

3.3. Rijping van gedrag

Paul A.M. van Dongen © 2021

Normale ontwikkeling veronderstelt een normale omgeving.

Samenvatting

Als een bepaald gedrag pas op latere leeftijd voorkomt - en het wordt niet veroorzaakt door leren - dan concluderen we dat de veranderingen in het gedrag vooral veroorzaakt worden door inwendige neurale of hormonale veranderingen. De noemen we 'rijping' van gedrag. Hier presenteer ik voorbeelden van gedragingen die na rijping tot stand komen. Sommige vormen van imitatie komen meteen na de geboorte voor, en andere vormen pas na rijping. Ook de gedragingen van mensen en dieren tijdens en na de adolescentie, zoals seksueel gedrag en machtsvertoon, illustreren de rijping van gedrag.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Rijping van reflexen
 - 2.1. Het pikken van kuikens
 - 2.2. Vermijden van hoogtes
 - 2.3. Sociaal vermijdingsgedrag
- 3. Vogels gaan vliegen
- 4. Adolescentie: hormonen en gedrag
 - 4.1. Adolescentie bij honden
 - 4.2. Adolescentie bij hoefdieren
 - 4.3. Adolescentie bij primaten
 - 4.4. Adolescentie bij chimpansees
 - 4.5. Adolescentie bij mensen
 - 4.6. Adolescentie bij mensen en andere dieren
- 5. Imitatie en navolging
 - 5.1. Directe imitatie - spiegelen
 - 5.2. Soorteigen vocalisaties
 - 5.3. Leren door observeren
 - 5.4. Besluit imitatie
- 6. Vogels maken nesten
- 7. Besluit

1. Inleiding

Als een eicel bevrucht is, ontstaat een langdurig proces van groei, celdelingen en ontwikkeling. Die lichamelijke groei en ontwikkeling wordt deels gestuurd door genen, en verloopt min of meer voorspelbaar als er voldoende voedsel beschikbaar is, en geen onverwachte storende gebeurtenissen optreden. Naast de uitwendig waarneembare ontwikkeling van het lichaam, is er ook ontwikkeling van het zenuw- en hormoonstelsel, die deels door genen veroorzaakt wordt. Daarnaast zien we verandering van gedrag. Onderwerp van dit hoofdstuk is onderzoek naar de oorzaken van de verandering van het gedrag. Het is steeds de vraag wat die verandering veroorzaakt. Sommige gedragsveranderingen komen tot stand zonder dat het organisme is blootgesteld aan een

voorbeeld voor dat gedrag, d.i. ze zijn niet op leren gebaseerd. *“Je hoeft baby's niet te leren huilen of zuigen, peuters te lopen, of adolescenten te copuleren.”* (Bandura 1986, p. 21). Het neurale programma voor basale gedragingen is vastgelegd in het DNA.

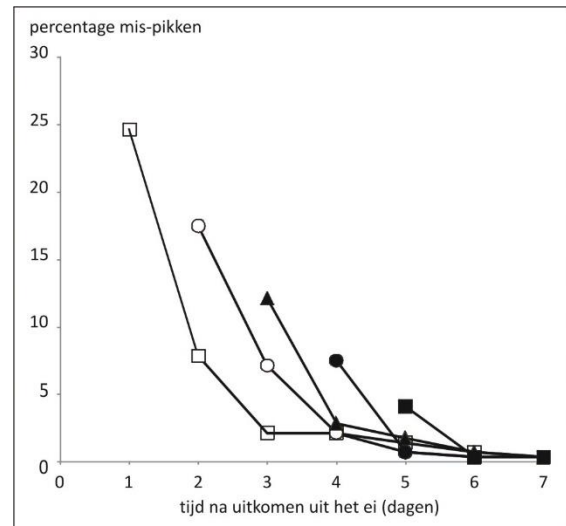
In hoofdstuk 3.1. zijn voorbeelden getoond van gedrag dat meteen na de geboorte voorkomt. Bij reflexen is het erfelijk* dat de betreffende stimulus dat gedrag veroorzaakt, en het is erfelijk* dat in bepaalde situaties bepaald gedrag 'spontaan' ontstaat. Hier toon ik voorbeelden van gedrag dat na de geboorte verandert. Er is sprake van geleidelijke groei en ontwikkeling, die niet afhankelijk zijn van eerdere ervaringen. Bij mensen en dieren kan men rijping en leren experimenteel onderscheiden (Wells 1922, Hilgard 1932, Cruze 1935).

2. Rijping van reflexen

2.1. Kuikens pikken naar voedsel

Kuikens pikken gericht naar korrels

Ik bespreek hier het pikgedrag van kuikens wat uitgebreider, omdat dit een prominente rol gespeeld heeft in de discussie over instinctief gedrag. Spencer (1855) en Darwin (1872) constateerden dat kuikens die pas uit het ei gekomen zijn, binnen 4 uur gericht naar voedsel pikten, zonder voorafgaande oefening. Zij interpreteerden dit als instinctief gedrag. Spalding (1873) had kuikentjes die pas uit het ei gekomen waren, kapjes opgezet, zodat ze niets konden zien. Die kapjes hielden ze tot 3 dagen op, en ze werden met de hand gevoed. Zodra het kapje verwijderd werd, pikten de kuikentjes min of meer gericht. Als pas-uitgekomen kuikens voor het eerst in een verlichte ruimte met graankorrels geplaatst worden, gaan ze gericht pikken, maar niet perfect. De eerste dag pikten ze vrij vaak mis, maar de volgende dagen steeds minder tot ze na 5 dagen bijna nooit mis pikten (figuur 1, groep A, Cruze 1935). In eerste instantie lijkt dit een leercurve: alsof de kuikentjes steeds beter leerden om te pikken. Die interpretatie is onjuist, zoals het gedrag van de andere groepen aantoonde. Die andere groepen werden in het donker gehouden en met de hand gevoerd; ze konden dus niet oefenen gericht te pikken. De groepen B t/m E werden steeds 24 uur later getest. Ze deden het vanaf het begin beter dan de eerste poging van groep A, en hoe meer dagen het pikken uitgesteld werd binnen een periode van 5 dagen, hoe beter ze het deden vanaf het begin (figuur 1). Kuikens pikken tijdens de eerste 4 dagen steeds beter gericht; dit is vooral een proces van hersenontwikkeling, terwijl oefenen slechts een kleine rol speelt. Kennelijk werden gedurende de eerste 4 dagen de neurale verbindingen tussen het visueel systeem en het motorisch systeem steeds preciezer (ook bij dieren die niets konden zien), zodat de kuikens steeds beter pikten - ook zonder oefening. Toch speelt deze rijping slechts een korte periode een rol. Als kuikens de eerste 14 dagen van hun leven niet gericht hebben kunnen pikken, gaan de meeste niet meer gericht pikken, en dreigen ze de hongerdood te sterven te midden van het voer (Padilla 1935). Er is een gevoelige periode voor de ontwikkeling van pikgedrag. Een normale ontwikkeling verloopt alleen goed in een normale omgeving.



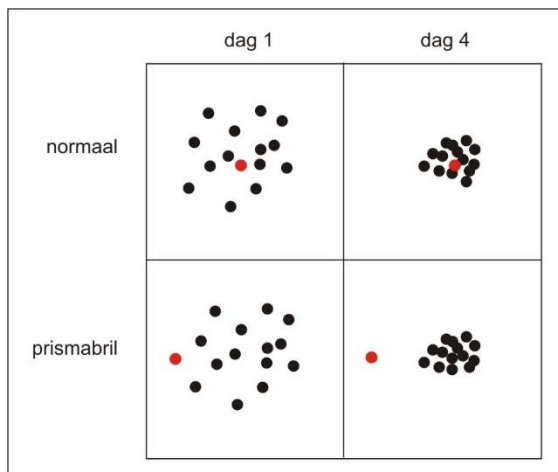
Figuur 1. De ontwikkeling van het pikgedrag van kuikens van 0 – 7 dagen, in groepen die gedurende 1 – 4 dagen niet hebben kunnen pikken (data van Cruze 1935).

Kritiek op pikken als instinctief gedrag

De psychologen Bain en Mill vonden dat het onvoldoende onderzocht was dat jonge kuikens instinctief gericht pikken (geciteerd uit Spalding 1873). Er is in de psychologie een stroming die een invloed van erfelijkheid op het gedrag van mensen en dieren ontkende (Kuo 1924, zie hoofdstuk 6.3.). Al in het ei maken kippenembryo's buig- en strekbewegingen van het hoofd door de hartslag, en maken ze slikbewegingen (Kuo 1932). Lehrman (1953) claimde dat kippenembryo's in het ei pikbewegingen verworven hebben. Maar, let wel, in het ei kan het kuiken niet gericht naar een ding pikken, en de ongerichte bewegingen in het ei kunnen niet de resultaten van Cruze (1935) en Padilla (1935) verklaren.

Experimentele toetsing

Kuikens pikken gedurende de eerste dagen van hun leven steeds beter gericht: de spreiding naast het doel wordt steeds kleiner (figuur 2, boven). Dit is verder onderzocht door kuikens prismabrilletjes op te zetten, waardoor de positie van het doel op hun netvlies verschoven is t.o.v. de werkelijke positie (Hess 1956). Met een prismabril pikten ook deze kuikens steeds preciezer: de spreiding nam af, maar ze pikten heel precies naast het doel (figuur 2, onder). Dat ze steeds preciezer pikten, is een gevolg van hersenrijping. Bij deze kuikens was er dus een harde koppeling tussen het beeld op het netvlies en de pikrichting; het was niet gelukt dit door leren te corrigeren.



Figuur 2. Schematisch beeld van de ontwikkeling van het gericht pikken bij normale kuiken en bij kuikens met een prismabril, geïnspireerd door figuren van Hess (1956). Met het ouder worden pikten de kuikens steeds preciezer, d.w.z. de spreiding nam af, maar de kuikens met prismabril bleven systematisch mis pikken.

Het is karakteristiek voor hoenderachtige vogels dat kuikentjes gericht naar voedsel pikken, terwijl allerlei andere pasgeboren vogels op andere manieren aan hun voedsel komen: eendenkuikens slobberen, veel vogeltjes sperren, andere pikken naar de snavel van de ouders, of eten uit de bek of krop van de ouders. De ontwikkeling van het pikken van kuikens naar voedsel kan het beste verklaard worden door de hypothese van een erfelijk* gespecialiseerd rijpingssysteem van neuronen in de hersenen. De input van dit systeem is het visuele beeld van voorwerpen van een bepaalde grootte op de grond, en de output is het commando voor een pikbeweging naar die positie. Voor het gericht pikken is er een harde neurale koppeling van het visueel systeem naar het motorisch systeem; de nauwkeurigheid van het pikken wordt de eerste dagen beter door rijping, en niet door leren. Als dit systeem de eerste 14 dagen niet actief is geweest, zullen de kuikens niet meer gericht pikken.

2.2. Vermijden van hoogtes

Dieren en de visuele kloof

Met een speciale opstelling kan men bestuderen hoe dieren en mensen dieptes vermijden: de visuele kloof (Gibson en Walk 1960). De opstelling bestaat uit een oppervlak met een opvallend patroon dat direct grenst aan een dieper oppervlak met hetzelfde patroon; boven dat dieper oppervlak ligt een stevige glazen plaat (figuur 3). Dit ziet eruit als diepte.



Figuur 3. De opstelling van de visual cliff.

- Kuikentjes, lammetjes en geitjes kunnen binnen enkele uren na de geboorte al lopen; zij vermijden de visuele kloof als ze slechts één dag oud zijn, zonder eerdere ervaring met deze visuele kloof. Ze maakten niet één fout. Ze vermeden kloven dieper dan 50 cm.
- Ratten gaan voor hun oriëntatie minder uit van visuele informatie, maar meer wat ze ruiken of met hun snorharen voelen. Ratten lopen meteen over het glas van de visuele kloof, maar als dit glas 10 cm lager ligt, kunnen ze dit niet meer voelen en weigeren ze erover te gaan. Ratten vermijden dit pas op de leeftijd van 3 – 4 weken, de leeftijd waarop ze beginnen te lopen.
- Pasgeboren katjes en hondjes zijn blind en hulpeloos; rond de leeftijd van 4 weken beginnen ze te lopen, en dan vermijden ze ook de visuele kloof. Als katjes vanaf de geboorte in het volmaakte donker opgroeien, en als ze na 27 dagen in het licht geplaatst worden, gedragen ze zich eerst als blinde dieren. Ze lopen dan ook over de visuele kloof. Maar na een week in het licht gedragen ze zich als normale katjes. Hoewel ze de eerste dagen in het licht (als blinden) over de kloof gelopen hadden, hadden ze toen toch niet geleerd dat de kloof maar schijn was.
- Vermijden van dieptes geldt niet voor elke soort. De Carolina-eend nestelt in holen in bomen die door spechten verlaten zijn, soms wel 10 – 15 m hoog, boven water of boven de grond. Een dag nadat de kuikens uitgekomen zijn, gaat hun moeder naar beneden en roept hen; dan springen ze uit het nest en dwarrelen naar beneden, wat spectaculaire filmbeelden oplevert.

