

3.2. Leren

Paul A.M. van Dongen © 2021

Alle mensen verlangen van nature naar kennis (Aristoteles 980a21).

Samenvatting

Mensen en dieren verwerven kennis: dat is leren. We zeggen dat een individu een bepaald verband tussen concepten geleerd heeft, als hij aan dat verband is blootgesteld, en als deze blootstelling een oorzaak is dat dit verband in zijn hersenen is vastgelegd. Er zijn hier operationele criteria verwoord waaraan voldaan moet zijn om te concluderen dat bij mensen of dieren leren een oorzaak is van een gedragsverandering.

Hier presenteer ik voorbeelden van erfelijke gespecialiseerde leersystemen bij dieren en mensen. Zo'n leersysteem selecteert wat er wordt geleerd, op welke leeftijd en op basis van welke zintuigsystemen. Er zijn erfelijke leersystemen voor het herkennen van de moeder, en het onderkennen van goed voedsel en natuurlijke vijanden. Voor deze en andere gevallen wordt in dit stuk empirisch onderbouwd, dat er inderdaad geleerd is, en dat erfelijkheid inderdaad een rol speelt. Deze erfelijke gespecialiseerde leersystemen zijn in de evolutie superieur aan systemen met een vooraf gedetailleerd ingevulde *template*. Immers, erfelijke gespecialiseerde leersystemen blijven goed werken, ook als de betreffende soort, zijn voedsel, zijn natuurlijke vijanden en zijn omgeving veranderen (of evolueren).

- Samenvatting
- 1. Inleiding: kennis en leren
- 2. Leren
- 2.1. Verwerven van basale kennis
- 2.2. Andere vormen van leren
- 3. Empirisch aantonen dat een verband geleerd is
- 4. Erfelijke* leersystemen
- 5. Concrete voorbeelden van erfelijke* leersystemen
- 5.1. Navigatie door indigovinken
- 5.2. Leren identificeren van verwanten en soortgenoten
- 5.3. Glimlachen
- 5.4. Identificeren van goed voedsel
- 5.5. Identificeren van natuurlijke vijanden
- 6. Besluit

1. Inleiding: kennis en leren

Mensen verwerven kennis door waarnemen en nadenken. In dit boek onderzoek ik continuïteiten en discontinuïteiten tussen dieren en mensen. Daarom moet ik me ook bezig houden met kennis van dieren. Het zal blijken dat we over 'kennis van dieren' kunnen spreken in toetsbare zinnen.

Mensen en dieren geloven vanzelfsprekend hun zintuigen: ze geloven dat er een buitenwereld bestaat, ongeveer zoals ze die waarnemen. Al minstens 700 miljoen jaar hebben levende organismen sensoren, die informatie uit de buitenwereld opnemen, en effectoren, waarmee ze op die buitenwereld reageren. Die reacties zijn steeds alsof er een buitenwereld bestaat, en het is evolutionair voordelig dat deze organismen zich gedragen alsof er een waarneembare buitenwereld bestaat. Pas zo'n

2500 jaar geleden is een kleine elite van mensen zich af gaan vragen of er een verband is tussen de wereld die ze waarnemen, en een eventuele bestaande buitenwereld.

Een opvallende eigenschap van het leren door dieren en mensen in de natuur is dat het 'van-zelf' verloopt, zonder enige inspanning, aansporing of beloning. Om Smith (1998, p. 3) te parafaseren: *"Mensen en dieren leren van soortgenoten in hun omgeving. Zij kunnen niet anders dan van hen te leren, en ze leren zonder dat ze weten dat ze leren."* Maar dit geldt niet alleen voor leren van soortgenoten, maar ook voor andere vormen van leren. Ook zullen we in dit hoofdstuk zien dat dieren niet zomaar 'van alles leren', maar dat ze uit het enorme aanbod van waarneembare verbanden, alleen die minuscule fractie leren die voor hun soort evolutionair relevant is.

Tabel 1. Overzicht van de basisbegrippen in het dagelijks spraakgebruik (*semantic primes – English*, uit Goddard and Wierzbicka 2007).

Category	Semantic primes
Substantives	I, you, someone/person, people, something/thing, body
Relational substantives	kind, part
Determiners	this, the same, other
Quantifiers	one, two, some, all, many/much
Evaluators	good, bad
Descriptors	big, small
Mental/experiential predicates	think, know, want, feel, see, hear
Speech	say, words, true
Actions and events	do, happen, move
Existence and possession	there is/exist, have
Life and death	live, die
Time	when/time, now, before, after, a long time, a short time, for some time, moment
Space	where/place, here, above, below, far, near, side, inside, touch
Logical concepts	not, maybe, can, because, if
Intensifier, augments	very, more
Similarity:	like/way

2. Leren

2.1. Spontaan verwerven van basale kennis

Basale kennis

Een poging om kennis van de mens te omschrijven, is: "Kennis is de koppeling tussen twee of meer mentale concepten." Maar dit roept vragen op: (1) wat zijn concepten, en (2) hoe komen mensen dan tot kennis van de meest basale mentale concepten? Dat laatste kan op verscheidene manieren benaderd worden:

- Analyseren hoe mensen, aan hun meest basale concepten zijn gekomen. Volgens dat principe hebben Aristoteles (*posterior analysis*) en Locke (1689) 'beginconcepten' geformuleerd. Dit is van toepassing op verbale en non-verbale kennis.
- Ontwikkelingspsychologie: empirisch onderzoeken hoe kinderen tot kennis komen (Piaget 1927, Medin en Smith 1984, Mandler en Bauer 1988, Spelke e.a. 1992, Bailargeon 2008). Dit is van toepassing op verbale en non-verbale kennis.
- Logisch analyseren van wiskundige begrippen (Pascal 1657). Dit is alleen van toepassing op verbale (of symbolische) wiskundige kennis.
- Logisch analyseren van begrippen in het dagelijks spraakgebruik. Het definiëren van een begrip is het herformuleren van dat begrip in meer primitieve begrippen, maar dan stuit je snel op de meest basale begrippen die niet verder gedefinieerd kunnen worden

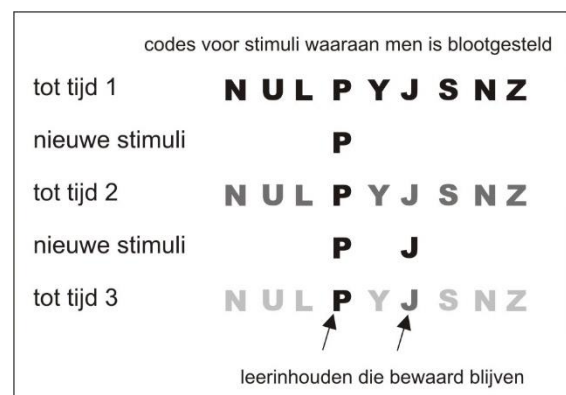
(tabel 1, Wierzbicka 1972). Dit is alleen van toepassing op verbale kennis.

- Analyseren van de herkomst van woorden in verschillende talen (Pagel e.a. 2013, Blasi e.a. 2016). Dit is alleen van toepassing op verbale kennis.

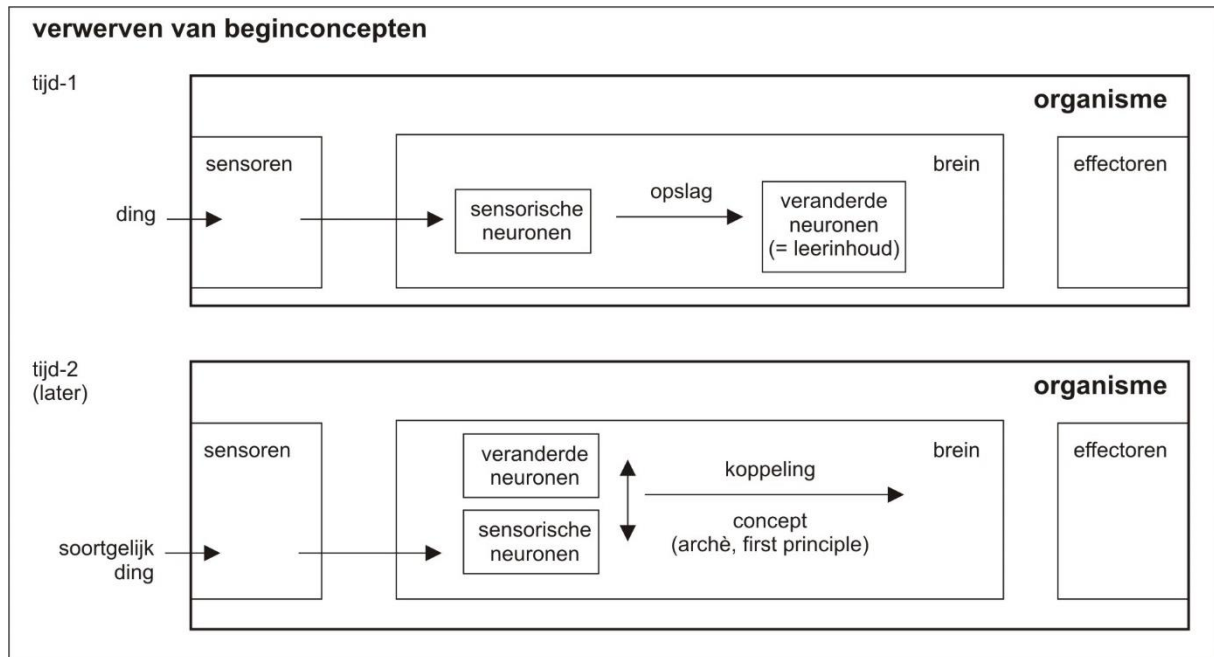
De allereerste kennis wordt verworven door kinderen die nog geen taal beheersen, dus de eerste kennis van de mens is non-verbaal.

De meest basale concepten

Aristoteles heeft als eerste verwoord hoe mensen hun basale concepten verwerven. Uit zintuigelijke waarneming ontstaat een herinnering, en uit herhaalde waarnemingen van hetzelfde ding ontstaat enkelvoudige kennis. Deze kennisinhouden zijn niet aangeboren, maar ont-



Figuur 1. Schematische weergave dat stimuli in het geheugen worden opgeslagen, en dat ze geleidelijk vervagen, behalve bij herhaalde blootstelling.



Figuur 2. Het verwerven van de eerste kennis volgens Aristoteles, in een modern neurale schema.

staan uit zintuigelijke waarneming (Aristoteles *posterior analysis* 100a3). Aristoteles noemt de meest basale kennis 'archè' ('begin', meervoud 'archai'). Basale kennis ontstaat in de reeks waarnemen, onthouden, weer waarnemen, kennen. Dit wordt schematisch getoond in figuur 1. Stimuli die een mens of dier waarneemt, worden in het geheugen opgeslagen. Als eenzelfde stimulus daarna weer optreedt, blijft de geheugeninhoud beter bewaard; anders vervaagt de geheugeninhoud. Na her-

haalde blootstelling herkennen ('kennen') we een ding direct (figuur 2).

Kennis is een koppeling tussen twee of meer mentale concepten. Iedere koppeling tussen twee of meer concepten is op zich weer een 'concept'. Het begrip 'concept' in deze omschrijving is identiek aan het begrip 'idea' van Locke (1689) en Hume (1739, 1748). Locke geeft voorbeelden van *ideas*: "We kunnen er niet aan twifelen dat mensen allerlei ideeën in hun geest hebben - zoals die uitgedrukt worden door de woorden *witheid, hardheid, zoetheid, denken, beweging, mens, olifant, leger, dronkenschap en andere*," (Locke 1689, 2,1.1.). Locke en Hume onderscheiden:

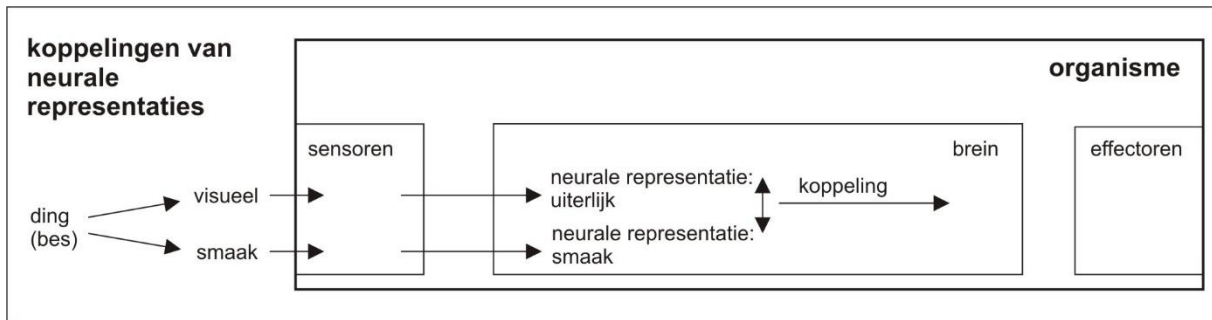
- 'simple ideas' die niet afgeleid zijn van nog eenvoudiger ideeën;
- 'complex ideas', die opgebouwd zijn uit eenvoudiger ideeën.

Volgens mij zijn de 'simple ideas' van Locke en de 'archai' van Aristoteles identiek. Volgens Locke (1689, 2, 2, 2) komen deze 'simple ideas' alleen voort uit waarneming en nadenken. "Deze basisideeën, het materiaal van al onze kennis, worden gesuggereerd en geleverd aan onze geest uitsluitend op de twee manieren *boven vermeld: waarneming en overdenking*." Bijvoorbeeld: een kers heeft een uiterlijk en een smaak; dat zijn ieder afzonderlijk 'simple ideas'. De ervaring dat een ding met het uiterlijk 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*.

'Plezier in kennis'?

"Alle mensen streven naar weten. Een aanwijzing daarvoor is hun voorliefde voor de waarnemingen. Die voorliefde geldt de waarnemingen namelijk ook omwille van zichzelf, los van enig nut, en het meest van al de waarneming door middel van de ogen. Niet alleen namelijk om ons handelen mogelijk te maken, maar ook wanneer we geen handeling overwegen, verkiezen we het zien, durf ik te zeggen, boven alle andere waarnemingen. De oorzaak hiervan is dat vooral deze waarneming ons de dingen leert kennen en alle kenmerken laat zien." (Aristoteles en Schomakers 2005, *on animal generation*, 980a21).

Ik zou zeggen: mensen en andere dieren leren nu eenmaal, en dat is vaak evolutionair voordelig. In mentale termen vinden mensen veel processen die nuttig zijn in de evolutie, 'prettig'; dat geldt voor bijvoorbeeld seks, eten en winnen van conflicten. (Maar dat geldt niet voor ademhaling en metabolisme.)



Figuur 3. Schema over hoe uiterlijk en smaak van een ding aan elkaar gekoppeld worden - associatie leren.

Figuur 3 geeft een schema van de koppeling tussen het uiterlijk en de smaak van een kers. Het koppelen van concepten is de essentie van al het verwerven van kennis door dieren en door mensen. Kennis is een primitief begrip dat niet verder gedefinieerd kan worden; het is gekoppeld aan de 'semantic prime' 'know' van Goddard and Wierzbicka (2007, tabel 1).

2.2. Andere vormen van leren

2.2.1. Spontaan leren in de natuur

Habituatie

Als een mens of dier een nieuwe stimulus herhaaldelijk ontvangt, maar als er verder niets bijzonders gebeurt, dan reageren mens of dier na enige tijd niet meer op die stimulus. Dit proces noemt men 'habituatie' (Harris 1943, Thompson 2009, Rankin e.a. 2009). Bij habituatie wordt bijvoorbeeld een geluid gekoppeld aan de boodschap 'er is niets aan de hand'.

Mensen en dieren habitueren snel aan de meeste stimuli; er zijn immers veel meer irrelevante stimuli dan relevante.

Sensitatie

Het komt ook voor bij dieren en mensen dat bij herhaalde toediening van een prikkel, de reactie op die prikkel groter wordt. Dat noemt men 'sensitatie'. Sensitatie treedt vooral op bij nadelige stimuli. Na een stimulus die het weefsel beschadigt, reageren organismen later sterker op dergelijke stimuli (Fitzgerald e.a. 1989). Sensitatie is een algemeen proces, waarvan de gevolgen soms na lange tijd bewaard blijven. Na een confrontatie met roofdieren gedragen prooidieren zich lange tijd meer terughoudend en voorzichtiger. Als mensen aan een traumatische ervaring zijn blootgesteld, reageren ze later sterker op stimuli die daaraan geassocieerd zijn, maanden of jaren later. Dat is ook onderdeel van het post-traumatisch stress syndroom (Neria e.a. 2008).

Leren door observeren – cultureel leren

Als individuen leren door soortgenoten te observeren, verloopt het leerproces sneller dan wanneer individuen alles zelf moeten ontdekken. Dat geldt onder andere voor voedselselectie en het onderkennen van natuurlijke vijanden. Als het identificeren van geschikt voedsel of natuurlijke vijanden traag verloopt, kan de dood sneller zijn dan het leren. Dus sneller leren kan een groot voordeel zijn. Zangvogels en mensen leren hun dialecten door te luisteren naar soortgenoten in de omgeving. Er zijn bij mensen en dieren regionale gedragsverschillen die over verscheidene generaties worden overgedragen. Dieren en mensen migreren naar andere gebieden, en nemen daar de gedragingen van het nieuwe gebied over; dus het concrete gedrag is niet erfelijk, maar het is wel erfelijk* dat dieren en mensen het gedrag van hun nieuw gebied imiteren. Leren door observeren komt vaak voor in de natuur (Avital and Jablonka 2000). Dit betreft overdracht van verworven informatie over generaties. Maar er is geen reden om leren door observeren op één lijn te stellen met evolutie volgens het mechanisme van Lamarck, zoals Avital and Jablonka (2000) suggereerden. Vissen leren al natuurlijke vijanden identificeren door observeren. Daarom speculeer ik dat leren door observeren zo oud is als vissen, dus zo'n 450 miljoen jaar oud. Daarmee is primitieve culturele overdracht wellicht 450 miljoen jaar oud. Leren door observeren betreft allerlei gedragingen van chimpansees die verschillen tussen gemeenschappen (Boesch and Tomasello 1998, Whiten 2001, 2017). Leren door observeren is het gevolg van (1) normale gen-centrische Darwinistische evolutie, en (2) gewoon leren. "... tradities die door leren door imitatie worden overgedragen, zijn culturen." (Mundinger 1982, p. 178). Er zijn regionale verschillen in gedrag tussen chimpansee-gemeenschappen gevonden, die over verscheidene generaties zijn overgedragen. Als bij mensen dergelijk regionale verschillen over meerdere generaties gevonden worden, worden dat culturele verschillen genoemd (van Dongen 1998, p. 2128).

Leren door observeren

Mensen en dieren leren door observeren, of imiteren, of nadoen, of leren van een voorbeeld ('model'). Imiteren wordt in hoofdstuk 3.3. besproken. Leren door instructie, of onderwijs komt vooral bij mensen voor. Leren door *trial-and-error* heeft de nadelen dat sommige fouten riskant en kostbaar zijn, en dat leren door *trial-and-error* langzamer gaat dan leren van andere mensen die alle fouten eerder gemaakt hebben. Leren door observeren werd vooral bij mensen bestudeerd (Miller en Dollard 1941, Bandura e.a. 1963, Bandura 1977). Leren van andere mensen wordt wel 'sociaal leren' genoemd, maar ik preferer de term 'leren door observeren'.

Exploratie gedrag

Als ratten in een nieuwe omgeving geplaatst worden, gaan ze die omgeving verkennen: ze lopen rond, bekijken of besnuffelen objecten, ze eten eventueel aanwezig voedsel enz. (Gibson 1958). Als ratten gegeten hadden in een nieuwe omgeving, lopen ze een volgende keer gericht naar de plaats van het voedsel. *"Dieren leren rond te gaan in de omgeving, en zij leren over de omgeving. De eerste soort leren wordt genoemd gedragsmatig, en de tweede cognitief, maar niets verhindert ons beide conclusies te trekken. Als een dier gaat naar waar iets is, dan leiden we af dat hij weet waar het is."* (Gibson 1958, p. 193). Ik zeg liever dat het dier dan geleerd heeft.

