

# **De evolutie van de aard van de mens**

**Paul A.M. van Dongen, 2021**



Voor mijn dierbaren:  
Ans, Frederieke, Marcella

Ter nagedachtenis aan Paul A.J. Timmermans

© Paul A.M. van Dongen (eigen uitgave)

Tilburg 2021

ISBN 978-90-9032049-6

De hoofdstukken van dit boek kunnen worden gedownload van [www.paulamvandongen.nl](http://www.paulamvandongen.nl)

Afbeelding op de omslag: Anna Nielsen: The Quest 2000

## Inhoudsopgave

	<b>Inhoudsopgave</b>	1
	<b>Voorwoord</b>	3
1.	<b>Inleiding</b>	9
2.	<b>Evolutie en verspreiding van de mens</b>	19
	2.1. Evolutie van de Hominiden	21
	2.2. Verspreiding van de mens over de aarde	37
	2.3. Worden mensen langer en slimmer?	71
3.	<b>Erfelijkheid, leren, rijping of verstand</b>	101
	3.1. Reflexen, instinct, spontaan gedrag	105
	3.2. Leren	137
	3.3. Rijping van gedrag	169
	3.4. Persoonlijkheid bij mensen en dieren	191
	3.5. Intelligenties bij dier en mens	211
	3.6. Mensen zijn ook irrationeel	257
4.	<b>Evolutie van sociaal gedrag</b>	283
	4.1. Aangrijpingspunt van natuurlijke selectie	287
	4.2. Modellen en spelen	299
	4.3. Geen altruïsme of egoïsme, maar relaties	309
5.	<b>Voortplanting, seks, liefde</b>	339
	5.1. Sociaal en seksueel gedrag	341
	5.2. Inteelt, uitteelt en incest	375
	5.3. Diepe wortels van Liefde	417
6.	<b>Groepen en groepsgeweld</b>	439
	6.1. Gewelddadig of vreedzaam?	441
	6.2. Groepsgeweld en oorlog	455
	6.3. De Loyaliteitshypothese	481
7.	<b>Taal</b>	493
	7.1. Signaal en betekenis	495
	7.2. Taal	507
	7.3. Magische zinnen	555
8.	<b>Religie</b>	567
	8.1. Ontstaan van religie, biologie	569
	8.2. Ontstaan van religie, cultuur	579
	8.3. Mensen en andere dieren	605
9.	<b>Besluit</b>	617
10.	<b>Aanhangsel</b>	625
	10.1 Formele en empirische wetenschappen	627
	10.2 Causaliteit	637
	10.3 Brein en psyche	677
	10.4 Claims van <i>a priori</i> kennis	703
	Referenties	715
	Alfabetisch register	795
	Afkortingen	808



## 0. Voorwoord

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Dit boek staat bol van de feiten.*

### Samenvatting

In biologische evolutie ontstaan nieuwe varianten doordat allelen voor minder geschikte varianten geëlimineerd worden. Sommigen noemen dat ‘vooruitgang’, maar je kunt vooruitgang in biologische evolutie niet definiëren, zonder antropocentrische opschepperij.

Wetenschappelijke vooruitgang is alleen mogelijk als foutieve opvattingen (liefst snel) geëlimineerd kunnen worden. Dat kan alleen als de uitspraken zo geformuleerd zijn dat ze getoetst kunnen worden door logica en waarneming. Ik streef ernaar zoveel mogelijk toetsbare uitspraken te doen.

Mijn uitgangspunt is: als een wetenschapper iets claimt, dan moet hij of zij die claim onderbouwen. Dus: toon maar aan in welke mate een eigenschap erfelijk is. Toon maar aan dat een eigenschap verworven is.

- Inleiding
- 1. Uitgangspunten
  - 1.1. Natuurwetenschappelijk realisme
  - 1.2. Beleving en kennis
  - 1.3. Ontologie
  - 1.4. Mentale processen en doelstellingen
- 2. Dankwoord

### Inleiding

Toen ik 14 jaar was, wilde ik begrijpen wat de mens voor een wezen was. Daarom ben ik biologie, hersenwetenschap, ethologie, biofysica, evolutie en vergelijkende psychologie gaan bestuderen. Volgens mij is het schrijven van een boek over een onderwerp de beste manier om dat onderwerp te begrijpen. Nu ik 71 jaar ben, zijn mijn gedachten zover gevorderd als in dit boek verwoord wordt.

Dit boek is zo geschreven dat de afzonderlijke hoofdstukken los van elkaar in willekeurige volgorde gelezen kunnen worden.

Van teksten in andere talen dan het Nederlands geef ik eigen vertalingen, tenzij een Nederlandse vertaling gepubliceerd is. Van teksten in andere talen dan het Engels verwijs ik naar een Engelse vertaling, waarbij ik de namen van de auteur en de vertaler als ‘auteurs’ vermeld.

### 1. Uitgangspunten

#### 1.1. Natuurwetenschappelijk realisme

##### Natuurwetenschappelijk realisme

Uitgangspunt van dit boek is het natuurwetenschappelijk realisme (Bunge 2006). Dat is het uitgangspunt dat er een externe wereld bestaat, die onafhankelijk van onze waarneming is, en die bestond voordat er mensen of dieren waren. Mensen en dieren kunnen kennis verwerven van die externe wereld door empirie (d.i. waarnemingen en experimenten) en logisch nadenken<sup>1</sup>. Een consequent empirisme leidt tot getoetste kennis over de externe wereld, maar die getoetste kennis kan niet absoluut zeker (‘waar’) zijn. In dit boek toon ik dat er veel erfelijke verbanden zijn, zoals reflexen, en instinctief gedrag, en erfelijke sensorische, motorische en intellectuele vermogens.

Het natuurwetenschappelijk realisme onderscheidt zich van het naïeve realisme:

- Volgens het naïeve realisme: (1) zijn tijd en ruimte absoluut, (2) is de wereld zoals we die waarnemen, (3) is de wereld fundamenteel regelmatig, en (4) veroorzaken fysische processen mentale processen en *vice versa*.

<sup>1</sup> Het realisme is de leer dat er een uitwendige wereld bestaat. Het empirisme is de methode om deze uitwendige wereld te kennen.

- Volgens het natuurwetenschappelijk realisme: (1) zijn tijd en ruimte relatief, (2) levert onze directe waarneming een beperkt en vertekend beeld op van de wereld, (3) is de wereld op microschaal (kwantummechanica) niet in overeenstemming met onze macroscopische waarneming, en (4) is de relatie tussen fysische processen en mentale processen onduidelijk.

### Het elimineren van allelen en ideeën

In biologische evolutie zijn organismen beter aangepast geraakt aan hun omgeving, doordat allelen voor minder aangepaste eigenschappen geëlimineerd zijn; dat proces noemen we 'natuurlijke selectie'. Biologische evolutie komt tot stand door het elimineren van allelen. In de evolutie zijn die allelen succesvol die gemiddeld meer kopieën in de volgende generaties nalaten, dan alternatieve allelen van hetzelfde gen. Sommige auteurs menen dat biologische evolutie gelijk is aan vooruitgang (Spencer 1857, Wallace 1889, 1910, Teilhard de Chardin 1941, Huxley 1942), maar dat is een vrijblijvende uitspraak zolang men geen onpartijdige, toetsbare omschrijving heeft van 'vooruitgang'. Wetenschap is het elimineren van hypothesen en theorieën. In een echt empirische wetenschap worden hypothesen en theorieën verworpen, doordat algemeen geaccepteerde observaties niet in overeenstemming zijn met die hypothesen en theorieën. Algemeen meent men dat er vooruitgang is in wetenschap en techniek: we kennen en kunnen steeds meer – dankzij het elimineren van foutieve opvattingen<sup>2</sup>. Als foute uitspraken niet meer geëlimineerd kunnen worden, stopt wetenschappelijke vooruitgang. Maar sommige auteurs doen expres niet-toetsbare uitspraken, zodat niemand hun fouten kan aantonen.

Door het elimineren van minder geschikte allelen en minder geschikte ideeën vindt biologische evolutie plaats, en accumuleert getoetste kennis.

### Toetsbare en magische uitspraken

Wetenschappers kunnen getoetste kennis accumuleren door foute ideeën te elimineren. Maar dan moet men wel zinnen formuleren waarvan een ander gemakkelijk kan ontdekken of ze strijdig zijn met observaties of logica. Dat zijn toetsbare zinnen.

Het alternatief is formuleren van magisch zinnen (hoofdstuk 7.3.). Dat is gebruikelijk in het postmodernisme, maar ook daarbuiten formuleren sommige auteurs (soms onbedoeld)

<sup>2</sup> Juist zoals definitieve bevestiging onmogelijk is in de empirische wetenschap (Carnap 1936), zo is ook definitieve verwerping onmogelijk.



Figuur 1. Een overzicht van belevingen.

magische zinnen. Magische zinnen hebben voor- en nadelen.

- Een voordeel is dat veel mensen dergelijke zinnen mooi vinden.
- Een nadeel is dat niemand kan aantonen dat je ongelijk hebt. (Sommige auteurs vinden dit juist een voordeel.)
- Een nadeel is dat dergelijke zinnen het accumuleren van getoetste kennis belemmeren.

Ik blij proberen mijn wetenschappelijke ideeën zoveel mogelijk te verwoorden in zinnen, die eenvoudig getoetst kunnen worden door logica of observaties (of wetenschappelijke publicaties). Dan worden de zinnen simpel en stellig<sup>3</sup>.

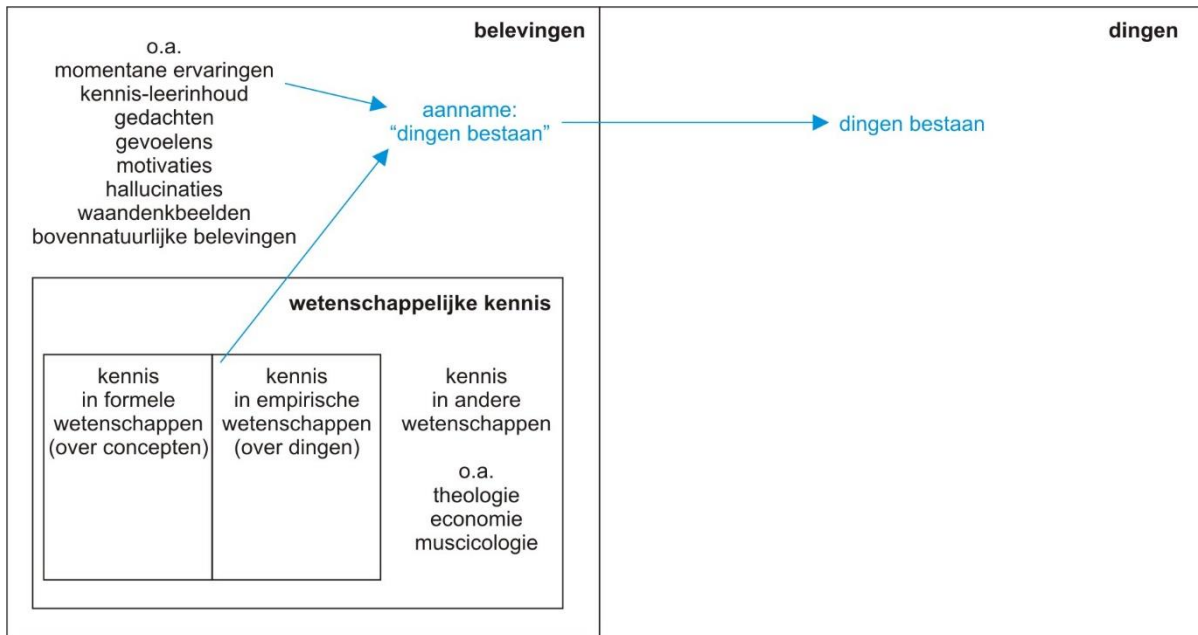
## 1.2. Beleving en kennis

### Het ontstaan van kennis

Figuur 1 geeft een overzicht van de samenhang in belevingen. Er zijn verschillende types belevingen die voor alle mensen gelden, zoals gevoelens, gedachten, motivaties, momentane ervaringen en kennis. Deze belevingen benoem ik hier zonder ze te definiëren; het zijn immers basisbegrippen (Goddard en Wierzbicka 2007). Daarnaast zijn er belevingen die alleen bij sommige mensen optreden, zoals hallucinaties, waandenkbeelden, inspiratie of godservaringen. In hoofdstuk 3.2. is toegelicht hoe private, subjectieve kennis bij mensen en dieren ontstaat op basis van ervaringen en door erfelijke gespecialiseerde leersystemen.

<sup>3</sup> Dergelijke zinnen klinken voor sommigen arrogant en dogmatisch, maar dat zijn ze juist niet.





Figuur 2 .Een overzicht van belevingen, plus de aanname dat externe dingen bestaan.

Als verscheidene mensen subjectieve kennis hebben van hetzelfde tafereel, kunnen zij gelijkaardige subjectieve kennis hebben. Door over die waarnemingen te spreken kunnen ze ontdekken dat ze gelijkaardige kennis hebben. Dat noemt men intersubjectieve kennis.

### Wetenschappelijke kennis

Systematisch geordende intersubjectieve kennis is wetenschappelijke kennis. In hoofdstuk 10.1 heb ik het onderscheid tussen formele en empirische wetenschappen voorgesteld. Formele wetenschappen zijn bijvoorbeeld logica, wiskunde en formele taalkunde. Empirische wetenschappen zijn bijvoorbeeld fysica, chemie, biologie en onderdelen van de psychologie. Daarnaast zijn er vormen van wetenschap die niet tot de formele en empirische wetenschappen gerekend worden. Daarbij kan men denken aan theologie, economie en musicologie (figuur 1). Dit alles betreft kennis, dus mentale processen.