Mensen en de visuele kloof

Kinderen van 6 tot 14 maanden werden op het 'vaste oppervlak' aan de rand van het glas geplaatst, terwijl hun moeder aan de overkant van de 'kloof' hen riep. Slechts 3 van de 27 kinderen gingen over het glas naar hun moeder. De rest weigerde over het glas te gaan, ook als ze gevoeld hadden dat het glas stevig was. Veel kinderen kropen weg van de 'kloof', en sommigen gingen huilen. Na veel aandringen kunnen moeders kinderen van 12 maanden stimuleren toch om over de kloof te gaan (Sorice e.a. 1985, Vaish en Striano 2004) ¹. Kinderen die nog niet konden kruipen, werden in een loopstoeltje ('walker') geplaatst; dan vermeden ze de visuele kloof niet (Rader e.a. 1980). Kennelijk vermijden ze dieptes pas op een leeftijd dat ze zich kunnen verplaatsen.

Een sensitieve leerperiode

Dieren en mensen beginnen hoogtes te vermijden vanaf de leeftijd dat ze zichzelf kunnen verplaatsen (zie boven). Maar het ziet er naar uit dat ze op de juiste leeftijd ervaring met hoogte moeten opdoen om adequaat met hoogtes te kunnen omgaan. Chimpansees werden na hun geboorte van hun moeder gescheiden; de eerste 3 weken verbleven ze in couveuses, en daarna tot de leeftijd van 2 jaar in grijze dozen van 122x91x61 cm (Menzel e.a. 1963). De eerste 2 jaar hadden ze niets buiten die dozen gezien ². Als deze dieren na 2 jaar op een tafel werden gezet, "stapten ze vaak in de lege ruimte en vielen dan op hun hoofd. Door gedetailleerde observaties en films van hun gedrag hadden we de sterke indruk dat ze de diepte niet konden waarnemen." (Menzel 1978, p. 391).

Een erfelijk* gespecialiseerd systeem om gevaarlijke dieptes te vermijden

Deze observaties kunnen het best verklaard worden door de hypothese van een erfelijk*, gespecialiseerd rijpingssysteem van neuronen in de hersenen waardoor zoogdieren en sommige vogels dieptes waarnemen en vermijden. Dit systeem heeft een soorteigen sensitieve periode: het begint rond de tijd dat de jonge dieren zich zelfstandig voortbewegen. De input van dit systeem vormt de neurale code voor diepte, hetzij visueel of tactiel, afhankelijk van de diersoort. De output van dit systeem vormen de neurale representaties van het commando om afgronden te mijden.

¹ Ik vind het onverstandig om nuttig, erfelijk* gedrag waarmee kinderen gevaar vermijden, af te leren.

² Zo'n experiment zou nu niet meer door ethische commissies worden goedgekeurd.

2.3. Sociaal vermijdingsgedrag

Spalding (1873) liet kippeneieren in een broedmachine uitkomen, en toen de kuikentjes begonnen hun ei open te breken, maakte hij een stukje van de schaal open en zetten de diertjes die de ogen nog dicht hadden, een kapje over het hoofd, zodat ze niets konden zien. Toen hij de kap verwijderde bij een kuikentje van één dag oud, ging dit kuikentje het eerste bewegende voorwerp volgen. Dat lukte ook toen hij de kap na 3 dagen verwijderde, maar toen hij de kap na 4 dagen verwijderde, gebeurde er iets verrassends. Toen vluchtte het kuikentje weg voor bewegende voorwerpen. "Wat ook de betekenis van deze duidelijke verandering in hun mentale constitutie moge zijn, - als de kap een dag eerder verwijderd was, zouden ze naar mij toe, in plaats van weg van mij gelopen zijn - dit kon niet het gevolg van ondervinding zijn, maar het moet volledig het gevolg zijn van interne veranderingen." (Spalding 1873). Later verwoordde James (1890) dit in termen van toenadering en verwijdering: "Deze schepseltjes tonen tegengestelde instincten van verbondenheid en angst, die beide door hetzelfde voorwerp worden opgeroepen, een mens." Jonge kuikentjes naderen nieuwe bewegende voorwerpen, en iets oudere kuikens vluchten voor dezelfde stimuli. Dit geldt algemeen voor dieren, maar de leeftijden, de stimuli en de types reacties variëren.

3. Vogels gaan vliegen

Bij de geboorte of bij het uitkomen van eitjes zijn sommige vissen, vogels en zoogdieren hulpeloos, terwijl ander dieren zich dan al voortbewegen en eigen voedsel verwerven: er zijn nestblijvers en nestvlinders (Balon 1981, Derrickson 1992, Starck en Ricklefs 1998, Muir 2000). Of dieren nestblijver of nestvlinder zijn, is een erfelijke* soorteigen eigenschap. Veel vogels zijn nestblijvers, zoals duiven en zangvogels, waaronder zwaluwen. Als jonge vogels van deze soorten in een nest opgroeien, en als ze een verenkleed hebben, gaan ze met hun vleugels fladderen. Dat doen ze steeds vaker en langer, en uiteindelijk vliegen ze. Meestal interpreteert men dat als trainen in vliegen: de vogels 'leren' te vliegen. Dat is onjuist. Voor experimenten lieten onderzoekers jonge zwaluwen of duiven opgroeien, zodat ze hun vleugels niet konden uitslaan. Toen hun soortgenoten normaal konden vliegen, werden ze bevrijd; toen vlogen ze even goed als hun normaal opgegroeide soortgenoten (Spalding 1875, Grohmann 1939, Kruschke 1983). "Vogels **leren niet vliegen**." (Spalding 1875, p. 507). Het zogenaamde oefenen heeft niet bij-

gedragen tot het verwerven van vlieggedrag. Maar als vogels eenmaal vliegen, worden hun vliegmanoeuvres beter, en bijvoorbeeld beter aangepast aan de wind; dat was wel het gevolg van oefening.

De eieren van de thermometervogel worden in de warme bodem uitgebroed. De uitgekomen jongen hebben geen contact met soortgenoten gehad. Binnen één dag na het uitkomen vliegen de kuikens van de thermometervogel (Frith 1959). Dit kan alleen verklaard worden door de aanname van een erfelijk* ontwikkelingssysteem.

4. Adolescentie: hormonen en gedrag

Door onderzoek naar de lichamelijke en gedragsveranderingen tijdens de adolescentie kan men in principe de invloed van allerlei factoren op de ontwikkeling van geslachtsrijpheid en het bijbehorende gedrag ontrafelen.

Geslachtsrijpheid bij dieren

Dieren hebben een soort eigen patroon van de ontwikkeling van de geslachtsrijpheid. Meteen na de geboorte kunnen dieren zich niet voortplanten, maar pas na enige tijd; afhankelijk van de soort duurt dat weken, maanden of jaren. Zangvogels worden pas geslachtsrijp één jaar nadat ze uit het ei gekomen zijn. Muizen planten zich al voort op een leeftijd van 4 – 6 weken. Afhankelijk van het ras zijn honden van 6 – 15 maanden geslachtsrijp. Kleine aapjes worden tussen 8 en 12 maanden geslachtsrijp en chimpansees tussen 7 en 11 jaar (Dixson 1998). De inwendige 'klok' die bij allerlei diersoorten de adolescentie start, is nog niet geïdentificeerd (Sisk en Foster 2004).

Geslachtsrijpheid gaat gepaard met:

- lichamelijke veranderingen, zoals het ontstaan van primaire en secundaire geslachtskenmerken;
- gedragsveranderingen, zoals seksueel gedrag, territoriaal gedrag, volwassen machtsgedrag en vaak ook oudergedrag. Deze uiterlijke en gedragsveranderingen worden veroorzaakt door:
 - hormonale veranderingen, zoals een toename in de concentratie van geslachtshormonen, wat men goed kan meten;
 - neurale veranderingen: algemeen neemt men aan dat gedragsveranderingen ook ontstaan door het ontstaan en verdwijnen van verbindingen in de hersenen; tot voor kort konden deze neurale veranderingen niet direct worden waargenomen, maar nu wel globaal met fMRI.

Door interventies in de hormoonstelsels kan men de ontwikkeling van geslachtsrijpheid en het seksueel gedrag beïnvloeden (Romeo e.a. 2002).

Hormonen bij adolescentie

Geslachtshormonen worden vooral uitgescheiden door de bijnierschors, zaadballen en eierstokken. De bijnierschors en de primaire geslachtsorganen rijpen op verschillende tijdstippen: dat noemt men respectievelijk adrenarche en gonadarche.

- De **adrenarche** start wanneer de concentratie van androgenen uit de bijnierschors in het bloed bij jonge dieren en mensen toeneemt, zowel bij mannetjes als vrouwtjes. Waarschijnlijk ontstaat de adrenarche door de afgifte van adrenocorticotroop hormoon (ACTH) uit hypofyse, terwijl ook andere hormonen een rol lijken te spelen. Enige tijd meende men dat de adrenarche alleen bij apen of mensapen voorkwam, maar er is ook adrenarche bij ratten aangetoond (Pignatelli e.a. 2006). Bij ratten is de concentratie van androgenen gedurende 10 dagen hoog, bij resusapen 20 weken, en bij mensen tientallen jaren (Auchus en Rainey 2004, Conley e.a. 2012).
- De **gonadarche** start wanneer de plasmaconcentratie van testosteron en oestrogenen toeneemt. De gonadarche ontstaat doordat de hypothalamus sneller pulsen *gonadotrofin releasing hormone* (GnRH) afgeeft, waarop de hypofyse reageert met een afgifte van snellere pulsen luteïniserend hormoon (LH) en follikel stimulerend hormoon (FSH); LH en FSH zetten de zaadballen en eierstokken aan tot afgifte van testosteron en oestrogenen respectievelijk. Na de adolescentie blijft de concentratie van deze geslachtshormonen op een hoog volwassen niveau.

De adrenarche en de gonadarche zijn onafhankelijke processen (Sklar e.a. 1980).

Testosteron en de *challenge* hypothese

Voor empirisch onderzoek naar de werking van hormonen moeten twee vragen beantwoord worden (1) wat veroorzaakt de afgifte van deze hormonen, en (2) wat zijn de effecten van de hormonen die in het bloed circuleren.

Afgifte. De testosteron-concentratie in het bloed is niet constant maar verandert met de situatie. Tegenwoordig is er meer steun voor de *challenge* hypothese (Wingfield e.a. 1990, 2001). Dat is de hypothese dat er vooral testosteron in het bloed wordt afgegeven, als er veel competitie tussen de mannetjes is om territoria of vrouwtjes. Ten tijde van broedzorg was de testosteron-concentratie juist laag. Er

is een neuraal/hormonaal systeem dat de testosteron-afgifte verhoogt in tijden van competitie in seksuele situaties, en verlaagt in tijden van broedzorg. Ook bij andere diergroepen wordt de *challenge* hypothese ondersteund (Hirschenhauser en Oliveira 2006).

Effecten. Het mannelijk geslachtshormoon testosteron speelt een rol bij het volwassen sociaal en seksueel gedrag; het is niet simpel een agressie- en sekshormoon. (Eaton en Resko 1974, Muller en Wrangham 2003, Archer 2006).

4.1. Adolescentie bij honden

Geslachtsrijpheid/volwassenheid

Gezinnen bij de Eskimo's hadden ieder hun roedel sledehonden. Iedere roedel heeft zijn eigen territorium. De jonge mannetjes vertonen geen territoriaal gedrag en geen volwassen seksueel gedrag, voordat ze geslachtsrijp zijn. Jonge honden lopen in het territorium van andere roedels en worden daar weggejaagd, maar ze leren daar niets van. Als daarentegen de jonge mannetjes eenmaal geslachtsrijp zijn, verdedigen ze het territorium van de eigen roedel, vermijden ze de territoria van andere roedels en vertonen ze seksueel gedrag; binnen een periode van één week vertonen ze het volledig patroon van volwassen sociaal en seksueel gedrag (Tinbergen 1951). Geslachtsrijpheid bij honden betreft niet alleen seksueel gedrag, maar het totale volwassen gedrag.

Castratie van mannetjeshonden

Bij honden beïnvloeden geslachtshormonen het seksueel gedrag, maar niet absoluut. Er zijn verschillen in het gedrag van mannetjes- en vrouwtjeshonden (reuen en teven). Reuen zijn agressiever tegen andere reuen, ze zwerfen meer, bestijgen andere honden en zetten urinevlaggen af. Veel eigenaren wensen dit niet. Door operatieve of chemische castratie van volwassen reuen vermindert dit ongewenst gedrag, maar bij ongeveer 1 op de 3 honden is er nauwelijks verandering (Le Boeuf 1970, Knol en Egberink-Alink 1989, Neilson e.a. 1997). Het is onderdeel van het normale paargedrag bij wolven en honden dat de reu en de teef gedurende 5 – 45 minuten na de ejaculatie niet gescheiden kunnen worden; dit heet het 'vastzitten' of de 'koppeling'. Sommige seksueel-ervaren, gecastreerde reuen bleven teefjes bestijgen met het gedrag dat normaal voorkomt bij intromissie en ejaculatie, behalve het 'vastzitten'. Het seksuele gedrag van reuen kan dus niet alleen door hormonen uit de zaadballen verklaard worden.