Associatie-leren - latent leren

Als een rat geplaatst wordt in een complexe doolhof met voedsel op een locatie, dan leert hij geleidelijk waar het voedsel is, en hij loopt er steeds sneller naar toe. Als een rat enkele opeenvolgende dagen verscheidene minuten in de complexe doolhof zonder voedsel verblijft, zal hij daar rondlopen en snuffelen. Als er na 7 dagen voedsel in de doolhof wordt geplaatst, zal de rat dat voedsel na enige tijd ontdekken. Als hij de volgende dagen weer in de doolhof wordt geplaatst, zal hij snel en efficiënt naar de plaats van het voedsel lopen (Blodgett 1929, Tolman en Honzik 1930a,b). Het blijkt dat dieren iets kunnen leren, zonder dat dit in eerste instantie tot gedragsverandering leidt; dit noemt men 'latent leren'. In veel leertheorieën is 'beloning' (*reinforcement*) belangrijk, maar hier zien we dat leren ook voorkomt zonder *reinforcement*. Bij latent leren hebben we te maken met een koppeling tussen stimuli die gemaakt is voordat deze zich in gedrag uit. Leren is een koppeling van concepten. Leren is geen gedrag, maar alleen door gedrag (of wellicht in de toekomst door hersenonderzoek) kan aangetoond worden dat een mens of dier

iets geleerd heeft. Als een mens of dier iets geleerd heeft, is de leerinhoud een eigenschap van dat individu geworden.

Later in dit hoofdstuk toon ik dat verreweg het meeste spontaan leren in natuurlijke omstandigheden lijkt op associatie-leren of latent leren zonder zichtbare *reinforcement*.

2.2.2. Leerexperimenten in het laboratorium

Ik besteed veel aandacht aan spontaan leren in natuurlijke situaties (sectie 5), en opzettelijk weinig aandacht aan leertheorieën. Leerexperimenten en leertheorieën worden uitgebreid besproken in andere boeken.

Conditioneren

De twee beroemdste voorbeelden van experimenteel leren zijn klassiek en operant conditioneren.

Klassiek conditioneren is verbonden aan de honden van Ivan **Pavlov** (1904, 1928), die extra speeksel afscheiden bij een geluid dat eerder gekoppeld was aan voedsel. Voordat Pavlov zijn experimenten uitvoerde, was het koppelen van concepten (zoals verwoord door Aristoteles, Locke en Hume) uitsluitend een speculatie, gebaseerd op introspectie. *"Het briljante idee van Pavlov was dat hij het concept van filosofen dat leren een associatie van ideeën is, combineerde met het concept van de reflexhandeling van Ivan Sechenov en Charles Sherrington."* (Kupfermann 1985, p. 806). Bij deze experimenten wordt geluid aan het waarnemen van droog voedsel gekoppeld; dat deze koppeling opgetreden is, blijkt uit de speekselvloed. Maar het is een merkwaardige uitdrukking dat stimuli gekoppeld worden: er zijn geen touw, lijm of schroeven waarmee hondenvoedsel aan een geluid verbonden kan worden. Wat er wel gebeurde, is dat de neurale representatie in de hersenen van een beeld of geluid gekoppeld is aan de neurale representatie van een droge mond. In het brein van honden is door leren een verband vastgelegd dat er in het verleden voedsel kwam na bepaalde stimuli. Uit de speekselvloed blijkt dat deze koppeling is vastgelegd.

Operant conditioneren is dresseren. Edward **Thorndike** (1911) heeft als eerste het operant conditioneren van dieren wetenschappelijk onderzocht. Hij plaatste katten in een kist, waaruit ze konden ontsnappen door iets speciaals te doen, zoals trekken aan een touw, een pedaal indrukken of op een platform gaan staan. Maar de beroemdste experimenten met operant conditioneren zijn uitgevoerd door Burrhus **Skinner** met duiven. *"Het is onjuist om te zeggen dat operante reinforcement "de responsie die eraan vooraf ging versterkte". De*

Tabel 2.

	Leerpsychologie	Ethologie
Relevante diersoorten	Mensen en tamme dieren, duiven en albino ratten (vaak inteeltlijnen)	In principe alle soorten, liefst in het wild
Vormen van leren	<ul style="list-style-type: none"> • Klassiek conditioneren • Operant conditioneren • Latent leren • Oddity learning • Habituatie • Extinctie • Vergeten • Onderwijzen 	<ul style="list-style-type: none"> • Imprinting • Leren door observeren • Imitatie • Associatie-leren • Dresseren • Discriminatie-leren
Leerinhoud	'In principe kan alles geleerd worden'	Soortafhankelijk

*responsie is al opgetreden en kan niet meer veranderd worden. Wat er wel veranderd is, is de kans dat de responsie optreedt in de toekomst. [...] Dit is dus geen schending van het fundamenteel principe van de wetenschap dat 'doeloorzaken' uitgesloten zijn. Dit principe zou wel geschonden worden als men beweert dat gedrag onder de controle is van een 'incentive' of een 'doel' dat het organisme nog niet bereikt heeft, of een 'purpose' dat nog niet vervuld is. Uitspraken met woorden zoals 'incentive' of 'purpose' kunnen meestal gereduceerd worden tot uitspraken over operant conditioneren, en er is slechts een kleine verandering vereist om dit binnen het raamwerk van de natuurwetenschap te brengen. In plaats van te zeggen dat iemand gedrag vertoont vanwege de consequenties die na zijn gedrag **zullen** komen, zeggen we simpel dat hij gedrag vertoont vanwege de consequenties die in het verleden na dat gedrag **opgetreden** zijn."* (Skinner 1953, p. 87).

Dresseren of operant conditioneren is een algemene methode voor het veranderen van gedrag door gedrag te laten volgen door voordelige of nadelige stimuli.

2.2.3. Kennis bij dieren

Hoe noemen we 'kennis' bij dieren?

Ook dieren leren; dat blijkt uit hun gedrag. In dat opzicht lijkt er bij die dieren een equivalent van kennis, maar mentale toestanden van dieren zijn niet toetsbaar. Als equivalent van 'kennis' zeg ik bij dieren: "*het individuele dier heeft geleerd dat [leerinhoud]*". Ik gebruik het woord 'aangeleerd' wanneer in leerexperimenten aangetoond is dat de gedragsverandering door eerdere ervaring veroorzaakt is (sectie 3.). En ik gebruik het woord 'aangeleerd*' (met sterretje) wanneer door observaties aannemelijk is dat de gedragsverandering door eerdere ervaring veroorzaakt is, maar wanneer dit niet empirisch is aangetoond. Dit wordt in sectie 3.

verder uitgewerkt ¹. 'Kennis' bij mensen en dieren is dan 'leerinhoud', waarmee dit dus geen mentale term meer is. In dit stuk gebruik ik het woord 'aangeleerd' (met of zonder sterretje) voor het verschijnsel dat dieren verbanden tussen concepten in hun hersenen vastleggen ².

Je kunt dieren niet alles leren

Vroege leertheoretici meenden dat leren één algemeen proces is, en dat mensen en dieren in principe alles konden leren. Maar al snel werd ontdekt dat dieren sommige opdrachten snel leerden en ander niet of nauwelijks. Ook werd ontdekt dat er grote soortverschillen zijn in wat dieren leren.

1. Thorndike (1911) ontdekte dat katten gemakkelijk leren een kist te openen door aan een touw te trekken, een hendel in te duwen of op een platform te staan. Maar je kunt ze niet leren de kist te openen, door zich te krabben of te likken.
2. In het algemeen leren dieren gemakkelijk voedsel te vermijden als ze ziek worden nadat ze dat voedsel gegeten hebben. Ratten reageren vooral op geuren van het voedsel; ratten konden wel leren fout voedsel te associëren met andere geuren, maar

¹ Het is gekunsteld en lelijk om op veel plaatsen in de tekst 'geleerd*' (met sterretje) te vermelden. Maar het betreft de keuze tussen helderheid en elegantie. Ik koos helderheid.

² Dit heeft tot gevolg dat alle 'kennis' van dieren verwoord wordt als 'aangeleerd'. Dus in deze terminologie is eventuele niet-verworven (*a priori*) kennis bij mensen of andere dieren per definitie onbespreekbaar. Als iemand een goed onderbouwd, empirisch voorbeeld kan tonen van niet-verworven kennis (binnen de gebruikelijke betekenis van kennis) bij mensen of dieren, zal ik van mening en omschrijvingen moeten veranderen.

'Kennis' en 'leerinhoud'

Kennis is mentaal. Maar het begrip 'kennis' is zo basaal dat er geen voor de hand liggende omschrijvingen van zijn. *"Muß man darüber schweigen?"* (Wittgenstein 1921 [7]). Maar als je de continuïteiten en discontinuïteiten tussen mensen en andere dieren wil bespreken, ontcom je niet aan een bespreking van het verwerven van kennis bij dieren en mensen. Hier heb ik voorgesteld dat dieren op dezelfde wijze hun eerste kennis verwerven als mensen, maar liever gebruik ik hier het begrip 'leerinhoud' dan het mentale begrip 'kennis'. Zoals in dit hoofdstuk is toegelicht, is leren in principe empirisch toetsbaar. In de figuren 2 en 3 heb ik schematisch getoond hoe de neurale representatie van leerinhoud tot stand komt. De beginconcepten zijn bij dieren en baby's woordloze leerinhoud.

niet met beelden of geluiden. Kwartels daarentegen reageren vooral op visuele stimuli; kwartels konden wel leren fout voedsel te associëren met andere kleuren, maar niet met geuren of geluiden (Gould en Marler 1987).

3. Ratten kunnen gemakkelijk leren om een pedaal in te drukken voor voedsel, maar niet om een elektrisch schok te vermijden. Ratten kunnen leren te springen om een elektrische schok te vermijden, maar niet om voedsel te krijgen (Gould en Marler 1987).
4. Als een hamster voedsel krijgt, wanneer hij graaft of rechtop staat, gaat hij steeds meer graven of rechtop staan. Maar als hij voedsel krijgt, wanneer hij zijn territorium markeert of zijn vacht poets, dan neemt dat gedrag juist af. Kennelijk gaan graven en rechtop staan beter samen met eten, dan markeren of poetsen (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 76-77).
5. Als een haan een elektrische schok krijgt, wanneer hij imponeert, gaat hij steeds minder imponeren. Maar als een haan daarentegen een elektrische schok krijgt, als hij onderdanig gedrag vertoont, gaat hij juist meer onderdanig gedrag vertonen (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 76-77).
6. Kuikentjes, eendjes en jonge resusaapjes blijven hun moeder volgen – ook als ze daarvoor gestraft worden (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 76-77).
7. In laboratoriumexperimenten leren dieren een gedrag te vertonen om een onaangename situatie te vermijden; dieren leren dit sneller naarmate het vereiste gedrag meer lijkt op soort-eigen verdedigingsreacties, zoals vluchten, 'bevrozen' of vechten (Bollers 1970).
8. Pedagogen meenden lange tijd dat een moeder het huilen van haar baby bekrachtigt (beloont), als zij de baby snel oppakt. Het bleek echter dat baby's die snel opgepakt werden door hun moeder, juist minder gingen huilen (Bell en Ainsworth 1972).
9. In het proces dat kinderen hun taal verwerven, worden de meeste van hun geluiden niet begrepen, en daarmee niet beloond

(hoofdstuk 7.2.). Ondanks alle frustratie blijven kinderen proberen met geluiden hun doelstellingen te bereiken. Kinderen hebben zo'n grote frustratie-tolerantie dat ze erin slagen taal te verwerven.

Hier verdedig ik het standpunt dat er bij dieren verscheidene soort-eigen, erfelijke* gespecialiseerde leersystemen zijn. In hoofdstuk 7.2. bespreek ik erfelijke leersystemen die onderdeel zijn van het systeem waarmee mensen taal verwerven.

3. Empirisch aantonen dat een verband aangeleerd is

Leren versus rijping

Gedragsveranderingen in de loop der tijd kunnen het gevolg zijn van leren of rijping.

- We zeggen dat een gedrag door leren is verworven in een situatie, als het dier eerder in die situatie geweest is, of het gedrag van soortgenoten in die situatie waargenomen heeft.
- Het komt voor dat een dier nieuw gedrag vertoont, zonder dat iets in zijn individuele voorgeschiedenis het ontstaan van dit gedrag verklaart. Dan zijn er twee opties.
 - Alle of de meeste individuen van een soort vertonen dit gedrag. Dan concluderen we dat de gedragsverandering een gevolg van rijping en niet van leren is (hoofdstuk 3.3.). Als er sprake is van rijping, dan is de verandering relatief onafhankelijk van eerdere stimuli of training.
 - Slechts enkele individuen vertonen dit gedrag. Mogelijk is dit gedrag gebaseerd op intelligentie, maar dat moet nog verder onderzocht worden (hoofdstuk 3.5.).

Het onderscheid tussen leren en rijping kan alleen getoetst worden door experimenten, zoals deprivatie- of leerexperimenten. Rijping en leren zijn beide hersen- en hormonale processen, en voor beide soorten processen is er vaak een gevoelige periode. Dat is dan een extra complicatie om beide processen experimenteel te onderscheiden.

Leren is fundamenteel een individueel proces: er zijn verschillen tussen individuen in wat ze

al dan niet geleerd hebben. Rijping van gedrag daarentegen is gelijkaardig voor de individuen van een soort, mits de omgeving normaal is. Men concludeert dat een gedragsverandering een gevolg van rijping is, als er empirische aanwijzingen zijn dat blootstelling aan de relevante stimuli nauwelijks een rol speelt in de gedragsverandering (hoofdstuk 3.3.).

Deprivatie-experimenten

Om te onderzoeken of een bepaald gedrag mede veroorzaakt is door leren, gebruikte men deprivatie-experimenten. Er was fundamentele kritiek op deprivatie-experimenten (Lehrman 1953). Immers "... *geen enkel deprivatie-experiment of een reeks deprivatie-experimenten kan alle omgevingsinvloeden uitsluiten.*" (Hinde 1968, p. 5). Dit is een merkwaardige uitspraak: we hoeven niet alle omgevingsinvloeden uit te sluiten, maar alleen het element dat onderzocht wordt.

- Leren van een concept veronderstelt dat het individu eerder aan die concrete leerinhoud is blootgesteld. Om uit te sluiten dat een gedragsverandering het gevolg is van concept-leren, moet men uitsluiten dat het individu eerder aan dat concrete concept is blootgesteld. Daarvoor laat men jonge dieren of mensen opgroeien zonder de relevante stimuli, bijvoorbeeld zonder enige vogelzang, zonder de zang van de eigen soort, zonder taal of zonder voorbeeldnesten.
- Trainen van een activiteit veronderstelt dat het individu die activiteit eerder heeft uitgevoerd. Om uit te sluiten dat een gedragsverandering het gevolg is van training, moet men uitsluiten dat het individu eerder de betreffende activiteit heeft uitgevoerd. Daarvoor laat men jonge dieren opgroeien zonder dat ze de relevante activiteit kunnen uitvoeren, zoals pikken of de vleugels uitslaan.

Als mensen of dieren 'iets' verwerven, en ze zijn niet eerder aan dat 'iets' blootgesteld, dan is dat 'iets' het gevolg van rijping (of intelligentie). Dat is de essentie van deprivatie-experimenten. Met zorgvuldig uitgevoerde deprivatie-experimenten kan men aantonen of leren een rol speelde in een concrete gedragsverandering (Lorenz 1965). Adoptie-experimenten zijn een variant op deprivatie-experimenten. Men laat dieren zo jong mogelijk adopteren, waarbij ze dus gedepriiveerd worden van de voorbeelden van hun biologische ouders, en blootgesteld worden aan voorbeelden van andere wezens. Men beziet of ze het gedrag van hun biologische of hun adoptie-ouders vertonen. Elders worden voorbeelden getoond waarbij deprivatie-experimenten aannemelijk maken dat bepaalde gedragsveranderingen vooral het

gevolg zijn van leren of vooral van erfelijke* rijping (hoofdstuk 3.3.).

Operationele criteria dat een gedragsverandering het gevolg van leren is

Voor empirisch onderzoek van leren van 'iets' dient men aan te tonen dat een bepaald gedrag van een individu op een bepaald tijdstip veroorzaakt is door eerdere blootstelling aan dat 'iets'. Er zijn directe en indirecte aanwijzingen voor een rol van leren³.

Directe aanwijzingen voor invloed van leren op gedrag krijgt men uit:

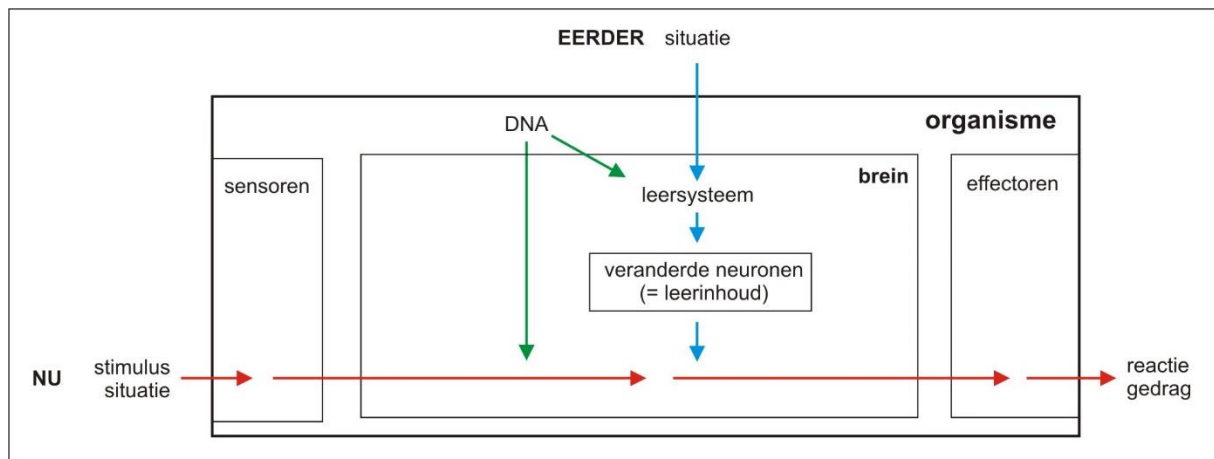
1. expliciete leerexperimenten,
2. als er binnen een soort lokale variaties in gedrag zijn tussen de gebieden A en B, en als een individu van gebied A naar gebied B verplaatst wordt, en vervolgens het gedrag van gebied B vertoont,
3. deprivatie of adoptie: het concrete gedrag ontstaat niet bij individuen die opgroeien in een omgeving zonder voorbeelden voor dat gedrag,
4. als een mens of dier aan een unieke stimulus (bijvoorbeeld het gezicht van zijn moeder) is blootgesteld, en hij geeft later een speciale reactie alleen op die unieke stimulus, dan mogen we concluderen dat hij het verband met die unieke stimulus geleerd heeft.

De **indirecte** empirische aanwijzingen voor invloeden van leren op gedrag zijn:

1. gedragsobservaties: als alleen individuen die aan een bepaalde associatie zijn blootgesteld, het gedrag vertonen dat aan die associatie gekoppeld is, is dat een aanwijzing voor een invloed van leren; maar bedenk: dit zijn correlaties en nog geen causale verbanden,
2. vergelijking tussen individuen binnen een soort: als er verschillen tussen individuen zijn, is dat een zwak argument dat leren een oorzaak is van de gedragsverandering,
3. het gedrag is pas op een bepaalde leeftijd ontstaan, en er zijn argumenten dat dit proces geen rijping is,
4. er zijn verschillen in gedrag tussen individuen, en de heritabiliteit van dat gedrag is klein of nul.

Er zijn ook **negatieve** aanwijzingen. Als empirisch erfelijkheidsonderzoek een grote rol van erfelijkheid in een bepaalde gedragsverandering heeft aangetoond, is een grote rol van leren minder waarschijnlijk (behalve bij erfelijke leersystemen).

³ Een gelijkaardige analyse over 'erfelijk' heb ik in hoofdstuk 3.1. gepresenteerd.



Figuur 4. Schema over hoe erfelijkheid en leren gedrag kunnen beïnvloeden. In deze en andere figuren wordt rood gebruikt voor directe invloeden van de actuele situatie op gedrag. De kleur groen wordt gebruikt voor erfelijke invloeden, en de kleur blauw voor invloeden van leren.

'Waarschijnlijk aangeleerde' eigenschappen

Bij een groot aantal gedragingen van mensen en dieren is de rol van leren nog niet expliciet onderzocht. Toch vermoedt men sterk dat eerdere gebeurtenissen mede een oorzaak zijn van die gedragingen, onder de volgende voorwaarden.

1. Observaties tonen dat het bepaalde gedrag pas vertoond wordt nadat de betrokken individuen aan de relevante associatie of aan het gedrag in een relevante situatie zijn blootgesteld.
2. Het gedrag kan hetzelfde of verschillend zijn bij afzonderlijke individuen van een soort. Als het gedrag verschillend is, is verder onderzoek gewenst: blijft het gedrag verschillend na enkele generaties opgroeien zonder de relevante omgevingskenmerken?
3. De verschillen in gedrag kunnen niet verklaard worden door andere factoren dan leren, zoals erfelijkheid en rijping; dit vergt expliciet onderzoek.
4. De efficiëntie van het gedrag neemt toe, als individuen het gedrag vaker vertonen.

Als voor een bepaald gedrag aan deze voorwaarden voldaan is, maar het is niet door experimenteel onderzoek aangetoond dat dit gedrag mede door leren veroorzaakt is, noem ik deze eigenschap aangeleerd* (dus met een sterretje). Alleen door experimenten kan men concluderen dat een eigenschap aangeleerd (zonder sterretje) is.