### Het bestaan van een externe wereld

Het onderzoek naar een (eventuele) externe wereld is empirisch onderzoek, dus uiteindelijk op basis van mentale gebeurtenissen. Op basis van belevingen kan men wel een theorie formuleren over het bestaan van een externe wereld, maar mensen kunnen niet verder komen dan een mentale theorie. Mensen en dieren gaan er bij voorbaat van uit dat er een externe wereld bestaat, los van de waarneming ervan, en we gaan ervan uit dat deze externe wereld blijft bestaan, ook als wij niet meer bestaan (Hume 1748, p. 137). Dieren reageren

op die externe wereld alsof die bestaat - en dat is maar beter ook, anders waren ze uitgestorven. Maar bedenk: het is een **aanname** dat een externe wereld bestaat, en het idee dat een externe wereld bestaat, is een mentale gebeurtenis (figuur 2).

### Niet compromisloos

Als men ervoor kiest om uitsluitend toetsbare zinnen te formuleren (Carnap 1936), kan men over bepaalde begrippen niet spreken (Wittgenstein 1922 [7]). Dit betreft onder ander begrippen die verwijzen naar mentale processen, of naar bovennatuurlijke krachten of wezens. Als men toch per sé over belevingen, zielen of goden wil spreken, dan geeft men noodzakelijkerwijs op dat deze uitspraken toetsbaar zijn door logica of empirie.

Dit boek is niet helemaal compromisloos. Ik streef er wel naar om toetsbare uitspraken te doen. In de meeste stukken vermijd ik daarom mentale termen, maar op onderdelen slaag ik daar niet in. Dat betreft bijvoorbeeld besprekingen van kennis, verliefdheid en jaloezie, en doelstellingen (hoofdstukken 3.2., 5.1. en 7.2.).

- Voor 'kennis' heb ik verdedigd dat het begrip 'kennis' gelijk is aan 'leerinhoud', en dat is wel toetsbaar.
- Bij verliefdheid en jaloezie is er zo'n directe koppeling tussen deze woorden en belevingen, dat er geen eenvoudige andere woorden voor die belevingen bestaan. Men kan proberen gedragscriteria te formuleren voor verliefdheid of jaloezie, maar die gedragscriteria falen als mensen erin slagen hun

verliefdheid of jaloezie te verbergen - en dat lukt vaak.

- Sommige doelstellingen zijn afgeleid van biologische doelen zoals overleven, voortplanten of het bevoordelen van je verwanten. Maar bij sommige aspecten van taalverwerving heb ik concrete intenties van peuters gepostuleerd, en deze zijn fundamenteel niet toetsbaar.

Verder zijn er meer speculatieve hoofdstukken over het ontstaan van taal (hoofdstuk 7.2.), het ontstaan van religie (hoofdstuk 8.2.) en over magische zinnen (hoofdstuk 7.3.).

### 1.3. Ontologie

#### Waaruit bestaat de wereld?

Bunge (1977, p. 152) somt enkele recente antwoorden op van filosofen op de vraag 'waaruit bestaat de wereld?'

1. De wereld bestaat uit belevingen (Mach 1886, 1897).
2. De wereld is het geheel van feiten (Wittgenstein 1922).
3. De wereld bestaat uit elementaire belevingen (Carnap 1928).
4. De wereld is het totaal van processen (Whitehead 1929).
5. De wereld is het totaal van individuen van alle soorten (Goodman 1956).
6. De wereld bestaat uit lichamen en personen (Strawson 1959).
7. De wereld bestaat uit fysieke dingen (Carnap and George 1967).
8. De wereld is de opeenhoping van alle dingen (Bunge 1977, p. 152).

Hierin zijn enige patronen.

1. Voor Mach (1886) en de vroege Carnap (1928) zijn **belevingen** het uitgangspunt voor hun ontologie. En belevingen zijn inderdaad het begin van alle kennis.
2. Voor Wittgenstein (1922) en Whitehead (1928) zijn **gebeurtenissen** het uitgangspunt voor hun ontologie.
3. Voor Goodman (1956), Strawson (1959), de late Carnap (1967) en Bunge (1977) zijn **concrete dingen** het uitgangspunt voor hun ontologie.

Ik kies het uitgangspunt van Bunge (1977) voor een ontologie, omdat dit uitgangspunt het best te verenigen is met natuurwetenschap. Bunge merkt op dat dit uitgangspunt uit de mode is bij filosofen, hoewel ook Carnap in de tweede uitgave van *"Der logische Aufbau der Welt"* concrete dingen als uitgangspunt kiest: *"Ik overweeg nu vooral een vorm die als basiselementen fysieke dingen bevat, en als basisconcepten observeerbare eigenschappen en*

*relaties van zulke dingen. Een van de voordelen van deze basis is het feit dat hier een grotere mate van intersubjectieve overeenstemming is, vergeleken met de eigenschappen en relaties van de vermelde soort. Alle concepten die wetenschappers in hun presystematische talige communicatie gebruiken, zijn van deze soort. Dus een constructiesysteem met deze basis lijkt vooral geschikt voor een rationele reconstructie van de begrippensystemen van de empirische wetenschappen."* (Carnap en George 1967, p. vii-viii). *"Niettemin moeten we wel toegeven dat geen van de (andere bovenvermelde) visies continu met de natuurwetenschap is, en dus is geen ervan waardig om te behoren tot de wetenschappelijke metafysica. [...] de visie dat de wereld bestaat uit feiten, of gebeurtenissen of processen, is niet verenigbaar met de fysische kosmologie, en kan de begrippe feit, gebeurtenis of proces niet verhelderen."* (Bunge 1977, p. 152). Met de late Carnap en Bunge kies ik voor deze ontologie. Er zijn wel verregaande consequenties. (1) In dit ontologische stelsel is geen plaats voor bovennatuurlijke wezens of bovennatuurlijke krachten. Dus in dit ontologische stelsel kunnen we niet eens spreken over bovennatuurlijke wezens of krachten <sup>4</sup>. (2) Volgens mij is er in dit ontologisch stelsel geen plaats voor mentale gebeurtenissen (hoofdstuk 10.3), hoewel Davidson (1963, 1995) en Bunge (1977) die mening niet delen.

#### Een aanname als uitgangspunt van de gekozen ontologie

De natuurwetenschap gaat niet over belevingen. Daarmee staan belevingen buiten de fysica: belevingen zijn niet-fysisch; belevingen zijn buiten-fysisch, metafysisch of bovennatuurlijk. Belevingen zijn wel het onderwerp van psychologie volgens William James (1890), maar niet van de psychologie volgens John Watson (1924). Alle kennis zijn mentale processen, en men kan **aannemen** dat er een uitwendige wereld van dingen bestaat met de eigenschappen en toestanden die wij waarneemen. Vervolgens is de uitwendige wereld het uitgangspunt van de gekozen ontologie. Men kan betogen dat het een zwaktebod is om zo'n aanname als uitgangspunt van een ontologie te kiezen. Het enige excuus is (dat alleen geldig is binnen de gekozen ontologie): als onze verre voorouders niet geleefd hadden alsof een uitwendige wereld bestaat, zouden ze uitgestorven zijn. Dan zouden wij niet bestaan – en geen mentale processen hebben. Dat is ook het enige verweer van Hume tegen het scepticisme.

<sup>4</sup> Er zijn denkers die dat winst vinden.

## 1.4. Mentale processen en doelstellingen

### Belevingen als oorzaak van gedrag?

Het antwoord op de vraag of mentale processen gedrag veroorzaken, is gekoppeld aan de visie over het verband tussen mentale en fysieke processen, het *brain-mind* standpunt (dit wordt uitgewerkt in hoofdstuk 10.3). In eerste instantie was het gebruikelijk om uitspraken in de psychologie te verwoorden in termen van mentale processen, zoals belevingen, emoties en intenties (James 1890). Maar John Watson (1913, 1924), Karl Lashley (1923) en Burrhus Skinner (1938, 1953) verwierpen het gebruik van mentale termen in wetenschappelijke teksten, omdat deze termen subjectief zijn en niet-toetsbaar. Volgens Frans de Waal is het belangrijk *“om vragen die toch niet beantwoord kunnen worden, te vermijden, en om emoties te beschouwen als mentale en lichamelijke toestanden die gedrag bevorderen dat past bij de uitdagingen van de omgeving. [...] Het taboe dat zolang geregeerd heeft in het gedragsonderzoek van dieren, lijkt verouderd.”* (de Waal 2011, p. 191). Volgens mij produceer je juist onbeantwoordbare vragen, als je emoties tegelijk als mentale en lichamelijke toestanden beschouwt. Er is niet zozeer een taboe op dergelijke woorden, maar het is een tactische, verstandige spelregel om vervelende oeverloze discussies te vermijden over onderwerpen die toch niet opgelost kunnen worden.

In de biologie komen veel doelmatige dingen en processen voor, en ook doelgerichte processen. Het was lang de vraag of dit het gevolg kon zijn van causale processen. In hoofdstuk 10.2 licht ik toe dat natuurlijke selectie doelmatige organen en doelmatig gedrag kan produceren, en dat terugkoppelsystemen doelgerichte processen kunnen produceren, uitsluitend op basis van causale processen. Als ik doelstellingen als oorzaak van gedrag accepteer, bedoel ik niet doelstellingen als mentaal proces (= *purpose*), maar doelstellingen als fysieke hersenprocessen (= *goals*), die het gevolg zijn van terugkoppelsystemen.

Mensen en dieren vertonen ook intelligent gedrag. Ik heb operationele criteria verwoord dat men gedrag 'intelligent' kan noemen (hoofdstuk 3.5.). Psychologen noemen dat 'cognitief'.

Ik betoog dat intelligent gedrag kan ontstaan uitsluitend door causale processen.

In dit boek speel ik zoveel mogelijk het spel van oplosbare, toetsbare uitspraken (Carnap 1936, Medawar 1967). Daarom vermijd ik zoveel mogelijk te spreken over belevingen of mentale processen. Omdat belevingen uitsluitend toegankelijk zijn voor 'de belever' (Carnap 1928, § 140), zijn belevingen niet toetsbaar. Bovendien wil ik hier mensen en dieren vergelijken, maar men kan zeker geen toetsbare uitspraken doen over belevingen van dieren. Dat wil niet zeggen dat ik belevingen onbelangrijk vind. Integendeel. Voor een individuele mens zijn belevingen **het enige** dat belangrijk is, want belevingen zijn het enige dat een individuele mens kan ervaren.

## 2. Dankwoord

Ik heb feedback gekregen van goede critici, die deskundig zijn, erop gericht zijn de tekst te verbeteren, en in opvattingen voldoende afwijken van mij om geestelijke inteelt te vermijden.

Vooral Paul Timmermans (overleden 11 maart 2019) heeft veel tijd en energie besteed om mij van oppervlakkige en te snelle ideeën te weerhouden, en om de formuleringen precies te maken. Zonder zijn grondige inbreng zou dit boek fundamenteel slechter geworden zijn. In de voorbereiding van deze tekst zijn de vele gesprekken met Sjaak Bloem en Joost Stalpers zeer aangenaam en nuttig geweest. Bedankt.

Robbert Wapenaar heeft de Excell®-sheet gemaakt waarmee ik normale verdelingen en gamma-verdelingen kan afbeelden op basis van de waardes van het gemiddelde en de standaard deviatie.

Dankzij Margot van Gils is het Nederlands veel soepeler geworden. Helen Dupuis heeft mij gestimuleerd om storende elementen uit de tekst te verwijderen.

Verder hebben gesprekken met allerlei personen in de loop van de tijd mijn ideeën aangescherpt. Dit betreft onder andere Willem Schouten, Joep Rietveld (voor Grieks), George Smits, Harrie de Swart, Ger van Roij, René Vugts, Herman Philipse, en mijn dierbaren: Frederieke, Marcella en Ans van Dongen. De reacties van leden van de Wetenschappelijke Kring Tilburg bij lezingen over deze opmerkingen zijn (onder dankzegging) verwerkt.

## Voorwoord bij de 2<sup>e</sup> uitgave

Ik kom uit de traditie dat geschreven teksten beoordeeld worden op interne logica en overeenstemming met de feiten – en een aantrekkelijke stijl. Maar verder vind ik dat eigenschappen van de schrijver geen rol mogen spelen. Als blanke, westerse man van boven de 70 jaar heb ik besloten dit te schrijven. Op eerdere publicaties en op eerdere versies van dit boek heb ik nuttig commentaar gekregen.

### **120.000 jaar Moderne Mens**

In 1990 heb ik de gegevens uit de biologische, antropologische en archeologische wetenschappelijke literatuur over de verspreiding van mensen over de wereld samengevat in een artikel in het populair wetenschappelijk tijdschrift EOS. Zo'n overzicht was er nog niet in die tijd. In die tijd associeerde het toepassen van biologische gegevens in de antropologie nog met racisme en antisemitisme, terwijl ik toch geprobeerd had de juiste namen voor alle volken te gebruiken. Maar, helaas, in dat opzicht kan je niet iedereen tevreden stellen.

### **Scheldnamen en geuzennamen**

Het gebruik van politiek-correcte termen valt niet mee, omdat in de loop der tijden termen van politieke lading veranderen. De eis van politieke correctheid leidt tot verkramptheid van sprekers en schrijvers, en tot lelijke woorden en lelijke zinnen. Ik wil niet onnodige vijanden maken door mijn taalgebruik, maar met wat kwade wil kan iedere zin beledigend worden opgevat.

Lange tijd werd het woord 'neger' opgevat als neutrale naam voor een groep mensen, die weliswaar gediscrimineerd werd. Dat woord heb ik ook gebruikt in de 1<sup>e</sup> uitgave. Nu is gebruik van het woord 'neger' niet meer geaccepteerd, maar Afro-Americans gebruiken wel de geuzenterm 'nigga' die afgeleid is van het scheldwoord 'nikker'.

### **Dank**

Ans van Dongen en Ben Frehe hebben het hele boek grondig gelezen. Dankzij hen zijn veel taalfouten verbeterd.

# 1. Inleiding

Paul A.M. van Dongen © 2021

*"Human nature is a very paradoxical term." (Faris 1925).*

## Samenvatting

Het begrip 'de aard van de mens' verwijst naar erfelijke psychologische en gedragsverschillen tussen mensen enerzijds, en onze naaste verwanten, chimpansees en bonobo's anderzijds. In welke opzichten onderscheidt de mens zich van zijn naaste verwanten: de chimpansee en de bonobo? En waardoor zijn die verschillen ontstaan in de evolutie?