4.2. Adolescentie bij hoefdieren

Mannetjes landbouwhuisdieren

De invloeden van hormonen op gedrag en vruchtbaarheid bij landbouwdieren (runderen, varkens, schapen) zijn uitgebreid onderzocht, omdat dit financiële gevolgen heeft. Intacte mannetjes hoefdieren (stieren, varkensberen, rammes, hengsten) zijn agressief en opdringerig, en kunnen ook nageslacht verwekken als de veehouder dat niet wil. Herders hebben al van oudsher de teelballen van jonge mannetjes hoefdieren verwijderd (castratie) om deze dieren handelbaar ('tam') te maken. Het resultaat daarvan was kennelijk zo duidelijk en zo gunstig dat het niet of nauwelijks wetenschappelijk onderzocht is. Het wetenschappelijk onderzoek is vooral beperkt tot de gevolgen voor pijn en gezondheid, en onderzoek naar varianten van castratie.

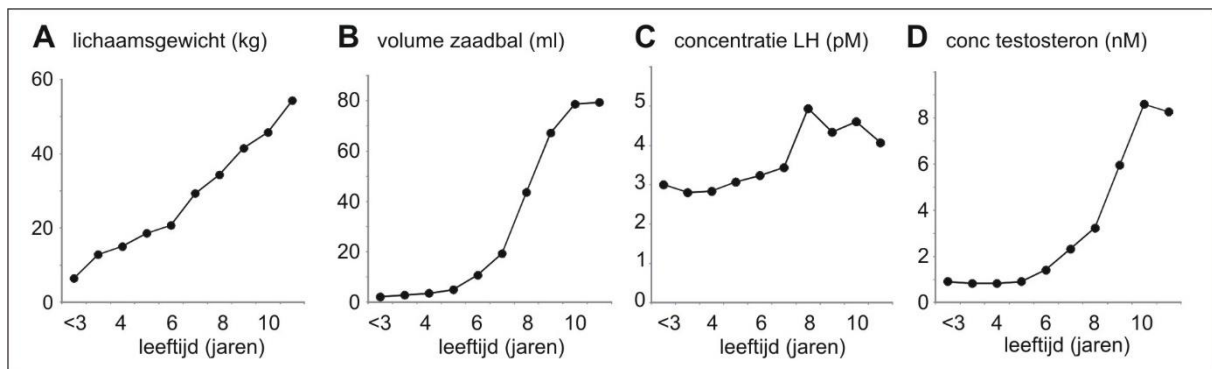
Vrouwtjes landbouwhuisdieren

Er zijn veel overeenkomsten in de invloeden op de geslachtsrijpheid van vrouwtje runderen, varkens en schapen. Goed-doorvoede vrouwtjes worden eerder geslachtsrijp dan ondervoede vrouwtjes. Bij sommige rassen van runderen en schapen worden de vrouwtjes eerder geslachtsrijp dan bij andere (Laster e.a. 1972, Dickerson en Laster 1975). Dus erfelijke* en omgevingsfactoren spelen een rol. Zeugen en koeien die in de herfst geboren zijn, worden op jongere leeftijd geslachtsrijp dan vrouwtjes die in de lente geboren zijn. Ook sociale factoren spelen een rol. Als er mannetjes aanwezig zijn, of de geur van mannetjes, worden vrouwtjes eerder geslachtsrijp. In een groep worden zeugen eerder geslachtsrijp dan solitaire zeugen (Zimmerman e.a. 1960, Mavrogenis en Robinson 1976, Izard en Vandenberg 1982, Kassem e.a. 1989, Seijrsen 1994). Hormonen hebben invloed op de ontwikkeling en het gedrag van koeien. Als vaarzen (koe-kalven) progesteron krijgen toegediend worden ze eerder geslachtsrijp (Gonzalez-Padilla e.a. 1975).

4.3. Adolescentie bij primaten

Geslachtsrijpheid bij primaten

De leeftijd van geslachtsrijpheid wordt voor mannen- en vrouwenapen verschillend gemeten. Bij vrouwtjesapen is dat de leeftijd waarop ze seksuele zwellingen krijgen, de leeftijd van de eerste menstruatie, of de eerste paring. Bij mannetjesapen bepaalt men de leeftijd waarop de teelballen groter worden, of waarop ze volwassen seksueel gedrag vertonen. Er zijn grote verschillen tussen de leeftijd waarop primaten geslachtsrijp worden. Kleine aapjes,



Figuur 4. Veranderingen gedurende de eerste 10 levensjaren bij mannetjes chimpansees (aangepast van Marson e.a. 1991; voor LH is uitgegaan van 50 U/ml = 70 nM, Heitman e.a. 2008).

zoals penseelaapjes en nachtaapjes, worden tussen 8 en 12 maanden geslachtsrijp, resusapen tussen 2 en 3,5 jaar, en chimpansees tussen 7 en 11 jaar (Dixson 1998).

Castratie

In het algemeen is er bij intacte, volwassen mannetjes primaten geen duidelijk verband tussen de hoeveelheid testosteron en het gedrag (Eaton en Resko 1974). Er is een neuuraal/hormonaal systeem dat de testosteronconcentratie verhoogt in tijden van competitie in seksuele situaties (de *challenge* hypothese). Als mannetjes resusapen echter voor de adolescentie gecastreerd worden, geeft dat een ernstige verstoring van het sociaal gedrag. De gecastreerde mannetjes kwamen uiteindelijk onderaan in de rangorde. In allerlei situaties gedroegen intacte apen zich moediger dan gecastreerde (Richards e.a. 2009). Ook bij resusapen draagt testosteron bij tot competitief gedrag in seksuele contexten.

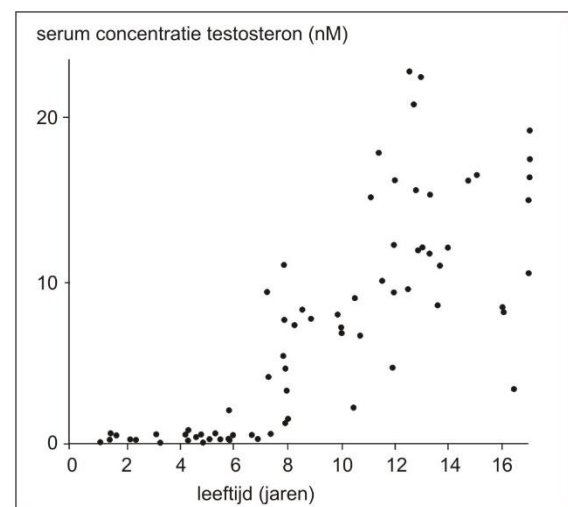
4.4. Adolescentie bij chimpansees

Uiterlijke en hormonale veranderingen bij chimpansees

Als chimpansees opgroeien, neemt hun lichaamsgewicht geleidelijk toe tot het volwassen gewicht (figuur 4A). Bij de adolescentie komen er ook andere uiterlijke veranderingen. Bij mannetjes betreft dit het groeien van de zaadballen tussen de leeftijd van 7 - 10 jaar (figuur 4B). Bij vrouwtjes begint de adolescentie met het periodiek opzwellen van de schaamlippen (in dierentuinen ziet men dat als opgezwollen rode konten), gevolgd door de eerste menstruatie. Vrouwtjes krijgen het volwassen uiterlijk rond de leeftijd van 14 jaar, en mannetjes rond 16 jaar.

Bij chimpansees neemt bij vrouwtjes en mannetjes rond de leeftijd van 7 jaar de concentratie luteïniserend hormoon (LH) in het bloed toe

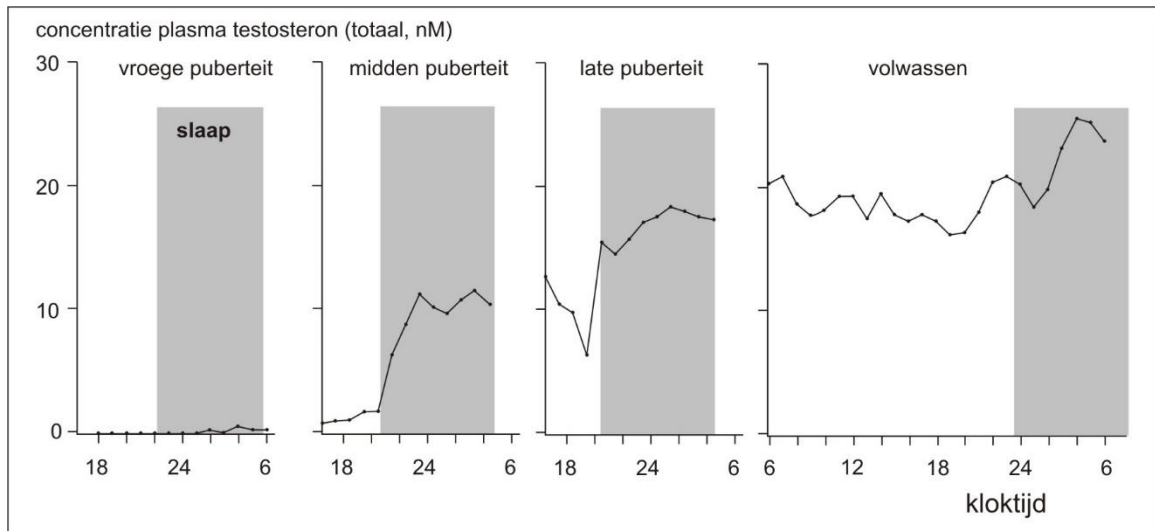
(figuur 4C). LH veroorzaakt bij chimpansees een grote toename van het volume van de zaadballen van 2 cm² tot 80 cm² (figuur 4B). Die grotere zaadballen maken meer testosteron (figuur 4D). De gemiddelde testosteronconcentratie neemt toe van 1 nM bij chimpansees jonger dan 8 jaar tot 8 - 22 nM (figuur 5), maar er is wel een grote spreiding tussen individuen en situaties.



Figuur 5. Serumconcentraties van testosteron bij mannelijke chimpansees: vanaf de leeftijd van 7 jaar is er een sterke stijging, maar met grote spreiding (gebaseerd op een figuur van Martin e.a. 1977).

Gedragsveranderingen bij adolescentie

Voor en tijdens de adolescentie zijn er gedragsveranderingen bij chimpansees (Goodall 1986, Pusey 1990). Jonge chimpansees zijn continu bij hun moeder. Meisjes en jongens van 2 - 9 jaar spelen veel met andere jonge chimpansees, maar dat neemt af bij adoles-



Figuur 6. Tijdens de puberteit ontstaat er bij jongens tijdens de slaap een piek in de concentratie van testosteron, maar bij volwassenen minder duidelijk (gegevens van Judd 1979, van Dongen 1991).

centen. Er zijn verder verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes.

Mannetjes. Jonge chimpansees vertonen al seksueel gedrag op een leeftijd van 1 jaar. Maar de eerste ejaculatie komt pas voor bij adolescente mannetjes. Geleidelijk ontwikkelen adolescente mannetjes het volwassen seksueel gedrag, inclusief de competitie om de vruchtbare vrouwtjes. Jonge chimpansees zijn constant bij hun moeder, maar adolescente mannetjes gaan vaker naar de volwassen mannetjes. Ze ontwikkelen een band met andere mannen. De volwassen mannen tolereren eerst veel van jonge mannetjes, maar naarmate de jonge mannetjes ouder worden, worden ze serieuzer genomen, en wordt meer gedrag afgestraft door de volwassen mannen. Adolescenten mannetjes vertonen ook zelf meer het volwassen agressief gedrag. Adolescenten mannen gaan meedoen aan grenspatrouilles (hoofdstuk 6.2.).

Geleidelijk gaan adolescente mannetjes de volwassen vrouwtjes uitdagen; aanvankelijke worden ze vaak weggejaagd, maar uiteindelijk overheersen de volwassen mannetjes alle vrouwtjes.

Vrouwtjes chimpansees vertonen nauwelijks seksueel gedrag totdat ze seksuele zwellingen ontwikkelen rond de leeftijd van 10 jaar. Die seksuele zwellingen ontstaan door de toename in de oestrogene concentratie. Bij hun eerste oestrus verlaten veel vrouwtjes hun gemeenschap en migreren naar een andere gemeenschap. Pas-volwassen chimpanseevrouwtjes zijn minder vruchtbaar dan langer-volwassen vrouwtjes. Veel vrouwtjes krijgen hun eerste kind rond de leeftijd van 12 jaar.

Bovenstaande gedragsveranderingen bij mannetjes en vrouwtjes zijn sterker gekoppeld aan de lichamelijke en hormonale ontwikkeling dan aan de leeftijd in jaren (Pusey 1990).

4.5. Adolescentie bij mensen

Adolescentie is bij mensen een proces dat enkele jaren duurt. De tijdstippen van dit proces hangen ook af van de omgeving: van de gezondheid, de voedingstoestand en seksuele prikkels. In Nederland waren er in het jaar 2000 bij 10% van de 9-jarige jongens en meisjes de eerste tekenen van de adolescentie zichtbaar. Op 15-jarige leeftijd heeft 90% van de meisjes gemenstrueerd, en heeft 90% van de jongens een volwassen volume van de zaadballen (Mul e.a. 2001).

