoiets als overerving van capaciteit, talent, temperament, mentale gesteldheid en karaktertrekken*" (p. 94). Omdat dieren al voor de geboorte kunnen leren, dacht Watson dat een rol van leren nooit volledig uitgesloten kan worden ²⁰. "... *gewoontevorming begint waarschijnlijk al bij embryo's. Zelfs bij mensenbaby's vormt de omgeving het gedrag zo snel dat alle oudere ideeën over welke types gedrag overgeërfd zijn en welke aangeleerd, verlaten zijn.*" (p. 100). Watson claimde dat hij met de juiste opvoeding alles van iedereen kon maken. "*Ik wil nog een stap verder gaan en zeggen: "Geef me 12 goedgevormde, gezonde baby's en een wereld volgens mijn specificaties om hen op te brengen, en ik garandeer dat ik ieder na random keuze kan trainen voor ieder specialisme – dokter, advocaat, artiest, groothandelaar en, ja zelfs bedelaar en dief, ongeacht zijn talenten voorkeuren, neigingen, geschiktheden, roeping, en het ras van zijn voorouders. Ik loop op de feiten vooruit, en dat geef ik toe, maar dat hebben de voorstanders van het tegenovergestelde ook gedaan en wel gedurende duizenden jaren.*" Watson gaf toe dat hij meer claimde dan hij toen kon aantonen, maar dat zijn tegenstanders dat ook deden. Watson heeft observaties gedaan in een kinderziekenhuis, en eenvoudige experimenten uitgevoerd met jonge kinderen. Daarop heeft hij een schema gebaseerd van 'unlearned' en 'conditioned' activiteiten van kinderen. Inderdaad is 'instinct' een niet-definieerbaar begrip, daarom kon Watson opmerken: "*Maar we staan nu bijna op het punt om het woord 'instinct' weg te gooien.*" (Watson 1924, p. 17).

De conclusie van Watson (en anderen) dat bij mensen alle of de meeste gedragingen aangeleerd zijn, was lang het dogma in de sociale wetenschap.

Psychologen benadrukken de rol van leren en omgeving

Dunlap (1919) verzette zich tegen het vage begrip 'instinct'. Meteen daarna kwam er een stortvloed van artikelen waarin een invloed van instincten en erfelijkheid op complexe gedragingen van mensen ontkend werd (Ayres 1921, Bernard 1921, Field 1921, Kantor 1921, Kuo 1921, 1922, 1924, 1929, Eggen 1926). Bernard (1921) accepteerde nog wel dat sommige simpele reflexen (die ook wel simpele instincten werden genoemd) bij mensen aanwezig konden zijn, en deze konden het uitgangspunt zijn voor conditionering (Kantor 1921, Watson 1924). Maar Kuo (1924) hanteerde zo'n strikte definitie van reflex, "*dat niets zoals echte reflexen ergens in de natuur gevonden kan worden*", zelfs niet bij insecten. (Dat wijkt af van het gangbare begrip 'reflex'.) Andere psychologen beschouwden instinct nog wel als een nuttig begrip (Thorndike 1911, Wells 1922A,B, Tolman 1922, 1932). De opvattingen van sociale wetenschappers over instinct en erfelijkheid wordt in hoofdstuk 6.3. besproken.

Konrad Lorenz en Nico Tinbergen

Met de komst van een wetenschappelijke ethologie werd gedrag van dieren systematisch en empirisch onderzocht. Er werden veel observaties gepubliceerd vooral van het gedrag van insecten, vissen en vogels, dat weinig door ervaring beïnvloed was (of leek). Er werden allerlei complexe gedragingen waargenomen, die verschillend waren tussen soorten. De wetenschappelijke ethologie werd nog niet gecombineerd met een wetenschappelijke erfelijkheidsleer. Maar omdat er grote verschillen tussen soorten waren, gingen veel ethologen er bij voorbaat vanuit dat soortverschillen in gedrag wezen op erfelijke verschillen. 'Instinct' werd een kernbegrip in de ethologie (zie tekstkader 'De criteria voor instinctief gedrag'). Lorenz (1937), Tinbergen (1951) en Kortlandt (1955) schreven artikelen en boeken over instinct. Pas later is er gericht erfelijkheidsonderzoek naar instinctief gedrag verricht.

Daniel Lehrman

Daniel Lehrman (1953, 1970) heeft fundamentele kritiek gepubliceerd op de theorieën van Lorenz. Volgens Lehrman zou het onmogelijk zijn om invloeden van ervaring of leren uit te sluiten, omdat dieren ook voor de geboorte of voor het uitkomen uit het ei kunnen leren. "*Het is zinloos om deel te nemen aan tautologische woordenwisselingen over de definitie van erfelijkheid.*" (Lehrman 1953, p. 345). Inderdaad

²⁰ Deprivatie-experimenten bespreek ik in hoofdstuk 3.2.

De criteria voor instinctief gedrag

Ethologen bestudeerden het gedrag van verschillende diersoorten en daarin zagen ze grote verschillen. Om die verschillen te verklaren, gingen ze, vaak zonder verder onderzoek, ervan uit dat deze verschillen erfelijk waren: het waren instinctieve gedragingen.