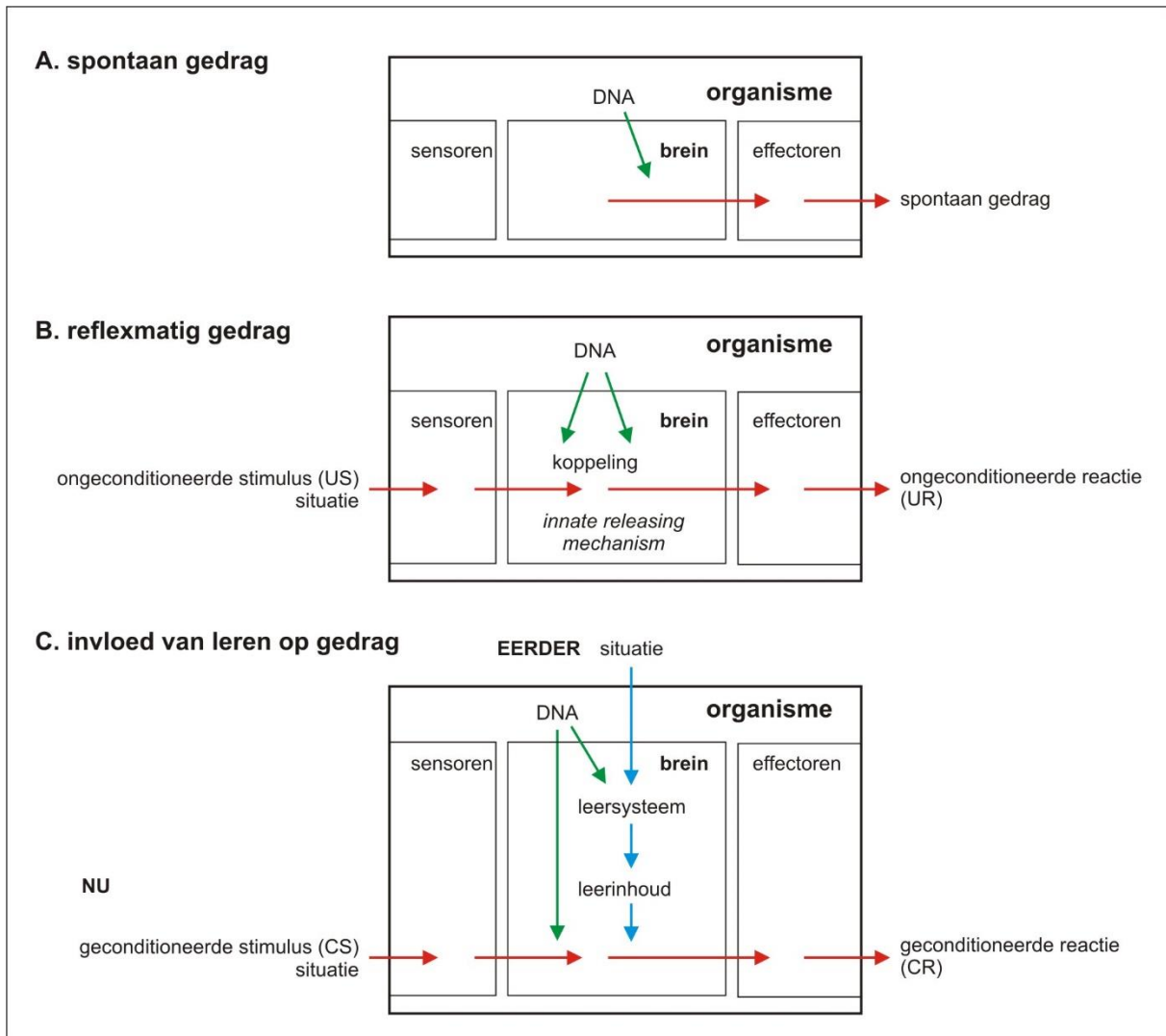
4. Erfelijke* leersystemen

Erfelijke* leersystemen

Hoe komt het dat mensen en dieren überhaupt leren? En waardoor is dit leren in de evolutie ontstaan en bewaard gebleven? Er zijn grote verschillen tussen diersoorten in wat een individu leert, op basis van welke zintuigsystemen, wanneer een individu leert, en hoe een individu leert. Skinner (1977) noemde dit "the force of coincidence". "de kracht van de toevallige samenloop." Echter, niet alle coïncidenties worden vastgelegd, maar alleen het minuscule percentage dat het zenuwstelsel als 'relevant' interpreteert. Individuen van dezelfde soort vertonen grote overeenkomsten in leergedrag, en er zijn geen andere plausible verklaringen voor deze overeenkomsten dan erfelijkheid. Hier claim ik dat leren tot stand komt door erfelijke* gespecialiseerde leersystemen. Figuur 4 toont schematisch de invloeden van de actuele situatie, erfelijkheid en leren op gedrag. In sectie 5 beschrijf ik uitgebreid verscheidene erfelijke*, gespecialiseerde leersystemen met hun input en output. Deze leersystemen zijn soms hetzelfde en soms verschillend voor afzonderlijke diersoorten. Ieder van deze leersystemen is gekoppeld aan een categorie van concepten (een kenniscategorie).

Soms verloopt leren automatisch

"Apen en mensapen zitten zo in elkaar [...] dat sociaal leren onvermijdelijk is. [...] Het is nu duidelijk dat leren niet een gegeneraliseerde vaardigheid is, hoewel leren belangrijk is voor de normale ontwikkeling van bijna alle fases van het gedrag van primaten. Dieren leren sommige dingen met het grootste gemak, en andere dingen alleen met de grootste moeite.



Figuur 5. Schematisch overzicht van de invloed van erfelijkheid (DNA) op spontaan en ongeconditioneerd gedrag, en de invloed van leren op gedrag. In dergelijke figuren gebruik ik een uniforme kleurcode: rood voor de invloeden van de omgeving (of stimulus, situatie) op gedrag; groen voor de invloed van erfelijkheid, en blauw voor de invloed van leren.

Leren is onderdeel van het adaptieve patroon van een soort, en kan alleen worden begrepen als een proces om vaardigheden en attitudes te verwerven die evolutionair belangrijk zijn voor een soort in de omgeving waaraan hij is aangepast. (Washburn e.a. 1965, p. 1546). Dieren van sommige soorten leren bepaalde associaties zeer gemakkelijk en andere nauwelijks of niet: die dieren zijn 'voorbereid' om bepaalde verbanden te leren (Thorndike 1911, Howells and Vine 1940, Bolles 1970, Seligman 1970, Seligman and Hager 1972, Griffin 2004). *"Er is een nauw verband tussen de aangeboren uitrusting en leerprocessen, in zoverre dat leren vaak vooraf bepaald is door de aangeboren uitrusting. Veel dieren erven de neiging om bepaalde dingen te leren, en deze neigingen om te leren horen daardoor tot de aangeboren*

uitrusting." (Tinbergen 1951, p. 128). Er zijn verschillen tussen soorten in wat de individuen leren en hoe. *"Dieren leren bij voorkeur wat bijdraagt tot hun fitness, en dat varieert van soort tot soort, net zoals hun aangeboren neigingen tot leren.*" (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 74). Marler (1990, 1991) gebruikte de termen 'aangeboren leerneigingen' en 'leerinstinct'. Maar ik preferer te beschrijven wat deze systemen doen zonder het woord 'neiging' te gebruiken, want het is een spelregel in de ethologie om intenties en mentale processen niet als verklarend principe te hanteren. 'Instinctief leren' is wel een nuttig begrip. Figuur 5 geeft het schema voor spontaan gedrag, reflexmatig gedrag en de invloed van leren op gedrag.

5. Concrete voorbeelden van erfelijke* leersystemen

5.1. Navigatie door indigovinken

De trek van indigovinken

Trekvogels migreren in een vast seizoen, vaak over grote afstanden. Ik bespreek hier het voorbeeld van de indigovink, omdat hiervan relatief veel bekend is (Emlen 1975), en omdat dit een leerzame combinatie van leren en ander gedrag is. De indigovink is een zangvogeltje dat in de lente broedt in Noord-Amerika, en in de winter verblijft in Midden-Amerika. Daarvoor vliegen ze een afstand van ongeveer 3000 km. Hoe navigeren deze vogels? Indigovinken vliegen 's nachts en experimenteren tonen dat zij zich dan oriënteren op de sterren. Wij zouden verwachten dat ze zich op 'de Noordpoolster' oriënteren, maar het is niet optimaal dat de indigovink een erfelijke sterrenkaart met een vaste Noordpoolster zou hebben, want door de precessie van de aardas verandert het onveranderlijk deel van de sterrenhemel met een periodeduur van ongeveer 26.000 jaar. De evolutie speelt in op dergelijke tijdsbestekken.

Argumenten dat de indigovink geleerd heeft

Door de draaiing van de aarde, zien wij en indigovinken 's nachts de positie van de sterren veranderen, behalve in deze tijd de Noordpoolster. Het is aangetoond in planetaria dat indigovinken in de eerste maanden van hun leven inderdaad het vaste deel van de sterrenhemel ontdekken. Jonge indigovinken werden geplaatst in planetaria waar de sterren 's nachts 'bewogen', maar waarbij andere sterren en andere sterrenbeelden dan de Noordpoolster constant werden gehouden. In de herfst migreerden ze dan weg van het constante sterrenbeeld, dus naar het vermoede zuiden (Emlen 1975). Ze hebben dus het vaste sterrenbeeld inderdaad geleerd. Weinig mensen ontdekken zelf dat de Noordpoolster nu het vaste punt van de sterrenhemel is, maar alle indigovinken slagen daarin met een breintje van minder dan 1 gram.

Argumenten dat erfelijkheid een rol speelt

De erfelijkheid van het trekgedrag van de indigovink is niet expliciet onderzocht. Bij andere vogelsoorten is met kruisingsexperimenten en metingen van de heritabiliteit aangetoond dat de tijd en de richting van de trek erfelijk zijn (Helbig 1996, Pulido 2007), maar dit mogen we niet generaliseren naar indigovinken. Er is geen andere plausibele verklaring dan erfelijkheid dat indigovinken ontdekken wat het vaste sterrenbeeld is. (1) Alle eerstejaars indigovin-

ken ontdekken dit in de eerste maanden van hun leven. (2) Individuen van vogelsoorten die zich op andere stimuli oriënteren, leren dit niet. (3) Imitatie kan niet verklaren dat indigovinken dit verwerven. Deze observaties kunnen het best verklaard worden door de hypothese van een erfelijk*, gespecialiseerd leersysteem van neuronen in de hersenen van indigovinken dat het vaste deel van de sterrenhemel identificeert en die informatie vastlegt. De input van dit systeem vormen de neurale representaties van de sterrenhemel gedurende de nacht. De output van dit systeem is het neurale commando voor de trekrichting. Zo'n erfelijk* leersysteem blijft goed werken als de richting van de aardas verandert. Dus dit leersysteem is evolutionair nuttig voor de betreffende individuen.

5.2. Leren identificeren van soortgenoten en verwanten

Het is in de evolutie belangrijk voor dieren om onderscheid te maken tussen allerlei andere dieren. Is dit dier een mogelijke prooi of een roofdier. Is dit dier een soortgenoot, en is deze soortgenoot een nauwe verwant van mij? In dit hoofdstuk bespreek ik hoe dieren een verder onderscheid maken tussen soortgenoten: zoals verwanten, vrienden, bondgenoten, concurrenten en vijanden.

5.2.1. Herkennen van soortgenoten

Liever geen soortkruisingen

Vogelaars zien in het wild regelmatig hybriden van soortkruisingen (Cockrum 1952). Deze zijn minder vruchtbaar (Baker en Boylan 1999)⁴, dus voor de ouders een verspilling van tijd en energie. Hebben de betrokken vogels een 'determinatiefout' gemaakt, of worden ze minder kieskeurig als ze er niet in slagen een voorkeurspartner te bemachtigen? Het soortbegrip is typisch een begrip voor biologen. Het is evolutionair voordelig dat dieren een sekspartner selecteren met een redelijke kans op gezonde, vruchtbare nakomelingen; dus dat ze gokken welke individuen soortgenoten zijn (Suzuki en Nachman 2015). Darwin (1883, p. 362) en Lorenz (1937) gebruiken hiervoor het woord 'kameraad' ('*companion*').

⁴ In de wetenschappelijke diersystematiek rekenende men individuen tot verschillende soorten als ze geen vruchtbare nakomelingen voortbrengen. Echter bij vogels worden 'soorten' traditioneel geïdentificeerd op basis van uiterlijk en zang; dan zijn vrij veel 'bastaarden' normaal vruchtbaar.

Herkenning van soortgenoten kan in principe op verscheidene manieren.

- Dieren van één soort hebben een erfelijk soort-eigen 'label'; het is dan erfelijk dat dieren van die soort dat 'label' herkennen (erfelijke soort/verwanten herkenning);
- Dieren leren tijdens hun leven stimuli van hun ouders, hun nestgenoten of zichzelf te herkennen: het prefereren van uiterlijke gelijkens ('*phenotype matching*') voor soortherkenning.

Evoluerende soorten met een soort-eigen 'label'

Zonder evolutie en soortvorming is soortherkenning in principe simpel. Een eenduidig, onmiskenbaar, vast, onveranderlijk herkenningssignaal voor iedere diersoort voldoet dan. Een geur, een geluid, een gedrag of een uiterlijk kenmerk kan dat soort-eigen label zijn. Soortgenoten moeten dan dat label betrouwbaar detecteren. Evolutie maakt dit complexer. Hoe kiezen dieren in evoluerende populaties een seksuele partner die waarschijnlijk tot dezelfde soort hoort? Daarvoor is het evolutie-model van de '*greenbeards*' ontworpen (Fisher 1915, Dawkins 1976, West en Gardner 2010). Bij het model van de *greenbeards* is er sprake van een erfelijke fenotypische eigenschap (een groene baard), een erfelijke identificatie van die eigenschap, en erfelijk verschillend gedrag naar individuen met en zonder die eigenschap.

Evoluerende soorten met *phenotype matching*

Met evolutie wordt soortherkenning complexer. Stel: een populatie van één soort evolueert geleidelijk tot twee afzonderlijke soorten. Hoe blijven dieren tijdens dit proces een seksuele partner van de juiste variant selecteren? Hoe kan een populatie van *greenbeards* evolueren tot twee populaties, een van *greenbeards*, en een van *bluebeards*? Als de eigenschap en de voorkeur voor die eigenschap afzonderlijk erfelijk zijn, dan kunnen individuen hun groepsgenoten alleen betrouwbaar identificeren als de eigenschap en de voorkeur gelijktijdig evolueren - wat lastig is. *Phenotype matching* is een elegant mechanisme om evoluerende soortgenoten te blijven herkennen. Het herkennen van soortgenoten door *phenotype matching* blijft ook werken als de betreffende soort verandert. Als er eenmaal een systeem is dat jonge dieren hun soortgenoten leren herkennen aan de hand van stimuli van hun ouders, nestgenoten of henzelf, dan kunnen die dieren gedurende honderden miljoenen jaren hun soortgenoten selecteren, ongeacht hoe het soort-fenotype evolueert. *Phenotype matching* geeft automatische herkenning van evoluerende soortgeno-

ten. Afhankelijk van de soort zijn die stimuli vooral geur, geluid of visueel beeld.

Wie levert de optimale stimuli voor *phenotype matching*: de ouders, de nestgenoten of het individu zelf? Theoretisch is *self-referent phenotype matching* een meer betrouwbare methode om soortgenoten te selecteren, dan *parent- of sib-referent phenotype matching*. Immers, (1) niet alle dieren groeien op met soortgenoten; denk hierbij aan soorten die zonder soortgenoten uit het ei komen en aan koekoeken, en (2) het geheugen is niet perfect. Bij *self-referent phenotype matching* is het organisme altijd zelf in de buurt om in de selectie-*template* de eigen stimuluseigenschappen te up-daten. *Self-referent phenotype matching* is theoretisch het meest robuuste systeem voor keuze van seksuele partners; alleen moeten die partners wel van het andere geslacht zijn. Gezien de resultaten van allerlei imprinting-experimenten (zie onder), acht ik het waarschijnlijk dat vooral *phenotype matching* belangrijk is voor de keuze van sekspartners bij gewervelde dieren, en acht ik het onwaarschijnlijk dat gewervelde dieren een sterke erfelijke voorkeur hebben voor soort-eigen stimuli in de keuze van groeps- en sekspartners. Empirische gegevens over *phenotype matching* bij dieren en bij mensen staan elders in dit hoofdstuk.

Inprenten

Als je ganzeneieren in een broedmachine uitbroedt, en als je zorgt dat jezelf het eerste bewegende voorwerp bent dat die pas-uitgekomen kuikens waarnemen, dan zullen die kuikentjes je overal heen volgen. Dit verschijnsel is vooral bekend geworden door Lorenz (1935, 1937). Het woord 'inprenten' is het eerst door Lorenz gebruikt voor het verschijnsel dat pas-uitgekomen vogels het eerst-waargenomen bewegende voorwerp volgen. Dat is sociale imprinting. Later behandelen ze dingen die op dit voorwerp lijken, als sekspartner; dat is seksuele imprinting. Aanvankelijk is inprenten vooral bestudeerd bij nestvliedende vogels, zoals allerlei soorten hoenders, eenden, ganzen en zwanen, maar later ook bij nestvliedende zoogdieren, zoals runderen, schapen, herten en paarden. Bij deze soorten was het direct zichtbaar dat de jonge dieren de ingeprinte stimulus volgden. Voor het overleven van deze pasgeboren nestvliedende vogels en zoogdieren is het belangrijk dat de jongen bij de moeder blijven. Aanvankelijk meende Lorenz (1935) dat inprenten een ander proces is dan het 'normale leren'. (1) Er is bij kippen, eenden en ganzen een korte en welomschreven sensitieve periode van enkele uren tot dagen na de geboorte

dat inprenten optreedt. (2) Inprenten heeft levenslang gevolgen. Het leren zou onomkeerbaar (irreversibel) zijn.

Hierboven heb ik betoogd dat *phenotype matching* een leerproces is waardoor mensen en dieren soortgenoten en sekspartners selecteren. Inprenten bij nestvliegender vogels en zoogdieren is een speciale variant van *phenotype matching*, omdat er een korte sensitieve periode is, en omdat de leerinhoud levenslang behouden blijft. Bij allerlei andere vormen van leren geldt ook een sensitieve periode, en varieert de duur waarop het geleerde gemiddeld behouden blijft.

Wat bevordert inprenten?

Later werd ook inprent-achtig leren beschreven bij nestblijvers zoals allerlei soorten duiven. Ook bij apen is inprenten beschreven. Pasgeboren resusaapjes kregen twee surrogaatmoeders: (1) een metalen frame met een zuigfles, en (2) een badstof model zonder voedsel. Hierdoor groeiden de aapjes gestoord op, maar bij gevaar grepen ze steeds het badstof model vast (Harlow 1958). Dit is een vorm van inprenten bij resusapen. Het object waarop dieren of mensen ingeprent zijn, is een complexe stimulus (*Gestalt*), die samengesteld is uit vorm, grootte, kleur, type van beweging, geluiden enz.

Bij de eerste experimenten werden kippen, eenden of ganzen ingeprent op een mens, de experimentator. Later bleek dat dieren ook op allerlei levenloze objecten ingeprent kunnen worden. Daarvoor is belangrijk dat het object beweegt en geluiden maakt. Dieren kunnen op allerlei vormen ingeprent worden, die afwijken van de vorm van soortgenoten (Hess 1959), al claimde Hinde (1961) dat de jongen van sommige soorten gemakkelijker op de soortvorm kunnen worden ingeprent. De beste geluiden voor inprenten zijn ritmisch en repetitief, maar verder voldoen alle dierlijke en menselijke geluiden, dus ook van andere soorten (Sluckin 1972, p. 29-31).