Hormonale veranderingen bij mensen

Op een leeftijd van 6 - 7 jaar begint bij jongens en meisjes de concentratie van de androgenen uit de bijnierschors toe te nemen (Korth-Schutz e.a. 1976); d.i. de adrenarche. Uiterlijke tekenen van de adrenarche zijn de groei van okselen en schaamhaar (Auchus en Rainey 2004). De testosteron-concentratie is sterk afhankelijk van de leeftijd (figuur 6). Voor de adolescentie is de testosteron-concentratie in bloed van mannen lager dan 1 nM. Op een leeftijd van 10 - 11 jaar begint deze bij jongens te stijgen: d.i. de gonadarche. Bij puber-jongens is de testosteron-concentratie overdag laag, maar stijgt deze 's nachts tijdens de slaap. Deze nachtelijke stijging van de testosteron-concentratie is gekoppeld aan slaap, en niet aan andere biologische ritmes (Judd 1979). Bij volwassen mannen is de testosteron-concentratie overdag

en 's nachts hoog: 8 - 33 nM, dus met een grote spreiding. Op een leeftijd van 9 - 10 jaar begint de testosteron-concentratie bij meisjes te stijgen tot een concentratie tussen 0,3 en 1,7 nM bij volwassenheid, dus een factor 20 - 30 lager dan bij mannen.

Uiterlijke veranderingen bij mensen

De lichamelijke veranderingen tijdens de adolescentie van jongens en meisjes verlopen volgens een vast patroon. Meestal beschrijft men dit als Tanner-stadia (Tanner 1978).

Meisjes krijgen vanaf de leeftijd van 9 jaar de eerste tekenen van borstgroei en schaamhaar, de vorm van hun lichaam verandert later, ze krijgen daarna okselhaar en de eerste menstruatie. Ook bij de mens zijn pas-gevrouwde vrouwen minder vruchtbaar dan ruim-gevolgde vrouwen. Bij Afro-Amerikaanse meisjes verloopt de adolescentie vroeger dan bij Euro-Amerikaanse meisjes: Afro-Amerikaanse meisjes menstrueren 6 - 12 maanden eerder dan Euro-Amerikaanse meisjes (Chumlea e.a. 2003).

Bij **jongens** gaan vanaf de leeftijd van 10 jaar de zaadballen groeien, de penis wordt groter, en het schaamhaar groeit. De jongen heeft daarna zijn eerste ejaculatie, hij krijgt daarna okselhaar, een lagere stem, baardgroei en seksuele belangstelling.

De leeftijd waarop de adolescentie begint, varieert sterk tussen individuen. Als meisjes voor hun 8^e jaar schaam- en okselhaar krijgen, en jongens voor hun 9^e jaar, spreekt men van vroegtijdige adolescentie (of vroegtijdige adrenarche, Ibanez e.a. 2000). Bij meisjes met een vroege adolescentie komen relatief veel depressieve en angstklachten voor.

De oorzaken van geslachtsrijpheid

De belangrijkste oorzaken van uiterlijke en geslachtsveranderingen zijn veranderingen in de concentraties van **geslachtshormonen**. Dat dit een causaal verband is, blijkt uit de gevolgen van castratie en van toediening van geslachtshormonen bij mensen en dieren. Sommige chemicaliën in het milieu interfereren met geslachtshormonen; blootstelling aan deze stoffen kan de adolescentie versnellen of vertragen (Louis e.a. 2008).

Aspecten van adolescentie zijn deels **erfelijk***. De testosteron-concentratie bij jongens en meisjes is in middelgrote mate erfelijk (heritabiliteit respectievelijk 0,6 en 0,4, Harris e.a. 1998). Bij meisjes is de leeftijd bij de eerste menstruatie en de eerste geslachtsgemeenschap in middelgrote tot grote mate erfelijk (heritabiliteit 0,24 - 0,68, Waldron e.a. 2007, Mustanski e.a. 2007). Bij jongens is de leeftijd bij de eerste geslachtsgemeenschap in grote

mate erfelijk (heritabiliteit 0,61, Mustanski e.a. 2007). Verscheidene genen spelen een rol bij het ontstaan van de geslachtsrijpheid (Cousminer e.a. 2014).

De algemene toestand in een **samenleving** is belangrijk (hoofdstuk 2.3.). In de periode 1860 - 1960 is in verscheidene westerse landen de menarche gemiddeld 2 - 3 jaar vervroegd (Dahl 2004). In de USA was het verband complex. Onder de meisjes die rond 1957 geboren waren, menstrueerden de Euro-Amerikaanse meisjes 2,5 maanden eerder dan de Afro-Amerikaanse meisjes. Euro-Amerikaanse meisjes die rond 1977 geboren waren, menstrueerden 2,5 maanden eerder dan blanke meisjes van 1957. Maar Afro-Amerikaanse meisjes hebben een grote inhaalslag gemaakt. De Afro-Amerikaanse meisjes uit 1977 menstrueerden 5 maanden eerder dan de blanke meisjes, en 9,5 maanden eerder dan de Afro-Amerikaanse meisjes uit 1957 (Freedman e.a. 2002). De algehele vervroeging van de menstruatie is waarschijnlijk veroorzaakt door een algehele verbetering van de sociaal-economische omstandigheden. Maar speciaal bij Afro-Amerikaanse meisjes was de eerste menstruatie spectaculair vervroegd.

Het begin van de adolescentie hangt ook af van de **voedingstoestand**. Als meisjesbaby's tussen 0 en 9 maanden snel in gewicht toenamen, hadden ze later vaker overgewicht en een vroege eerste menstruatie (Ong e.a. 2009). Bij ondervoeding in oorlogstijd gaan meisjes op latere leeftijd menstrueren. Bij meisjes zijn de *body mass index* (BMI) en de menstruatieleeftijd erfelijk* gekoppeld (Kaprio e.a. 1995). Bij jongens was het verband omgekeerd: jongens met overgewicht werden later geslachtsrijp (Wang 2002).

De invloed van de **aanwezigheid van mannen** is complexer. Als de vader in het gezin aanwezig is, en als de relatie tussen vader en dochter goed is, leidt dat tot een 2 - 3 maanden latere menstruatie (Moffitt e.a. 1992, Ellis e.a. 1999, Ellis en Garber 2000). Maar als een stiefvader aanwezig is, of een mannelijke vriend van de moeder leidt dat tot een eerdere menstruatie (Ellis en Garber 2000). Dus de geslachtsrijpheid van meisjes wordt versneld door de aanwezigheid van een potentiële seks-partner, d.i. een volwassen man anders dan de vader of broers.

Het is niet systematisch onderzocht of vroeg **seksueel contact** met een volwassene de ontwikkeling van seksueel onervaren adolescenten jongens of meisjes verandert. Vroegtijdige geslachtsrijpheid bij meisjes gaat gepaard met seksueel misbruik, maar hier is niet duidelijk wat oorzaak en gevolg is (Cesario en Hughes 2007).

Het verband tussen testosteron en gedrag

Aanvankelijk had men een simpel beeld van de effecten van testosteron: testosteron doet agressief gedrag toenemen. Volgens dat simpele idee zou de toename van de testosteronconcentratie tijdens adolescentie het agressieve gedrag van puberjongens verklaren. Inderdaad neemt tijdens de adolescentie bij jongens de testosteronconcentratie toe en het antisociaal gedrag, maar veel jongens vertonen wel de testosterontoenname, maar niet het asociaal gedrag. Bij grote meta-analyses was het verband tussen testosteronconcentraties en agressiviteit klein (0,008 – 0,14), maar wel statistisch significant (Book e.a. 2001, Archer e.a. 2005, Book en Quinsey 2005). Tegenwoordig is er meer steun voor de *challenge* hypothese (Archer 2006): mannen reageren op competitie en seksuele stimuli met het aanmaken van extra testosteron. Vaderschap gaat gepaard met lagere testosteronconcentraties, en onder vaders gaan relatief lage testosteronconcentraties gepaard met meer verzorgend gedrag (Archer 2006).

Het gedrag van adolescenten bij de mens

De adolescentie is een overgangstijd waarin opgroeiende mannen en vrouwen sociaal en seksueel zelfstandig worden, en het gedrag van volwassenen gaan vertonen. Aristoteles merkte op dat het bloed van jongelui van nature verhit is zoals door te veel wijn. *“Jonge mannen zijn van nature warmbloedig, net als iemand die zich bedronken heeft aan wijn.”* (Aristoteles, *rhetorica*, 1389a 8). Hij zegt dus twee dingen: 'jongeren' zijn warmbloedig en dat komt door 'de natuur'. Gelijkaardige uitspraken zijn gedaan door Rousseau en Goethe (geciteerd door Arnett 1999). Lange tijd was de opvatting gemeengoed dat pubers nu eenmaal, onvermijdelijk, onaangepast en ongewenst gedrag vertonen, en dat dit biologische oorzaken heeft (Hall 1904). Totdat Margaret Mead (1928) na onderzoek op Samoa claimde dat in een seksueel permissieve samenleving adolescenten opgroeien zonder onaangepast gedrag. Haar conclusie was dat het onaangepaste gedrag van pubers veroorzaakt werd een discrepantie tussen lichamelijke rijpheid en strijdige eisen van de geïndustrialiseerde samenleving. Empirisch onderzoek toonde later dat de officiële houding op Samoa minder seksueel permissief was dan Mead beschreef (Freeman 1983, Ridley 1996, Shankman 1996, Côté 2000). Wat betreft seksuele permissiviteit, of de waarde die men hechtte aan maagdelijkheid van meisjes, nam Samoa een middenpositie in tussen allerlei culturen (Schlegel 1991). Het seksueel gedrag van adolescente meisjes op Samoa week nauwelijks af van het gedrag

van adolescente Euro-Amerikaanse meisjes (Shankman 1996).

Niet alle adolescenten gedragen zich zo onaangepast als Hall (1904) meende: in het westen gedragen de meeste adolescenten zich redelijk aangepast (Susman e.a. 2003). Maar in geïndustrialiseerde landen vertonen sommige jongemannen van 12 - 30 jaar relatief veel antisociaal gedrag en drugsgebruik, en zijn ze oververtegenwoordigd in misdaadstatistieken (Hirschi en Gottfredson 1983, Steffensmeier 1991). Er is geen sociologische verklaring waarom delinquent gedrag begint tijdens de adolescentie en daarna ophoudt (Moffitt 1993, p. 696). Er is ook na 1993 geen breed geaccepteerde sociologische verklaring geformuleerd voor de adolescentenpiek in criminaliteit.

4.6. Processen bij opgroeiende mensen en andere dieren

In het algemeen geldt voor dieren: *“Rijpsingsprocessen die culminereren in puberteit en seksuele rijpheid, starten al voor de geboorte, gaan dan voort bij kinderen en pre-pubers, en zijn vroeg na de puberteit voltooid.”* (Kinder e.a. 1995, p. 393). Tijdens de ontwikkeling worden mensen en dieren geslachtsrijp, en zijn er gedragsveranderingen. Het is hier zaak de causale verbanden tussen deze veranderingen te ontrafelen.

Geslachtsrijpheid bij mens en dier

De ontwikkeling van de geslachtsrijpheid bij mensen en andere dieren heeft een heel eigen dynamiek. De ontwikkeling van geslachtsrijpheid is vooral erfelijk. Dat blijkt uit de volgende observaties.

1. Het verloop van de hormonale veranderingen stemt overeen tussen soorten, maar er zijn grote verschillen tussen soorten in de tijdstippen van deze processen.
2. Er is bij de mens een voorspelbare ontwikkeling van primaire en secundaire geslachtskenmerken, die vooral door androgenen, testosteron en oestradiol beïnvloed wordt.
3. Het verloop van de adolescentie is verschillend tussen rassen van honden, runderen en schapen.
4. Verscheidene aspecten van geslachtsrijpheid bij mensen hebben een aanzienlijke heritabiliteit.

Maar ook externe factoren hebben invloed op de geslachtshormonen

1. De voedingstoestand beïnvloedt de timing van de adolescentie bij dieren en mensen: ondergewicht of weinig vet bij vrouwen vertraagt deze. Het is vooral erfelijk* hoe de

ontwikkeling van geslachtsrijpheid afhangt van de voedingstoestand.

2. Er is invloed van seksuele stimuli: de aanwezigheid van een volwassen mannetjesdier (anders dan de vader of broers) versnelt de geslachtsrijpheid bij jonge vrouwtjes van runderen, varkens, schapen, en waarschijnlijk bij mensen. Het is vooral erfelijk* hoe de ontwikkeling van geslachtsrijpheid afhangt van seksuele stimuli.
3. Bij veel diersoorten speelt ook het seizoen een rol. Het is vooral erfelijk* of en hoe de ontwikkeling van geslachtsrijpheid afhangt van seizoenen.

Leeraspecten bij seksueel gedrag

Naast bovengenoemde erfelijke* factoren zijn er ook verscheidene leeraspecten bij het seksueel gedrag. Door erfelijke* gespecialiseerde leersystemen leren* mensen en dieren de stimuluseigenschappen van hun eigen soort, en de stimuluseigenschappen van het eigen en het andere geslacht (hoofdstuk 3.2.). Zo leren* mensen en dieren individuen te onderscheiden die een biologisch geschikte sekspartner kunnen zijn. Tijdens hun ontwikkeling leren* mensen en dieren de stimuluseigenschappen van hun (vermoedelijk) nauwe verwanten; zo leren mensen en dieren individuen te onderscheiden die ze relatief mijden als sekspartner (inteeltvermijding, hoofdstuk 5.2.). Verder leren sociale dieren hun individuele groepsgenoten met hun gedrag te onderscheiden, zodat ze de gevolgen van seksuele toenadering of afwijzing, en de kansen op succes kunnen inschatten. Ook na de eerste seksuele ervaringen volgen verscheidene leerprocessen, die maken dat mensen of dieren seksueel meer ervaren worden. Mensen leren ook culturele verschillen in het 'gewenste' seksuele gedrag.