Besprekingen over de evolutie van de mens gaan altijd uit van waarde-oordelen. In dit boek is het waarde-oordeel rigoureuus empirisme. Het is mijn bedoeling om in dit boek zoveel mogelijk empirische, wetenschappelijk onderbouwde kennis te vermelden.

In de opvatting van onderzoekers zijn dieren nu dicht bij mensen gekomen, doordat aangetoond is dat veel dieren intelligent gedrag vertonen. En mensen zijn nu dicht bij dieren gekomen, doordat aangetoond is dat veel eigenschappen van mensen deels erfelijk zijn, en doordat aangetoond is dat veel gedrag van mensen eigenlijk niet rationeel is.

- Inleiding
- 1. 'De aard van de mens'
- 2. Algemene biologische principes
  - 2.1. Universeel Darwinisme?
  - 2.2. De plaats van erfelijkheidsleer
  - 2.3. *Nature versus nurture*
- 3. Einde inleiding

## Inleiding

Dit boek gaat over de mens: over macht, liefde en seks, over religie, geweld, opoffering en trouw, en over verwantschap, vriendschap en verraad. Ik zoek causale verklaringen voor hoe gedragingen op deze terreinen tot stand zijn gekomen in de evolutie <sup>1</sup>.

In dit boek vermeld ik zoveel mogelijk empirische, wetenschappelijk onderbouwde kennis in toetsbare zinnen <sup>2</sup>.

Ik heb als titel gekozen 'De evolutie van de aard van de mens', omdat ik dit een pakkende titel vind, maar ook een magisch begrip dat niet wetenschappelijk onderbouwd kan worden.

### 1. 'De aard van de mens'

*"De aard van de mens is een paradoxaal begrip. Aan de ene kant is het de boosdoener achter onze boosaardige daden, en onze misstappen uit zwakte, en heeft deze zelfs goedgemaakt. Als onze priesters in ons teleurgesteld zijn, dan komt dat door de aard van de mens. Het doet het werk van pacifisten en geheelonthouders teniet, en het zou bijna gedefinieerd*

*kunnen worden als dat waar fanatieke hervormers geen rekening mee houden. Aan de andere kant zijn we soms aangenaam verrast door de aard van de mens. Als een raar, woest en wild volk toch gedrag vertoont dat wij begrijpen, verlenen we hen de eretitel 'menselijk'. Toen ontdekt werd dat slaven een menselijke aard hadden, leidde dat onvermijdelijk tot het einde van de slavernij." (Faris 1925).*

#### Opvattingen over de aard van de mens

Veel mensen gaan ervan uit dat er iets basaal is waardoor mensen over de hele aarde zich onderscheiden van andere dieren. We kunnen de zoektocht naar de aard van de mens vanuit verschillende visies benaderen.

- Biologie: onderzoek de overeenkomsten en verschillen tussen mensen en hun naaste verwanten, de chimpansee en de bonobo. Wat mensen onderscheidt van chimpansees, noemt men 'de aard van de mens'.
- Psychologie: onderzoek de belangrijkste doelstellingen/strevingen van mensen (Buss 1991). Daarover zijn veel theorieën: superioriteit (Adler), levens- en doodsdrift

<sup>1</sup> Intellectuele opponenten noemen het zoeken naar causale verklaringen wel 'reductionisme', zie hoofdstuk 6.3.

<sup>2</sup> Men zou het empirisme het grote vooroordeel van dit boek kunnen noemen, maar volgens mij is empirisme eerder de spelregel dan het vooroordeel.

**Human nature in de titels van boeken en artikelen**

*On the nature of man* (Democritus, ca. 400 BCE, tekst is verloren gegaan, zoals blijkt uit verwijzingen)  
*Human nature: or the fundamental elements of policy.* (Hobbes 1650)  
*A treatise on human nature.* (Hume 1739)  
*Human nature and the social order.* (Cooley 1902)  
*The original nature of man.* (Thorndike 1923)  
*Human nature and the social order.* (Thorndike 1940)  
*The evolution of human nature* (Herrick 1956)  
*Heredity and the nature of man.* (Dobzhansky 1964)  
*Human nature and culture,* (Freeman 1970)  
*On human nature.* (Edward Wilson 1979)  
*Marx & human nature: refutation of a legend.* (Geras 1983)  
*In search of human nature.* (Degler 1991)  
*The red queen: Sex and the evolution of human nature.* (Ridley 1993)  
*Nonverbal communication: where nature meets culture.* (Seegerstråle en Molnár 1997)  
*Human natures: Genes, cultures, and the human prospect.* (Ehrlich 2000)  
*The mating mind: How sexual choice shaped the evolution of human nature.* (Miller 2000)  
*The blank slate: the modern denial of human nature.* (Pinker 2002)  
*Adapting minds: Evolutionary psychology and the persistent quest for human nature.* (Buller 2005)  
*Two human natures. How men and women evolved different psychologies* (Davies en Shackelford 2008)  
*Biology, politics, and the emerging science of Human Nature,* (Fowler en Schreiber 2008)  
*Human nature: the remix.* (Jones 2009)  
*The better angels of our nature.* (Pinker 2011)  
*The primate origins of human nature* (van Schaik 2016).  
*Human nature* (de Waal 2017)

Twee auteurs spraken over 'the nature of human nature' (Faris 1925, Bandura 1986, p. 21). Dikdoenerij.

'Human Nature' is de naam van een wetenschappelijk tijdschrift.

'Human nature' is een kledingmerk.

'Human nature' is een liedje van Michael Jackson uit 1983.

'Human nature' is de titel van een film van Gondry uit 2001.

(Freud), zelfverwezenlijking (Maslow), 'effectance' (White), status macht, populariteit, intimiteit.

'De aard van de mens' is een begrip dat niet gedefinieerd kan worden<sup>3</sup>. "Iedere hypothese die claimt de uiterste, oorspronkelijke kwaliteiten van de aard van de mens ontdekt te hebben, moeten we verwerpen als een aanmatigende hersenschim." (Hume 1739, *Introduction*). Toch komt de uitdrukking 'aard van de mens' veel voor, zelfs binnen de empirische wetenschap, omdat mensen nu eenmaal het gevoel hebben dat dit over 'iets belangrijks' gaat (zie tekstkaders).

**Één aard van de mens**

Verscheidene auteurs benadrukken de eenheid van de mensheid: er is één aard van de mens. "De naturen van mensen zijn gelijk; het zijn hun gewoonten die hen uit elkaar drijven." (Confucius, geciteerd door Pinker 2003, p. 181). De beroemde cultureel antropoloog "Ma-

linowski beëindigde zijn carrière met de nadrukkelijke opmerking dat mensen van nature behoeftes hebben waar de sociale omgeving en de cultuur op een of andere manier rekening mee moeten houden." (Gates 2005, p. 149). "We worden allemaal gedreven door dezelfde motieven, misleid door dezelfde drogredenen, allemaal bezielde door hoop, gedwarsboemd door gevaar, verstrikt door begeerte en verleid door genot." (Samuel Johnson, geciteerd door Pinker en Van Huizen 2003, p. 181).

Maar Davies en Shackelford (2008) concludeerden dat mannen en vrouwen zo verschillend zijn dat we twee menselijke aarden moeten onderscheiden "Twee aarden van mensen. Hoe mannen en vrouwen verschillende psychologiën vormden."

**Iedere mens heeft bij geboorte zijn eigen aard**

Thorndike (1923) schreef het boek 'The original nature of man'. Hij licht toe wat hij bedoelt

<sup>3</sup> Het is een 'magisch begrip' (hoofdstuk 7.3.); zie hoofdstuk 7.1. voor 'definities'.

**Citaten over Human nature**

*“De naturen van mensen zijn gelijk; het zijn hun gewoonten die hen uit elkaar drijven.”* (Confucius, geciteerd door Pinker 2003, p. 181).

*“De opvatting wat recht is, (...) en nog meer wat natuurrecht is, hangt samen met de opvatting omtrent de natuur van de mens.”* (Rousseau 1755, p. 49).

*“De 3 criteria voor mentale evolutie waardoor [...] we de emotionele aard van de primitieve mens beter konden afgrenzen, [...] zullen ons helpen zijn intellectuele aard af te grenzen. »* (Spencer 1876, § 39).

*“Het gedrag van een mens in zijn gezin, in zaken, in de overheid, in geloof en in andere aspecten van het leven is geworteld in zijn oorspronkelijke, niet-geleerde toerusting van instincten en vermogens. Alle voorstellen om het leven van de mens te verbeteren, moeten rekening houden met de oorspronkelijke aard van de mens, vooral als ze erop gericht zijn deze tegen te gaan.”* (Thorndike 1903, p. 4).

*“Ongetwijfeld vinden we het hoofddoel van de godsdienstwetenschap te achterhalen waaruit de religieuze aard van de mens bestaat. Maar als we dit niet beschouwen als onderdeel van zijn constitutie, maar als het gevolg van sociale oorzaken, dan kunnen we deze niet vinden, los van zijn sociale omgeving.”* (Durkheim 1912).

*“... maar nog sterker beïnvloed door het sluimerend vuur van de aard van de mens.”* (Malinowski 1929, p. 425-426).

*“Er is geen aard van de mens.”* (Sartre 1946).

*“Homo sapiens is een cultureel gevormde primaat, waarvoor hij goed toegerust is door zijn echt vriendelijke aard.”* (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 245).

*“... romantische liefde is bijna universeel (voor mensen).”* (Jankowiak en Fischer 1992).

*“Als een gedrag universeel is of zelfs wijdverbreid, dan rijst de vraag of dit niet onderdeel is van ‘de aard van de mens’.”* (Boehm 1993, p. 238).

*“Overal ter wereld waar mensen geschreven wetten hebben, is bij wet geregeld wie met wie mag slapen. Dat zegt heel wat over de aard van de mens.”* (Buss 2000, p. 188). Dat zegt: veel mensen willen de baas spelen over het seksueel gedrag, niet alleen van hun partner en kinderen, maar ook van alle anderen in een gemeenschap.

met ‘original nature’: *“Wat een mens gedurende zijn leven is en doet, is het gevolg van zijn constitutie bij de conceptie en alle krachten die voor en na zijn geboorte daarop inwerken. Ik gebruik de term ‘oorspronkelijke aard’ voor het eerste, en ‘omgeving’ voor het latere. Zijn oorspronkelijke aard is dus een term voor de combinatie van kiemcellen waaruit hij voortkwam, en zijn omgeving is een naam voor de rest van het heelal, in zoverre dat hem direct of indirect beïnvloedt.”* Als afzonderlijke mensen een verschillende aard hebben, kan men niet van een universele menselijke natuur spreken. *“Een aard van de mens bestaat uit uniforme psychologische mechanismen, al kunnen verschillen in individuele ervaringen verschillen tussen individuen produceren. Maar erfelijke verschillen tussen mensen geven problemen. Dat maakt onderzoek naar de oorzaken van verschillen tussen individuen moeilijker, en - wat belangrijker is - het relativiseert het idee van een universele aard van de mens.”* (Tooby and Cosmides 1990, p. 18). *“Toen Gordon Allport de persoonlijkheidspsychologie introduceerde in de psychologie-afdelingen in Amerika, wilde hij de diepste vragen stellen over de aard van de mens op zoek naar de unieke patronen van*

*het functioneren van de ‘hele persoon’ “* (Mischel 2009, p. 289).

**Verschillen tussen volken**

Chagnon (1968) concludeerde na veldwerk onder Yanomamö-stammen in Zuid-Amerika dat oorlog een belangrijk bestanddeel van het leven van deze mensen is. Dat was binnen de toenmalige culturele antropologie een ongewenste conclusie. Pas recent is Chagnon door de onderzoekster Alice Dreger in ere hersteld: *“De meest bittere conflicten in de sociale wetenschappen betreffen vragen over de ‘identiteit van de mens’, zoals Dreger constateerde. Dat is een centrale vraag in de antropologie, en niet-westerse volken zijn vaak betrokken in politieke conflicten; daardoor is er veel strijd.”* (Mann 2009).

**De aard van de mens in mentale termen**

Sommige auteurs beschrijven de aard van de mens in mentale termen. *“Er is een stilzwijgende theorie over de aard van de mens, dat gedrag veroorzaakt wordt door gedachten en gevoelens. Dat is ingebed in onze gedachten over mensen.”* (Pinker 2002, p. 1). Om drie redenen spreek ik liever niet vanuit gedachten en gevoelens (belevingen, zie hoofdstuk 10.3).

Tabel 1. Overzicht welke onderwerpen en welke tijdsbestekken vooral relevant zijn in de afzonderlijke wetenschappen.

Onderwerp	fysica	chemie	biologie	psychologie	sociologie	economie	antropologie
Elementaire deeltjes, velden							
Atomen, moleculen							
Genen, allelen							
Memem							
Individueen							
Groepen							
Bedrijven							
Landen							
Culturen							
<b>Tijdsbestek</b>							
Heelal, 13,8 Gy							
Evolutie, 3,95 Gy							
Prehistorie, 2 My							
Geschiedenis, 10 ky							

(1) Belevingen zijn niet toetsbaar. (2) Ik wil de overeenkomsten en verschillen tussen mensen en andere dieren onderzoeken, en we kunnen niets toetsbaars zeggen over de belevingen van dieren. (3) Of belevingen gedrag kunnen veroorzaken, is onduidelijk; dat is de *Hard Problem* (hoofdstuk 10.3.).

Dit boek is een test hoever we kunnen komen om de mens te begrijpen vanuit gedrag en niet vanuit belevingen, emoties en motivaties.