	Oude criteria	Nieuwe criteria
1	Stereotiep: er is een vaste serie bewegingen, een <i>fixed action pattern</i> .	Soms hebben we inderdaad met stereotiep gedrag (<i>fixed action pattern</i>) te maken, maar vaker is er meer of minder variatie in de vorm van het gedrag, mede afhankelijk van de omgeving. Vaak is het gedrag gericht op een evolutionair voordelig 'goal'.
2	Dit vaste gedrag is het gevolg van een welomschreven prikkel.	Het verband tussen prikkel en gedrag ligt niet strikt vast, maar het is een waarschijnlijkheidsproces. Soms is het temporeel verband tussen de prikkel en het gedrag vrij vaag: ergens in de lente gaan vogels een nest bouwen, en ergens in de herfst gaan ze via een vaag gespecificeerde route trekken.
3	Soort-specifiek: alle leden van een soort vertonen dit gedrag.	Gedrag kan alleen evolueren als er variatie in dat gedrag is. Er is steeds binnen een soort enige variatie in het gedrag. Strikt genomen is het idee van letterlijk soort-specifiek gedrag niet verenigbaar met biologische evolutie.
4	Erfelijk bepaald; soms vertoont het dier het gedrag pas op een latere leeftijd.	Darwinistische evolutie gaat uitsluitend over eigenschappen met minstens enige erfelijke component. Expliciet onderzoek is noodzakelijk om aan te tonen in hoeverre erfelijkheid een rol speelt. Erfelijkheidsleer is een empirische wetenschap, en geen speculatie of <i>just-so-story</i> .
5	Het draagt bij tot overleven of voortplanten.	Eigenschappen worden in de evolutie bevorderd als die eigenschappen een oorzaak zijn dat de allelen die deze eigenschappen veroorzaakt hebben, in frequentie toenemen of toegenomen zijn, ongeacht in welke individuen die allelen voorkomen. Die eigenschappen bevorderen het overleven of voortplanten van het betreffende individu of zijn verwanten.

In de praktijk zijn de begrippen 'instinct' en 'instinctief' sinds 1965 geleidelijk in onbruik geraakt in wetenschappelijke teksten. Hier stel ik voor om 'instinct' niet meer te gebruiken, en dat 'instinctief' een nuttig begrip is, mits goed geoperationaliseerd.

kan het begrip 'erfelijkheid' niet gedefinieerd worden (hoofdstuk 7.1), maar in dit hoofdstuk toon ik dat 'erfelijk' en 'aangeboren' wel degelijk helder omschreven en geoperationaliseerd kunnen worden. In hoofdstuk 3.2. toon ik dat ook 'aangeleerd' helder omschreven en geoperationaliseerd kan worden. Algemeen geaccepteerde definities zijn niet haalbaar (hoofdstuk 7.1.), maar heldere, toetsbare operationalisaties wel. Verder verzette Lehrman zich tegen het idee van erfelijke invloeden omdat hij dat (ten onrechte) relateerde aan genetisch determinisme. Bovendien verzette hij zich (terecht) tegen teleologische aspecten van sommige instinct-theorieën.

De reactie van Lorenz

Lorenz (1965) probeerde de kritiek van Lehrman te pareren door het begrip 'adaptatie' centraal te stellen. In plaats van 'erfelijk' gebruikte hij '*phylogenetic adaptation*', en in plaats van 'aangeleerd' '*adaptive modification*' (zie ook Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 20).

Ik betreur deze benadering. Dat iets aangepast is, dient empirisch onderbouwd te worden, en het hoort niet het uitgangspunt van de redenering te zijn: "*Aangepastheid [...] is eerder een a posteriori uitkomst dan a priori doel-zoeken.*" (Mayr 1992).

- Niet alle producten van natuurlijke selectie zijn optimaal. Het gevolg van natuurlijke selectie is niet 'perfect', maar 'net goed genoeg, gegeven de concurrentie'. Er zijn bijvoorbeeld erfelijke ziektes, en soms zijn varianten niet optimaal door hun evolutionaire voorgeschiedenis.
- Niet alles wat aangeleerd is, is juist. Het komt voor dat mensen of dieren onjuiste verbanden aangeleerd hebben, zoals bij geloof, of dat in een groep onjuiste en nadelige ideeën aangehangen worden (er zijn wel degelijk '*harmful folkways*'; Sumner 1906).

**ALS:**

- gedrag is vooral erfelijk;
- gedrag is voorspelbaar;
- (bijna) alle individuen vertonen het gedrag;
- eindsituatie is evolutionair voordelig;

DAN: het gedrag is instinctief.

Figuur 9. Schema van instinctief gedrag.