Het gedrag van adolescente dieren

Rond de adolescentie gaan dieren volwassen sociaal en seksueel gedrag vertonen. Of dieren tijdens of na de adolescentie zich agressief gedragen tegen volwassen soortgenoten, hangt af (1) van de leefwijze van deze soort (of ze vaak concurrenten ontmoeten), (2) van hun persoonlijkheid (hoofdstuk 3.4.), en (3) van de situatie van het moment. Bij solitair levende dieren zijn er weinig conflicten tussen de generaties, maar hooguit territoriale conflicten. Bij runderen en herten is er strijd tussen de mannetjes; de eerste jaren verliezen de jongere mannen meestal. Bij chimpansees gaan de adolescente mannen de volwassen vrouwen uitdagen; jong-volwassen mannen domineren geleidelijk over alle vrouwen (Goodall 1986, Pusey 1990). Jong-volwassen manchen chimpansees kunnen ook de oudere mannen uit-

dagen, maar slechts weinig mannen slagen erin om de leider van de gemeenschap te worden, doordat er meestal veel mannen zijn en slechts één alfa. Bij de geslachtsrijpheid en volwassenheid veranderen de sociale rollen en het gedrag van opgroeiende mannetjes t.o.v. de volwassen mannen, die tot die tijd oppermachtig geweest waren. Als dieren eenmaal gecopuleerd hebben, leren ze daarvan, en dat beïnvloedt hun toekomstig gedrag.

Het gedrag van adolescente mensen

Bij de mens gelden dezelfde principes voor adolescente mannen als bij veel sociale dieren. Het gedrag van adolescente mannen hangt ook af van de mogelijkheden en beperkingen die de omgeving biedt.

Er zijn **verschillen tussen samenlevingen** in de mate van toegestane seksuele en sociale vrijheid. Sommige samenlevingen zijn restrictief en andere permissief. In industriële samenlevingen zijn adolescenten en jong-volwassenen nog niet sociaal en seksueel zelfstandig, terwijl ze lichamelijk wel in staat zijn tot seksueel gedrag.

Verder zijn er **individuele verschillen** tussen adolescenten bijvoorbeeld in agressie, antisociaal gedrag, accepteren van gezag; deze verschillen zijn deels erfelijk (hoofdstuk 3.4.) en hebben invloed op het gedrag.

Tenslotte zijn er **verschillen in ervaringen**. Adolescenten hebben in hun groep de relevante volwassenen met hun gedrag leren kennen. En ze kunnen ook geleerd hebben wanneer het voor hen vooral nuttig is dat ze positief sociaal of agressief gedrag vertonen. Als mensen eenmaal gecopuleerd hebben, leren ze daarvan, en dat beïnvloedt hun toekomstig gedrag.

Pubergedrag bij mensen en andere dieren

In het algemeen gelden grotendeels dezelfde principes voor het gedrag van adolescenten bij mensen en chimpansees. Als een mannetjes puberchimp volwassen mannen en vrouwen uitdaagt, is dat lastig voor de betrokken volwassene, maar dit gedrag is aangepast aan de situatie van de puberchimp. Dus pubergedrag is niet zomaar onaangepast, en het ligt eraan voor wie dit gedrag ongewenst is. Of een jongeman de ouderen uitdaagt, hangt er ook van af hoeveel vrijheden die jongeman zou krijgen zonder die op te eisen. Bij mensen en bij sociale dieren ontstaan er bij adolescentie andere gedragingen tussen de adolescent en volwassen groepsgenoten, en daarmee andere relaties. Adolescenten leren in het algemeen met *trial and error*, en door schade en schande hun gedrag te vertonen.

Rijping en geslachtsrijpheid

Het ontstaan van de geslachtsrijpheid is een rijpingsproces, dat wil zeggen: het verloopt automatisch van binnenuit, met betrekkelijk weinig invloed van de omgeving of van leren. Van verscheidene processen is aangetoond dat ze in middelgrote tot grote mate erfelijk zijn. Het ontstaan van geslachtsrijpheid is een complex rijpingsproces dat invloed heeft op de meeste gedragingen. Het is niet alleen het seksueel gedrag, maar hoe de volwassene zich gedraagt naar de andere groepsleden, en het gedrag als moeder, vader, beschermer, kostwinner en opvoeder.

5. Imitatie en navolging

Ik bespreek 'imitatie' in dit hoofdstuk over rijping, want er zijn vormen van imitatie na rijping, maar ook vormen die meteen na de geboorte voorkomen. Volgens Aristoteles imiteren mensen en dieren instinctief: *"Kinderen hebben al een instinct voor imitatie, en in dit opzicht verschilt de mens van de andere dieren doordat hij meer imiteert en de eerste dingen door imitatie leert."* (Aristoteles, *ars poetica*, 1448b). Hier wil ik zoveel mogelijk toetsbare uitspraken doen. Imitatie is nadoen van gedrag van een ander; daarom is onderzoek van imitatie primair onderzoek van gedrag. Soms wordt het gedrag onmiddellijk geïmiteerd, en soms na lange tijd (uren, dagen of nog langer). Hier beschrijf ik het nadoen van gedrag variërend van simpel zoals geeuwen, tot complex zoals bij het leren door observatie van het maken en gebruiken van gereedschap. Het probleem met conclusies uit imitatie-onderzoek is dat sommige auteurs zich beperken tot gedrag, en dat anderen interne processen en mentale processen in de beschrijving postuleren.

5.1. Directe imitatie - spiegelen

5.1.1. Spiegelen door mensen

Spontane imitatie - 'spiegelen'

In de 60-er jaren van de 20e eeuw is ontdekt dat mensen met een positieve onderlinge relatie onbewust de houding, gebaren en taal van elkaar imiteren (Schefflen 1964, Charny 1966, Watzlawick e.a. 1967). Dit noemt men 'spiegelen' (Chartrand en Bargh 1999, Chartrand en Van Baaren 2009). Als bij een psychotherapie sessie de houding van therapeut en cliënt meer overeenstemde, waren ook de verbale uitingen van de patiënt positiever. Voor een experiment imiteerde een medewerker de gebaren en houdingen van een naïeve proefpersoon; dan vond die proefpersoon de medewerker aardiger en het contact verliep soepeler

(Chartrand en Bargh 1999). Voor een experiment werden proefpersonen eerst 'geïnterviewd' en daarna werd hun gevraagd geld te geven voor een goed doel; proefpersonen van wie de houding tijdens het interview geïmiteerd werd, gaven vaker voor een goed doel (76% vs. 43%) en zij gaven gemiddeld twee maal zoveel als proefpersonen die niet geïmiteerd werden (van Baaren e.a. 2004). Een groep studenten is gefilmd tijdens een seminar, en de studenten vulden een enquête in over het seminar. Als de studenten de docent meer geïmiteerd hadden, oordeelden ze positiever over het seminar (LaFrance en Broadbent 1976).

Sommige gedragingen worden juist niet geïmiteerd; dominante gedrag lokt juist vaak onderdanig gedrag uit en *vice versa* (Tiedens en Fragale 2003). Spontaan imiteren komt frequent voor, maar er moet nog ontdekt worden welke gedragingen wanneer geïmiteerd worden, en waardoor en door wie.

Spontane imitatie door baby's

Door de theorie van Piaget (1945) meenden wetenschappers lange tijd dat pasgeboren baby's niet konden imiteren. Nu is aangetoond dat baby's kort na de geboorte verscheidene simpele bewegingen nadoen (Ray en Heyes 2011). Imitatie is onderdeel van het natuurlijke gedrag van baby's. Baby's gaan huilen bij ongenoegen, waardoor ze ouderlijke zorg bevorderen (Zeifman 2001). Baby's gaan ook vaker huilen als ze een andere baby horen huilen (Simner 1971). Bij het huilen van een andere pasgeboren baby, ging 74% van de baby's van 2 dagen huilen; dat was 2 - 3 maal zoveel als bij stilte of witte ruis van dezelfde geluidsintensiteit als het huilen. Dit noemt men besmettelijk huilen of reflexmatig huilen (Simner 1971, Geangu e.a. 2010). Details van het huilen maken verschil: 74% van de baby's huilen na het gehuil van een pasgeboren baby, en ongeveer de helft minder na het gehuil van een baby van 5,5 maanden, of na gehuil nagebootst door een computer.

Experimenten: imitatie door baby's

Er zijn ook expliciete experimenten uitgevoerd over imitatie bij jonge baby's. Al voor de geboorte steken baby's, in de baarmoeder, af en toe hun tong uit en openen ze hun mond (Ferrari e.a. 2009). Als een onderzoeker bij zeer jonge baby's zijn tong uitstak, zijn mond opende, zijn lippen tuitte, of zijn hand opende en sloot, imiteerde de helft van de baby's binnen 20 seconden dat gedrag (Meltzoff en Moore 1977). Zonder dit voorbeeld zijn deze gedragingen zeldzamer.

Verwarring rond imitatie

"De sterke neiging tot imitatie van alles wat ze horen of zien bij onze nauwe verwanten, de apen, bij microcefale idioten, en bij barbaarse mensenrassen verdient extra aandacht." (Darwin 1871, p. 56-57). "De psychologie van imitatie verkeert in chaos deels door vage termen, en deels door onenigheid over de feiten." (Valentine 1930, p. 105). Valentine (1930), Visalberghi en Fragaszi (1990, 2002) en Galef (1992) geven een kritische bespreking van voorgestelde definities. Thorndike (1898, 1911) definieerde 'imitatie' als "leren een gedrag uit te voeren door het gedrag van een andere te zien", maar deze definitie heeft het nadeel dat imitatie per definitie leren is, terwijl we verscheidene voorbeelden gezien hebben van directe imitatie, zonder dat we leren hoeven te postuleren. Volgens sommige auteurs zouden mensen en dieren alleen dan handelingen nadoen, als ze die handeling en de gunstige gevolgen ervan waargenomen hadden (zie Akins en Zentall 1998). Dat is onjuist: er zijn voorbeelden van nutteloze imitaties door baby's en kinderen, en volwassenen spiegelen en nemen dialecten over zonder dat daarvan het nut duidelijk is (Valentine 1930). Volgens Köhler (1921) gaat kopiëren van gedrag steeds gepaard met 'inzicht': dat het dier "onmiddellijk begrijpt wat de gevolgen van het gedrag van de ander zijn, en in hoeverre het een 'oplossing' voor de situatie is." (Köhler 1921, p. 160). Volgens Köhler is het nooit waargenomen dat dieren of mensen een complexe handeling uitvoeren "zonder een greintje inzicht" (Köhler 1921, p. 160). Uiteraard is dit nooit waargenomen, omdat de belevingen van anderen (mensen of dieren) nu eenmaal niet waarneembaar zijn. Juist zoals over de meeste kernbegrippen (hoofdstuk 7.1), zijn wetenschappers er niet in geslaagd overeenstemming te bereiken over een definitie van 'imitatie'. Om redenen vermeld in hoofdstuk 7.1, probeer ik niet een definitie van 'imitatie' te kiezen of te geven, maar ik geef wel een operationalisatie van 'imiteren'.

Geen imitatie bij baby's?

Aanvankelijk meende men dat imiteren een intellectueel/cognitief hoogstandje was. Volgens Piaget (1945) moeten kinderen het concept 'zelf', het concept 'ander', en een idee over de gedachten, doelstellingen en emoties van de ander hebben, voordat er in zijn terminologie sprake kan zijn van 'echte' imitatie. Piaget meende dat baby's pas na de leeftijd van 8 - 12 maanden echt konden imiteren. Waarschijnlijk is dat de reden dat verscheidene auteurs meenden dat pasgeboren baby's niet kunnen imiteren. "Om te kunnen imiteren, moeten baby's sociale representaties van zelf en ander vormen en coördineren, door representatie-processen die patronen van gelijkheid tussen zelf en ander extraheeren". (Nielsen en Dissanayake 2004, p. 343). (Dit is geen toetsbare uitspraak.)

"Baby's imiteren"	"Baby's imiteren NIET"
McDougall 1908, Valentine 1930, Simner 1971, Meltzoff en Moore 1977, 1983, Kufiumutzakis 1999, Ray en Heynes 2011	Bain 1855, Guillaume 1925, Piaget 1945, Anisfeld 1996, Jones 2009

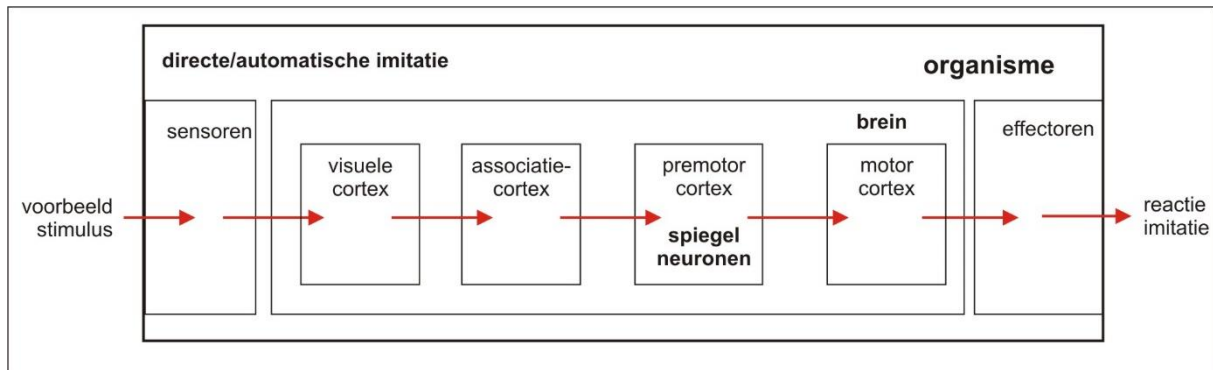
De positie van wetenschappers hangt vooral af van hun vooroordeel wat baby's kunnen, en dat is gekoppeld aan de gekozen definitie van 'imitatie'. Ik vind een beschrijving van de situatie en de relevante gedragingen (zoals ik dat hier doe) vruchtbaarder dan discussies over definities.