### Mensen zijn oneindig kneedbaar

Volgens sommige progressieve denkers worden mensen volledig gevormd door hun sociale omgeving en hun eigen ervaringen (Owen 1816, Marx 1844, Boas 1911, Mead 1928). Maar dit is een politiek oordeel en geen getoetste uitspraak. Het is lange tijd de dominante opvatting geweest in de sociale wetenschappen dat erfelijkheid geen rol speelt bij het gedrag van de mens (Singer 1999). Als deze opvatting juist is, heeft het begrip 'de aard van de mens' geen inhoud. "Wat betekent het dat bestaan voorafgaat aan essentie? Dat betekent dat de mens eerst bestaat, zichzelf ontmoet, zich ontstijgt aan de wereld, en daarna zichzelf definieert." (Sartre 1946, p. 29). Volgens Sartre 'definieert' de mens zichzelf tijdens zijn leven. Sartre ging ervan uit dat er geen god bestaat. "Er is geen aard van de mens, want er is geen God om deze te bedenken." (Sartre 1946). Het paste niet in het denken van Sartre dat een eventuele aard van de mens een product van de natuurlijke selectie kon

zijn. "De oorsprong van dit onderzoek gaat terug naar 1951 toen de sociale wetenschappen uitgingen van het axioma dat mensen geen aard hebben, of met andere woorden dat de aard van de mens door cultuur gevormd wordt, en dus cultureel relatief is." (Spira 1979, p. XV, Cited from Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 281).

## 2. Algemene biologische principes

### 2.1. Universeel Darwinisme?

Het algemeen principe van de theorie over de evolutie van levende organismen (Darwin 1859) is variatie, selectie, en verbreiding van de succesvolle eigenschappen. "De evolutietheorie beschrijft een mechanisme – blinde variatie en natuurlijke selectie – dat altijd en overal in het heelal werkt." (Rosenberg 2000, p. 70).

Selectie werkt in:

- op atoomkernen (Copi e.a. 1995),
- op allelen (Fisher 1930, Maynard-Smith 1964, Dawkins 1976),
- op ideeën (memem, Dawkins 1976),
- op woorden en grammaticale vormen (Max Müller, geciteerd door Darwin 1871),
- op individuen (Darwin 1859, Huxley 1888, Hamilton 1964a,b),
- op groepen dieren (Kropotkin 1902, Wynne-Edwards 1962, Hölldobler e.a. 2009),
- op bedrijven (Veblen 1899, Nelson en Winter 1982, Metcalfe 1994),



**Mijn geloofsbrieven in 7 dimensies**

Hjelle en Ziegler (1976) hebben voorgesteld om denkers over mentale processen, hersenen en gedrag te karakteriseren op 8 dimensies (zie onder). Op deze dimensies karakteriseerden zij Sigmund Freud, Erik Erikson, Henry Murray, Burrhus Skinner, Gordon Allport, George Kelly, Abraham Maslow en Carl Rogers.

Hieronder presenteer ik mijn standpunten, waarbij ik over 7 dimensies een standpunt inneem.

Vrijheid	. . . . .	×	. . .	Determinisme	
Rationaliteit	. . . .	×	. . . . .	Irrationaliteit	
Holisme	. . . . .		. . . .	×	Analytisch
Erfelijkheid ( <i>nature</i> )	. . . . .	×	. . . . .		Omgeving ( <i>nurture</i> )
Subjectiviteit	. . . . .		. . . . .	×	Objectiviteit
Van binnenuit	. . . . .	×	. . . . .		Reactiviteit
Homeostase	. . . . .		. . . . .		Ontplooiing
Kenbaar	. . .	×	. . . . .		Onkenbaar

- Vrijheid/determinisme: het standpunt dat alle processen gedetermineerd zijn, hoort in formele en niet in empirische wetenschappen (hoofdstuk 10.1). Ik speel hier het intellectuele spel om processen in empirische wetenschappen zoveel mogelijk causaal te verklaren. Maar veel processen zijn zo complex dat het menselijk brein ze niet kan bevatten. Bovendien zijn er binnen de kwantummechanica op microschaal onbepaalde processen.
- Rationaliteit/irrationaliteit: de mens kan betrekkelijk rationeel zijn, maar vertoont van nature ook irrationele gedragingen (hoofdstukken 3.6. en 7.3.).
- Holisme/analytisch: Een causale verklaring is altijd analytisch.
- Erfelijkheid/omgeving: voor allerlei aspecten probeer ik de invloeden van erfelijkheid en omgeving, waaronder leren, te ontrafelen. Dat is een hoofddoel van dit boek.
- Subjectiviteit/objectiviteit: ik wil zoveel mogelijk objectiviteit (= intersubjectiviteit).
- Van binnenuit/reactiviteit: ik wil bezien welke gedragingen (van mens of dier) van binnenuit ('spontaan') komen en welke een reactie op stimuli of de omgeving zijn (hoofdstuk 3.1.).
- Homeostase/ontplooiing: streven mensen naar evenwicht en *drive reduction* (Dollard en Miller 1950), of naar ontplooiing en zelfvervulling (Maslow 1954, Rogers 1957)? Daar laat ik me niet over uit.
- Kenbaar/onkenbaar. Mensen kunnen aspecten van de wereld kennen, maar niet alles (hoofdstuk 9).

- op landen (Bagehot 1872, Ritchie 1896, Keller 1915),
- op culturen (Cooley 1909, Durkheim 1912, Kroeber 1917).

Het toepassen van de principes van Darwinisme op andere wetenschappen wordt 'universeel Darwinisme' of 'gegeneraliseerd Darwinisme' genoemd (Buenstorf 2006, Cordes 2006, Aldrich e.a. 2008). In tabel 1 staat welke onderwerpen vooral (maar niet uitsluitend) in de afzonderlijke wetenschappen behandeld worden.

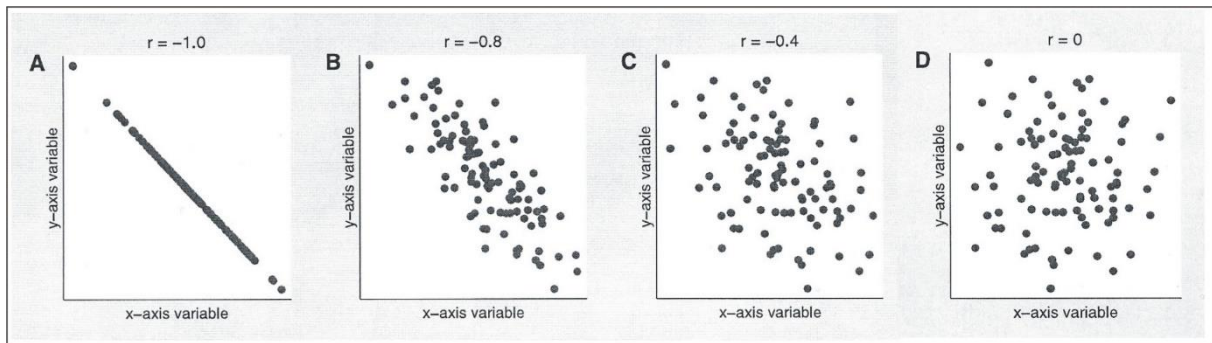
## 2.2. De plaats van erfelijkheidsleer

### Oud verzet tegen erfelijkheid

Er is al veel geschreven over de evolutie van de aard van de mens, maar het begrip 'de aard van de mens' blijft speciaal en niet-definieerbaar. Het betekent zoiets als wat mensen van nature zijn, los van cultuur, opvoeding en eigen ervaringen. En hier zit meteen een probleem,

want we weten dat primaten die geïsoleerd opgroeien, zware stoornissen vertonen. 'De aard van de mens' verwijst naar erfelijke psychologische en gedragseigenschappen die mensen onderscheiden van andere mensapen. Al sinds 1816 (Robert Owen) vonden progressieve en linkse denkers dat erfelijkheid nauwelijks invloed heeft op het gedrag en de mentale capaciteiten van mens. In hun denken is de mens het product van opvoeding en cultuur. Een invloed van erfelijkheid vinden zij een reactionaire opvatting die sociale vooruitgang in de weg staat. Als jonge mensen of jonge dieren complex gedrag vertoonden zonder oefening, dan zou dat het gevolg zijn van snel leren, imitatie of instructie.

In de eerste helft van de 20<sup>ste</sup> eeuw werden biologie en erfelijkheidsleer misbruikt als onderbouwing van eugenetica en racisme. Al met al werd erfelijkheidsleer zo impopulair dat erfelijkheid geen verklaring meer mocht zijn van het gedrag van mensen.



Figuur 1. Grafische weergave om een indruk te geven wat correlatiecoëfficiënten voorstellen (figuur van Schober e.a. 2018, aangepast).

### Sindsdien is er veel veranderd.

We leven nu in het DNA-tijdperk. Lange tijd waren genen abstracte concepten, maar in 1989 werd het eerste gen van de mens gekloond. Nu kunnen we snel en goedkoop de detailstructuur van alle genen van alle organismen vaststellen. Met DNA-onderzoek kunnen we met bijna 100% zekerheid vaststellen van welke persoon een biologisch monster afkomstig is – en ook van welke biologische ouders een kind afstamt, zelfs over enkele generaties. Grootschalig DNA-onderzoek wordt nu gebruikt om de afstamming van volken te onderzoeken, en om een verband te leggen tussen allelen en de eigenschappen van mensen. Erfelijkheidsleer is populair geworden. Maar bij afzonderlijke eigenschappen waren vaak zoveel genen betrokken dat dit voorlopig niet ontward kon worden.

Ik bespreek oorzaken van gedrag zoveel mogelijk los van wetenschappelijke of ideologische vooroordelen. Mijn uitgangspunt is: als een wetenschapper iets claimt, dan moet hij of zij die claim onderbouwen. Dus: toon maar aan dat iets erfelijk is (hoofdstuk 3.1.). Toon maar aan dat iets verworven is (hoofdstuk 3.2.).

### 2.3. Nature versus nurture <sup>4</sup>

#### Dit boek is een empirische aanpak van de nature/nurture-kwesties

Het wetenschappelijk onderzoek naar de evolutie van gedrag (evolutionaire psychologie of sociobiologie) wordt geplaagd door speculaties. Als tegengif tegen vrijblijvende speculaties verdedig ik hier een rigoureuze empirisme.

1. Als iemand claimt dat een eigenschap van levende organismen erfelijk is, dient hij die claim empirisch te onderbouwen volgens criteria vermeld in hoofdstuk 3.1.

2. Als iemand claimt dat een dier een verband geleerd heeft, dient hij die claim empirisch te onderbouwen volgens criteria vermeld in hoofdstuk 3.2.
3. Als iemand claimt dat een eigenschap van levende organismen door de omgeving veroorzaakt is, dient hij die claim empirisch te onderbouwen.
4. Als iemand claimt dat een dier gedrag vertoont door intelligentie, dient hij die claim empirisch te onderbouwen volgens criteria vermeld in hoofdstuk 3.5.
5. Als iemand claimt dat een eigenschap van levende organismen 'adaptief' is, dient hij die claim empirisch te onderbouwen volgens criteria vermeld in hoofdstuk 3.1. Dat is: aantonen (1) dat die eigenschap minstens deels erfelijk is, (2) dat er verschillen tussen individuen in die eigenschap zijn, en (3) dat die eigenschap gevolgen heeft voor overleven of voortplanten van het individu of zijn verwanten.

#### Empirie, nature en nurture

Dit boek gaat over de oorzaken en gevolgen van gedrag van mensen en andere dieren; traditioneel staat daar de tweedeling nature/nurture centraal. De tweedeling nature-nurture is te simpel. Men beoefent de lippendienst dat 'alle eigenschappen een product van erfelijkheid EN omgeving zijn'. Maar ik ben meer geïnteresseerd in het empirisch, toetsbaar ontrafelen van relevante invloeden. Voor een analyse van deze oorzaken is een empirische analyse van de alle mogelijke elementen noodzakelijk, waaronder erfelijkheid, de omgeving, leren en intelligentie. Vooral de begrippen 'erfelijk' en 'aangeboren' hebben tot veel misverstanden geleid. Uiteindelijk onderscheid ik 16 relevante factoren (p. 107).

<sup>4</sup> Het nature/nurture-vraagstuk betreft in belangrijke mate een ideologische tegenstelling, die in hoofdstuk 6.3. wordt besproken.

### Effectgrootte

Onderzoekers vermelden vaak dat ze een 'groot effect' gevonden hebben, of dat ze een 'zeer significant' effect gevonden hebben. Er is behoefte aan een uniforme, statistisch onderbouwde maat voor effectgrootte – die presenter ik hier.

De meest gebruikelijke statistische parameters voor effectgrootte zijn:

- de correlatiecoëfficiënt ( $r$ );
- Cohen's  $d$  (voor Cohen's  $d$  geldt:  $d = (M_1 - M_2)/SD$ );
- het relatieve risico (RR),
- de 'verklaarde variantie' ( $V_e$ ) in regressie analyse.

Effectgrootte moet nooit verward worden met statistische significantie. Bij aselechte steekproeven is de grootte van de correlatiecoëfficiënt onafhankelijk van de grootte van de steekproef. Maar als men een grotere steekproef onderzoekt, wordt een vaste effectgrootte eerder statistisch significant.

Er zijn de volgende willekeurige vuistregels voor de kwalificatie van een effect gepubliceerd (Cohen 1988, Chinn 2000, Sawilowsky 2009).

Kwalificatie effectgrootte	Correlatiecoëfficiënt	Cohen's $d$	Relatieve risico
Zeer klein		0,01	1,01
Klein	0,1	0,20	1,2
Middelgroot	0,3	0,50	1,6
Groot	0,5	0,80	2,2
Zeer groot		1,2	3,3
Enorm		2,0	7,4

### Correlatiecoëfficiënten

Waar mogelijk druk ik de effectgrootte uit in correlatiecoëfficiënten, omdat:

1. ik op zoek ben naar één uniforme maat voor effectgrootte;
2. ik vermoed dat de correlatiecoëfficiënt voor de meeste lezers de meest vertrouwde maat is.

Deze maten voor effectgrootte kunnen in elkaar omgerekend worden.