Sociale en seksuele inprenting

In het klassieke voorbeeld van inprenten volgen jonge dieren het object waarop ze ingeprent zijn, en bij volwassenheid behandelen ze gelijkaardige objecten bij voorkeur als sekspartner. Dat gaat niet altijd samen. Lorenz (1935) liet 5 eieren van de muskuseend door een paartje grijze ganzen uitbroeden. Later behandelde het mannetje muskuseend zijn nestgenoten (= soortgenoten) als sociale partners (*sib-referent phenotype matching*), maar hij maakte grijze ganzen het hof (*parent-referent phenotype matching*). Er was dus onderscheid tussen sociale inprenting en seksueel

inprenting. Het is evolutionair nuttig dat het model voor seksuele inprenting de ouders zijn, want zij tonen het best het uiterlijk van volwassen, vruchtbare, geslachtsrijpe soortgenoten. Er zijn ook geslachtsverschillen: mannetjes wilde eenden kunnen seksueel ingeprent worden op vrouwtjes van andere eendensoorten. Maar vrouwtjes wilde eenden en wintertalingen kunnen niet seksueel ingeprent worden op een andere soort. Kennelijk is het uiterlijk van de mannetjes van de eigen soort een sterkere erfelijke* tekenstimulus voor de vrouwtjes van deze soorten dan inprenting. Er zijn dus erfelijke* verschillen tussen geslachten en tussen soorten wat wel en wat niet ingeprent wordt. Bij opgroeien in de natuur is er geen discrepantie tussen de soorten op wie jonge individuen sociaal en seksueel ingeprent raken: het zijn altijd soortgenoten. Maar huisdieren en dieren in dierentuinen kunnen zowel op hun soortgenoten als op mensen sociaal en seksueel ingeprent raken. Bij honden die als huisdier gehouden worden is dat zelfs gebruikelijk, maar niet bij katten.

Erfelijke* leersystemen en herkenning van soortgenoten en sekspartners

Deze observaties kunnen het best verklaard worden door de hypothese van een erfelijk*, gespecialiseerd leersysteem van neuronen in de hersenen van gewervelde dieren waarmee ze hun soortgenoten en hun sekspartners identificeren. De input van dit systeem is het fenotype van de ouders, nestgenoten of zichzelf. Het is voor soorten verschillend welke stimuli van het fenotype gebruikt worden, zoals beeld, geluid of geur. De output van dit systeem is gedifferentieerd sociaal en seksueel gedrag naar soortgenoten en niet-soortgenoten.

In veel situaties leren mensen en dieren soortgenoten individueel herkennen. In eerste instantie onderscheiden gansjes alleen mensen van niet-mensen (Tinbergen 1965), Maar na 3 dagen herkennen gansjes mensen individueel. Inprenten is een normaal erfelijk* leerproces met een korte sensitieve periode, waarbij de leerinhoud lang bewaard blijft. Het systeem waarmee dieren soortgenoten kunnen herkennen werkt alleen bij soorten waarbij de individuen systematisch soortgenoten hebben kunnen waarnemen voordat ze volwassen werden. Alle zoogdieren kunnen in principe door *parent-referent phenotype matching* hun soortgenoten herkennen. Dat geldt ook voor alle vogels met broedzorg, dus verreweg de meeste soorten. Maar voorlopig is het wel de vraag hoe bijvoorbeeld koekoeken en thermometervogels hun soortgenoten identificeren.

Een gemengd patroon van soortherkenning

Een gemengd patroon van soortherkenning komt voor bij cichlide-vissen uit het Victoria meer. In hetzelfde gebied leven *Pundamilia pundamilia* en *Pundamilia neyrerei*. De mannetjes van *P. pundamilia* hebben een metaalblauwe rugvin, en de mannetjes van *P. neyrerei* een roodoranje rug en rugvin. Bij beide soorten broeden de vrouwtjes de jongen uit in hun bek (het zijn muilbroeders). In een gemengde populatie vertonen de vrouwtjes een sterke voorkeur voor hun eigen soort. Maar als de vrouwtjes alleen kunnen paren met mannetjes van de andere soort, krijgen ze vruchtbare nakomelingen (de F1). Deze F1-nakomelingen vertonen een seksuele voorkeur voor de soort van hun moeder; dat was dus aangeleerde *mother-referent phenotype matching*. Als men deze F1-nakomelingen gaat kruisen, ontstaan de F2-generatie. Het opmerkelijk was dat de meeste F2-vrouwtjes een uitgesproken voorkeur hadden voor één van beide soorten. Dat wordt verklaard doordat die voorkeur veroorzaakt wordt door een klein aantal genen met grote invloed (Svenssen e.a. 2017). Een soort-eigen genoom veroorzaakt dus de voorkeur voor de eigen soort. Maar bij een gemengd genoom veroorzaakt het uiterlijk van de moeder de voorkeur voor de soort van de moeder.

Phenotype matching is erfelijk*

Bij mijn weten is er geen expliciet erfelijkheids-onderzoek uitgevoerd naar *phenotype matching*. Er zijn indirecte aanwijzingen dat *phenotype matching* erfelijk* is. (1) *Phenotype matching* is algemeen voor alle individuen van bepaalde soorten. (2) Er is voor iedere soort een karakteristieke sensitieve periode. (3) Er zijn verschillen tussen soorten. (4) *Phenotype matching* is een vorm van leren die niet kan ontstaan op basis van imitatie. Er zijn bovendien argumenten dat *phenotype matching* evolutionair nuttig is voor de betreffende individuen.

5.2.2. Herkennen van afzonderlijke individuen

In hoofdstuk 5.2. over Inteelt heb ik uitgebreider beschreven hoe men verwantschap kan kwantificeren, en hoe dieren hun verwanten identificeren.

Eieren en kuikens bij meeuwen

Tinbergen (1951) beschrijft opmerkelijke gedragingen rond de broedzorg van zilvermeeuwen. Zilvermeeuwen maken een nest en leggen daarin hun eieren. Als een onderzoeker de eieren verruult, broeden zilvermeeuwen de

eieren in hun nest uit, ook als die eieren er anders uitzien. Als een onderzoeker de eerste dagen na het uitkomen de kuikens verwisselt, behandelen zilvermeeuwen de nieuwe kuikens als hun eigen jong. Maar vanaf 5 dagen na het uitkomen, geven de zilvermeeuw-ouders uitsluitend de gebruikelijke ouderverzorging aan de kuikens die uit de eieren van hun nest gekomen zijn, en verstoten of doden ze andere kuikens. Met die verwisseling is aangetoond dat de ouders geleerd hebben de jonge meeuwen in hun nest individueel te herkennen; overigens zien mensen geen verschil tussen die jonge meeuwtjes. Het is opmerkelijk dat meeuwenouders niet op grote verschillen (voor mensen) tussen de eieren reageren, en wel op kleine verschillen tussen de jongen. Zilvermeeuwen hebben een erfelijk* patroon dat ze wel de plaats van hun nest, niet het uiterlijk van hun eieren, en wel het uiterlijk van hun jongen leren onderscheiden. Omdat eieren hun nest normaal niet verlaten, hoeven zilvermeeuwen hun eieren niet individueel te onderscheiden. Zilvermeeuwen hebben het erfelijk* patroon dat ze in een paar dagen nadat de eieren uitgekomen zijn, de jongen uit hun nest individueel leren onderscheiden. Omdat jonge zilvermeeuwen wel weglopen, heeft dat voordeel in de evolutie.

Deze processen verlopen anders bij drieteenmeeuwen. Hierbij herkennen de ouders hun eigen nakomelingen niet. Drieteenmeeuwen nestelen op kliffen; als de jongen uitgekomen zijn, kunnen ze niet weglopen; de ouders herkennen alleen de plaats van hun nest en niet het uiterlijk van hun jongen (Cullen 1957).

Leren kennen van de moeder bij apen en mensapen

Er zijn bij pasgeboren dieren allerlei processen waardoor ouders en kinderen elkaar individueel leren herkennen, en waardoor pasgeboren kinderen de unieke stimuluseigenschappen van hun soortgenoten leren herkennen. Op een leeftijd van 1 maand herkennen baby-chimpansees hun moeder op foto's tussen foto's van andere chimpansees (Tomonaga e.a. 2004). Maar ze maakten geen onderscheid tussen foto's van een bekende verzorger of een onbekende mens (Myowa-Yamakoshi e.a. 2005).

Identificeren primaten hun verwanten?

Matrilineaire verwantschap. Bij apen en mensapen zijn moeder en baby de eerste tijd voortdurend bij elkaar. Primaten kunnen matrilineaire verwanten herkennen door associaties met hun moeder. Bij allerlei primatensoorten behandelen matrilineaire (half)broers en (half)zussen elkaar positiever dan niet-

Templates

Ik gebruik hier het woord *'template'* als een algemeen theoretisch construct voor iedere stimulus/responsie-koppeling. Bij veel ruggenmerg-reflexen en de pupil-lichtreflex is het neurale schakelschema bekend hoe de stimulus/responsie-koppeling tot stand komt; daar is dus de *template* ingevuld. Een *template* is ook een ander woord voor wat in sommige gedragsmodellen een *'innate releasing mechanism'* genoemd wordt, maar dit laatste woord is te duidelijk gekoppeld aan een theorie hoe gedrag tot stand komt. Hier stel ik voor dat sommige *templates* erfelijk* gedetailleerd of vaag ingevuld zijn, en dat in andere gevallen de *template* gedetailleerd ingevuld wordt tijdens leren (figuur 5).

verwante groepsgenoten. Dat is waargenomen bij kapucijnerapen, bavianen, makaken en chimpansees (Perry e.a. 2008, Silk e.a. 2006, 2010).

Patrilineaire verwantschap. Bij apen en mensapen die in een harem of commune leven, is er een aanzienlijke kans dat leeftijdsgenoten dezelfde vader hebben. Maar in tegenstelling tot matrilineaire verwantschap, kunnen apen en mensapen patrilineaire verwantschap niet afleiden uit opgroeien. Bij resusapen die op een eiland leefden van 14 ha, vertoonden halfzusters langs vaderszijde (volgens DNA) meer onderling positief gedrag dan niet-verwante vrouwtjes; dat geldt vooral voor vrouwtjes uit dezelfde leeftijdsgroep. Dit wordt toegeschreven aan *self-referent phenotype matching* (Widdig 2001). Bij chimpansees in het wild bevoordelen mannetjes niet of nauwelijks hun patrilineaire halfbroers (Langergraber e.a. 2007, Mitani 2009). "*Broeders langs vaderskant werken niet selectief samen, waarschijnlijk doordat zij elkaar niet als broer kunnen herkennen*" (Langergraber e.a. 2007, p. 7786).

Mensenbaby's herkennen hun moeder

Meteen na de geboorte beginnen baby's van mensen en andere primaten hun moeder te bekijken. Wetenschappers hebben gezocht naar het eerste moment dat baby's hun moeder herkennen. Het is lastig dat moment wetenschappelijk betrouwbaar vast te stellen, want het gedrag van baby's is grillig, moeders willen graag dat hun baby hen herkent, en er zijn grote verschillen tussen baby's. Er zijn claims dat baby's van 3 - 4 dagen al onderscheid maken tussen het gezicht en het stemgeluid van hun moeder en van andere vrouwen (DeCasper en Fifer 1980, Field e.a. 1984, Bushnell e.a. 1989, Pascalis e.a. 1995). Gezichtsherkenning op zich is lastig voor baby's, omdat het gezicht voortdurend verandert door gelaatsuitdrukking, positie en afstand (Haxby e.a. 2002). Waarschijnlijk is het een geleidelijk proces dat baby's hun moeder herkennen. Baby's van 2 weken die borstvoeding krijgen, herkennen de okselgeur van hun moeder, maar niet van hun vader; kinderen met flesvoeding herkennen de okselgeur van hun moeder niet (Cernoch en Porter 1985). Van

een leeftijd van 3 weken tot 3 maanden kijken wakkere baby's steeds meer geconcentreerd naar hun moeder (Lavelli en Fogel 2005). Kennelijk is dat onderdeel van het proces waarmee een baby het unieke gezicht van de moeder in het geheugen vastlegt. Rond de leeftijd van 3 maanden glimlachen kinderen naar iedereen met een vriendelijk gezicht, maar rond 6 maanden glimlachen ze vaak niet meer naar vreemden, en mijden sommige vreemden ("het kind wordt eenkennig", Bronson 1968). Kennelijk is dat de tijd dat de stimuluseigenschappen van de moeder en vertrouwde groepsgenoten definitief vastgelegd zijn.

Baby's herkennen de unieke stimuluseigenschappen van moeder/verzorger, dus dit is echt leren. De observaties hoe een baby zijn moeder leert herkennen, kunnen het best verklaard worden door de hypothese van een erfelijk*, gespecialiseerd leersysteem in de hersenen van baby's dat de stimuluseigenschappen die karakteristiek zijn voor de moeder, identificeert en die informatie vastlegt. Bij primaten is de *template* (zie het tekstkader 'Templates') voor dit systeem vaag gevuld met een erfelijke voorkeur voor ☺. Dit systeem maakt dat de baby lange tijd de moeder aanstaart en die visuele informatie opslaat. Dit systeem maakt dat de baby vaak naar de moeder glimlacht, terwijl de moeder een vergelijkbaar systeem heeft dat maakt dat zij nog vaker naar haar baby glimlacht (zie onder). Dit systeem van de baby heeft een sensitieve periode: het is actief vanaf de geboorte tot een leeftijd van 6 - 10 maanden. In die periode wordt de informatie over het uiterlijk van de moeder vastgelegd. Het systeem van de baby werkt in interactie met het systeem van de moeder.

Leren gezichten te herkennen en erfelijkheid

Mensen en dieren hebben verscheidene leersystemen, zodat ouders en kinderen elkaar individueel onderscheiden. Bij keizerpinguïns herkennen ouder en kinderen elkaar aan het geluid. Bij veel soorten zoogdieren onderscheiden individuen elkaar met geur, maar bij apen en mensen is het vooral visueel op basis

van het uiterlijk van het gezicht. Bij mensen verloopt het herkennen van de kinderen door de moeder en *vice versa* volgens een vast patroon (zie sectie 5.3. Glimlachen). Deze leersystemen zijn deels erfelijk: de heritabiliteit voor gezichtsherkenning van de mens is middelgroot tot groot (0,39 - 0,82, Zhu e.a. 2010, Wilmer e.a. 2010): gezichtsherkenning bij mensen is erfelijk (zonder sterretje). Aanvankelijk meende men dat kinderen en volwassenen de gezichten van hun eigen 'ras' het beste konden onderscheiden (Meissner en Brigham 2001), maar het blijkt dat kinderen vooral het type gezichten onderscheiden waarmee ze opgegroeid zijn (Bar-Haim e.a. 2006). Er zijn erfelijke* ⁵ gespecialiseerde leersystemen, die verschillend zijn tussen soorten, waarmee individuen hun verwanten leren onderscheiden. Afhankelijk van de soort is de input van dit systeem geur, geluid of visuele beelden, en wel een nauwe selectie van de mogelijke geuren, geluiden of beelden, op een soort-eigen leeftijd. De output van dit systeem zijn verschillende neurale commando's voor gedrag naar verwanten en niet-verwanten.

5.3. Glimlachen

Ik besteed hier meer aandacht aan glimlachen omdat dit goed bij apen en mensen onderzocht is, en omdat dit fraai toont hoe erfelijke invloeden en omgevingsinvloeden een gedrag vormen, en ook de reacties op dat gedrag.

Lachen en glimlachen bij apen

Van Hooff (1972) heeft allerlei gelaatsuitdrukkingen bij apen en mensen bestudeerd, waarbij hij erop lette welke spieren samentrokken, in welke situaties het gedrag voorkwam, en wat de gevolgen van het gedrag waren. Er waren overeenkomsten en verschillen tussen soorten, waarbij Van Hooff twee lijnen onderscheidde.

- Lachen van de mens is afgeleid van gedrag van apen tijdens spel, waarbij ze het 'speelgezicht' vertonen. Dat spelen kan er best ruig aan toe gaan, maar door het speciale 'speelgezicht' en de geluiden drukken de apen uit dat 'het maar spel is'.
- Glimlachen van de mens is afgeleid van het 'onderdanigheidsgezicht', een gelaatsuitdrukking van onderschikte apen in contact met een dominante aap. Het gevolg van deze gelaatsuitdrukking is dat de dominante aap zich minder agressief gedraagt.

Bovenstaand idee van Van Hooff is inmiddels de dominante theorie over het ontstaan van lachen en glimlachen bij de mens (Schmidt en Cohn 2001, Van Hooff en Preuschoft 2003).

De 'echte' glimlach bij mensen

"Men ziet wel volwassenen, en soms ook kinderen, die 'onecht' glimlachen." (Blurton Jones 1972, p. 283, Ekman en Friesen 1982). Dit is deels opgelost door de herontdekking van de Duchenne-glimlach (Ekman e.a. 1990). De Franse neuroloog Duchenne (1862) bootste de expressie van emoties na door elektrische prikkeling van het gezicht. Een 'echte glimlach' kreeg hij door gelijktijdig de *musculus zygomaticus major* te prikkelen die de mondhoeken opzij en omhoog trekt, en de *musculus orbicularis oculi*, die de wangen omhoog trekt en de ogen vernauwt. Veel mensen kunnen deze laatste spier niet bewust beïnvloeden; zij kunnen dus alleen een echte glimlach produceren als ze in de juiste stemming zijn (Ekman e.a. 1980, zie ook de alinea 'Glimlachend liegen').

Lachen en glimlachen bij mensen

Bij apen is er een duidelijk onderscheid tussen het 'speelgezicht' en het 'onderdanigheidsgezicht', ofwel tussen lachen en glimlachen. Bij mensen is het onderscheid kleiner, en gaan varianten in elkaar over. De uitersten zijn goed te herkennen: de stille Duchenne-glimlach met dichte mond, de mondhoeken opzij en omhoog, de wangen omhoog en de ogen gesloten, en de luide lach bij humor met de mond en ogen open. Er trekken verscheidene spieren samen, en de intensiteit daarvan varieert. Er komen ook stille glimlachen voor met open ogen, of met open mond (Messinger en Fogel 2007). Er zijn overeenkomsten tussen de oorzaken en gevolgen van deze gedragingen bij apen en bij mensen. Op kinderdagverblijven komt glimlachen met gesloten mond vooral voor door kinderen naar volwassenen, of door kinderen met lage status naar kinderen met hoge status; vervolgens glimlachen kinderen met een hoge status terug (Blurton Jones 1972). Oorspronkelijk was glimlachen dus niet zomaar een teken van plezier, maar van onderdanigheid en onzekerheid. Bij mensen is glimlachen geleidelijk een signaal voor positieve relaties geworden. Lachen met open mond en vaak met geluid drukte ook oorspronkelijk al 'echt plezier' uit. Het komt vooral voor in spelsituaties en bij humor (Blurton Jones 1972, Messinger en Fogel 2007). Het lijkt uniek voor de mens dat mensen ook varianten van lachen gebruiken bij uitlachen en bespotten.

⁵ Ik noem dit erfelijk* (met sterretje), omdat bij de mens weliswaar erfelijke invloeden zijn aangetoond, maar niet bij andere dieren.

Onderscheiden, prefereren of herkennen?

Mensen onderscheiden soortgenoten, herkennen soortgenoten die ze eerder ontmoet hebben, en ze behandelen hun soortgenoten verschillend. Uit introspectie weten we wat deze begrippen betekenen.

Maar als we over dieren spreken, spelen de volgende factoren.

Vanuit het dier. Zoogdieren kunnen matrilineaire verwanten herkennen door eerdere associatie met hun moeder. Alleen dieren met vaderzorg kunnen patrilineaire verwantschap afleiden uit eerdere associatie.

Vanuit een onderzoeker. Een onderzoeker kan gedrag waarnemen, en een onderzoeker kan met DNA de werkelijke verwantschap vaststellen. Daardoor kunnen mensen alleen na onderzoek toetsbaar over gedrag en verwantschap spreken. Vissen die in scholen leven, behandelen al hun schoolgenoten hetzelfde. Maar zoogdieren die in groepen leven, behandelen hun groepsgenoten verschillend. Dan concluderen we dat ze hun afzonderlijke groepsgenoten onderscheiden en herkennen vanuit eerdere ervaringen. Op grond van eerdere ervaringen behandelen ze hun groepsgenoten positief of negatief (hoofdstuk 4.3.). Ik gebruik het woord 'herkennen' als aangetoond is dat een dier een ander dier anders behandelt door eerder leren.

Glimlachend liegen

Glimlachen is niet altijd een spontaan signaal, maar soms een signaal, dat men om sociale redenen hoort uit te zenden. *“Vrouwen van Samoeraï werden geacht, net als de vrouwen van Sparta, vreugde te uiten als ze gehoord hadden dat hun mannen of zonen in de strijd gevallen waren.”* (Klineberg 1940, p. 195). Ook de ouders van Moslim-zelfmoordterroristen werden geacht verheugd te zijn na het overlijden van hun kind.