Al binnen het eerste uur na geboorte imiteren baby's deze bewegingen (Meltzoff en Moore 1983). Aanvankelijk werden betwijfeld of baby's echt imiteerden (Anisfeld 1996). Maar tegenwoordig zijn veel onderzoekers van mening dat pasgeboren baby's inderdaad allerlei gebaren en geluiden nadoen (Valentine 1930, Kugiumutzakis 1999, Butterworth 1999, Ray en Heyes 2011). Op een leeftijd van 3 - 4 maanden imiteren baby's minder dan kort na de geboorte (Kugiumutzakis 1999); daarom wordt het imiteren door pasgeboren baby's 'neonaal imiteren' genoemd. Baby's imiteren vaker hun moeder dan andere personen, en verto-

nen vooral met de moeder synchroon gedrag (Valentine 1930, Bernieri e.a. 1988). Baby's imiteerden relatief zelden bij de eerste presentatie van een voorbeeld stimulus, maar vaker na herhaalde aanbieding,

Spontane imitatie in speelgroepen

Spontane imitatie komt voor in speelgroepen. Na de leeftijd van 1 jaar pakt een kind dezelfde voorwerpen als een ander, en doet ongeveer hetzelfde met die voorwerpen (Nielsen en Dissanayake 2004). Kinderen van 11 - 16 maanden oud imiteren gebaren en geluiden van



Figuur 7. Een schematisch overzicht van cortexgebieden die bij directe imitatie een rol spelen.

andere kinderen. Daarbij imiteren kinderen vooral het gedrag van andere kinderen die hoger in de (zelfgevormde) dominantie rangorde staan dan zichzelf (Russon en Waite 1991). Kinderen van 2 - 5,5 jaar speelden meer zoals hun vriend dan als een ander kind (Goldstein e.a. 1989). Bandura e.a. (1961) heeft een experiment uitgevoerd naar de navolging van agressief gedrag; dat wordt in hoofdstuk 6.2. besproken.

Geeuwen

Geeuwen is bij uitstek 'aanstekelijk gedrag'. Geeuwen is gedrag dat bij veel verschillende dieren voorkomt, maar waarvan de oorzaken, gevolgen en evolutie nog grotendeels onbekend zijn (Baenninger 1997). Geeuwen komt bij mensenbaby's al voor in de baarmoeder, 11 weken na de conceptie en ook kort na de geboorte (Provine 1989, Baenninger 1997). Uit zichzelf geeuwen mensen het meest voor het slapen en na het ontwaken, dat is 'spontaan geeuwen' (Giganti en Zilli 2011). Zien geeuwen doet geeuwen. Als studenten video's zagen van een geeuwend en een glimlachend gezicht, geeuwend ze bij het geeuwend gezicht 3 tot 4 maal vaker dan bij een glimlachend gezicht. Als een audio-band van geeuwende mensen wordt afgespeeld, gaan sommige blinde mensen wel, maar ziende mensen niet geeuwen (Moore 1942). Alleen al het lezen of praten over geeuwen lokt geeuwen uit. Volwassenen imiteren vooral het geeuwen van mensen met wie ze een positieve relatie hebben, van verwanten naar vrienden, kennissen en vreemden (Norscia en Palagi 2011). De neurologische literatuur wijst erop dat geeuwen vooral subcorticaal aangestuurd wordt (Heusner 1946).

Directe imitatie in de neurologie en psychiatrie

Directe imitatie in woord en gebaar komt voor bij neurologische of psychiatrische patiënten: echo-gedrag (Ford 1991, Berthier 1999).

Echolalie is het herhalen van de woorden van een ander. Dat komt voor bij de taalverwerving door jonge kinderen, en bij psychiatrische en neurologische stoornissen. Na hersenletsel aan de linkercortex kan de patiënt soms niet een verhaal vertellen of een vraag beantwoorden, maar hij kan wel een woord of korte zin die hij zojuist gehoord heeft, herhalen (Hadano e.a. 1998, Berthier 1999, Mendez 2002). Dit noemt men 'transcorticale motorische afasie' of 'echolalie'. Wellicht zijn vooral verbindingen via spiegelneuronen nog intact naar het hersengebied dat gesproken taal genereert (figuur 7). **Echopraxie**. We spreken van echopraxie als een patiënt de bewegingen van een ander schijnbaar dwangmatig nadoet (Ford 1991, Berthier 1999). Echopraxie komt voor bij het syndroom van Gilles de la Tourette, catatonie schizofrenie en letsels aan de frontale cortex. Het lijkt erop dat bij deze aandoening spiegelneuronen de motorische cortex gemakkelijker direct aansturen.

Imitatie en erfelijkheid

Er zijn **indirecte aanwijzingen** dat erfelijkheid een rol speelt bij imitatie.

- Baby's van mensen en andere primaten imiteren; voorlopig lijkt erfelijkheid de enige verklaring voor imitatie door baby's (Butterworth 1999).
- Mensen imiteren onbewust, zoals bij het spiegelen. Ook het aanleren van een tweede dialect is vooral imitatie.
- Imitatie is redelijk stabiel: jonge kinderen die eerst relatief hoog scoren bij een test voor imitatie, scoren jaren later ook relatief hoog (Nielsen en Dissanayake 2004).
- Er zijn grote verschillen tussen mensen: sommigen kunnen goed dialecten en klanken nabootsen, sommigen kunnen goed de bewegingen van een ander imiteren. Wellicht hebben goede imitatoren goede spiegelneuronen. Erfelijkheid lijkt de beste verklaring voor deze verschillen.

Geen imitatie bij dieren?

Imitatie zou een intelligente prestatie zijn (Guillaume 1925, Piaget 1945). Daarom meenden verscheidene auteurs dat dieren niet kunnen imiteren.

"Dieren imiteren"	"Dieren imiteren NIET"
Romanes 1882, Crawford 1939, Russon en Galdikas 1995, Bugnyar en Huber 1997, Bard en Russell 1999, Campbell e.a. 1999, Voelkl en Huber 2000, Myowa-Yamakoshi e.a. 2004, Horner en Whiten 2005, Bard 2007, Meunier 2007, Hopper e.a. 2007	Thorndike 1911, Galef 1988, 1992, Visalberghi en Fragaszy 1990, 2002, Tomasello 1993

De positie van wetenschappers hangt vooral af van de gekozen definitie van 'imitatie'. Ik vind een beschrijving van de situatie en de relevante gedragingen (zoals ik dat hier doe) vruchtbaarder dan discussies over definities.

De heritabiliteit van imitatie vormt een **directe aanwijzing** dat erfelijkheid een rol speelt bij imitatie. De heritabiliteit voor imitatie is onderzocht bij 2-jarige peuters in de UK en de USA. In de UK moesten de peuters gebaren en gelaatsuitdrukkingen van de ouders nadoen; daar was er een matige invloed van erfelijkheid (0,30), en een grotere invloed van opgroeien in dezelfde omgeving (0,42, McEwen e.a. 2007). In de USA deed de onderzoeker handelingen met speelgoed voor, en vervolgens moest de peuter die nadoen; daar was de invloed van erfelijkheid middelgroot (0,45), terwijl opgroeien in dezelfde omgeving geen invloed had (Fenstermacher en Saudino 2007). Meer kwantitatief onderzoek aan imitatie en de heritabiliteit ervan, ook bij oudere mensen, is gewenst.

5.1.2. Spiegelen door dieren

Inmiddels is directe imitatie aangetoond bij octopussen, reptielen, vogels, muizen, honden, olifanten, walvissen en primaten (Bonini en Ferrari 2011).

Spontane imitatie door primaten

'Het gewone volk' wist al lang dat apen en mensapen bewegingen van mensen nadoen (d.i. directe imitatie). Daarom noemt men nabootsen wel 'na-apen' in allerlei talen (tabel 1). Maar imitatie door apen was niet wetenschappelijk aangetoond. Na een uitgebreid onderzoek concludeerden Whiten e.a. (2004, p. 46): "*apes do ape*".

Resusapen. In een groep resusapen zijn de gedragingen van moeders en baby's in de eerste twee maanden van hun leven geanalyseerd (Ferrari e.a. 2009). Opvallende gedragingen waren lipsmakken en aankijken. Meestal ging het initiatief uit van de moeder, waarna de baby het gedrag imiteerde. Na 1

maand nam dit imiteren af. Incidenteel nam de baby het initiatief met lipsmakken.

Orangoetangs. In het oerwoud van Borneo zijn orangoetangs geobserveerd die vanuit een opvangcentrum in het wild werden teruggeplaatst. Deze orang-oetangs imiteerden vooral andere orang-oetangs en in mindere mate mensen. Zij imiteerden vooral orangoetangs die hun biologische moeder of adoptiemoeder waren, en in mindere mate hun vrienden. Zij imiteerden vooral orang-oetangs die hoger in de rangorde stonden dan zichzelf (Russon en Galdikas 1995). De spontane speelse interacties tussen orangoetangs van 2 - 12 jaar oud werden geobserveerd; het typische speelgezicht is het '*open-mouth face*'. Als een orang-oetang het speelgezicht trok reageerden de meeste anderen met een speelgezicht met een gemiddelde latentie van 0,4 seconde (Ross e.a. 2008).

Chimpansees. Net als mensen imiteren chimpansees geuwen van videobeelden, waarbij ze vooral groepsgeuwen en mensen imiteerden, en minder chimpansees van een andere groep (Campbell en De Waal 2014).

Tabel 1. In veel talen noemt men 'imiteren' ook wel 'na-apen'.

Bulgaars	majmuna
Duits	nachaffen
Engels	aping
Frans	singer
Grieks	πιθηκίζω
Hongaars	majmol
Italiaans	scimmiottare
Nederlands	na-apen
Pools	malpuje, matpowac'
Portugees	macaquear
Russisch	обезьяна
Zweeds	efterapa

Experimenten: baby-apen imiteren mensen

Baby-chimpansees en baby-resusapen imiteren ongeveer dezelfde handelingen als mensenbaby's (zie boven). In de eerste maand van hun leven imiteren baby-chimpansees tong uitsteken, lippen tuiten en tong-kliks (Bard en Russell 1999, Myowa-Yamakoshi e.a. 2004, Bard 2007). Na twee maanden imiteren ze dat niet meer; het eerste imiteren is neonataal imiteren. Baby-resusapen van 3 dagen oud imiteren ook, en wel lipsmakken en tong uitsteken (Ferrari e.a. 2006).

5.2. Soorteigen vocalisaties

Behalve de onmiddellijke, directe imitatie komt het ook voor dat een voorbeeldstimulus pas na lange tijd geïmiteerd wordt. Dat is uitgestelde imitatie. Dat komt voor bij leren door observeren en bij het verwerven van taal en vogelzang.

5.2.1. Mensen verwerven taalklanken

Imitatie bij taalverwerving

Het imiteren van klanken is onderdeel van de spontane taalverwerving door baby's (hoofdstuk 7.2.). Voor de leeftijd van 1 maand imiteren jonge baby's nauwelijks klanken, maar tussen de leeftijden van 2 en 5 maanden imiteren ze min of meer /m/, /a/ en /ang/ klanken (Kugiumutzakis 1999). Voor de leeftijd van 5 maanden zijn de geluiden zo onbepaald dat ze niet fonetisch beschreven kunnen worden. Van 5 - 10 maanden beginnen baby's steeds meer goed-gevormde klanken te produceren. Er zijn klanken die gemakkelijk gevormd worden door het menselijk spraakorgaan (de invloed van erfelijkheid), en die in de meeste talen voorkomen (tata, mama, papa), maar daarnaast gaan kinderen van 1 - 6 jaar steeds meer de klanken en de woorden van hun moedertaal imiteren (de invloed van de omgeving). Wellicht spelen hier spiegelneuronen een rol. Voor een leeftijd van 6 jaar kunnen kinderen ook de moeilijkere klanken uit hun moedertaal leren (zoals /sch/, /r/, /l/ en klikklanken). Als ze die klanken niet voor 6 jaar geleerd hebben door imitatie, kunnen ze deze later niet zonder accent uitspreken (hoofdstuk 7.2.).

Spontane imitatie - dialecten

In een normale situatie verwerven kinderen hun moedertaal in het lokale dialect volgens een voorspelbaar proces. Als mensen na het verwerven van hun moederdialect migreren naar een gebied met een ander dialect, nemen ze geleidelijk de klanken (fonemen) van het nieuwe dialect over (Payne 1980, Chambers 1992, Rys 2003). Dit leren mensen onbewust. Het is nog onbekend of mensen een tweede

dialect leren door het aanleren van een motorisch programma, of dat ze leren door terugkoppeling van de eigen klanken.