- Het relatieve risico wordt omgerekend tot Cohen's  $d$  volgens  $d = (\ln(RR))/1,81$  (Chinn 2000).
- Cohen's  $d$  wordt omgerekend tot een correlatiecoëfficiënt volgens:  $r = d/(d^2 + 4)$  (Cohen 1988).
- De verklaarde variantie wordt omgerekend tot een correlatiecoëfficiënt volgens:  $r = \text{SQRT}(V_e)$ .

Om een indruk te geven van wat correlatiecoëfficiënten voorstellen toon ik grafisch de spreiding van datapunten bij verscheidene correlatiecoëfficiënten (figuur 1, figuur van Schober 2018). Let bijvoorbeeld op de (subjectief) grote spreiding bij  $r = 0,4$ .

**Kwalificaties.** Het ligt aan de doelstelling van de onderzoeker of hij ook in kleine effecten is geïnteresseerd. Vaak vindt men waarden van  $r < 0,10$  verwaarloosbaar. De psycholoog Walter Mischel (1968) vond correlaties kleiner dan 0,30 nauwelijks relevant. Maar als men bijvoorbeeld bij soortvorming het geleidelijk ontstaan van relatieve voortplantingsbarrières wil bestuderen, is een (statistisch significante) afname in de vruchtbaarheid van 10% ( $r = 0,026$ ) een zeer klein effect, maar wel interessant (vergelijk hoofdstuk 5.2.).

Ik geef er de voorkeur aan om een bereik en niet één richtgetal te presenteren (Schober e.a. 2018). Mijn kwalificaties wijken enigszins af van de kwalificaties van Schober. In dit boek hanteer ik steeds de onderstaande kwalificaties voor effectgrootte.

Kwalificatie effectgrootte	Correlatiecoëfficiënt
Zeer klein	0,00 – 0,10
Klein	0,10 – 0,30
Middelgroot	0,30 – 0,60
Groot	0,60 – 0,80
Zeer groot	0,80 – 1,00

In hoofdstuk 3.1. (pag. 107) geeft ik een overzicht van deze factoren en hun samenhang. Bijvoorbeeld de rol van erfelijkheid en omgeving op het gewelddadig gedrag van mensen en dieren is onderzocht in hoofdstuk 6.1. De conclusie is daar: erfelijkheid heeft vooral invloed op de agressiviteit als persoons-eigenschap van mens en dier, en in dit opzicht zijn er grote verschillen tussen individuen. Maar de omgeving heeft vooral invloed op het optreden van gewelddadig gedrag. In vreedzame situaties gedragen de meeste mensen zich vriendelijk, maar in gewelddadige situaties gewelddadig, of minstens opportunistisch. In het algemeen geldt: erfelijkheid heeft vooral invloed op eigenschappen van mens en dier, en de omgeving heeft vooral invloed op het gedrag. Maar het blijkt ook dat de invloed van persoonlijkheid op gedrag kleiner is dan men in de volkpsychologie gelooft.

### **Human universals- theorie**

Steven Pinker (2002) heeft het boek *'The blank slate. The modern denial of human nature'* gepubliceerd. In dit boek presenteerde hij veel gegevens dat mensen bij geboorte geen onbeschreven blad zijn. *"Met de groei van evolutionaire psychologie is het idee van aangeboren universalisme teruggekomen, nadat het 6 decennia<sup>5</sup> uit de mode geweest was."* (Pinker 2002).

Kappeler en Silk (2010) zijn de editors van het goede boek *'Mind the gap. Tracing the origins of human universals'*. Toch vind ik het een ongelukkig uitgangspunt om vooral op zoek te gaan naar *Human universals*. Er zijn nauwelijks eigenschappen die echt gelden voor alle mensen. Dat geldt zelfs voor seksueel verlangen (zie volgende alinea). In plaats van de zoeken naar *Human universals* kan men beter onderzoeken in welke mate eigenschappen erfelijk zijn. En als men eigenschappen met relevante erfelijke bijdrage gevonden heeft, kan men bezien in welke mate er verschillen tussen individuen zijn.

Ook vanuit het perspectief van evolutie verwachten we geen absolute *human universals*. Natuurlijke selectie grijpt in op eigenschappen die genotypische en fenotypische variatie in de populatie vertonen. Bij eigenschappen die echte *human universals* zijn, is er geen fenotypische variatie, en is dus geen evolutie mogelijk. Als men spreekt over *universals* voor de mens, lijkt dat te gaan over eigenschappen die wel voor de mens, maar niet voor de andere

mensen gelden. Hier wil ik juist de continuïteiten en de discontinuïteiten tussen mensen en de andere mensapen onderzoeken.

### **Human universals - empirie**

Er zijn enkele empirische bevindingen rond *human universals*.

1. We mogen ervan uitgaan dat seksueel gedrag algemeen is voor mensen en bijna alle gewervelde dieren. Toch beschrijven Kinsey e.a. (1948, 1953) dat enkele mannen en vrouwen geen seksueel verlangen kennen, en zij voegen eraan toe dat er geen aanwijzingen zijn dat zij 'hun seksuele gevoelens gesublimeerd hebben'. Maar geen bioloog twijfelt eraan dat seksueel gedrag (1) in belangrijke mate erfelijk is, (2) aanwezig is bij nagenoeg alle volwassen individuele zoogdieren, en (3) belangrijk is voor het voortplantingssucces. Aseksualiteit werd wel als een afwijking benoemd: *Sexual Interest/Arousal Disorder* bij vrouwen, en *Hypoactive Sexual Desire Disorder* bij mannen. Maar nu wordt erkend dat er ook individuen zijn die tijdelijk, langdurig of levenslang geen seksuele interesse hebben. Als dit individu daar geen last van heeft, is het geen pathologie (Johnson 1977, Bogaert 2004, Van Houdenhove e.a. 2012, Chasin 2013).
2. Er zijn veel observaties die ondersteunen dat verliefdheid een *universal* is voor mensen, maar niet voor mensapen (hoofdstuk 5.1.). Toch zijn er aanwijzingen dat enkele mensen niet verliefd worden (Tennov 1979, Jankowiak en Fischer 1992).
3. Lange tijd meende men dat lastig gedrag tijdens de puberteit een onvermijdelijk biologisch verschijnsel was. Margaret Mead (1928) vond dat adolescente meisjes op Samoa minder ongewenst pubergedrag vertoonden, dan meisjes in de USA. Deze bevindingen zijn later gerelativeerd (Freeman 1983).
4. Bij veel diersoorten en de meeste volken vindt men inteeltvermijding (hoofdstuk 5.2.). Ondanks inteeltvermijding komt seks tussen vader en dochter, en tussen broer en zus bij mensen incidenteel voor, en zeer zelden tussen moeder en zoon.
5. Er zijn gedragsregels, die bijna bij alle volken voorkomen, maar nadrukkelijk niet bij alle samenlevingen. Van alle denkbare morele principes worden wel alternatieven bij een of ander volk voorgeschreven (Locke 1689, 2.3.21-22).

<sup>5</sup> Tussen 1919 en 1924 was er een stortvloed van publicaties tegen een rol van erfelijkheid en tegen instinct (hoofdstuk 6.3.). Dus in 2002

was er al 80 jaar een brede anti-erfelijkheidsstrooming.

**Wat is een feit?**

Tot ieders verrassing leven we nu in een tijd van nepnieuws en daaraan gekoppeld de behoefte tot *fact-checking* (Lewandowski e.a. 2017).

In het ontologisch stelsel dat ik gekozen heb, is een feit een toestand of gebeurtenis in het verleden of heden van concrete dingen (inclusief mensen) die goed toetsbaar is, en die na wetenschappelijke toetsing inderdaad het geval was. Ook alles wat we nu waarnemen, heeft in het verleden plaatsgevonden, omdat alle zintuigen een latentietijd hebben. 'Een feit' is het sterkste predicaat dat een uitspraak in een empirische wetenschap kan hebben.

Als een hypothese over het optreden van een voorval gemakkelijk toetsbaar is, en vaak getoetst, en toch niet onjuist bleek te zijn, dan noemen we het voorval 'aangetoond', en we zeggen dat "het een feit is dat het voorval gebeurd is" (van Dongen en Vossen 1984). Het begrip 'feit' in empirische wetenschappen en in het dagelijks leven is de tegenhanger van het begrip 'waarheid' in formele wetenschappen. Maar liever gebruik ik de bijvoeglijke naamwoorden 'bewezen' en 'waar' dan het niet-definieerbare corresponderende zelfstandige naamwoord 'waarheid' in formele wetenschappen. En liever gebruik ik het bijvoeglijke naamwoord 'aangetoond' dan het zelfstandige naamwoord 'feit' in empirische wetenschappen en het dagelijks leven.

Het woord 'feit' wordt ook wel minder precies gebruikt. "... *Pinker concludeert, "het bestaan van cognitieve of emotionele vooroordelen of de stuip trekkingen van irrationaliteit in de politieke arena mogen ons niet afschrikken van het Verlichtingsideaal van rede en waarheid." Dat is een feit.*" (Shermer 2018, p. 67). Maar ik gebruik het woord 'feit' niet voor aanmoediging en waarde-oordelen.

6. Bij mensen verwerven de kinderen de taal van hun groepsleden. Er is variatie tussen kinderen in details van de taalverwerving. Goad en Ingram (1987) meenden dat gedrag met een erfelijke basis altijd star en stereotiep was. Omdat taalverwerving variabele elementen heeft, concludeerden zij dat taalverwerving geen *human universal* is. Dat is een misvatting (hoofdstuk 7.2., Locke 1988).

Kortom: er zijn weinig absolute *human universals*. Zelfs het hebben van één hoofd is geen absolute *human universal*<sup>6</sup> (Bondeson 2001). En de zeldzame echte *human universals* – zoals het hebben van hemoglobine – zijn (1) noodzakelijk voor leven, en (2) niet interessant voor gedragswetenschappers.

**3. Einde inleiding****Vooroordelen over mens en dier**

Iedere diersoort heeft zijn eigen soortkenmerken in uiterlijk en gedrag. Dit boek gaat over de soortkenmerken van de mens in gedrag, en over de factoren die een rol spelen bij dit gedrag. De vraag naar continuïteit of discontinuïteit tussen mensen en dieren staat centraal in dit boek. Dit wordt herleid tot de vraag of er fundamentele erfelijke verschillen tussen mensen en bijvoorbeeld chimpansees en bonobo's zijn. Veel vroegere filosofen hebben wel beweerd dat het fundamentele onderscheid tussen mens en dier is, dat 'het dier' automatisch

handelt (instinctief gedrag) en dat 'de mens' redelijk en bewust handelt. Erfelijkheid zou dan voor het gedrag van de mens nauwelijks relevant zijn.

**Recente boeken**

Er zijn het laatste decennium enkele boeken verschenen over de aard van de mens en *universals* van de mens:

- *Mind the Gap* (Kappeler en Silk 2010),
- *The Handbook of Evolutionary Psychology* (2<sup>nd</sup> edition, Buss 2016),
- *The Primate origins of Human Nature* (Van Schaik 2016).

Er zijn twee belangrijke verschillen tussen deze boeken en mijn boek.

1. **Erfelijkheid.** Juist zoals geldt "*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution*" (Dobzhansky 1973), zo geldt ook "*Nothing in evolution makes sense except in the light of genetics*". De andere boeken hebben één grote *gap*: erfelijkheidsleer komt nauwelijks voor. Waarschijnlijk is dit een nawee van het verzet binnen de sociale wetenschappen tegen invloeden van erfelijkheid, wat 'erfelijk determinisme' werd genoemd (Singer 1999, hoofdstuk 6.3.). In mijn boek worden veel empirische, genetische data getoond. Erfelijkheid heeft op veel eigenschappen van mensen en dieren een invloed, maar genetisch determinisme<sup>7</sup> komt eigenlijk niet voor.

<sup>6</sup> Eigenlijk kan men beter zeggen dat het voorkomt dat twee individuen één lichaam delen.

<sup>7</sup> De uitdrukking 'erfelijk bepaald' wordt vooral gebruikt door mensen die iedere invloed van erfelijkheid willen ontkennen.

2. **Toetsbare zinnen.** Ik heb me ingespannen zodat mijn zinnen gemakkelijk door empirie en logica getoetst kunnen worden.

Mijn boek gaat er vooral over hoe de mens is. Veel geschriften over *human universals* gaan er ook over hoe de mens zou moeten zijn. Dit boek is bedoeld als een waardevrij, apolitek en dus amoreel boek. Het is beschrijvend en niet voorschrijvend.

**De afstand tussen mensen en andere dieren is verkleind**

In de opvatting van onderzoekers zijn dieren nu dichterbij mensen gekomen, doordat aangetoond is dat veel dieren intelligent gedrag vertonen. En mensen zijn nu dichterbij dieren gekomen, doordat aangetoond is dat veel eigenschappen van mensen deels erfelijk zijn, en doordat aangetoond is dat veel gedrag van mensen eigenlijk niet rationeel is.

<b>2</b>	<b>Evolutie en verspreiding van de mens</b>	<b>19</b>
2.1.	Evolutie van de Hominiden	21
2.2.	Verspreiding van de mens over de aarde	37
2.3.	Worden mensen langer en slimmer?	71





## 2.1. De evolutie van de Hominiden. Met een kritische bespreking van stambomen

Paul A.M. van Dongen © 2021

“Onze classificaties zullen uiteindelijk zoveel mogelijk stambomen worden.” (Darwin 1859, p. 486)

### Samenvatting

De afstamming van mensen en van dieren beeldt men meestal af met stambomen. Afhankelijk van het onderzoeksobject zijn er stambomen met alleen vertakkingen, en stambomen met vertakkingen en versmeltingen.

1. Als er geen versmelting mogelijk is, zoals na soortvorming en bij genen zonder recombinaatie, zijn de stambomen overzichtelijk.
2. Maar als versmelting optreedt, zoals binnen een soort met geslachtelijke voortplanting, bij genen met recombinaatie, en bij talen, worden de stambomen complex.