Echte en onechte glimlachen zijn onderzocht bij leerling-verpleegsters (Ekman e.a. 1988). Leerling-verpleegster konden zogenaamd meedoen aan een cursus communicatievaardigheden. De verpleegsters kregen te horen dat het voor hun beroep soms belangrijk is om hun eigen gevoelens van angst, spanning en afkeer te verbergen, en naar de patiënt en diens familie vertrouwen en optimisme uit te stralen. Vervolgens keken ze naar twee films: een natuurfilm en een film met amputaties en brandwonden. Een interviewer, die niet wist naar welke film de leerling-verpleegster keek, maar wel haar gezicht zag, vroeg haar tijdens en na de film naar haar gevoelens over de film. De leerling-verpleegster had de instructie gekregen te doen alsof ze naar iets prettigs keek en negatieve gevoelens te verbergen. Er werd een video-opname van het gezicht van de leerling-verpleegster gemaakt, en een getraind persoon beoordeelde welke spieren een rol speelden bij de glimlachen. Bij de natuurfilm waren er meer echte glimlachen, en bij de medische film meer gemaskeerde glimlachen (Ekman e.a. 1988). Bij de medische film slopen in de glimlach ook spiercontracties die wezen op afschuw, angst, verachting of verdriet. Overigens konden minder dan een derde van de glimlachen geclassificeerd worden. Er is dus nog lang geen sluitend systeem om de meeste

afzonderlijke glimlachen betrouwbaar te beoordelen (Ekman e.a. 1988).

Glimlachen door baby-chimpansees

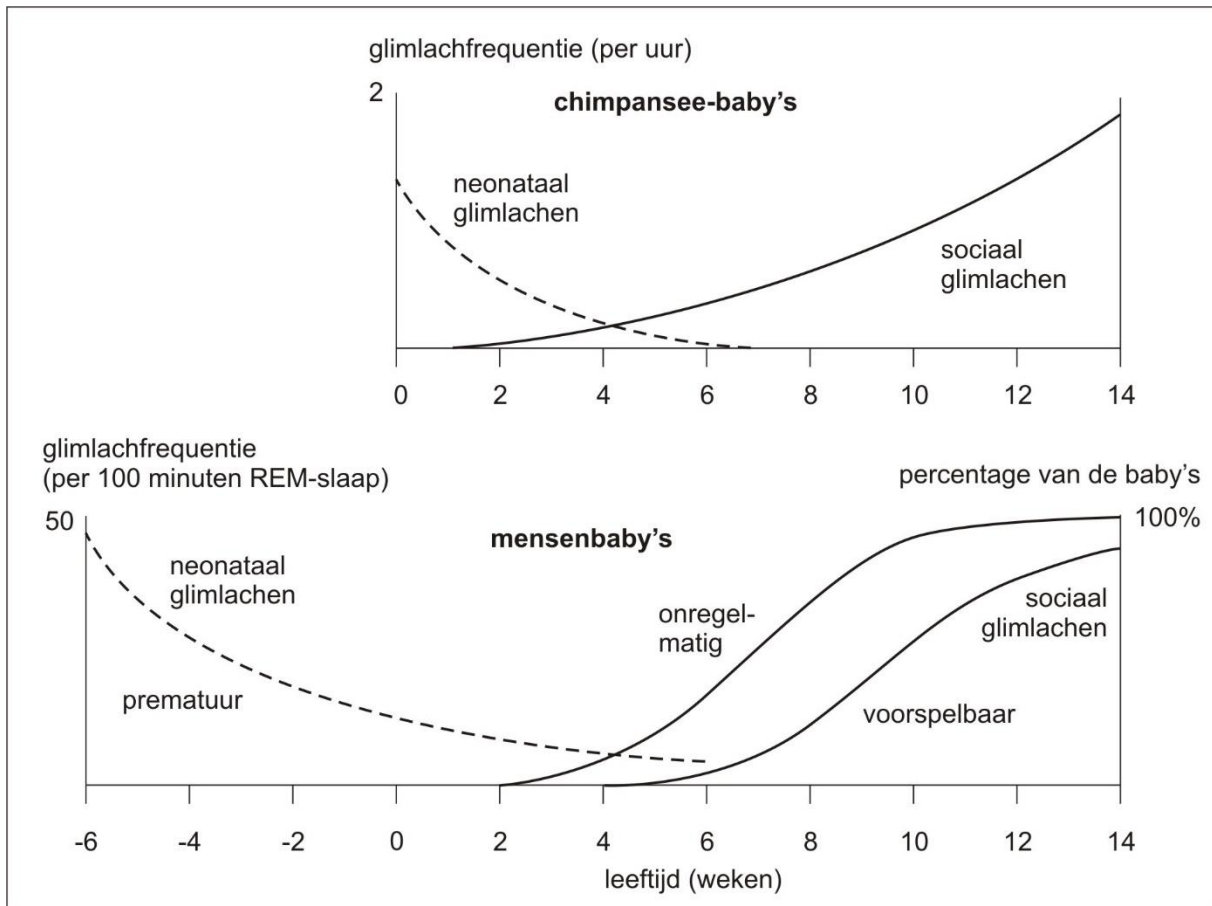
Het gedrag van 3 chimpanseebaby's die continu bij hun moeder waren, is geobserveerd gedurende de nacht met infrarood camera's voor een periode van 4 maanden (Mizuno e.a. 2006). Glimlachen kwam regelmatig voor. De eerste 4 weken glimlachen babychimps met de ogen dicht zonder aanwijsbare oorzaak, maar uitsluitend tijdens de REM-slaap (droomslaap). Dit noemt men 'neonataal glimlachen' (figuur 6). Later gaan babychimpansees gericht glimlachen naar de moeder met de ogen open. Dit noemt men 'sociaal glimlachen'. Na de leeftijd van 8 weken glimlachen chimpansee-baby's uitsluitend in een sociale context, en niet meer zonder stimulus (Mizuno e.a. 2006).

Neonataal glimlachen door mensenbaby's

Pasgeboren baby's glimlachen als een puur automatisme, zonder dat een stimulus dit uitlokt; deze eerste glimlachen duren kort. Automatisch glimlachen zonder stimulus noemt men 'neonataal glimlachen'. Aanvankelijk komt neonataal glimlachen alleen voor tijdens dromen (REM-slaap), maar later in de eerste 2 maanden ook als de baby's wakker zijn (figuur 6, Wolff 1959, Messinger e.a. 1999, 2002). Premature baby's glimlachen meer dan voldragen baby's (Emde e.a. 1971). Ook kinderen met niet-ontwikkelde grote hersenen (anencefalie) vertonen neonataal glimlachen tijdens REM-slaap (Harmon en Emde 1972).

Sociaal glimlachen bij mensenbaby's

Vorm. Er zijn verschillende intensiteiten van glimlachen. De geringste intensiteit is het opzieren omhoogtrekken van de mondhoeken; soms wordt de mond geopend, en bij een hogere intensiteit worden de ogen samengeknepen tot

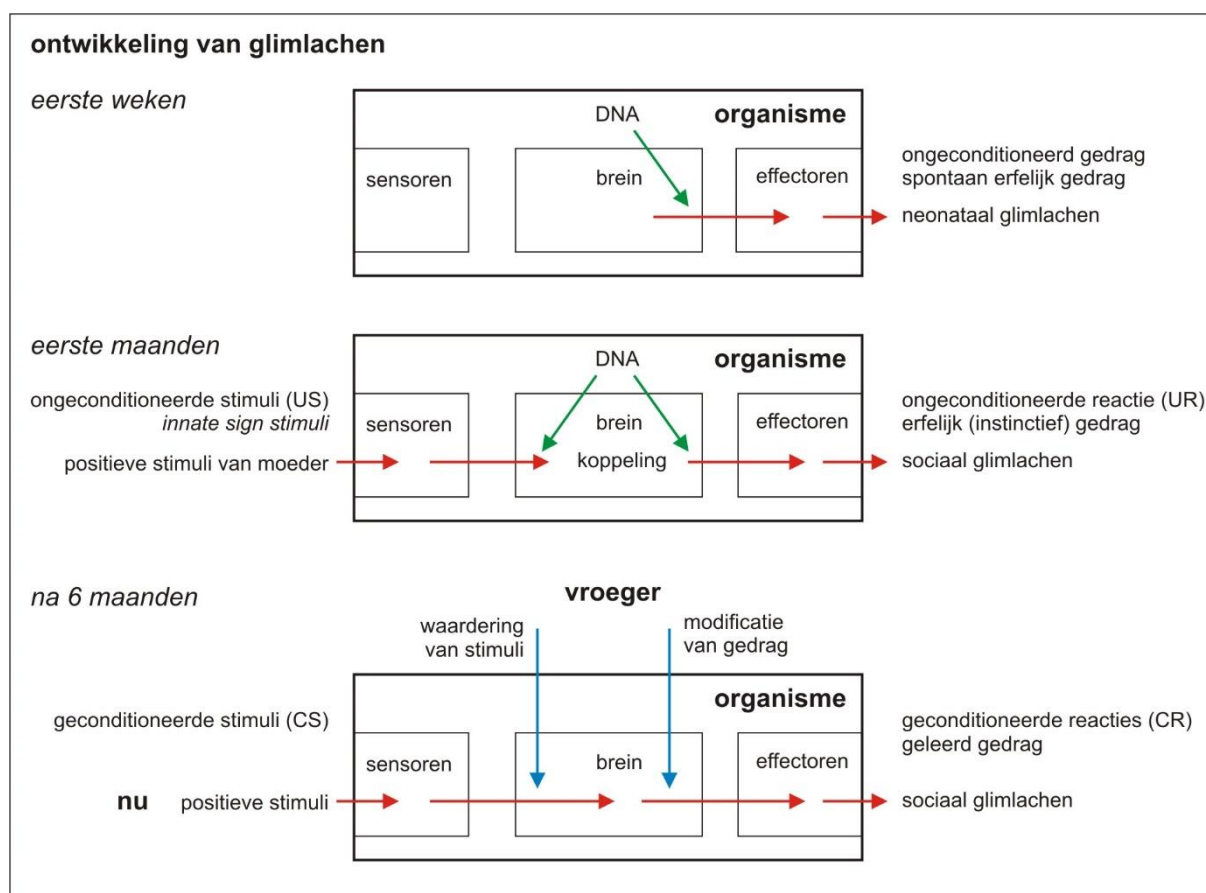


Figuur 6. Het optreden van neonataal en sociaal glimlachen bij chimpanseebaby's en mensenbaby's gedurende de eerste 14 weken van het leven (gebaseerd op gegevens van Mizuno e.a. 2006, Wolff 1959 en Emde e.a. 1971).

een volledige Duchenne-glimlach, waarbij het hoofd soms in de nek gegooid wordt (Eibl-Eibesfeldt 1973, Messinger e.a. 1999, 2002). **Stimuli.** Geleidelijk gaan baby's glimlachen als reactie op stimuli, eerst op geluid, aanraking en geur, en later visueel (Messinger en Fogel 2007). Na 2 weken glimlacht de helft van de baby's af en toe na het horen van een mensensstem. Na 4 weken glimlachen ze vaker bij het horen van een mensensstem of andere zachte geluiden; een mensensstem met hoge toon is dan de sterkste stimulus die glimlachen opwekt. Na 5 weken lokte de combinatie van geluid en een gezicht vaker een glimlach uit dan alleen geluid of een gezicht. Kinderen van 7 – 8 weken kijken relatief vaak naar de ogen in een gezicht (Hainline 1978). De eerste gedifferentieerde visuele stimulus die glimlachen opwekt, is twee ogen naast elkaar (Ambrose 1961, Freedman 1961). Ahrens (1954) heeft de reacties van baby's onderzocht op kaarten met de vorm en de grootte van een gezicht. Twee-maands baby's glimlachen naar zo'n kaart met twee oog-achtige stippen. Op een leeftijd van 2 maanden glimlachen baby's naar

een schematisch beeld van een gezicht (☺), maar op latere leeftijd alleen naar steeds meer gedetailleerde beelden van gezichten. Na 8 weken glimlachen baby's vooral bij het zien van het gezicht van de moeder (Messinger en Fogel 2007). "Na de leeftijd van 6 maanden is het glimlachen niet langer een reactie op iedereen." (Spitz en Wolf 1946, p. 89). Rond 8 maanden glimlachen baby's vooral naar een echt 3-dimensionaal, glimlachend, bekend gezicht (Ahrens 1954, Ambrose 1961, Freedman 1964).

Sociale interactie. Baby's en moeders glimlachen naar elkaar. Als de baby's tussen 1 en 5 maanden oud zijn, glimlachen moeders vaker dan baby's (Lavelli en Fogel 2005). Een moeder glimlacht vaak zonder dat haar baby teruglacht, maar als de baby lacht, lacht de moeder bijna altijd terug. Baby's van 10 maanden glimlachen naar de moeder met de volledige Duchenne-glimlach met gesloten ogen, terwijl ze naar anderen glimlachen zonder de ogen te sluiten: de glimlach naar de moeder is van grotere intensiteit dan de glimlach naar anderen.



Figuur 7. De ontwikkeling van glimlachen bij mensenbaby's. Het neonataal glimlachen en het eerste glimlachen is erfelijk. Later leren baby's de stimuli te onderscheiden waarop ze al dan niet glimlachen, en ze vormen hun glimlachen op basis van de glimlachen die ze zien.*

Erfelijkheid. Er zijn meer overeenkomsten in de ontwikkeling van glimlachen bij eeneiige tweelingen dan bij twee-eiige tweelingen (Freedman 1964).

Glimlachen door blinden

Kinderen die blind geboren zijn, gaan uit zichzelf glimlachen. Waarschijnlijk geldt dit voor alle blinde kinderen: *“niemand heeft blinde baby's beschreven die niet glimlachen.”* (Freedman 1964, p. 176). Blinde baby's glimlachen gedurende de eerste maanden relatief kort, zoals neonataal glimlachen, maar na de leeftijd van 6 maanden duren de glimlachen van blinde kinderen even lang als van ziende kinderen (Freedman 1964). Blind-dove kinderen van enkele jaren hebben dezelfde variatie in intensiteit van glimlachen als ziende kinderen (Eibl-Eibesfeldt 1973). Blindgeboren volwassenen maken het volledige patroon van de Duchenne-glimlach, en ze produceren dat patroon op de juiste momenten (Matsumoto en Willingham 2009). Bij blinde mensen neemt de intensiteit van het glimlachen geleidelijk af

(Thompson 1941). De glimlachen van oudere blinden vertoonden minder verfijnde details.

Glimlachen: erfelijkheid en ontwikkeling

Darwin (1872) concludeerde dat glimlachen erfelijk was, omdat het ook bij blinde kinderen voorkomt, en in allerlei culturen ongeveer hetzelfde is. *“Altijd wanneer dezelfde bewegingen [...] in allerlei verschillende mensenrassen dezelfde emoties uitdrukken, mogen we concluderen dat dergelijke uitdrukkingen hoogstwaarschijnlijk [...] aangeboren of instinctief zijn. Traditionele uitdrukkingen of gebaren die het individu tijdens het vroege leven verwerft, zouden bij verschillende rassen even verschillend zijn als hun talen.”* (Darwin 1872, p. 15). De motoriek van glimlachen is hetzelfde bij alle onderzochte volken (Eibl-Eibesfeldt 1972). Er zijn veel aanwijzingen dat het produceren van glimlachen in eerste instantie erfelijk is (Freedman 1964).

1. Er is continuïteit tussen gelaatsuitdrukkingen bij apen en het lachen en glimlachen van mensen.

2. Baby's van chimpansees en mensen glimlachen al op de eerste dag na geboorte tijdens REM-slaap zonder duidelijk stimulus.
3. De ontwikkeling van neonataal glimlachen en sociaal glimlachen verloopt hetzelfde bij baby-chimpansees en mensenbaby's.
4. De ontwikkeling van glimlachen is meer gelijkaardig bij eeneiige tweelingen.
5. Blinde baby's glimlachen, dus het is geen imitatie.
6. Het patroon van lachen en glimlachen is hetzelfde bij westerlingen en bij mensen van kleinschalige, niet-westerse samenlevingen die niet eerder contact met blanken gehad hebben. Westerlingen en niet-westerlingen reageren hetzelfde op elkaars lachen en glimlachen.

Er zijn ook leerelementen in het glimlachen van de mens.

1. Geleidelijk onderscheiden baby's stimuli waarop ze glimlachen. Omdat het deels unieke stimuli zijn (zoals het gezicht van hun moeder) waarop ze reageren, concluderen we dat de stimuli die glimlachen veroorzaken, aangeleerd moeten zijn. Na ongeveer 8 maanden vermijden baby's contact met vreemden, terwijl ze eerder naar die personen lachten.
2. Ziende mensen verfijnen hun glimlachen van de leeftijd van 4 – 18 jaar op basis van de glimlachen die ze zien. Blinde mensen hebben daartoe niet de mogelijkheden, en bij hen neemt het motorisch patroon van glimlachen af (Thompson 1941). Ziende mensen passen hun uitingen subtiel aan aan de glimlachen die ze zien. *“Als we culturele invloeden op non-verbaal gedrag bestuderen, moeten we eerst de universele grondslagen voor die gedragingen herkennen, en ons realiseren dat de cultuur invloed kan hebben op die universele gedragingen waar we allen mee geboren zijn.”* (Matsumoto 2006, p. 229-230). Figuur 7 toont hoe ervaring glimlachen bij mensen beïnvloedt.
3. Er zijn individuele en culturele redenen of, en hoe sterk men een emotie uit. In Japan is het de culturele norm om weinig emoties te tonen.

De rol van erfelijkheid en leren zien we duidelijk bij de sensorische, cognitieve en motorische aspecten van glimlachen. Baby's glimlachen eerst zonder uitwendige stimulus, en baby's reageren op het zien van een glimlach: het eerste neonataal en sociaal glimlachen is vooral erfelijk*. Baby's en peuters leren* de stimuli waarop ze selectief reageren met glimlachen. Later wordt het motorisch patroon van de glimlach verfijnd op basis van het zien van glimlachen van anderen (imitatie), waardoor

een verschil ontstaat tussen de glimlachen van blinden en zienden. Kinderen leren* ook in welke situaties het sociaal al dan niet gewenst is om te glimlachen. En sommige mensen leren* een echte glimlach van een onechte te onderscheiden.

5.4. Identificeren van goed voedsel

Eten is gevaarlijk: naast nuttige stoffen kan voedsel ook gifstoffen of schadelijke micro-organismen bevatten (Reed en Knaapila 2010). Toen een groep resusapen werd verplaatst naar een nieuw eiland met nieuw voedsel, maakten de apen het nieuwe voedsel snel onderdeel van hun dieet (Morrison en Menzel 1972). Er zijn verscheidene strategieën waarmee dieren goed voedsel selecteren: erfelijke* voorkeuren, erfelijke* leerpatronen en leren door observeren (Leathwood en Ashley 1983, Ventura en Worobey 2013).

Erfelijke* voedselvoorkeur of -vermijding

Pasgeboren zoogdieren hebben al een uitgesproken erfelijke* voedselvoorkeur: de smaak van vruchtwater en moedermelk. Volgens Galenus (129 – 201) accepteerde een lam dat met keizersnede ter wereld gekomen is, wel de melk van zijn moeder, maar niet honing, fruitsap, olie of wijn (geciteerd uit Steiner 1979). Pasgeboren baby's reageren met een glimlach op zoete vloeistof, gevolgd door zuigbewegingen. Bij een zure vloeistof sluiten ze de mond en tuiten ze de lippen. Bij een bittere vloeistof trekken ze de mondhoeken omlaag en de bovenlip omhoog tot een uitdrukking van walging, soms gevolgd door huilen (Bridges 1932, Steiner 1979). Dezelfde reacties werden gevonden bij premature baby's, bij baby's met anencefalie of hydrocefalie, bij ziende of blinde volwassenden, of bij volwassenden met mentale retardatie. Ongeveer dezelfde reacties werden bij pasgeboren baby's gevonden op geuren. Prettige geuren (banaan, vanille, chocolade, aardbeien) veroorzaakten een glimlach, en onaangename geuren (rotte eieren of garnalen) veroorzaakte eenzelfde reactie als bittere vloeistoffen. Alles wijst erop dat deze reacties op smaak- en geurstoffen erfelijk zijn. Ook jonge aapjes vermijden bitter en zuur. Ook kuikens, en pasgeboren konijnen en katten weigeren 'fout' voedsel (Steiner 1979). In de natuur komen nauwelijks producten voor die tegelijkertijd vet en zoet zijn ⁶ ... behalve moedermelk. Moedermelk is vet en zoet, dat is uiterst voedzaam en dat vinden baby's lekker. Een voor-

⁶ Cacao is vet en bitter, en het is een westerse uitvinding om dit met suiker of honing zoet te maken tot chocolade.

keur voor zoet, vet en hartig (umami) voedsel is nuttig voor primaten, want een zoete en vette smaak gaat samen met calorieën, en een hartige smaak gaat samen met eiwitten. Uit smaaktesten bleek dat ratten een afkeur hebben van levertraan en anijszaadolie. Ook als ze van jongs af aan dit vieze eten gehad hadden, hadden ze later toch liever pinda-olie. Voor sommige vormen van voedselvermijding is erfelijkheid de enige plausible oorzaak. Bedorven vlees en vis hebben een karakteristieke geur. Mensen vermijden het eten van dergelijk voedsel (Curtis en Biran 2001). Overigens is dit afhankelijk van de soort. Aaseters hebben juist een voorkeur voor rottingsgeur.