5.2.2. Imitatie bij vogels

Vogelzang

Er zijn meer dan 4000 soorten zangvogels. De wijze waarop zij hun soorteigen liedje verwerven varieert enorm (Marler 1997, Kroodsmas 1999, Nottebohm en Liu 2010). Voor bijna alle soorten zangvogels geldt: alleen als zij hun soorteigen liedje tijdens een gevoelige periode in hun jeugd gehoord hebben, kunnen zij als volwassen vogel hun soorteigen liedje produceren. Dit is een voorbeeld van uitgestelde imitatie: de voorbeeld-stimulus wordt in het geheugen opgeslagen, en veel later gebruikt voor imitatie van die stimulus. Ook bij vogels komen dialecten voor. Veel mannetjesvogels verlaten hun geboortegebied en vestigen zich als volwassene elders. Daar gaan ze het lokale dialect imiteren (Mundinger 1982, Slabbekoorn en Smith 2002).

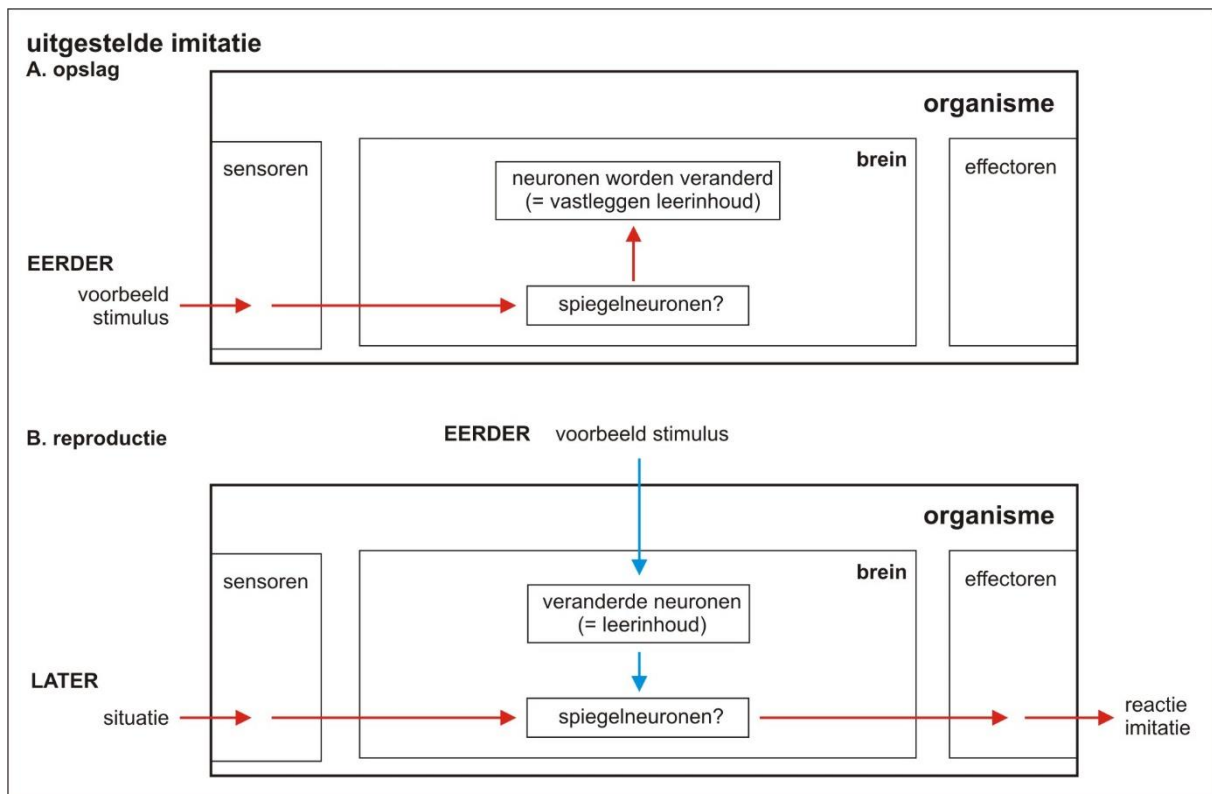
Imitatie van andere geluiden

Sommige vogels imiteren ook merkwaardige geluiden, waarbij het biologisch nut van die imitatie onduidelijk is. Dit betreft onmiddellijke en uitgestelde imitatie. Het was al lang bekend dat papegaaien en grasparkieten een menselijke stem kunnen imiteren. Spotvogels en beo's imiteren de meest bizarre geluiden: stemmen van mensen, kwakende kikkers, kettingzagen en ringtones, (Allard 1939, Bertram 1970, Baylis 1982).

5.3. Leren door observeren

Leren door observeren bij mensen

Mensen voeren vaak handelingen uit waarvan ze hebben gezien dat een ander die handeling uitgevoerd heeft. Het lijkt vrij eenvoudig voor dieren of mensen om een handeling te imiteren direct na het waarnemen van die handeling. Maar een handeling nadoen die men langere tijd geleden (bijvoorbeeld 24 uur) heeft waargenomen, is lastiger; dat is uitgestelde imitatie. Uitgestelde imitatie (na 24 uur) komt niet voor bij pasgeboren baby's, maar wel bij baby's van 9 maanden (Meltzoff 1988, Barr e.a. 1996). Hiertoe wordt een voorbeeld-stimulus in het geheugen opgeslagen en later gereproduceerd (figuur 8). Imitatie (leren door observeren) speelt een rol bij het verwerven van cultuureigen of sekse-eigen gedragingen (Mischel 1970). Door observeren leren mensen de gewoontes, gedragingen en andere kenmerken van de eigen cultuur (d.i. opvoeding en socialisatie, Clausen 1968).



Figuur 8. Bij uitgestelde imitatie wordt eerst een voorbeeldstimulus in het geheugen opgeslagen. Later leidt dit tot de productie van het imitatiegedrag. Wellicht spelen hier spiegelneuronen ook een rol.

Leren door observeren bij dieren

Ik onderscheid hier imitatie in het laboratorium en in het wild.

In het **laboratorium** kan men dieren leren te imiteren als er sprake is van beloning of reinforcement. Ik noem drie voorbeelden.

- Resusapen leren voedsel te bemachtigen door het gedrag van een soortgenoot te imiteren (Meunier e.a. 2007).
- Er was een simpele doolhof voor albinoratten waarin ze linksom of rechtsom konden gaan. Eerst was er een voorbeeld-rat die met voedselbeloning geleerd had linksom of rechtsom te gaan. Daarna waren er twee groepen 'volgratten': voor één groep werd de route van de voorbeeld-rat beloond, en voor de andere groep juist de andere route. Beide groepen leerden even snel (Miller en Dollard 1941). Dus met voedselbeloning kunnen ratten leren hetzij te imiteren, of juist iets anders te doen dan het voorbeeld.
- Japanse kwartels hadden geleerd voedsel te krijgen door hetzij op een plankje te pikken of er een poot op te zetten. Andere Japanse kwartels zagen hoe deze vogels op het plankje pikten of er hun poot op zetten en daarna voedsel kregen. Vervolgens imiteerden de observatie-kwartels hun voor-

beeld (Akins en Zentall 1996). Daarna werd dit experiment nogmaals uitgevoerd, met één groot verschil: de observatie-vogels namen niet waar dat de voorbeeld-vogels voedsel kreeg; in dat geval imiteerden ze niet meer (Akins en Zentall 1998).

In het **wild** is er imitatie van voedselvoorkeur, reactie op natuurlijke vijanden, de soorteigen vocalisatie en het lokale dialect. Deze imitaties in het wild komen automatisch voor zonder externe reinforcement bij allerlei verschillende diersoorten.

Imitatie door dieren, kritisch getoetst

Of een dier werkelijk een soortgenoot imiteert, is empirisch getoetst bij verscheidene soorten. **Chimpansees** kregen een apparaat waar ze op twee manieren voedsel uit konden krijgen: door een hendel op te tillen of door er een stok in te duwen. Duwen is gemakkelijker dan tillen. Voorafgaande aan het experiment had een chimpansee de til-techniek geleerd, en een andere de duw-techniek. Één van deze technieken werd getoond door deze chimpansees aan afzonderlijke chimpansees van verschillende groepen. De duw-groep imiteerde duwen, terwijl de til-groep eerst til imiteerde, maar later op duwen overging (Hopper e.a. 2007).

Criteria voor geïmiteerd gedrag

Om redenen vermeld in hoofdstuk 7.1, probeer ik niet 'imitatie' te definiëren, maar wel te operationaliseren. Om toetsbare uitspraken te doen over 'imitatie', besluit ik me te beperken tot gedrag. We zeggen dat individu B handeling C van individu A imiteert als aan de volgende voorwaarden is voldaan:

1. individu A maakt handeling/geluid M (*model*),
2. individu B is blootgesteld aan handeling/geluid M van individu A,
3. daarna maakt individu B handeling C (*copy*) die lijkt op handeling M,
4. in experimenten met vergelijkbare gedragingen is aangetoond dat het waarnemen van M door B een oorzaak is dat B handeling C uitvoert.

In een concrete situatie doen sociale dieren of mensen vaak ongeveer hetzelfde. Als het gedrag van individuen overeenstemt, moet uitgesloten worden dat dit vooral komt door de situatie. Als het gedrag vooral veroorzaakt wordt door het gedrag van groepsleden, spreekt men van 'sociaal bevorderd gedrag' (Clayton 1978). Er is geen strikt onderscheid tussen 'sociaal bevorderd gedrag' en imitatie, maar men spreekt vooral van 'sociaal bevorderd gedrag' bij gedragingen die deel uitmaken van het gebruikelijke gedragspatroon, en van imitatie bij ongebruikelijke gedragingen. Ik spreek alleen van imitatie als de vorm van handeling C grote overeenkomst vertoont met handeling M. Als handeling C frequenter is na waarnemen van handeling M dan zonder waarnemen van handeling M, maar een causale relatie is niet aangetoond, dan noem ik de handeling 'geïmiteerd*' (met een sterretje). Als een causale relatie door experimenten is aangetoond, gebruik ik het woord 'geïmiteerd' (zonder sterretje).

Penseelaapjes kregen een houten doos, waarvan de klep geopend kon worden door te trekken of te duwen om een stukje banaan te pakken; trekken was moeilijker dan duwen. Ze konden observeren hoe een andere penseelaapje door trekken of duwen de doos opende en de banaan pakte. In eerste instantie imiteerden alle penseelaapjes het voorbeeld, maar bij latere pogingen gingen de penseelaapjes over op duwen, de simpelste manier om de klep te openen (Bugnyar en Huber 1997). In een ander experiment met penseelaapjes waren er cilinders met een deksel dat met de hand of met de mond geopend kon worden. Een penseelaapje toonde het openen met de hand of de mond, en de observators imiteerde de handeling die ze gezien hadden (Voekl en Huber 2000).

Voor **lijsters** was een doos gemaakt met twee ronde gaten, en daarop een rode en zwarte stop. Die stoppen konden verwijderd worden door aan een lusje te trekken, of door ze omhoog te duwen. De lijsters konden kijken hoe een andere lijster op verschillende manieren de doos opende en toen een meelworm pakte. Later deden de lijsters na wat hun was voorgedaan: ze kozen de zelfde kleur stop, en ze trokken of duwden zoals hun voorbeeld (Campbell e.a. 1999).

We moeten concluderen dat vogels en apen in het laboratorium echt imiteren.

Imitatie of causale intelligentie?

Een onderzoeker had kisten gemaakt waarin chimpansees een beloning konden bemachtigen. Een mens deed voor hoe met een gereedschap de beloning bemachtigd kon worden; in deze demonstratie zaten relevante en

irrelevante handelingen. Sommige kisten waren ondoorzichtig, en andere doorzichtig; in de doorzichtige kisten kon men observeren welke handelingen relevant waren. Bij de ondoorzichtige kist imiteerden de chimpansees de relevante en de irrelevante handelingen, maar met de doorzichtige kist maakten ze minder irrelevante handelingen (Horner en Whiten 2005). Deze chimpansees imiteerden dus blind als ze de causale verbanden niet konden waarnemen, en ze imiteerden intelligent als ze die wel konden waarnemen (hoofdstuk 3.5.).

5.4. Besluit: imitatie

Er zijn veel verschillende vormen van imitatie en er zijn grote verschillen tussen diersoorten. Daarom is het zinloos om over 'imitatie' in het algemeen te spreken. Tabel 2 geeft een overzicht van de bijdrages van erfelijkheid, leren en intelligentie bij verschillende vormen van imitatie. Spiegelneuronen spelen waarschijnlijk een rol bij imitatie.

Vormen van imitatie en hun biologisch gevolg

Verskillende vormen van imitatie hebben ieder hun eigen biologische gevolgen. Al zijn niet al deze gevolgen rigoureus aangetoond, maar ze zijn wel plausibel.