Dit wordt toegepast op de evolutie van de voorouders van de mens van 5 Mya (*Million years ago*) tot 100 kya (*thousand years ago*): *Ardipithecus*, *Australopithecus* en *Homo*. In deze groepen worden de fossiele resten traditioneel benoemd alsof het verschillende soorten zijn. Maar er zijn geen eenduidige aanwijzingen of er voortplantingsbarrières waren, dus of dit echt afzonderlijke soorten waren. Evolutie verloopt geleidelijk, maar de afzonderlijke fossielen krijgen discrete namen, die discontinuïteit suggereren. Het meeste DNA (95% - 98%) van de moderne mens (*Homo sapiens*) heeft één oorsprong: 100 kya in Afrika. Maar andere mensachtigen hebben ook bijgedragen aan het DNA van de huidige mens: *Homo erectus* in Afrika, en Neanderthalers en Denisova-mensen in Eurazië.

#### Samenvatting

1. Inleiding
2. Stambomen
3. Soortvorming
4. De evolutie van Hominiden
  - 4.1. Splitsingen bij de Hominiden
  - 4.2. Recht overeind lopen
  - 4.3. De hersenen van de mens
  - 4.4. De evolutie van *Homo sapiens*
  - 4.5. Vermenging met andere mensachtigen
5. Besluit

### 1. Inleiding

In dit hoofdstuk onderzoek ik empirisch onderbouwde afstammingsverbanden, en hoe deze in stambomen worden afgebeeld. Ik bespreek de voordelen en beperkingen van stambomen van soorten, volken, individuen, genen en talen. Darwin claimde: “Onze classificaties zullen uiteindelijk zoveel mogelijk stambomen worden.” (Darwin 1859, p. 486). Een wetenschappelijk onderbouwde classificatie van levende organismen dient hun afstammingsverbanden weer te geven.

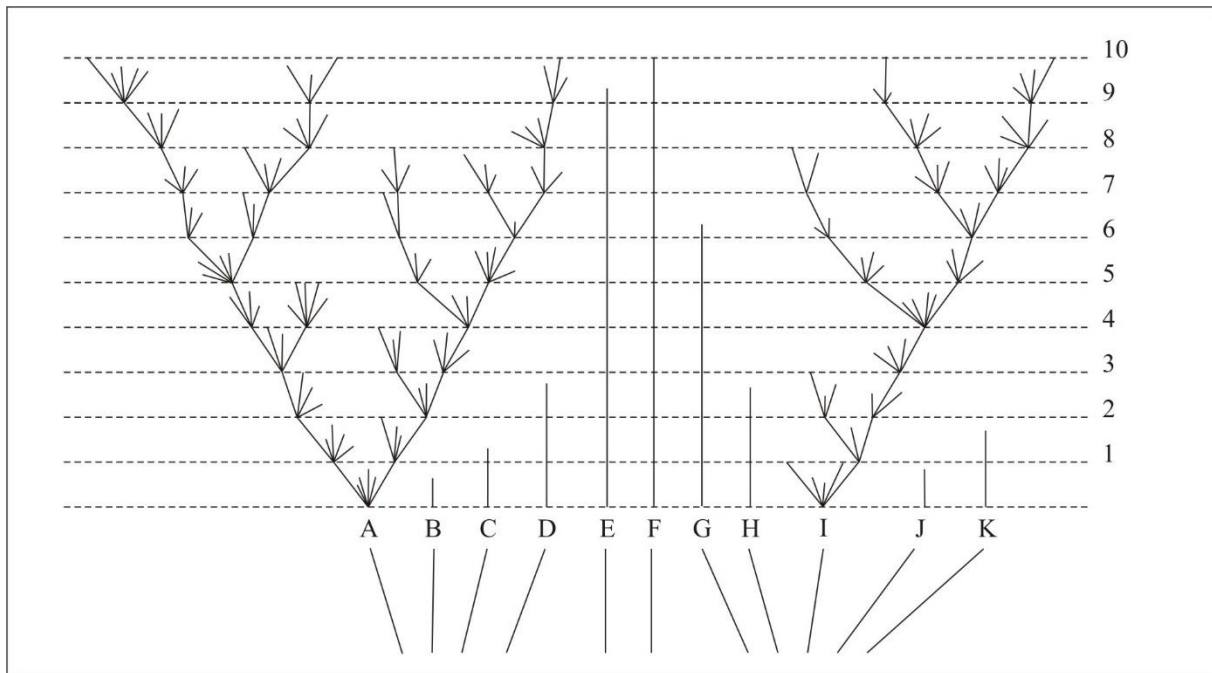
Ik bespreek beknopt de evolutie van de voorouders van de mens: *Ardipithecus*, *Australopithecus* en verscheiden *Homo*-varianten. Er was discussie of de mensheid uit één oorsprong voortkomt, of uit meerdere oorsprongen. Ik zie of DNA-onderzoek tot een onderbouwd standpunt kan leiden. In het volgende

hoofdstuk bespreek ik meer gedetailleerd de evolutie en verspreiding van de huidige mensenvolken.

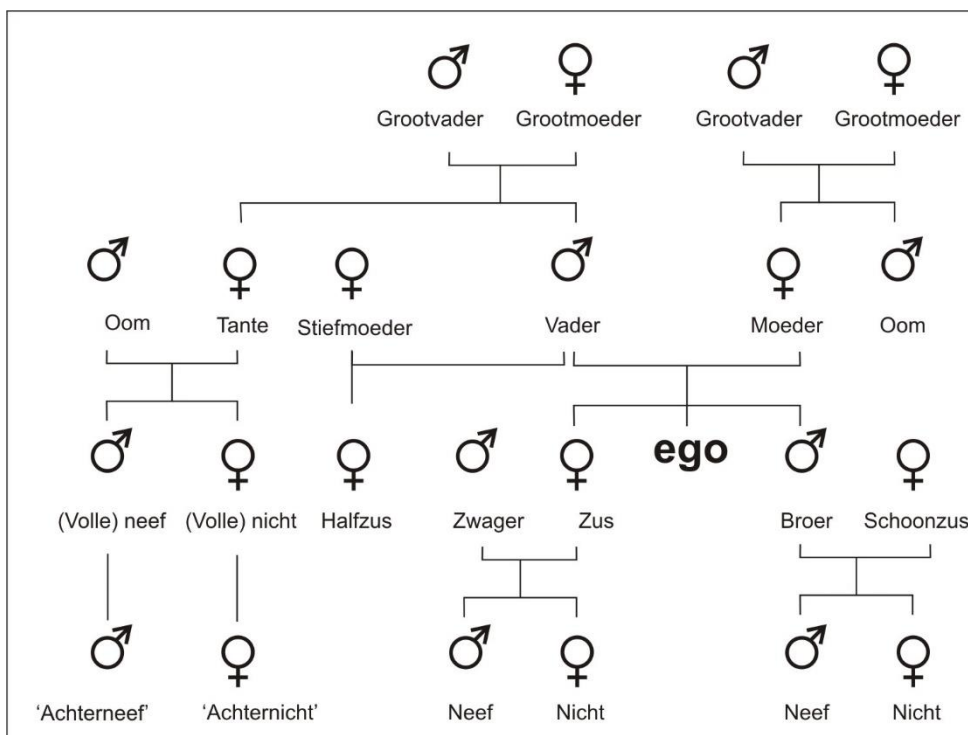
### 2. Stambomen

#### Een voorbeeldstamboom van Darwin

Evolutie gaat over afstamming van levende organismen. Afstammingsverbanden toont men meestal met stambomen. *The origin of species* van Darwin (1859) bevatte één figuur: een schematische stamboom (figuur 1). Hierin geeft hij een hypothetisch voorbeeld van de evolutie van 11 soorten, waarbij de horizontale lijnen staan voor 10.000 generaties. Van de 11 soorten sterven er 8 uit; sommige soorten splitsen in varianten die overblijven, en één soort blijft als één afzonderlijke soort gedurende de hele tijd van het schema bestaan.



Figuur 1. De stamboom van soorten van Darwin (1859), opnieuw getekend. Hierin zijn slechts 10 van de oorspronkelijke 14 tijdslijnen weergegeven.

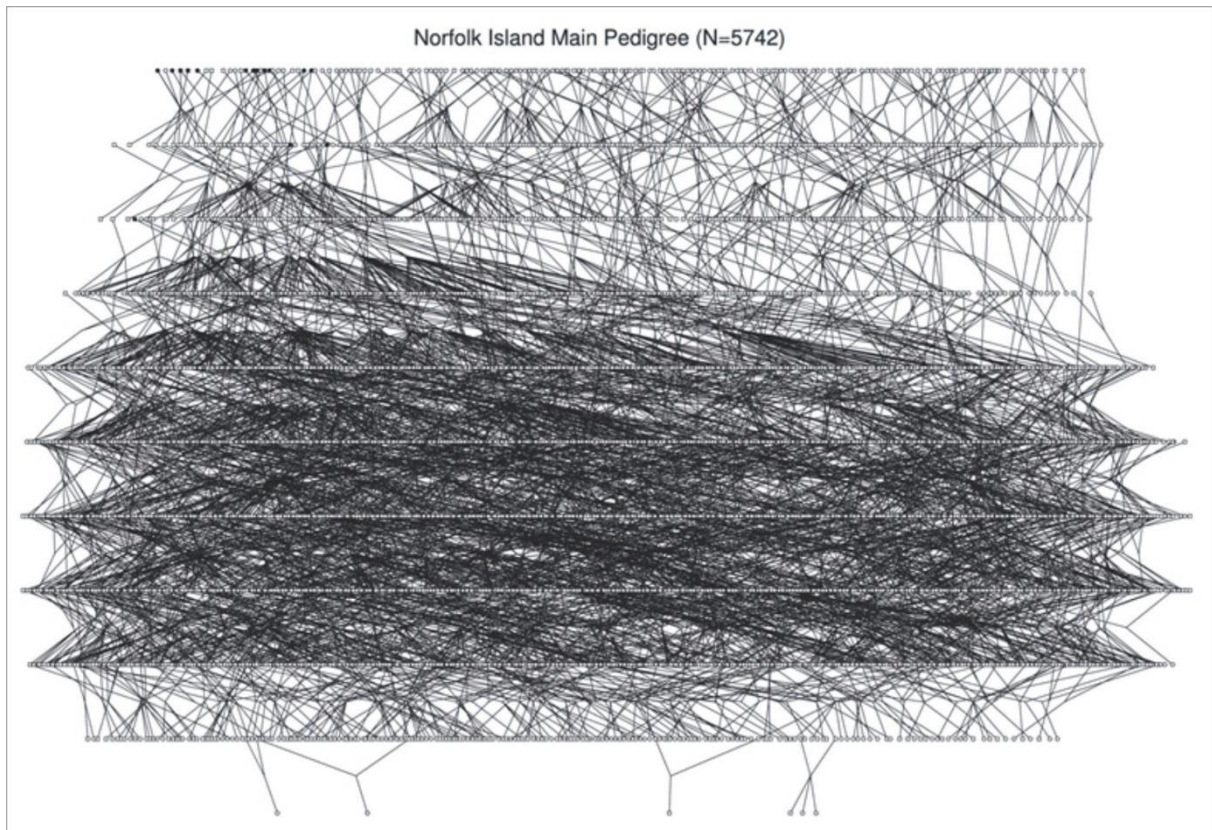


Figuur 2. Een voorbeeld van een traditionele familiestamboom.

### Familiestambomen

In familiestambomen (figuur 2) versmelten steeds twee takken (een huwelijk of een paring), waaruit zijtakken (nakomelingen) ont-

staan. Ieder van deze twee versmolten takken kan later met een andere tak versmelten (hertrouwen of kinderen verwekken buiten een huwelijk). Als men een complete familiestam-

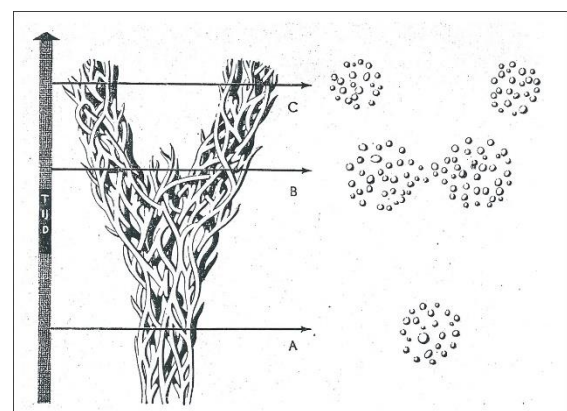


*Figuur 3. Na de muiterij op het schip de Bounty hebben 9 mannen uit Engeland en 14 vrouwen uit Tahiti een volk gesticht. Dit is een volledige stamboom van 5742 individuen en 9 generaties (Macgregor e.a. 2010, overgenomen met toestemming). Deze figuur toont dat een complete stamboom snel een onoverzichtelijke kluwen wordt.*

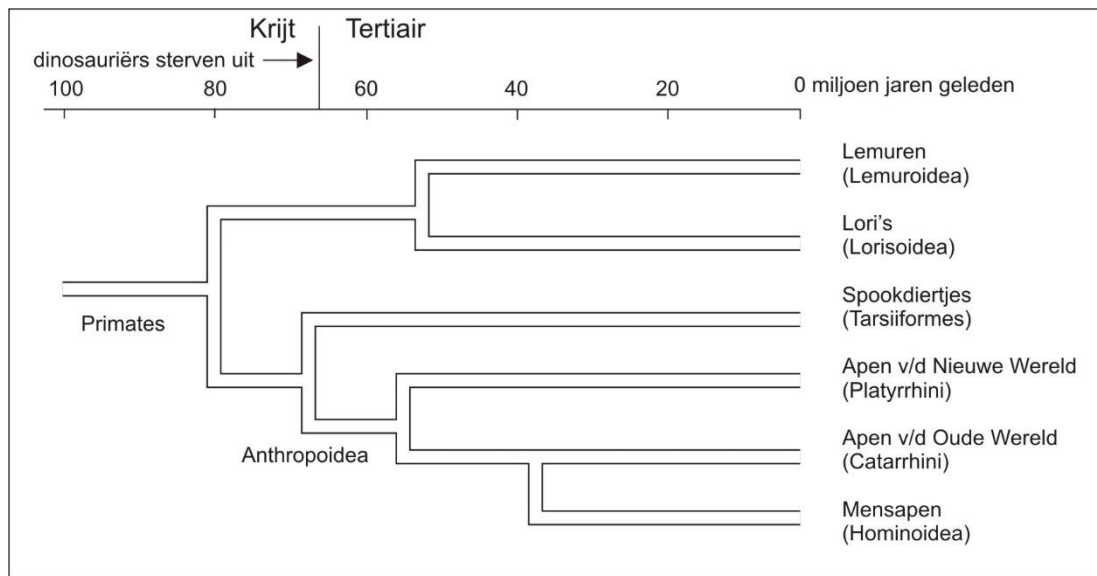
boom over veel generaties met mannelijke en vrouwelijke lijnen wil presenteren, wordt de stamboom een onontwarbare kluwen van lijnen. *"... al onze voorouders waren min of meer verre verwanten. Alle mensen zijn verwanten, hoewel dat niet gedocumenteerd kan worden. Als men een volledige stamboom van de mensheid kon construeren, dan zou dat een complex netwerk zijn, waarin ieder individu meerdere malen verwant is aan ieder ander."* (Dobzhansky 1972, p. 65). Het cruciale verschil tussen deze familiestamboom en de stamboom van Darwin is evident: in de stamboom van Darwin zijn er alleen afsplitsingen, terwijl familiestambomen versmeltingen en afsplitsingen hebben. De stamboom van Darwin ziet eruit als een boom of een struik: de takken vertakken steeds verder, maar ze versmelten niet. Familiestambomen daarentegen lijken snel op ondoordringbaar struikgewas (figuur 3). Stambomen gebaseerd op afstamming en vermenging worden te complex (Harris en DeGiorgio 2017).