Echte erfelijke voedselvoorkeur

Door selectie zijn Reed e.a. (1997) erin geslaagd ratten en muizen met een extra erfelijke voorkeur voor zoet of vet te kweken. Door tweeling-onderzoek met natuurlijk voedsel bij kinderen van 4 - 5 jaar kon de heritabiliteit voor verschillende types eten aangetoond worden: 0,20 voor toetjes, 0,37 voor groente, 0,51 voor fruit, en 0,78 voor vlees/vis (Breen e.a. 2006). Er was daarnaast een meetbare invloed van opgroeien in dezelfde omgeving voor toetjes, groente en fruit, maar niet voor vlees/vis. Onderzoek naar afzonderlijke genen voor smaakvoorkeur heeft vooralsnog geen reproduceerbare resultaten opgeleverd.

Aangeleerde* voedselvoorkeur

Ook ervaringen in de baarmoeder beïnvloeden de voedselvoorkeur van ratten en mensen (Teicher en Blass 1976, 1977, Pedersen en Blass 1981, Schaal e.a. 2000, Ventura en Wobey 2013). De moederrat likt haar jongen en haar tepels. Daardoor krijgen de tepels de geur van het vruchtwater, en daar gaan de pasgeboren ratjes op af. Als de tepels zorgvuldig gewassen waren met geurloze vloeistof, zoogden de jonge ratjes niet meer. Als vervolgens de tepels bestreken werden met de oorspronkelijke stoffen op de tepels, of met speeksel van de moeder, of met vruchtwater, gingen de baby-ratjes normaal zogen (Teicher en Blass 1976, 1977). Als er citroensap in het vruchtwater wordt ingespoten, prefereren de ratjes tepels die naar vruchtwater met citroen ruiken (Pedersen en Blass 1981). Ook mensenbaby's vinden de tepel mede op basis van geur (Varendi e.a. 1994, Marlier e.a. 1998). Ook mensenbaby's leren in de baarmoeder: als zwangere vrouwen dagelijks voedsel of drank met anijs namen, hadden hun pasgeboren baby's ook een voorkeur voor anijssmaak (Schaal e.a. 2000). In de baarmoeder speelt leren al een rol bij de voedselvoorkeur van zoogdieren, inclusief de mens.

Aangeleerde voedselacceptatie en voedselvermijding

Als dieren geconfronteerd worden met iets onbekends dat misschien eetbaar is, dan gaan ze daar omzichtig mee om: ze proeven eerst kleine beetjes (Barnett 1956, 1958, Rozin 1969). Dieren beoordelen voedsel op smaak en of ze er ziek van geworden zijn. Dieren gaan voorzichtig om met lokaas dat giftig kan zijn (Rzóska 1953). Dergelijk omzichtigheid met nieuw voedsel komt voor in de natuur bij vissen, vogels en zoogdieren (Thomas e.a. 2010, Marples e.a. 1998, Mitchell 1976). In experimenten aten ratten voedsel met speciale smaak en werden daarna ziek gemaakt met Röntgen-stralen, vergif in een lage dosering, of bijvoorbeeld lithiumchloride; daarna vermeden de dieren dat voedsel (Revusky en Bedarf 1967, Garcia en Koelling 1967). Dit is *one-trial learning*: éénmalige blootstelling aan deze combinatie van voedsel en ziekte is voldoende voor maandenlange voedselvermijding. Dat is aangetoond bij vogels, ratten, schapen en apen (Rozin en Zellner 1985). Ratten leren dit alleen als de tijd tussen het eten en de ziekte niet te lang is: een tijdsverschil van 4 uur werkt nog wel, maar 12 uur is te lang (Taukulis 1974). Dit is dus echt leren (zonder sterretje). Als dieren zonder problemen bepaald voedsel gebruikt hebben, gaan ze niet zomaar dit voedsel mijden als ze één keer ziek geworden zijn (Burritt en Porvenza 1996). Overigens is aangeleerde* voedselvermijding geen universeel principe. De meeste vleermuissoorten eten allerlei vruchten of allerlei insecten; individuen van deze soorten mijden speciaal voedsel als ze na het eten ziek gemaakt zijn (met lithiumchloride). Maar vampiervleermuizen leven uitsluitend van bloed dat ze opzuigen: zij kunnen niet leren bloed te vermijden (Ratcliffe e.a. 2003).

Echte smaak/geur-voorkeur is getest bij aapjes. De aapjes kregen koekjes die op allerlei dimensies verschillend gemaakt waren: vorm (rond of driehoekig), kleur (rood of geel), geur (al dan niet met bakaroma), en smaak (lekker met suiker, en vies met quinine en ascorbinezuur). Doodshoofdaapjes onderkennen de lekkere koekjes op basis van vorm en kleur, en penseelaapjes ook op basis van geur. Ze vermijden dit langer dan 4 maanden (Laska en Metzker 1998). Ook dit is echt aangeleerd.

Erfelijkheid en het uitproberen van voedsel

Voedselacceptatie en -vermijding zijn deels erfelijk. Bij kwartels en huismuizen zijn er lijnen gekweekt die erg terughoudend zijn, of juist nieuw voedsel snel uitproberen (Marples en Brakefield 1995, Bolivar en Flaherty 2004). Er zijn grote verschillen tussen individuele ratten

in het uitproberen of vermijden van nieuw voedsel (Mitchell 1976). Bij de mens is de heritabiliteit van vermijden van nieuw voedsel door kinderen groot (0,78, Cooke e.a. 2007). Het is erfelijk (zonder ster) dat kwartels, huismuizen en mensen aanleren (zonder ster) welk voedsel ze vermijden.

Leren door observeren van voedselvoorkeur en voedselvermijding

Dieren leren* vaak de voedselvoorkeuren van hun ouders of groepsgenoten (Galef en Galdeau 2001). Dat is gevonden bij vogels (epauletspreeuw), ratten en schapen (Mason e.a. 1984, Galef 1985, Mirza en Provenza 1994). Als jonge chimpansees iets nieuws vinden dat eetbaar lijkt, kijken ze naar hun moeder, voordat ze ervan eten (*social referencing*, Ueno en Matsuzawa 2005). Door observatie namen vogels soms zelfs de voorkeur van andere soorten over: glanstroepialen leren* van epauletspreeuwen en *vice versa* (Mason e.a. 1984). Hyena's hadden met lithiumchloride geleerd voedsel met een bepaalde geur te vermijden; toen ze vervolgens zagen dat groepsgenoten zonder problemen het voedsel met die geur aten, gingen ze er zelf ook weer van eten (Yoerg 1991). Harper en Sanders (1975) hebben onderzocht of kinderen van 1,5 – 4 jaar thuis onbekend voedsel (een blauwe tortilla met ham en kaas) gingen eten, terwijl hun moeder en een onbekende onderzoekster aanwezig waren. Er was verschil of de moeder of de onderzoekster het voedsel aanbood: de kinderen proefden respectievelijk in 77% en 50% van de presentaties. Er was ook verschil of de volwassene eerst van het voedsel gegeten had en daarna presenteerde, of het voedsel alleen presenteerde: de kinderen proefden respectievelijk in 80% en 48% van de presentaties. Leren door observatie speelt dus een rol bij voedselacceptatie (Harper en Sanders 1975). Voedselvermijding door observatie bleef soms verscheidene generaties bestaan, maar meestal probeerden sommige individuen het aanvankelijk vermeden voedsel toch weer uit – en werd het toch na enige tijd gegeten, als het tenminste onschadelijk bleek. Ook mensen vermijden voedsel, als ze na het eten misselijk worden. Ook bij andere aandoeningen, zoals diarree of ademproblemen, vermijden mensen voedsel, maar minder sterk dan bij misselijkheid (Pelchat en Rozin 1982). Ook door voedselallergie kan voedselvermijding ontstaan (Zeiger 2003).

Een leersysteem voor voedselvoorkeur

Deze observaties kunnen het best verklaard worden door de hypothese van een soort-eigen, erfelijk*, gespecialiseerd leersysteem

van neuronen in de hersenen dat geschikt voedsel identificeert en die informatie vastlegt. De *template* voor dit systeem is vaag gevuld met een erfelijke* voorkeur: bij primaten voor zoet, vet en hartig, en een erfelijke* afkeer voor bitter en zuur. De input van dit systeem vormen de neurale representaties van (1) de smaak van het vruchtwater, (2) uiterlijk, geur en smaak van gegeten voedsel, (3) beelden van wat de ouders en soortgenoten eten, en (4) of men na het eten van bepaald voedsel ziek is geworden. De output van dit systeem is het neurale commando voor gretig eten bij bekend voedsel, voorzichtig eten bij nieuw voedsel, en aangeleerd 'fout' voedsel te vermijden. Bij vampiervleermuizen treedt juist geen aangeleerde* voedselvermijding op, wat "*consistent is met de hypothese dat smaakaversies een adaptief leersysteem zijn.*" (Ratcliffe e.a. 2003). Zo'n erfelijk* leersysteem blijft goed werken als onderdelen van de omgeving sterk veranderen.

De evolutie van voedselvoorkeur

- Plantenetters evolueren en ook planten evolueren. In de loop van de evolutie hebben verscheidene plantensoorten zich beschermd tegen vraat door giftige of vieze stoffjes te produceren. Ongeveer een kwart van de plantensoorten produceert giftige stoffen (Garcia en Hankins 1975). Bovendien kunnen plantenetters migreren naar gebieden waar andere soorten planten voorkomen. Daardoor is het in de evolutie optimaal dat plantenetters leren wat in hun gebied geschikte planten zijn om te eten.
- Roofdieren evolueren en prooidieren ook. Bovendien kunnen roofdieren migreren naar gebieden waar andere prooidieren voorkomen, en *vice versa*. Daardoor is het in de evolutie optimaal dat roofdieren leren wat in hun gebied goede prooien zijn. En dat prooidieren leren wat in hun gebied gevaarlijke roofdieren zijn.
- Insectenetters evolueren en insecten ook. In de loop van de evolutie hebben verscheidene insectensoorten zich beschermd tegen predatie door giftige of vieze stoffjes te produceren. Insectenetters kunnen migreren naar gebieden waar andere insecten voorkomen, en ook insecten kunnen migreren. Daardoor is het in de evolutie optimaal dat insectenetters leren wat in hun gebied goede insecten zijn om te eten.

Erfelijke* leersystemen voor voedselvoorkeur

Evolutie werkt over tijdschalen van miljoenen jaren, terwijl ook de huidige generatie moet overleven. Het systeem voor voedselvoorkeur zoals dat hier beschreven is, blijft goed werken

als het dier zelf, of zijn voedsel evolueert. Er zijn erfelijke* systemen:

1. voorkeur voor bepaalde smaken,
2. voorkeur voor smaak van het vruchtwater bij zoogdieren,
3. imiteren van wat de ouders of groepsgenoten eten,
4. voorzichtig uitproberen van nieuw voedsel,
5. vermijden van vies voedsel,
6. voedsel mijden als je na het eten ziek geworden bent.

Dieren leren goed voedsel te onderscheiden door de eigen ervaringen, en door andere dieren te observeren.

5.5. Identificeren van natuurlijke vijanden

5.5.1. Vissen

Erfelijke alarmstoffen

De elrit is een karperachtig visje van 7 – 9 cm dat in West-Europa leeft. Als de huid van elritsen beschadigd wordt, komen stoffen vrij die vluchtreacties van soortgenoten veroorzaken, dit zijn vissen-alarmstoffen (von Frisch 1941). De alarmstoffen van elritsen zijn effectief bij andere karperachtigen, maar niet of nauwelijks bij vissen uit andere groepen (von Frisch 1941, Smith 1992). Bij karperachtige vissen worden die stoffen in speciale cellen gemaakt; een van die stoffen is chondroïtine, maar er zijn ook nog andere, niet-geïdentificeerde, vissen-alarmstoffen (Chivers e.a. 2007, Mathuru e.a. 2012). Het lijkt erop dat vissen erfelijk* vluchten voor vissen-alarmstoffen. Waarschijnlijk komen er al miljoenen jaren ongeveer dezelfde stoffen vrij bij weefselbeschadiging van karperachtige vissen; daarmee kan er goed in de evolutie een erfelijke vluchtreactie op deze stoffen ontstaan zijn.

Aangeleerde vermijding

Normale elritsen vluchten als ze een snoek zien. Maar voor een experiment zijn jonge elritsen blind gemaakt zijn; dan mijden ze aanvankelijk geen snoeken, maar als een snoek een groepsgenoot gebeten heeft, mijden ze wel de geur van snoeken (Göz 1941). Dit kan het best verklaard worden door een erfelijke* afkeer van de vissen-alarmstoffen en een daaraan geassocieerde afkeer van de geur van snoeken. Het effect van vissen-alarmstoffen is ook onderzocht bij dikkop-elritsen, een karperachtig visje uit de USA, dat nu ook algemeen in Europa voorkomt. Als dikkop-elritsen geen ervaring met snoeken hebben, vluchten ze niet voor de geur of het zicht van snoeken (Mathis e.a. 1996). Echter, als de vissen-alarmstoffen samen met geurstoffen

van snoeken worden toegediend, vluchten de visjes, en later vluchten ze alleen voor de geur van snoeken (Chivers en Smith 1994). Men kan ook vissen-alarmstoffen toedienen met het zien van een nieuwe vis, een snoek of een goudvis; dan vluchten de visjes voor beide vissen (Chivers en Smith 1994). Maar de dikkop-elritsen blijven langer vluchten voor snoeken dan voor goudvissen; het beeld van een snoek is kennelijk een sterker beeld voor een bedreiging van het beeld van een goudvis. Dikkop-elritsen hoeven niet zelf ervaringen met snoeken te hebben: als er in een groep visjes enkele individuen zijn die ervaring hebben met de geur van snoeken, vluchten die voor die geur – en de hele groep vlucht mee (Mathis e.a. 1996). Dat leren visjes ook van andere soorten vissen. Zo ontstaat overdracht van informatie over gevaarlijke stimuli door observeren. Er is een erfelijk*, gespecialiseerd leerstelsel waarmee het uiterlijk of de geur van roofvissen worden geleerd door associatie met vissen-alarmstoffen en door leren door observeren.

5.5.2. Vogels

Het ontstaan van alarmreacties bij koolmezen

Kullberg en Lind (2002) onderzochten de reacties van koolmezen op een opgezette sperwer en een opgezette patrijs, beide zittend op stok; sperwers en patrijzen zijn ongeveer even groot en komen beide voor in het gebied van de koolmezen, maar de sperwer is een roofvogel en de patrijs niet. De meeste koolmezen die in het wild waren opgegroeid bij hun ouders, reageerden met alarmkreten op de sperwer, en reageerden niet op de patrijs. Voor een experiment waren koolmeesjes van 1 week oud uit nestkastjes verzameld en vervolgens met de hand grootgebracht. Daardoor hebben ze nooit andere vogels gezien. Toen deze naïeve koolmeesjes 30 dagen oud waren, zagen ze voor het eerst een opgezette sperwer of een opgezette patrijs. Er was geen verschil: bij beide vogels gingen de koolmeesjes vooral door met hun normale activiteit. Jonge koolmezen onderscheiden roofvogels dus door leren door observeren. Als jonge koolmeesjes roofvogels en andere vogels waarnemen, en de reacties van hun ouders daarop, leren ze de roofvogels te vermijden.

Erfelijke alarmkreten

De meeste soorten vogels produceren alarmkreten met een soort-eigen klank, die verschillend is voor verschillende types gevaar, zoals gevaar vanuit de lucht of vanaf de grond. Er zijn geen lokale dialecten gevonden in alarm-

kreten, terwijl dergelijke lokale dialecten wel voorkomen in de liedjes van zangvogels. Daarom neemt men aan dat de productie van alarmkreten vooral erfelijk is. Adoptie-experimenten met vogels wijzen erop dat ook de reacties op alarmkreten vooral erfelijk* zijn. Eitjes van allerlei vogelsoorten zijn uitgebroed door andere soorten om de reactie van de jonge vogels op alarmkreten te bestuderen. Dan reageren de vogeltjes vooral op de alarmkreten van hun biologische ouders, en nauwelijks op de alarmkreten van hun adoptiefouders. Dat is onder andere aangetoond bij heggenmussen, roodborstjes, kleine karekieten, epauletspreeuwen en zwarte koevogels (Davies e.a. 2004, Madden e.a. 2005). Wel reageerden vogeltjes het sterkst op de soort-eigen alarmkreet als ze door ouders van hun eigen soort waren grootgebracht, dus ook leren speelt hier een rol (Davies e.a. 2004).

Vogels vallen andere vogels lastig

Vaak ziet men dat groepen vogels een roofvogel of uil lastigvallen. De vogels naderen de roofvogel, achtervolgen hem, vliegen enige tijd rond hem en maken schijnaanvallen ('*mobbing*'). Lastigvallen is enigszins riskant voor de prooivogels, maar in feite vallen er zelden slachtoffers; vaak is het gevolg dat de roofvogels of uilen vertrekken (Caro 2005). Lastigvallen gaat gepaard met karakteristieke kreten en bewegingen. Het komt vaker voor tijdens de broedperiode. Vogels van veel verschillende soorten vallen hun natuurlijke vijanden lastig. Lastigvallen gebeurt meestal door groepen vogels, soms van verschillende soorten, maar incidenteel door een ouderpaar of één vogel. Lastigvallen toont dat prooivogels hun natuurlijke vijanden identificeren.

Bonte vliegenvangers zijn Europese zangvogeltjes die vooral van insecten leven. Hun belangrijkste vijanden zijn grauwe klauwieren, sperwers en uilen (Curio 1975). Bonte vliegenvangers vallen deze vogels lastig. Welke stimuluseigenschappen van de grauwe klauwier en de dwerguil zijn een oorzaak dat bonte vliegenvangers hen lastigvallen? Geïsoleerd opgegroeide bonte vliegenvangers van één tot twee maanden maakten al mob-geluiden en mob-bewegingen, zonder eenduidige stimulus; de productie van lastigvallen is dus erfelijk*. Rond die tijd reageren ze ook met lastig vallen op levende uilen of klauwieren, maar niet op nieuwe, onschuldige vogels, of op opgezette uilen of klauwieren. Dit alles wijst erop dat bonte vliegenvangers een erfelijke* *template* hebben van het uiterlijk van uilen en klauwieren, en dat dit een ongeconditioneerde stimulus is voor het eveneens erfelijke* lastigvallen (Curio 1975).

Vogels identificeren hun natuurlijke vijanden door het gedrag van andere vogels te observeren. Gevaarlijke vogels worden verjaagd door lastigvallende vogels; dit lastigvallen is onderdeel een systeem waarmee vogels vijanden identificeren.

In een proefopstelling zag een merel een opgezette steenuil, en tegelijkertijd zag een andere merel een opgezette schreeuwlederkop, een Australische zangvogel, die nieuw was voor de merel, en die niet op een predator van merels leek (Curio 1978). De merel die de steenuil zag, slaakte mob-kreten; de andere merel hoorde deze kreten, en ging mob-geluiden produceren tegen de schreeuwlederkop, maar zwakker als tegen de steenuil. Zo kon een vogel leren welke andere vogels gevaarlijk zijn: dat is leren door observeren (Curio 1978).