De etholoog en Nobelprijswinnaar Konrad Lorenz stelde voor om 'aangepastheid' als uitgangspunt van evolutionaire redeneringen te beschouwen. Ook in de evolutionaire psychologie werd 'aangepastheid' het uitgangspunt van de argumentatie²¹ (Tooby en Cosmides 1990). Verscheidene andere auteurs gaan uit van adaptatie (Kappeler en Silk 2010, Buss 2016, Van Schaik 2016). Maar soms komt een adaptatie-verhaal niet verder dan een *just-so-story*. Ik ben van mening dat iedere adaptatie-hypothese empirisch getoetst dient te worden juist zoals het industrieel melanisme (Lloyd 2005). Ik ben van mening dat de kritiek van Lehrman beter gepareerd kan worden door empirische toetsing:

1. van de claims dat een gedragseigenschap erfelijk is,
 2. dat dat gedrag relevant is voor overleven en voortplanten,
 3. van het causale mechanisme hoe dat gedrag bijdraagt tot overleven of voortplanten.
- In de praktijk werden de woorden 'instinct' en 'instinctief' de laatste decennia geleidelijk minder gebruikt in wetenschappelijke teksten.

7. Besluit

Instinctief gedrag

Juist zoals veel andere kernbegrippen (hoofdstuk 7.1), kan het woord 'instinct' niet bevredigend worden gedefinieerd. Daarom hebben verscheidene auteurs, waaronder Pavlov (zie boven), Dunlap (1919), Watson (1924), Hinde (1956) en Baerends (1976) aanbevolen om de woorden 'instinct' en 'instinctief' niet meer te gebruiken. Ik raad aan om het zelfstandig naamwoord 'instinct' niet meer te gebruiken maar wel te spreken van 'instinctief' gedrag, als aan enkele voorwaarden is voldaan.

Algemeen voor de soort. Gedrag kan zijn:

- ongeveer hetzelfde voor de individuen van een soort (of voor een sekse of een leeftijdsgroep);
- verschillend tussen individuen van een soort (zoals persoonlijkheid of verschillen in intelligentie).

Erfelijk. Het gedrag moet in voldoende mate door erfelijkheid beïnvloed zijn. De uitdrukking 'erfelijk gedrag' is merkwaardig, want er zijn eigenlijk alleen erfelijke eigenschappen, en gedrag is geen eigenschap, maar een proces of opeenvolgende toestanden. Wat wel erfelijk kan zijn, is de kans dat een individu een bepaald gedrag in een bepaalde omgeving uitvoert (d.i. een eigenschap van een individu). Voor het gemak kunnen we hiervoor de oneigenlijke uitdrukking 'erfelijk gedrag' gebruiken. Instinctief gedrag is erfelijk gedrag, maar niet alle erfelijk gedrag is instinctief gedrag.

Aangepast. Alle gedrag kan beschreven worden als een overgang van de ene situatie naar de andere: van de beginsituatie naar de eindsituatie (figuur 9). Die eindsituatie kan evolutionair voordelig of evolutionair nadelig zijn. Als een handeling naar verwachting leidt tot een evolutionair voordelig eindsituatie in de actuele omgeving, noemen we ook die handeling 'aangepast' of 'geadapteerd' aan die omgeving. Handelingen zijn 'aangepast' in een omgeving, als ze in die omgeving bijdroegen aan verbreiding van de allelen van de actor voor die handelingen. In het algemeen betreft dit handelingen met een evolutionair voordelige *goal* als waarschijnlijk gevolg. Het is hooguit een conclusie achteraf dat bepaald erfelijk gedrag evolutionair voordelig is (d.i. aangepast). *Phylogenetic adaptation* of *adaptive modification* dienen niet het uitgangspunt te zijn, zoals Lorenz (1965) voorstelde, maar 'aangepast' is een *a posteriori* conclusie (Mayr 1992).

²¹ Het boek *'The adapted mind'* (Barkow e.a. 1992) wordt beschouwd als het begin van de evolutionaire psychologie. Ik heb twee bedenking bij deze titel: (1) hij gaat uit van 'adaptatie'

(zie boven), en (2) hij gaat uit van mentale processen (mind) in plaats van gedrag.

Als voldoende aangetoond is dat een eigenschap erfelijk is en algemeen voor de soort, kan men empirisch onderzoeken hoe het mechanisme was van natuurlijke selectie ten gunste van die eigenschap. Dergelijk onderzoek kan verrassend complex zijn, zoals recent onderzoek naar het industrieel melanisme aantoonde (hoofdstuk 3.1.).

Instinctief gedrag. Instinctief gedrag is dus erfelijk en aangepast gedrag dat algemeen voor de soort is. Het begrip 'instinctief gedrag' kan uitstekend gebruikt worden, mits voldaan is

aan de relevante criteria. De opmerking dat een gedrag 'instinctief' is, zou volgens Hinde (1974, p. 24) niet bijdragen tot begrip van de oorzaak van het gedrag. Dat is een merkwaardige uitspraak. Instinctief gedrag is mede veroorzaakt door genen, daarom dient men erfelijkheid in de analyse van de oorzaak van instinctief gedrag te betrekken. Al met al is 'instinctief' een handig woord voor een complex begrip, mits met intellectuele discipline gebruikt.