### Stambomen van populaties

Dobzhansky (1955) heeft een figuur gemaakt van de evolutie van een soort die bestaat uit populaties of rassen (figuur 4). Ieder streng staat voor een populatie. Sommige populaties splitsen, andere versmelten en weer andere



*Figuur 4. Schematische stamboom van populaties van Dobzhansky (1955).*



Figuur 5. Een voorbeeld van een stamboom van groepen organismen, van groepen primaten.

sterven uit. Als de individuen uit populaties voldoende verwant zijn, kunnen ze vruchtbare nakomelingen krijgen. De strengen in het linker deel van figuur 4 zijn ongeveer even dik, maar rechts zien we dat er grote en kleine populaties bedoeld zijn. Geleidelijk evolueren de populaties uit elkaar, zodat er twee soorten ontstaan.

### Stambomen van soorten of grotere groepen

Veel stambomen tonen de afstammingslijnen van soorten of van grotere groepen. Zo toont figuur 5 de afstamming van de groepen primaten. Zolang de individuen in de afzonderlijke lijnen niet onderling kruisbaar zijn met vruchtbare nakomelingen, zijn er alleen afsplitsingen. Dan kan een dergelijke figuur de afstammingsverbanden goed tonen. Overigens ontstaan in de evolutie geleidelijk voortplantingsbarrières: naarmate individuen verder van elkaar geëvolueerd zijn, wordt de kans op vruchtbare nakomelingen kleiner. In hoofdstuk 5.2. toon ik een kleine afname in vruchtbaarheid als mensen verder van elkaar verwant zijn (zie ook sectie 3).

Een bijzondere situatie is wel '*horizontal transfer*'. Er zijn dan twee groepen: een *in-group* en een *out-group*; op een of andere manier wordt erfelijk materiaal overgedragen vanuit een *out-group* naar leden van de *in-group*. Hiervoor zijn twee belangrijke varianten: (1) overdracht vanuit een niet-te-ver-verwante soort, waarbij men kan denken aan zeldzame soortkruisingen met vruchtbare nakomelingen (Arnold 2008, Larsen e.a. 2010), en (2) overdracht vanuit niet ver-

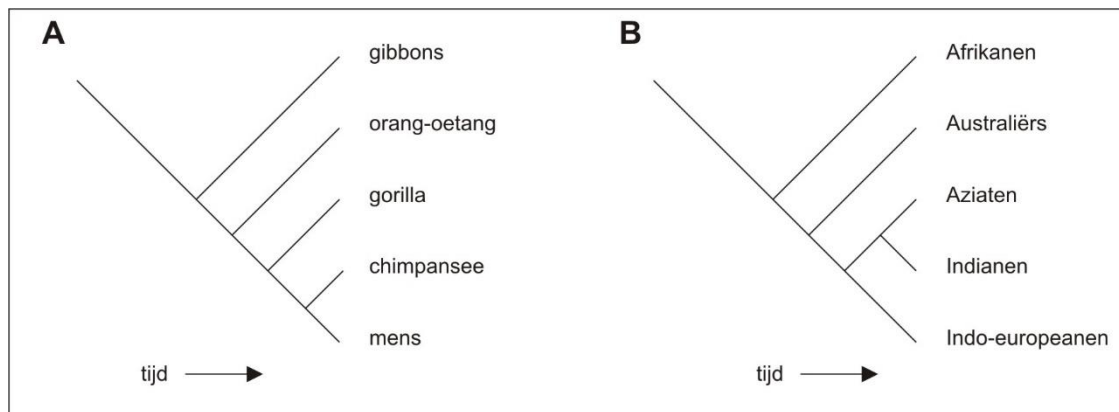
wante soorten, zoals virussen of bacteriën, vergelijkbaar met endosymbiose.

### Cladogrammen

Hennig (1950, 1966) heeft een rigoureuze methode ontwikkeld om toetsbare stambomen te ontwerpen. Bij iedere vertakking moest gespecificeerd worden welke eigenschap in de nieuwe groep ontstaan was. Een *clade* (van organismes, populaties of soorten) bestaat uit een voorouder en al zijn afstammelingen. Een natuurlijke groep (*clade*) is een monofyletische groep; dat is één tak zonder snoeien. Cladistische stambomen (cladogrammen) hebben vaak de vorm van stambomen. Figuur 6A toont het cladogram van de soorten mensapen; omdat er voortplantingsbarrières zijn, is het correct deze gegevens in een cladogram weer te geven. Je weet immers wie alle afstammelingen van een voorouder zijn. Dat geldt niet voor figuur 6B, die een cladogram voor mensenrassen probeert te geven. Omdat er vermenging tussen deze groepen is, kan men de afstammingsverbanden van dergelijke groepen niet correct met een cladogram weergeven.

### Stambomen van genen

Ook genen vermenigvuldigen zich, en daarom kan men ook stambomen construeren van genen. Het is goed mogelijk om empirisch onderbouwde stambomen te construeren van delen van het DNA van mensen (zie tekstkader 'Het genoom van de mens').



Figuur 6. Voorbeelden van cladogrammen. A. Cladogram van de mensapen, omdat dit afzonderlijke soorten zijn, kan dit een definitief cladogram zijn. B. Cladogram van mensenrassen; hier is vermenigving mogelijk, en biedt een cladogram geen optimale informatie.

**Nucleair DNA.** In de celkern is het DNA gerangschikt in strengen, chromosomen. Chromosomen komen steeds in paren voor. Iedere ouder draagt de helft van zijn genoom over op zijn kinderen. De mens heeft ongeveer 21.000 paren genen; de genen bevatten de erfelijke code voor eiwitten. Daarnaast is er veel DNA dat niet codeert voor eiwitten. Bij de vorming van eicellen en spermacellen wordt erfelijk materiaal tussen chromosomen uitgewisseld: **recombinatie**. Recombinatie kan leiden tot versmelting van genen. Normale mensen en zoogdieren hebben 2 geslachtschromosomen: X en Y. Vrouwen hebben twee X-chromosomen, en mannen één X- en één Y-chromo-

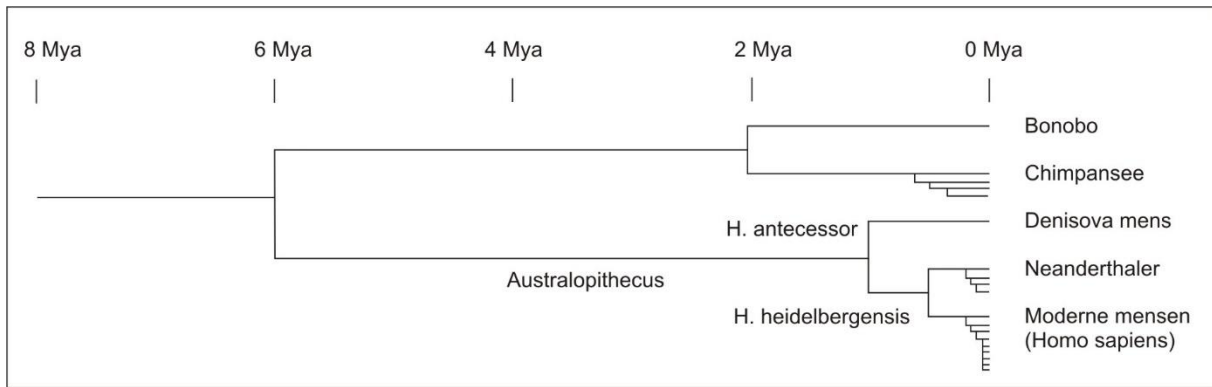
soom. Vrouwen dragen een X-chromosoom over aan hun zonen en dochters, en mannen dragen een Y-chromosoom over aan hun zonen en een X-chromosoom aan hun dochters. Y-chromosomen worden dus uitsluitend overgedragen van vader op zoon. Slechts een klein deel van het Y-chromosoom maakt recombinaties met het X-chromosoom; het overige deel noemt men het niet-recombinerende deel van het Y-chromosoom (NRY). Bij het NRY-DNA zijn er alleen afsplitsingen en geen samen-smeltingen. Een stamboom van het NRY-DNA biedt een goed beeld van de mannelijke afstammingslijn.

### Het genoom van de mens

Het genoom van de mens bestaat uit DNA in de celkern en in de mitochondriën. In de celkern van de mens zitten 23 paar chromosomen met daarop 21.000 genen. Het mitochondriaal DNA bestaat uit 37 genen. Bij zoogdieren bepaalt de aanwezigheid van geslachtschromosomen het geslacht van de nakomelingen. De geslachtschromosomen X en Y vormen een chromosomenpaar. Een individu met 2 X-chromosomen (XX) is vrouw, en een individu met één X- en één Y-chromosoom (XY) is man (behoudens uitzonderingen). Er zijn grote verschillen tussen het X- en Y-chromosoom.

nucleair DNA	Aantal baseparen	Aantal genen
totaal	3.200.000.000	21.000
X-chromosoom	155.000.000	2000
Y-chromosoom	59.000.000	200
pseudo-autosomaal gebied (Y)	2.300.000	29
NRY	57.000.000	170
<b>mitochondriaal DNA</b>	16.569	37

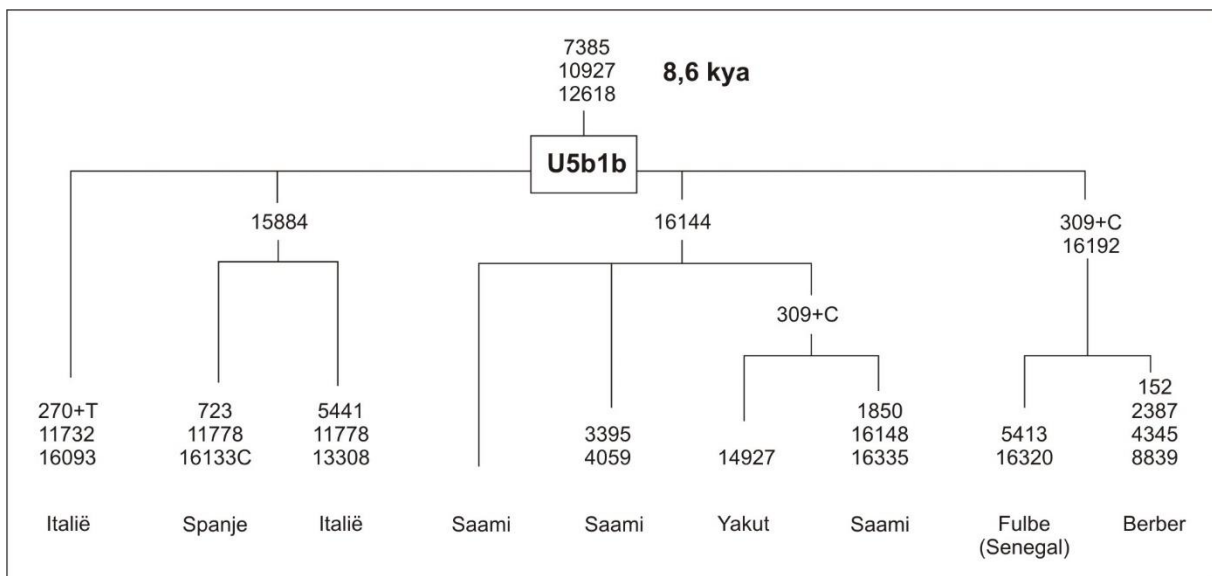
Het X-chromosoom van de mens is driemaal groter dan het Y-chromosoom en het bevat tienmaal meer genen. Bij de celdeling combineren de X- en Y-chromosomen door het overeenkomende DNA in het pseudo-autosomaal gebied. In dit gebied komt recombinatie voor, en dus uitwisseling van erfelijk materiaal. Maar de meeste genen op het X-chromosoom combineren niet met genen op het Y-chromosoom.



Figuur 7. Globale, versimpelde stamboom van het mtDNA van chimpansee, bonobo, Denisova-mens, Neanderthaler en moderne mens (afgeleid van gegevens van chimp, Krause e.a. 2010). De 'vorkjes' bij de chimpansee, neanderthaler en moderne mens tonen wanneer het mtDNA is gedifferentieerd.