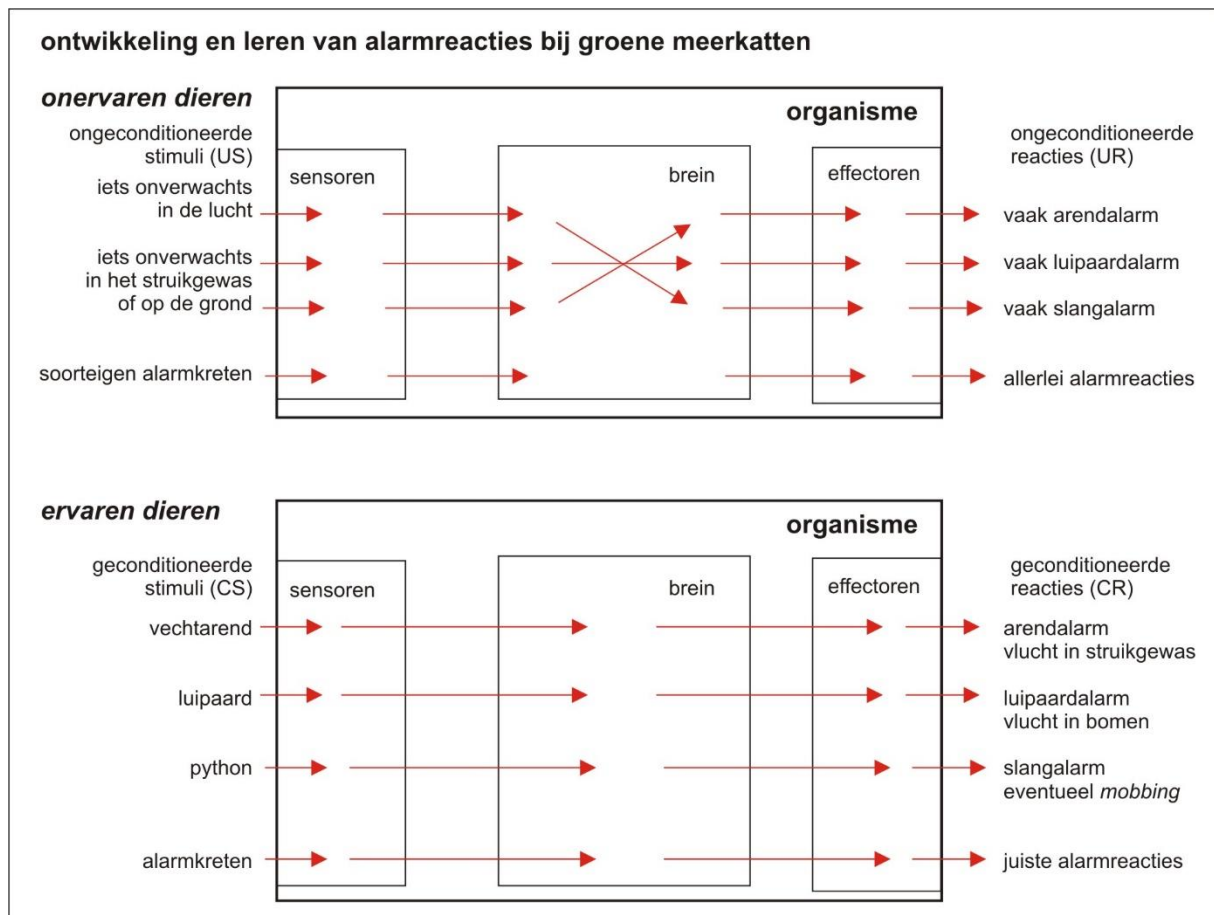
5.5.3. Groene meerkatten

Alarmreacties van groene meerkatten

Groene meerkatten zijn apen die in Afrikaanse savannes en bossen leven. Ze leven in communes van volwassen mannen en vrouwen, en hun kinderen. Ik bespreek hier de alarmreacties van groene meerkatten uitgebreider, omdat deze goed onderzocht zijn, en inzicht geven hoe jonge dieren leren gevaarlijke dieren te onderkennen, en leren juist te reageren op ieder type gevaar. In het wild zijn er verscheidene diersoorten die af en toe groene meerkatten vangen en eten (Seyfarth e.a. 1980). Voor allerlei types gevaar hebben groene meerkatten een karakteristieke alarmkreet.

1. Roofdieren: vooral luipaarden maar ook leeuwen, jachtluipaarden, hyena's en jakhalzen kunnen groene meerkatten vangen. Als groene meerkatten een luipaard horen of zien, slaken ze het 'luipaardalarm'⁷. Als ervaren groene meerkatten op de grond het luipaardalarm horen, gaan ze snel de bomen in.
2. Roofvogels: vooral de vechtarend, de grootste Afrikaanse arend, maar ook andere roofvogels kunnen groene meerkatten vangen en opeten. Als groene meerkatten een vechtarend in de lucht zien, slaken ze het 'arendalarm'. Als ervaren groene meer-

⁷ Het is eigenlijk juist om geluiden te benoemen naar hun klanken, en niet naar hun 'betekenis' of 'functie', maar dat maakt de tekst technisch en lastiger te interpreteren. Bijvoorbeeld het luipaardalarm van een volwassen mannetje is de '*threat alarm bark*', en van volwassen vrouwtjes en jonge dieren is het de '*chirp*' (Seyfarth e.a. 1980). Voor het gemak blijf ik de termen 'luipaardalarm' e.d. gebruiken.



Figuur 8. De ontwikkeling van het vermijdingsgedrag van groene meerkatten. Door sociaal leren ontdekken jonge groene meerkatten welke stimuli wijzen op welke categorieën van gevaar, en wat de adequate reactie op deze stimuli is (gebaseerd op gegevens van Seyfarth e.a. 1980, Seyfarth en Cheney 1980, 1986).

- katten op de grond het arendalarm horen, kijken ze omhoog en vluchten in dichte struiken.
3. Slangen: vooral pythons, maar ook andere, giftige slangen doden soms groene meerkatten. Als groene meerkatten een slang op de grond zien slaken ze het 'slangalarm'. Als ervaren groene meerkatten het slangalarm horen, kijken ze naar de grond en gaan vaak naar de slang en gaan deze lastig vallen.
 4. Bavieren kunnen kleine groene meerkatten jagen, doden en opeten. Als ervaren groene meerkatten een baviaan zien, slaken ze het 'baviaanalarm'. Er waren te weinig voorvallen van het baviaanalarm om dit verder te bestuderen.
 5. Er zijn aparte alarmkreten voor mensen en honden, maar die variëren per situatie. Groene meerkatten en mensen horen duidelijk het verschil tussen de kreten uit iedere categorie. Het feit dat er verschillende kreten zijn, met andere reacties op iedere type kreet, wijst erop dat groene meerkatten op een of andere ma-

nier categorieën van gevaren onderscheiden. Dit sluit aan bij algemene theorieën dat mensen en andere dieren dingen in hun omgeving direct in categorieën waarnemen (hoofdstuk 3.5.). Er zijn individuele verschillen in de alarmkreten; daardoor horen groene meerkatten wie er geroepen heeft. Ze reageren sterker op de kreten van een volwassen dan van een jonge aap.

Het ontstaan van alarmreacties bij groene meerkatten

Een onderzoek naar de ontwikkeling van alarmkreten bij jonge groene meerkatten leert ons veel over het ontstaan van alarmkreten en over het onderkennen van gevaarlijke dieren (Seyfarth en Cheney 1980, 1986).

Productie. Baby's jonger dan 1 maand produceerden nog geen alarmkreten. Pas na zo'n 3 maanden produceerden baby's alarmkreten; deze alarmkreten van baby's lijken op alarmkreten van volwassenen. Baby's en peuters produceerden het luipaardalarm, het arendalarm en het slangalarm meestal op de juiste

categorieën stimuli, maar zij sloegen aanvankelijk alarm op te veel stimuli, maar wel binnen de juiste categorie. Bijvoorbeeld: zij produceerden ook het arendalarm ook bij ongevaarlijke vogels, en zelfs incidenteel bij een vallend blad. Vanaf een leeftijd van 3 maanden onderscheidde zij dus verschillende types gevaar en reageerden daar op met de juiste kreet. Vanaf die leeftijd onderscheidde deze aapjes de verschillende categorieën van potentiële gevaren.

Reacties. Als een dier in een groep groene meerkatten een alarmkreet slaakt, ontstaat er opwinding, de andere apen kijken wat er is. Bij alarmkreeten rennen de jonge aapjes van 3 – 4 maanden naar hun moeder. Na 4 maanden zijn er verschillende gedragsreacties, maar niet altijd de juiste. Bijvoorbeeld: bij het luipaardalarm gaan ervaren apen de bomen in, en daar zijn ze ook het veiligst tegen luipaarden, maar sommige jonge aapjes vluchten dan het struikgewas in, waar een aanval van een luipaard juist waarschijnlijker is. Na de leeftijd van 6 maanden vertonen de meeste jonge aapjes de juiste reactie, d.i. dezelfde reactie als de volwassenen, die evolutionair voordelig is. Als er een alarmkreet klinkt, bezien de dieren of ook andere dieren het gevaar waarnemen, en zo ja, dan kunnen ze de alarmkreet herhalen. Als er een alarmkreet klinkt, observeren de jonge aapjes het gedrag van de volwassenen. De jonge aapjes leren daardoor welke stimuli op echt gevaar wijzen, en wat de meest geëigende reactie op de afzonderlijke kreeten is; het is leren door observeren (Seyfarth en Cheney 1986). Binnen iedere categorie van potentiële gevaren leren aapjes de stimuli die wijzen op echt gevaar, te onderscheiden.

Figuur 8 toont hoe alarmkreeten en de reacties daarop bij jonge groene meerkatten veranderen. Het principe van het schema van figuur 8 is hetzelfde als van het schema hoe glimlachen bij baby's ontstaat en verandert.

5.5.4. Mensen

Slangen

Bij westerlingen in de USA is 12% van de mannen en 38% van de vrouwen erg bang voor slangen (Agras e.a. 1969). Bij mensen is vermijden van slangen deels erfelijk, en deels overgenomen van andere mensen (Murray en Foote 1979). Het is wel opmerkelijk dat kinderen en volwassenen in complexe figuren eerder slangen en spinnen ontdekten dan bijvoorbeeld bloemen, paddenstoelen en kikkers (Öhman e.a. 2001, LoBue en DeLoache 2008). Ook is opmerkelijk dat mensen gemakkelijker negatieve prikkels aan slangen koppelen (Öhman en Mineka 2003): "... mensen hebben van

nature de neiging om slangen met gevaar te associëren" (DeLoache en LoBue 2009) juist zoals resusapen (Cook en Mineka 1990).

Grote dieren

Kinderen jonger dan 15 maanden zijn opmerkelijk onbevreesd voor grote dieren zoals honden, paarden en runderen (Valentine 1930). Angst voor honden bij kinderen komt vooral, maar niet uitsluitend, door negatieve ervaringen met honden, en de reacties van de omgeving (King e.a. 1998).

- Darwin (1877, p. 288) meldde dat hij met zijn zoon van 2 jaar en 3 maanden naar de dierentuin ging. De jongen keek met plezier naar bekende dieren zoals herten, antilopen, vogels en struisvogels, maar hij schrok erg van grote dieren in kooien (die Darwin niet specificceert). "*Achteraf zei hij vaak dat hij weer wilde gaan, maar niet naar de 'beesten in huizen', en we begrepen niet waar die angst vandaan kwam.*"
- Valentine (1930, p. 404) meldde dat zijn zoon van 20 maanden door het janken van een hond angst voor honden ontwikkelde: "*Let wel: de snelle verwerving van angst voor de hond [...] suggereert een instinct dat klaarlag te verschijnen bij de eerste gelegenheid.*"

Darwin en Valentine konden het ontstaan van angstreacties bij hun kinderen alleen ontdekken door die kinderen in relevante situaties min of meer continu te observeren. Gerichtte experimenten naar angstreacties zijn gekunsteld; experimenteel aangeleerde angsten kunnen gemakkelijker afgeleerd worden dan angsten die 'spontaan' ontstaan zijn (Seligman 1971).

Dierenfobie

Een fobie is een psychische stoornis, waarbij de patiënt abnormale angst heeft voor dingen of situaties. In de psychiatrie (DSM) onderscheidt men agorafobie, sociale fobie en 'specifieke fobieën'. Dat laatste zijn fobieën voor speciale stimuli, zoals dieren, hoogte, onweer of bloed. In een groot Zwitsers onderzoek bleek dat dierenfobie een aparte categorie was. Fobie alleen voor dieren treedt op voor de leeftijd van 10 jaar, en 3 maal vaker bij meisjes dan jongens (Ajdacic-Gross e.a. 2016). Andere specifieke fobieën starten gemiddeld op een leeftijd van 18 jaar en komen ongeveer even vaak bij vrouwen als bij mannen voor. De aparte positie voor dierenfobie ondersteunt het idee dat er een erfelijk*, gespecialiseerd leersysteem is, waarmee mensen leren* gevaarlijke dieren te onderkennen.

5.5.5. Eilandbewoners

Onbevreesde eilandbewoners

Wij zijn er aan gewend dat dieren in het wild vluchten of zich verschuilen als mensen naderen. Op eilanden waar veel generaties lang geen mensen geweest zijn, is dat anders (Cooper e.a. 2014). Darwin (1883) bespreekt dit in zijn postume artikel over instinct. *“In gebieden die vanouds bewoond zijn, hebben de dieren een algemene achterdocht en angst verworven. Het lijkt dat zij snel voorzichtigheid voor een bepaald voorwerp geleerd te hebben van soortgenoten, en misschien ook van andere soorten. Het is opmerkelijk dat ratten en muizen niet meer met dezelfde val gevangen kunnen worden al is het lokaas nog zo verleidelijk. Toch komt het bijna niet voor dat een eenmaal gevangen dier ontsnapt; dus de anderen moeten het gevaar geleerd hebben doordat ze hun maat zagen lijden.”* (Darwin 1883, p. 362). Afhankelijk of vogels bejaagd worden, vermijden ze in het ene land mensen, en in het andere niet. Het viel Darwin op hoe tam de dieren op de Galapagos- en Falklandeilanden waren, d.w.z. ze vermijden mensen totaal niet (Darwin 1883). Op de Falklandeilanden leefden onder andere Falklandganzen en Falklandwolven (een uitgestorven soort, die tijdens de ijstijd de Falklands bereikt had). De ganzen meden wel wolven, maar niet mensen. Op andere gebieden, die wel bewoond waren, meden ganzen van dezelfde soort wel mensen. Voor de mensen was het een probleem dat de wilde wolven zo tam waren: de wolven liepen naar de zeelui toe, volgens Darwin uit nieuwsgierigheid en niet om een prooi te vangen; de matrozen vluchtten vervolgens. De dodo en de Falklandwolf waren zo tam dat ze gemakkelijk uitgeroeid konden worden. Het gedrag van dieren op onbewoonde eilanden toont dat dieren geen andere dieren vermijden, als ze niet op de juiste leeftijd geleerd hebben die dieren te mijden. Naarmate mensen die eilanden langer bezochten, gingen de dieren mensen meer mijden. *“Het is opmerkenswaardig [...] als we de verschillende verslagen vergelijken van de tijd dat we deze eilanden bezochten, dat de vogels geleidelijk minder en minder tam werden. De laatste een tot twee eeuwen zijn zij behoorlijk bejaagd, maar het is verrassend dat zij niet wilder geworden zijn. Dit toont dat dieren niet snel angst voor mensen verwerven.”* (Darwin 1883, p. 361-362). Ik kom later terug op de observatie dat het zo lang duurt (enkele generaties) dat dieren mensen vermijden.

Darwinvinken en roofvogels

De Galapagoseilanden bestaan uit enkele grote eilanden en vele kleine. Op die eilanden komen allerlei soorten Darwinvinken voor met verschillende snavels en verschillende groottes, aangepast aan hun leefwijze. Op sommige eilanden, zoals Isabela, Santa Cruz en Pinta komen roofvogels voor zoals de Galapagosbuizerd en de Galapagosvelduil; deze vogels jagen op Darwinvinken. Op andere eilanden, zoals Genovesa en Wolf, komen deze predatoren niet voor. Darwinvinken van eilanden met deze predatoren, reageren 3 maal sterker op deze predatoren dan Darwinvinken van eilanden zonder deze predatoren (Curio 1969).

5.5.6. Sociaal vermijdingsgedrag

Baby-apen en vreemde volwassen apen

Bij veel apensoorten is baby- en kindermoord frequent, meestal door mannetjes die zeker niet hun biologische vader zijn, of soms door vrouwtjes die zeker niet hun moeder zijn. Moord is voor 34% - 64% de oorzaak van kindsterfte bij apen en mensapen (Van Schaik en Kappeler 1997). Daarmee is baby- en kindermoord zo frequent dat het een belangrijke factor is in de evolutie van apen en mensapen. Jonge primaten hebben dus een goede reden om vreemde apen te mijden. Baby-apen zijn terughoudend voor vreemde volwassen soortgenoten of vreemde mensen, vooral als hun moeder verder weg is (Kalin e.a. 1991).

Zijn volwassen chimps meer op hun hoede voor andere volwassen chimps?

Bij chimpansees komt vrij veel groepsgeweld voor, waarbij vooral mannetjes gedood worden (hoofdstuk 6.2.). Daardoor zijn er in een gemeenschap van chimpansees meer vrouwtjes dan mannetjes. Speciaal groepen mannetjes van een andere gemeenschap vormen een bedreiging voor mannetjes die alleen zijn. De mannetjes blijven meestal in het gezelschap van andere mannetjes uit hun groep. De vrouwtjes leven vaker alleen met hun kinderen; zij blijven meestal in het centrum van het territorium van hun gemeenschap.

Baby's en vreemde volwassen mensen

Rond de leeftijd van 3 maanden glimlachen kinderen naar iedereen; maar binnen een paar maanden glimlachen ze veel minder, en worden ze terughoudend⁸ naar vreemden (Batter

⁸ Vaak worden hiervoor de woorden 'negatieve reacties', 'vrees' of 'angst' gebruikt, maar ik volg het voorstel van Batter en Davidson (1979) om dit 'terughoudendheid' ('wariness') te noemen.

en Davidson 1979, Bronson 1968). Als er vreemde volwassenen komen, kijken kinderen weg of kruipen achter moeder of vader, of gaan huilen als moeder of vader afwezig zijn. De terughoudendheid voor vreemden ontstaat plotseling en intens: plots kruipt een kind weg voor een vreemde voor wie hij de vorige keer geen terughoudendheid had (Schaffer 1966). Vooral kinderen van ½ tot ongeveer 2 jaar reageren zo. Of kinderen terughoudend zijn, ligt vooral aan de aanwezigheid en de reactie van de moeder en het gedrag van de vreemde (Schaffer 1966, Feinman 1980, Feinman en Lewis 1983). Soms lijken de kinderen schuwer voor mannen dan voor vrouwen. Ook als de ouders de terughoudendheid van hun kind ontmoedigen, blijven kinderen toch enige tijd schuw; "... *maar zelden is er pure angst*" in dergelijke experimenten (Batter en Davidson 1979, p. 100), maar dat hangt natuurlijk af van het gedrag van de vreemde volwassene. Terughoudendheid voor vreemden is algemeen bij opgroeiende kinderen; het is onderdeel van de normale erfelijke* rijping van gedrag (Bridges 1932, Bayley 1932, Schaffer en Emerson 1964).

Zijn volwassen mensen meer op hun hoede voor andere volwassenen?

Bij mijn weten is niet expliciet onderzocht of volwassenen meer op hun hoede zijn voor andere volwassenen. Wel zijn vrouwen bedacht op gewelddadige mannen - vooral 's nachts of als ze alleen zijn. Bij veel kleinschalige, niet-westerse volken overlijdt een groot percentage van de mannen door geweld (Keeley 1996). Bij de Yanomamö zijn mannen voortdurend op hun hoede voor agressieve mannen uit andere dorpen (Chagnon 1983). Hoe veilig volwassenen leven, hangt er vooral van af of een overheid bescherming biedt. Pathologische voorzichtigheid voor andere volwassenen noemt men sociale fobie. Mensen leren de leden van de eigen groep (de *in-group*) individueel herkennen; daarmee is ook de *out-group* gedefinieerd. In het algemeen hebben mensen een afkeer van een *out-group*, zoals aangetoond wordt in experimenten over impliciet vooroordeel (Greenwald en Banaji 1995). Een afkeer van een *out-group* wordt niet door conditionering verminderd (Olsson e.a. 2005), hoewel later bleek dat een afkeer voor vrouwen van de *out-group* wel verminderd kon worden, maar voor mannen van de *out-group* niet (Navarette e.a. 2009). Bedenk hierbij, dat voor volwassen mannetjes chimpansees de mannetjes van de *out-group* een echte bedreiging vormen (hoofdstuk 6.2.), maar de vrouwtjes niet.

5.5.7. Vermijdingssystemen

Dieren vermijden allerlei stimuli. We onderscheiden de volgende types stimuli

1. **Erfelijk vastgelegde stimuli** komt voor bij vissen-alarmstoffen. Bij weefselbeschadiging van karperachtige vissen komen er nu eenmaal speciale stoffen in het water. Karperachtige vissen vluchten weg van die stoffen. Roofvissen kunnen dit niet beïnvloeden. Als mensen voor de eerste keer lijkengeur waarnemen, is de eerste reactie die plaats te vermijden. Vermoedelijk is lijkengeur erfelijk een aversieve stimulus voor mensen.
2. **Vage erfelijke* templates.** Er waren speculaties dat het vermijden van roofvogels, leeuwen of slangen voor zoogdieren erfelijk moest zijn, omdat het te riskant is om het gevaar van deze dieren met *trial and error* te ontdekken. In eerste instantie klinkt dat plausibel, maar zo simpel is het niet. Wel is het zo dat sommige stimuli, zoals het uiterlijk van spinnen, slangen en roofdieren, gemakkelijker vermijdingsreacties veroorzaken dan andere stimuli, zoals bloemen en lammetjes. Er is voorgesteld dat er erfelijk* een vage *template* is voor te vermijden stimuli. Er is een erfelijk* leersysteem waarmee jonge dieren die vage *template* invullen met feitelijke stimuli uit hun omgeving.
3. **Aangeleerde vermijding.** Er zijn verschillen tussen culturen in welke stimuli 'vies' zijn en vermeden moeten worden (Curtis en Biran 2001). Voorbeelden zijn varkens, voedsel bereid door een menstruerende vrouw, of seksuele omgang met een lacterende vrouw.