- Directe imitatie bevordert vaak een **positieve sociale band**³. Dat zien we bij de interacties tussen moeders en baby's, bij volwassen mensen (spiegelen), bij chim-

³ Maar kinderen imiteren ook gebaren of woorden om anderen te plagen.

pansees en bij hofmakerij bij verscheidene soorten vogels. Mensen en chimpansees
Tabel 2. Bij sommige vormen van imitatie is er sprake van een erfelijke *template*, bij andere van leerprocessen, en bij weer andere van intelligentie.

	rol voor leren	erfelijke <i>templates</i>	erfelijke leersystemen	rol van intelligentie
directe imitatie				
spiegelen	-	ja	-	-
hofmakerij (synchroon of alternerend)	-	ja	-	-
groepsgedrag	-	ja	-	-
uitgestelde imitatie				
soorteigen vocalisaties	ja	ja	ja	-
lokaal dialect	ja	-	ja	-
leren door observeren	ja	-	ja	ja
gebruik gereedschap	ja	-	ja	ja
overdracht van cultuur	ja	-	ja	ja

imiteren vooral soortgenoten met wie ze een positieve relatie hebben. In het algemeen hebben mensen een voorkeur voor 'ons soort mensen'. Ook dieren hebben een voorkeur voor verwanten en soortgenoten. Die identificeren ze door het uiterlijk en gedrag, en op basis van inprenting en *phenotype matching* (hoofdstuk 3.2.).

- Uitgestelde imitatie van soorteigen vocalisaties bevordert het **verwerven van soorteigen vocalisaties**. Dat zien we bij het verwerven van de moedertaal bij mensen (hoofdstuk 7.2.), of van het soorteigen liedje bij zangvogels.
- Leren door observeren bevordert het **snel, efficiënt leren** omdat het individu dan niet alle fouten of ontdekkingen van zijn groepsleden zelf hoeft te maken. We zien het nut van leren door observeren bij het leren herkennen van goed voedsel (hoofdstuk 3.2.), en bij het maken en gebruiken van gereedschap (hoofdstuk 3.5.).
- Leren van natuurlijke vijanden door observeren is **veiliger leren** dan door eigen ervaring. Jonge dieren reageren op veel stimuli die kunnen wijzen op gevaar, met vluchten of verbergen. Later leren ze van soortgenoten de echte natuurlijke vijanden herkennen, en adequaat reageren op die afzonderlijke vijanden (hoofdstuk 3.2.),
- Door observeren kan men leren dat in een bepaalde situatie een **doel bereikt** kan worden. Vervolgens kan men bezien hoe in de huidige situatie het doel bereikt kan worden.

Imitatie en rijping

Neonatale imitatie is bij de geboorte aanwezig; dit is erfelijk* gedrag, en geen rijping. Spiegelen treedt pas op latere leeftijd op, wat wel

rijping betreft. Vogels en primaten vertonen op latere leeftijd uitgestelde imitatie, wat op rijping wijst. Het aanleren en reproduceren van de soorteigen vocalisaties, treedt op latere leeftijd op, wat rijping betreft. Dat geldt ook voor het aanleren door observeren wat goed voedsel en natuurlijke vijanden zijn. Het hangt af van de soort wat en wanneer individuen gaan imiteren. Imitaties op latere leeftijd kunnen het best verklaard worden door de hypothese van erfelijke*, gespecialiseerde soorteigen imitatie systemen van neuronen in de hersenen met een eigen sensitieve periode waardoor zoogdieren en vogels welomschreven gedragingen imiteren.

6. Vogels maken nesten

Algemeen

Er is een enorme variatie tussen vogelnesten (Collias en Collias 1984). Sommige soorten maken nesten op de grond, in holen, in bomen of struiken, drijvend op het water of op steile kliffen. Aan het ene uiterste zijn er simpele holletjes in het zand, zoals van zilvermeeuwen, en aan het andere uiterste staan de zorgvuldig gevlochten nesten van de weervogels. Sommige soorten gebruiken takjes of halmen, andere modder, andere speeksel of spinnenweb. Omdat er soorteigen patronen zijn in de vogelnesten, gaat men ervan uit dat nestbouw vooral een erfelijke* eigenschap van vogels is. Door soortkruisingen van dwergpapegaaien is aangetoond dat het transport van nestmateriaal vooral erfelijk is (hoofdstuk 3.1.). Maar ook de omgeving speelt een rol: soms broeden individuen van één soort op de grond als er geen roofdieren zijn, en in bomen als die er wel zijn (Collias en Collias 1984).

Zebravinkjes

Voor een experiment zijn sommige zebravinkjes uitgebroed in nestkastjes en andere in halfronde metalen nestcupjes met gevlochten nestmateriaal. Later maakten alle zebravinkjes nestjes in nestcupjes, ongeacht hoe ze uitgebroed waren (Sargent 1965). Als ze de keuze hadden tussen nestcupjes en nestkastjes hadden ze een erfelijk* voorkeur voor cupjes. Ze werden uitgebroed in nestjes van rode, groene of bruine jute stroken, maar ze verwierpen later de rode stroken, ongeacht hoe ze uitgebroed waren. Als ze de keuze hadden, gebruikten ze stroken in de kleuren groen en bruin. Als ze in een donker nestkastje waren uitgebroed, vertoonden ze enige voorkeur voor een donkere ruimte; dus ervaring bij het opgroeien speelt deels een rol bij het kiezen van een broedruimte. Als zebravinkjes geobserveerd hebben dat een bekend en een onbekend mannetje een nest bouwen, selecteren ze het nestmateriaal dat het bekende mannetje gebruikt had (Guillette e.a. 2017). Als zebravinken de keuze hebben tussen flexibele of stijvere draden, kiezen ze de stijvere. Ongeacht van welk materiaal ze eerder een nest gebouwd hebben, prefereren ze later toch de stijvere draden. Deze voorkeur ontstaat doordat ze kennelijk betere ervaringen hadden met stijvere draden, en de inferieure flexibele draden verwierpen (Bailey e.a. 2014).

Weervogels

Weervogels zijn kleine tropische zangvogels, verwant aan de mussen. Weervogels maken de meest complexe nesten van alle vogels. De mannetjes bouwen het nest, vooral van smalle stroken gras van 20 – 40 cm die ze afscheuren; ze vlechten deze stroken zorgvuldig tot een afgedekt nest met meestal een toegangsbuis aan de onderkant (Collias en Collias 1984). Als eitjes van een weervogel door kanaries in een kanariënest worden uitgebroed, gaan de weervogels later toch het normale weervogel-nest maken, zonder dat ze dit ooit waargenomen hebben – dat is dus een erfelijk* patroon. Jonge weervogels manipuleren al na enkele weken allerlei dingen die als nestmateriaal gebruikt kunnen worden; dat doen ze meer dan andere vogelsoorten. Ze selecteerden daarvoor lange, groene, flexibele slierten. Na 10 weken houden de vrouwtjes daarmee op, terwijl de mannetjes dat steeds vaker doen. Dit instinctief manipuleren van nestmateriaal door jonge vogels is belangrijk voor het ontstaan van volwassen nestbouw. Als ze pas na hun eerste levensjaar nestmateriaal krijgen, kunnen ze aanvankelijk geen nest maken, maar na enkele maanden 'oefenen' maken ze een volwaardig nest. Als ze pas na hun tweede

levensjaar nestmateriaal krijgen, zullen ze in hun leven geen fatsoenlijk nest meer maken (Collias en Collias 1973). Als een weervogel uit het nest wordt gehaald voordat zijn ogen opengaan, en met de hand wordt grootgebracht zonder dat hij ooit andere weervogels of hun nesten waarneemt, maar wel met nestmateriaal opgroeit, gaat hij een normaal nest maken, al doet hij dat iets later dan sociaal opgegroeide soortgenoten (5 versus 4 maanden). Een normale ontwikkeling veronderstelt een normale omgeving, al zijn de gevolgen van sommige abnormaliteiten groter dan van andere. Als kanaries of weervogels opgroeien zonder nestmateriaal gaan ze abnormaal gedrag vertonen (Hinde en Matthews 1958).

Sociaal leren en nestbouw

Er zit een element van sociaal leren in het bouwen van nesten. Jonge mannetjes zebravinkjes die niet eerder een nest gemaakt hadden, hebben uit zichzelf een voorkeur voor oranje of roze draadjes. Er werden nieuwe paartjes gevormd, en ieder paartje observeerde dat een ervaren paartje een nest bouwde. Dat ervaren paartje gebruikte juist een andere kleur dan de voorkeurskleur van het observerende mannetje. Er waren twee verschillende situaties: (1) het observerend mannetje had 9 maanden in dezelfde kooi geleefd als het demonstratie-mannetje, of (2) beide mannetjes waren vreemden voor elkaar. Van de mannetjes die een bekend mannetje geobserveerd hadden, veranderde wel 84% van voorkeur, maar bij observatie van het gedrag van een onbekende slechts 33% (Guillette e.a. 2016). Dus zebravinkjes leren deels hun nesten bouwen door observatie, en dat werkt het beste als ze het gedrag van een bekend mannetje observeren.

De nesten worden steeds beter

Vogels bouwen het eerste broedjaar vaak vrij gebrekkige nesten, waardoor relatief veel eieren of jongen verloren gaan. Dat geldt voor veel verschillende vogelsoorten, ook voor weervogels (Walsh e.a. 2009). De broedjaren erna maken vogels betere nesten. Mannetjes en vrouwtjes duiven die nog niet eerder gebroed hebben en geen nestmateriaal hebben, leggen hun eieren op de grond en broeden die uit. Een paartje dat eerder in een nest gebroed heeft, zal niet op de grond broeden (Craig 1918). Een onervaren duif heeft problemen om een nest te maken, en als hij voor die tijd een kant-en-klaar nest aangeboden krijgt, herkent hij dit eerst niet als een nest. Als hij op zijn zoektocht ook dit nest uitprobeert, gedraagt hij zich meteen als 'een duif met een nest'. Lorenz (1937) beschrijft raven die allerlei nestmateri-

aal uitproberen, en zo het beste nestmateriaal ontdekken. Nestbouwen door vogels is flexibel, doelgericht gedrag waarbij leren een rol speelt; daarmee is voldaan aan de criteria voor intelligent gedrag (hoofdstuk 3.5.).

Nestbouwen: erfelijkheid, rijping, oefenen, leren en intelligentie

Bovenstaande observaties kunnen het best verklaard worden door de hypothese van een erfelijk*, gespecialiseerd, intelligent systeem van neuronen in de hersenen van vogels voor nestbouw. Er is enige soorteigen voorkeur voor de plaats, vorm en materiaal van het nest, maar individuen kunnen daarvan afwijken. Er is een sensitieve periode: bij veel vogelsoorten moeten jonge vogels nestmateriaal kunnen manipuleren om een nest te maken; als ze in deze sensitieve periode geen nestmateriaal hebben kunnen manipuleren, zullen ze geen goed nest meer bouwen. Nestbouw is deels instinctief; Darwin (1859) en James (1890) wisten al dat veel instinctief gedrag niet star is, maar dat er enige variatie in instinctief gedrag voorkomt. Vogels bouwen in opeenvolgende jaren betere nesten; rijping, training en intelligentie spelen hier een rol. In de loop van de evolutie is het voordelig dat nestbouw flexibel is. Immers in de loop van 1000-den jaren is het onvoorspelbaar welk nestmateriaal en welke locatie voorhanden zijn, welke bedreigingen van roofdieren er zijn, en of bescherming tegen koude, hitte of regen gewenst is.

7. Besluit: rijping

Erfelijk

In de wetenschappelijke literatuur zien we claims dat een eigenschap erfelijk is, of dat een verband of gedrag aangeleerd is, of het product van rijping. Hier is de eis gesteld dat dergelijke claims empirisch onderbouwd dienen te worden. Empirische onderbouwing van wetenschappelijke claims schept meestal duidelijkheid in langdurige wetenschappelijke discussies.

Rijping ontstaat 'vanzelf'

Kenmerkend voor rijping is dat op een soorteigen leeftijd bepaald gedrag 'vanzelf' ontstaat, of dat individuen dan pas 'vanzelf' iets gaan leren. Rijping weerspiegelt de soorteigen ontwikkeling van het zenuw- en hormoonstelsel die grotendeels door genen gestuurd wordt. De rijping verloopt 'vanzelf', als de omgeving voldoende normaal is. Als kuikens opgroeien zonder dat ze kunnen pikken, of weervogels of kanaries zonder nestmateriaal, ontstaat daardoor gestoord gedrag. Bij sociale dieren, inclusief de mens, verloopt de geslachtsrijpheid normaal als er tijdens de adolescentieperiode soortgenoten met normaal gedrag aanwezig zijn. Verregaande sociale isolatie leidt tot grote gedragsproblemen (Harlow 1965).

Sensitieve periode

Er is een sensitieve periode voor het voedsel-pikken van kuikens, het vermijden van hoogtes door allerlei dieren, het vliegen van vogels, de nestbouw door vogels, het herkennen van soortgenoten, en het verwerven van de soorteigen vocalisaties bij vogels en mensen. Die sensitieve periodes weerspiegelen afzonderlijke erfelijke*, gespecialiseerde, soort-eigen rijpingssystemen. Als dieren in de sensitieve periode niet een bepaald gedrag hebben kunnen vertonen, of niet aan bepaalde stimuli zijn blootgesteld, zullen ze het normale soort-eigen gedrag niet meer produceren. Zo'n erfelijk* rijpingssysteem veronderstelt dat in de ontwikkeling voorgeprogrammeerde zenuwverbindingen aangelegd kunnen worden. Dat loopt alleen goed als de dieren opgroeien in een voldoende normale omgeving.