Erfelijke* templates voor stimuli die wijzen op gevaar

Bij veel soorten zijn er erfelijke* *templates* met de eigenschappen van stimuli die wijzen op gevaar. Er zijn twee varianten.

1. Gedetailleerde *templates* waarin de stimulus-eigenschappen gedetailleerd zijn vastgelegd. De beste voorbeelden daarvan zijn de vissen-alarmstoffen (sectie 5.5.1.), de *templates* van bonte vliegenvangers voor roofvogels en uilen (sectie 5.5.2.), en lijkengeur bij mensen.
2. Vaag-gevulde *templates* met stimulus-eigenschappen van te vermijden dieren, waardoor sommige stimuli sneller aangeleerd worden als gevaarlijk dan andere (zie boven).

Als er een erfelijke*, gedetailleerde *template* voor roofdieren zou zijn, is dat adequaat zolang de te vermijden dieren nog aan die *temp-*

late voldoen. Stel: prooidieren hebben een gedetailleerde erfelijke *template* van een roofdier, dan hoeft dat roofdier alleen maar uiterlijk te evolueren zodat hij niet meer aan die *template* voldoet, om gemakkelijk prooien te vangen.

Optimaal reageren op natuurlijke vijanden - een erfelijk* leersysteem

Bovenstaande observaties kunnen verklaard worden door de hypothese van een erfelijk*, gespecialiseerd leersysteem, waarmee dieren leren* gevaarlijke dieren te onderkennen, en leren* optimaal te reageren op gevaarlijke dieren.

Stimuli. Er zijn twee varianten. (1) Het leggen van associaties tussen erfelijke alarmstimuli en stimuluseigenschappen van roofdieren; dit zagen we bij vissen (sectie 5.5.1.). (2) Dieren leren door soortgenoten te observeren; dit werkt het beste bij sociale soorten, of zolang de jonge dieren bij de moeder zijn. Het beste voorbeeld daarvan zagen we bij groene meerkatten (sectie 5.5.3.). Onervaren dieren reageren op alle onverwachte stimuli met alarmreacties: ze reageren zowel op gevaarlijke als ongevaarlijke stimuli met alarmreacties; dat is erfelijk*. Later leren* ze van hun groepsgenoten of van eigen ervaring welke stimuli verwijzen naar echt gevaar; dat is het product van een erfelijk* leersysteem. De *template* van het leersysteem wordt geleidelijk gevuld met stimuli waaraan de dieren zijn blootgesteld. Een normale ontwikkeling veronderstelt een normale omgeving, en onderdeel van een normale omgeving is dat er zowel gevaarlijke als ongevaarlijke dieren voorkomen. Een opgroeiend individu kan een juist beeld van zijn natuurlijke vijanden vormen, als hij op de juiste leeftijd gevaarlijke en ongevaarlijke dieren heeft waargenomen, en de reacties van soortgenoten op die dieren⁹. Er is een 'leervoorkeur': de *template* is erfelijk* vaag gevuld met stimuluskenmerken van de natuurlijke vijanden.

- Prooivissen vermijden snoeken sterker dan goudvissen.
- Vogeltjes reageren sterker op roofvogels en uilen dan op zangvogels.
- Kleine zoogdieren zijn meer op hun hoede als ze de geur ruiken van roofdieren uit hun gebied, dan de geur van bloemen.
- Primaten leren gemakkelijker leeuwen en slangen te vermijden dan konijnen en schapen.

Omdat roofdieren evolueren, is het aanleren* van de stimuluseigenschappen van te vermijden dieren beter dan een erfelijke gedetailleerde ingevulde *template* van de gevaarlijke dieren. Sociale dieren leren* welke dieren gevaarlijk zijn, door het gedrag van soortgenoten te observeren (Griffin 2004). Het aanleren* van gevaarlijke dieren heeft een gevoelige periode. De meest gevoelige leeftijd voor het invullen van de *template* voor gevaarlijke dieren ligt bij de mens juist niet in de vroegste jeugd, maar tussen 1½ en 5 jaar. Ook jonge dieren leren* welke dieren te mijden zodra ze die dieren ook kunnen vermijden, en dat zij dit op latere leeftijd niet of nauwelijks meer kunnen leren. Bij eilandbewoners zonder natuurlijke vijanden loopt dit leerproces spaak. Dat zou verklaren waarom de dodo en de Falklandwolf veel te traag leerden om mensen te mijden - en zij stierven uit. Het duurt verscheidene generaties voordat de meeste dieren van een populatie een nieuw gevaar onderkennen en vermijden "*dit toont dat angst voor de mens niet snel verworven wordt.*" (Darwin 1883, p. 362). Als er in de vroege jeugd geen gevaarlijke dieren voorkomen, wordt de *template* niet gevuld met gevaarlijke dieren. Wellicht spelen de reacties van andere dieren, zoals alarmkreten en *mobbing* een rol, zodat echt gevaarlijke stimuli niet habitueren (Curio 1978). Voor volwassen dieren zijn er minder onverwachte stimuli, maar ook volwassen dieren zijn op hun hoede bij bewegende, onverwachte stimuli, zoals overvliegende pelikanen in Nederland, en luchtballonnen (Schleidt e.a. 2011).

Reacties. In principe zijn veel reacties op roofdieren mogelijk: vluchten of juist onbeweeglijk blijven, alarmkreten of juist stil zijn, het roofdier naderen en lastig vallen, of juist vermijden. Jonge dieren reageren aanvankelijk niet altijd optimaal op alarmsignalen. Ze produceren geleidelijk optimale reacties op de verschillende types gevaar, hetzij door ontwikkeling of door leren* van hun groepsgenoten of van eigen ervaring.

6. Conclusion

Het meest basale leersysteem is niet-aangeleerd

Filosofen spreken over kennis uit ervaring alsof dat iets vanzelfsprekends is. Uit introspectie (d.i. eigen ervaring!) denken zij dat het verwerken van kennis uit ervaring iets simpels is.

⁹ Een consequentie van dit uitgangspunt is dat men natuurlijk vermijdingsgedrag niet kan onderzoeken bij huis- of laboratoriumdieren die zonder predatoren opgegroeid zijn.

Tabel 3. Overzicht van de leersystemen die in dit hoofdstuk besproken zijn.

Leerinhoud (soort)	Input (sensorisch)	Gevoelige periode	Output (gedrag)
Stationaire sterren (indigovink)	Plaats van sterren tijdens de nacht (visueel)	Eerste maanden van het leven	Richting van migratie
Inprenten op moeder (kuikentjes, eendjes)	Het eerste bewegend object (visueel, geluid, geur)	Eerste dagen van het leven	Volgen van de moeder
Herkennen van de moeder (mens)	Vooraf het gezicht (visueel)	Eerste maanden van het leven	Positief gedrag
Normale identificatie van voedsel (zoogdieren)	Kenmerken van voedsel; gedrag van groepsleden (geur, smaak, visueel, sociaal)	Eerste weken na het spenen	Selectie van voedsel
Aangeleerde voedselvermijding (zoogdieren)	Kenmerken van voedsel; eigen ziekte (geur, smaak, visueel, interoceptie)	Hele leven na het spenen, maar kort na iedere voedselopname	Selectie van voedsel
Herkennen van natuurlijke vijanden en juist reageren	Kenmerken van roofdieren; gedrag van groepsleden (visueel, geur, geluid, sociaal)	Eerste tijd in onafhankelijk leven	Vermijden van roofdieren

Maar kennis uit ervaring wordt verworven door leren, en leerpsychologen en hersenwetenschappers weten dat leren een complex proces is. Er is een logisch probleem verbonden aan het standpunt dat alle kennis van empirie of leren is afgeleid. *"Zelfs als een programma dat een bepaalde soort leren veroorzaakte, aangeleerd was, dan had er een nog eerder programma moeten zijn dat dat soort leren veroorzaakte, enzovoort. De logica dwingt ons te concluderen dat er op enig punt in de causale keten een programma moet zijn dat leren veroorzaakte, maar dat zelf niet-aangeleerd is."* (Tooby and Cosmides 2005, p. 31). Als dit proces niet-aangeleerd is, hoe komt het dan tot stand? Volgens Aristoteles ontstaan de beginconcepten in de reeks waarnemen, onthouden, weer waarnemen, herkennen: daarmee 'kennen' mensen een ding direct. In de terminologie van dit artikel, hebben mensen en dieren een erfelijk* leersysteem waarmee ze 'vanzelf' herhaaldelijk voorkomende combinaties van stimuli onderkennen en in het geheugen vastleggen. Zo verwerven ze de eerste, meest basale concepten. De schematische weergave van het verwerven van de eerste kennis is identiek aan de schematische weergave van associatie-lernen. Door en na het leren zijn mensen en dieren veranderd: de leerinhoud is een eigenschap van dit individu geworden.

Erfelijke* gespecialiseerde leersystemen

Er is wel voorgesteld dat er één algemeen leersysteem is (Bitterman 1975, Revusky 1977, Dickinson 2012). Daar ben ik het niet mee eens. Dieren en mensen merken vooral biologisch relevante stimuli en leggen die informatie

vast in hun geheugen. In de evolutie betrof dat aanvankelijk informatie over voedsel, gevaar en locatie, en later over stimuluseigenschappen van individuele soortgenoten. Weer later over de betekenis van signalen en de mogelijke reacties daarop. Voor al deze leerinhouden postuleer ik erfelijke*, gespecialiseerde, soort-eigen leersystemen, waarmee mensen en dieren combinaties van concepten binnen relevante categorieën vormen. Dit is instinctief leren (Marler 1991, Gould 2002).

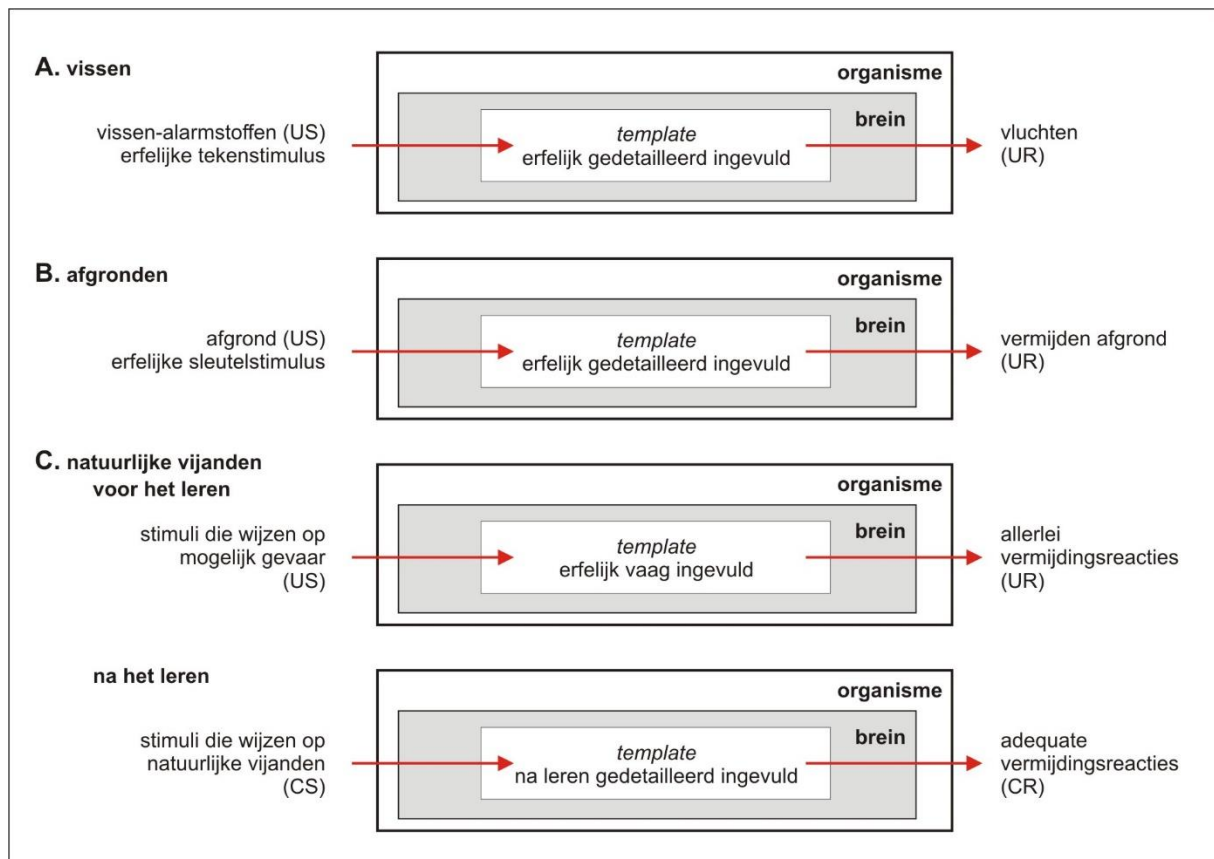
Tabel 3 geeft een overzicht van de leersystemen die in dit hoofdstuk besproken zijn met hun zintuiglijke inputs, gedragsmatige outputs en sensitieve periodes. Sommige basale leersystemen zijn algemeen voor vertebraten, zoals de systemen om verwanten en soortgenoten te identificeren, en voor de eigen leefruimte, geschikt voedsel en natuurlijke vijanden. Al deze leersystemen zijn hypothetische constructen. De volgende vragen zijn relevant.

Hoe hard zijn deze leersystemen aangetoond?

In veel situaties worden associaties gelegd met unieke stimuli, zoals het uiterlijk van de moeder of van het eigen kind. Dat kan alleen komen door leren. Deze leersystemen zijn hypothetische systemen van neuronen in de hersenen. De voorgestelde systemen hebben verschillende inputs, outputs en sensitieve periode. Maar zolang de betrokken neuronen niet vastgesteld zijn, blijft het speculatief en onbevredigend.

Hoe hard is aangetoond dat deze leersystemen erfelijk zijn?

Bij mensen is de heritabiliteit van gezichtsherkenning en van het testen voedsel gemeten, dus deze eigenschappen zijn deels erfelijk. Bij kwartels en huismuizen



Figuur 9. Stimulus/responsie-koppelingen met de rol van templates. Er zijn erfelijk gedetailleerd ingevulde templates, die in sommige gedragsmodellen ook innate releasing mechanism genoemd worden. Verder zijn er erfelijk vaak ingevulde templates (tabula vaga) en templates die door leren gedetailleerd worden ingevuld.

zijn verschillende erfelijke lijnen gekweekt die verschillend zijn in het uittesten van voedsel; dus bij deze soorten is voedselherkenning deels erfelijk. In het algemeen worden er verschillen tussen soorten gevonden, en erfelijkheid is de enige plausible verklaring voor de gevonden verschillen tussen soorten. Het is gewenst de erfelijkheid van deze leersystemen bij dieren gericht te onderzoeken. Voor schoolprestaties van mensen is de heritabiliteit in het algemeen minstens middelgroot ($> 0,40$, Kovas e.a. 2007), maar schoolprestaties zijn een samengestelde score van allerlei vaardigheden. Leertheoretici zijn het er niet over eens of we te maken hebben met een enkelvoudig leersysteem voor alle leertaken, of met een verzameling van gespecialiseerde leersystemen (Spelke and Kinzler 2007). Hier heb ik gepostuleerd dat er verscheidene afzonderlijke gespecialiseerde leersystemen zijn met hun karakteristieke eigenschappen, die bovendien verschillend zijn tussen soorten.

Het evolutionair voordeel

Het verband tussen sommige stimuli en dreigend gevaar blijft geldig gedurende miljoenen jaren, zoals het gevaar van afgronden voor landdieren, of de dreiging van vissen-alarmstoffen voor karperachtige vissen (figuur 9). Voor dergelijke stabiele verbanden is een erfelijk vermijdingssysteem efficiënt. Maar bij verandering wordt leren belangrijker (Avital and Jablonka 2000). Over de tijdschaal van de evolutie verandert zeer veel, inclusief alle betrokken dieren en planten. Soortgenoten, roofdieren en voedsel evolueren. Individuen, hun roofdieren en hun voedsel migreren. Dan zijn erfelijke leersystemen op de lange termijn effectiever. Erfelijke, gespecialiseerde leersystemen blijven goed werken als de soort zelf en zijn omgeving verandert door biologische evolutie of migratie. Flexibele erfelijke leersystemen voor het herkennen van soortgenoten, geschikt voedsel en roofdieren zijn op de lange termijn superieur boven systemen met een gedetailleerde erfelijk gevulde *template*. Met een erfelijk, gespecialiseerd leersysteem voor het herkennen van soortgenoten kunnen popu-

Templates – herkennen - direct waarnemen

De hersenen van mensen en dieren werken dusdanig dat ze de actuele stimulusconfiguratie vergelijken met aanwezige *templates* in het brein. Die *templates* zijn:

- erfelijk en concreet, zoals bijvoorbeeld alarmstoffen voor vissen, of lijkengeur of brandlucht voor mensen;
- erfelijk en vaag, zoals bijvoorbeeld de vage schema's van roofdieren of van gezichten;
- aangeleerd en concreet, zoals bijvoorbeeld het gezicht van bekenden, of gesproken woorden.

In het echte leven is het vergelijken van stimuli met *templates* complex. Immers stimuli die naar hetzelfde verwijzen, variëren in allerlei opzichten. Onderzoekers van kunstmatige intelligentie (AI) weten dat het vergelijken van dergelijke stimuli met *templates* zeer veel rekenoperaties vergt. Niettemin herkennen de hersenen zo snel dat een stimulus aan een *template* voldoet, dat het op 'direct waarnemen' lijkt.

laties honderden miljoenen jaren evolueren, zodat de individuen tijdens dit hele proces geschikte seksuele partners blijven identificeren. Ook voor andere verbanden die over een lange periode veranderen, zoals de positie van sterren t.o.v. de aarde door de precessie van de aardas, is een erfelijk* leersysteem optimaal. Alles wijst erop dat erfelijke leersystemen zo'n succes waren in de evolutie, dat we ze overal bij dieren tegenkomen.

Is leren altijd evolutionair voordelig ('adaptief')?

Ik heb hier het standpunt verdedigd dat gespecialiseerde leersystemen in de evolutie ontstaan zijn, doordat ze evolutionair voordelig waren en zijn. Maar dat wil niet zeggen dat iedere leerinhoud juist of evolutionair voordelig is. Volgens Thorpe (1943, p. 220) is leren per definitie adaptief ¹⁰ *“Leren is dat proces binnen het organisme dat adaptieve veranderingen in het individueel gedrag veroorzaakt ten gevolge van die ervaring.”* Dit kan geen juist definitie zijn, want soms verwerven mensen of dieren door ervaring nadelig (*maladaptive*) gedrag. Konrad Lorenz (1965) heeft het belang van aanpassing (adaptatie) benadrukt. In plaats van 'aangeleerd' gebruikt hij de term '*adaptive modification*'. Anderen ondersteunen deze benadering: *“Men neemt vaak aan [...] dat het verwerven van aangeleerde informatie van anderen (dus 'sociale informatie') inherent adaptief is.”* (Kendall e.a. 2005).

Ik betreur deze benadering. Eerst dient men empirisch aan te tonen dat individuen van de onderzochte diersoort in deze leeftijd en in deze situatie een gespecificeerd verband geleerd hebben. Nadat dit aangetoond is, kan men empirisch onderzoeken of deze leerinhoud ook nuttig in de omgeving is ('aangepast'). Dat iets aangepast is, dient empirisch onderbouwd te worden, en het hoort niet het uitgangspunt van de redenering te zijn (hoofdstuk 3.1.).

Er zijn voorbeelden bij mensen van aangeleerd gedrag dat schadelijk is. Schadelijk individueel aangeleerd gedrag is bijvoorbeeld verslaving of bijgeloof (causale misattributie). Schadelijk aangeleerd cultureel gedrag zijn bijvoorbeeld biologisch schadelijke huwelijksvoorschriften (toegelicht in hoofdstuk 5.2.), gebruiken die infecties veroorzaken (zoals niet-steriele tatoeage), seksuele mutilatie, het misvormen van voeten, of gebruiken die het milieu schaden. Schadelijke tradities komen echt voor (Sumner 1906, p. 26). Maar in de praktijk blijkt dat de erfelijke* gespecialiseerde leersystemen meestal leerinhouden verwerven die evolutionair voordelig zijn: voor overleven (voedsel verwerven, gevaar vermijden), voortplanten, en het bevoordelen van verwanten. Mensen en dieren leren een speciale, soorteigen selectie van verbanden, doordat hun hersenen nu eenmaal zo in elkaar zitten. Achteraf blijkt dan vaak dat de leerinhouden evolutionair voordelig zijn.

¹⁰ Voor redenen vermeld in hoofdstuk 3.1. vermijd ik de woorden 'adaptatie' en 'adaptief'.