**Mitochondriaal DNA (mtDNA).** Mitochondriën zijn kleine organellen in iedere cel, die een rol spelen in de energiehuishouding. Eicellen bevatten zo'n 100.000 mitochondriën, en spermacellen minder dan 100 (Piko en Matsumoto 1976, Otani e.a. 1988). Na de bevruchting worden normaal de mitochondriën van de spermacellen vernietigd (Kaneda e.a. 1995, Sutovsky e.a. 2000). Mitochondriën worden bij zoogdieren daardoor nagenoeg uitsluitend overgedragen van de moeder op haar mannelijke en vrouwelijke nakomelingen. Daarmee biedt een stamboom van het mtDNA een goed beeld van de vrouwelijke afstammingslijn.

Figuur 7 toont een versimpelde stamboom van het mtDNA van chimpansee, bonobo, Denisova-mens, Neanderthaler en moderne mens. Bij de evolutie van mtDNA en NRY-DNA treden alleen vertakkingen en geen versmelingen op. Daardoor kan de evolutie van mtDNA en NRY-DNA vele generaties terug overzichtelijk in stambomen worden afgebeeld. Bij de overige genen uit de celkern (autosomen) treedt wel recombinatie op; daardoor kan men met autosomaal DNA geen verre afstammingsverbanden traceren (Calafell en Larmuseau 2017, zie ook hoofdstuk 2.2.).



Figuur 8. Een klein deel van de mtDNA-stamboom (van haplogroep U5b1b) sinds ongeveer 8,6 kya. Ieder cijfer codeert hier voor een mutatie. In principe kan een dergelijke stamboom een volledig cladogram zijn met alle mutaties (gebaseerd op een figuur van Achilli e.a. 2005).

Tabel 1. Evolutie van organismen, genen en talen: in alle gevallen zijn er vertakkingen en in veel gevallen zijn er ook versmeltingen tussen de lijnen. In grijs zijn de items aangegeven waarvoor eenvoudige stambomen mogelijk zijn, omdat er nauwelijks versmeltingen optreden.

		Vertakkingen	Versmeltingen
Organismen	Tussen soorten	+	-
	Binnen soorten (familiestamboom)	+	+
Genen (haplogroepen)	NRY-DNA	+	-
	mtDNA	+	-
	X-chromosoom	+	+
	autosomaal	+	+
Talen - dialecten		+	+

### mtDNA en NRY-DNA

Het is voor wetenschappers een gelukkig toeval dat bij mtDNA en bij NRY-DNA recombinatie verwaarloosbaar is, zodat ze stambomen van mtDNA en NRY-DNA kunnen construeren voor de afstamming in de uitsluitend vrouwelijke en uitsluitend mannelijke lijnen. De stambomen van afzonderlijke genen of van groepen genen (haplogroepen) van het mtDNA of het NRY-DNA kunnen zuivere stambomen zijn. Stambomen van het mtDNA van het NRY-DNA kunnen in principe een volledig (!) cladogram zijn van dit mtDNA of NRY-DNA, waarbij iedere (!) mutatie een kruispunt markeert (figuur 8). Zuivere stambomen van het mtDNA en het NRY-DNA zijn mogelijk. Uiteraard werden mitochondriën en Y-chromosomen verbreed door mensen, maar het is niet mogelijk om stambomen van volken te reconstrueren uit de mtDNA- en NRY-DNA-stambomen, omdat mannen en vrouwen deels verschillende patronen van verspreiding hebben, en omdat vermenging leidt tot te complexe patronen. Bij genen van de autosomen en de X-chromosomen treedt recombinatie op, zodat de stambomen te complex worden. Statistische analyse van genen op autosomen en X-chromosomen levert wel clusters op van min of meer verwante volken, maar geen simpele stambomen. Tabel 1 toont in welke gevallen er versmeltingen zijn; dan worden de stambomen te complex om af te beelden.

### De stamboom van het mtDNA

Als men beziet van welke vrouwen de huidige mensen afstammen, dan zijn er in eerdere generaties steeds minder vrouwen met nog levende nakomelingen in de uitsluitend vrouwelijke lijn. Uiteindelijk komen de lijnen samen bij slechts één vrouw, de 'oermoeder' (de *most recent common ancestor*, MRCA). Die ene stammoeder werd in de populaire literatuur 'mitochondriale Eva' of '*black Eve*' genoemd. Dit associeerde met het Joodse scheppingsverhaal, waardoor sommigen ten onrechte dachten dat slechts één vrouw de stammoeder

van alle huidige mensen zou zijn. Echter, in de tijd van de stammoeder hebben er 100-den tot 1000-den andere vrouwen geleefd, en een groot deel daarvan heeft bijgedragen tot het erfelijk materiaal van de huidige mensen, maar niet via de onafgebroken uitsluitend vrouwelijke lijn.

### De stamboom van het NRY-DNA

Precies dezelfde analyse als van het mtDNA kan men maken van het NRY-DNA voor de mannelijke overerving. Van welke mannen stammen de huidige mensen af? In eerdere generaties zijn er steeds minder mannen met nog levende nakomelingen in de uitsluitend mannelijke lijn. Hier kwam men uit bij één stamvader: de 'Y-chromosomale Adam'. Hieruit moet men niet afleiden dat slechts één man de stamvader van alle huidige mensen zou zijn. In de tijd van de stamvader hebben er 100-den tot 1000-den andere mannen geleefd, en een groot deel daarvan heeft bijgedragen tot het erfelijk materiaal van de huidige mensen, maar niet via de onafgebroken uitsluitend mannelijke lijn.

## 3. Soortvorming

### Wat is een 'soort'?

In de evolutiebiologie staat het begrip 'soort' centraal. De titel van het meest bekende boek van Darwin (1859) was '*On the origin of species by means of natural selection*', maar Darwin had als titel voorgesteld '*An abstract of an essay on the origin of species or varieties by means of natural selection*'. Hij wilde soorten en variëteiten op één lijn stellen, maar de uitgever had een kortere term voorgesteld, waarmee Darwin ingestemd had (Ereshefsky 2011)<sup>1</sup>. Volgens Darwin kunnen de begrippen 'soort' en 'ras' niet gedefinieerd worden, maar

<sup>1</sup> Eigenlijk is het spijtig dat Darwin hiermee ingestemd heeft, want daardoor heeft het woord 'soort' ten onrechte mythische proporties gekregen.

allerlei onderzoekers hebben toch geprobeerd het begrip 'soort' precies te definiëren. Een populair criterium of individuen behoren tot dezelfde soort of tot rassen van één soort, is de vraag of de hybriden vruchtbaar zijn (Dobzhansky 1937); dit is het *Biological Species Concept* (BSC, Mayr 1963, Ghiselin 1969). Als twee individuen paren, dan zijn verschillende uitkomsten mogelijk.

1. Er komen nakomelingen en die zijn normaal vruchtbaar. Volgens de BSC horen beide individuen dan tot dezelfde soort.
2. Er komen nakomelingen en die zijn onvruchtbaar. Volgens de BSC horen beide individuen dan (waarschijnlijk) tot verschillende soorten van hetzelfde genus. Als de nakomelingen verminderd vruchtbaar zijn, of als slechts een deel van de koppels vruchtbare nakomelingen krijgt, zien we daarmee evolutie in werking.
3. Er komen geen nakomelingen. Volgens de BSC horen beide individuen dan tot een verschillend genus (mits ze afzonderlijk vruchtbaar zijn). Maar wat is de conclusie als slechts een deel van de koppels nakomelingen krijgt? Of als de meest nakomelingen niet gezond zijn?

Niettemin, soortvorming is het ontstaan van een voortplantingsbarrière tussen individuen van twee populaties. In de theorie van Darwin zijn de begrippen 'voortplantingsbarrière', 'soort' en 'ras' belangrijk, maar onderzoekers bereiken geen overeenstemming over de definities ervan (Mayden 1997, Hey 2001). Darwin benadrukte *"het inzicht dat er geen fundamenteel onderscheid is tussen soorten en variëteiten."* (p. 278). Zijn theorie van natuurlijke selectie leidt tot geleidelijke overgangen; dan kan er geen absolute grens zijn tussen variëteiten (rassen of ondersoorten) en soorten. Pogingen om 'soort' te definiëren, zijn pogingen om een discontinuïteit in een continu proces vast te stellen, wat bij voorbaat tot mislukken gedoemd is. Om toch de woorden 'soort' en 'ras' te kunnen gebruiken, schreef Darwin: *"Dus om vast te stellen of een vorm als een soort of een variëteit beoordeeld moet worden, is de enige richtsnoer de mening van natuurkenners met een gezond oordeel en brede ervaring."* (Darwin 1859, p. 47).

### Soortvorming in het algemeen

Een absolute of relatieve voortplantingsbarrière is een belangrijk begrip in evolutietheorieën. Wat veroorzaakt een voortplantingsbarrière? *"Voor de theorie van natuurlijke selectie is de steriliteit van hybriden speciaal belangwekkend, want deze kan geen voordeel voor hen zijn, en kon niet verworven zijn door het voortdurende behoud van opeenvolgende nuttige graden van*

*steriliteit. Maar ik hoop dat ik kan aantonen dat die steriliteit niet een speciale verworvenheid is, maar het toevallige gevolg van andere verworven verschillen."* (Darwin 1859, p. 245).

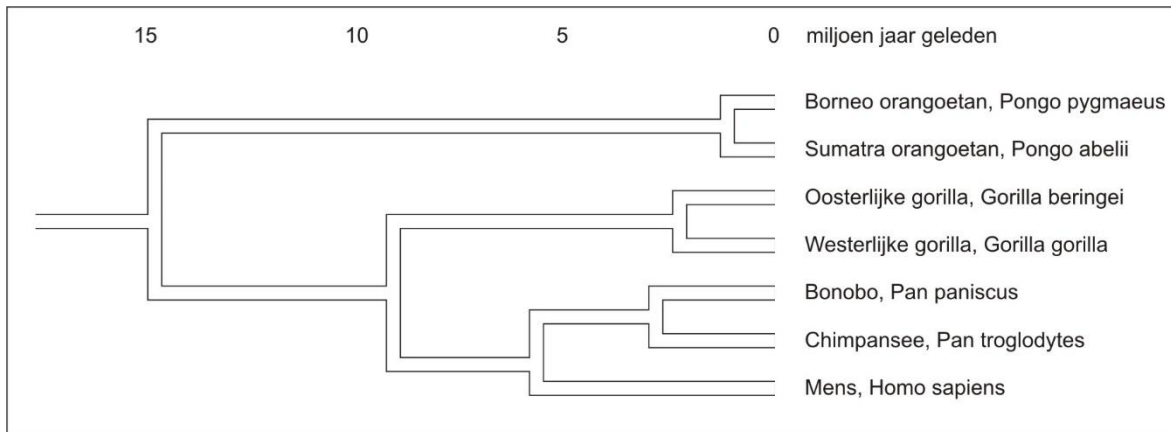
### Voortplantingsbarrières

Voortplantingsbarrières komen door interacties tussen DNA-strengen van verschillende oorsprong (Orr 1996). Om dit te begrijpen, moeten we de erfelijkheid van onvruchtbaarheid bestuderen. Onvruchtbaarheid wordt veroorzaakt door afwijkende chromosomen of afwijkingen in één of meer genen (Shah e.a. 2003). Aanvankelijk zocht men de verklaring voor voortplantingsbarrières vooral in chromosoomafwijkingen, wat vaak bij planten voorkomt (King 1993). Maar anderen zoeken het vooral in de genen. In twee populaties van organismen kunnen mutaties in verschillende genen ontstaan die in hun omgeving evolutionair voordelig (of neutraal) zijn, maar wanneer deze mutaties in één genoom bijeen komen, kan dat leiden tot onvruchtbaarheid of andere kwalen (Dobzhansky 1937, Müller 1942). Dit worden wel 'incompatibiliteitsgenen' of 'soortvormingsgenen' genoemd. Een cruciale vraag is of voortplantingsbarrières ontstaan zijn doordat ze evolutionair voordelig waren (Sobel e.a. 2010, Presgraves 2010), of zijn ze een bijproduct van evolutie in afzonderlijke lijnen? Aanwijzingen voor een antwoord komen uit heel ander onderzoek (hoofdstuk 5.2.). In een groot onderzoek in IJsland bij 160.000 echtparen en hun nageslacht, gevolgd over 10 generaties, nam de gemiddelde vruchtbaarheid af als de verwantschapscoëfficiënt tussen de ouders lager werd dan 0,002<sup>2</sup> (Helgason e.a. 2008). Een vergelijkbaar effect is ook gevonden in de USA en Denemarken, waarbij de verwantschap werd uitgedrukt in de afstand tussen geboorteplaatsen, of het verschillend aantal landen bij de voorouders. Die afnames waren slechts 10%, maar bij de grote aantallen wel statistisch significant. Hier is een kleine afname in vruchtbaarheid bij minder verwante mensen, die volgens mij een voorbode is van hybride steriliteit. Er is een voortschrijdende afname in vruchtbaarheid, naarmate meer allelen verschillend zijn,<sup>3</sup>. Er zijn dan geen speciale 'incompatibiliteitsgenen'. Hybride-steriliteit is het toevallige gevolg van te grote verschillen in genen.

<sup>2</sup> Dat is een verwantschapsgraad groter dan 12 in de Romeinse telling, of groter dan 6 in de Canoneke telling (hoofdstuk 5.2.).

<sup>3</sup> Dit is dan een hypothetische oplossing voor het probleem van een voortplantingsbarrière. Dan is een voortplantingsbarrière een bijproduct van andere processen.





Figuur 9. Stamboom van de afstamming van de grote mensapen. Hier toon ik de tijdstippen dat de lijnen gescheiden zijn (Hobolth e.a. 2007, Langergraber e.a. 2012, en Prado-Martinez 2013).

## 4. De evolutie van de Hominiden

### 4.1. Splittingsen bij de Hominiden

#### **Voorgeschiedenis: evolutie van mensapen**

Tegenwoordig onderscheidt men 7 soorten grote mensapen, inclusief de mens. Figuur 9 toont de stamboom van de grote mensapen. Uit vergelijkingen van allerlei genen schat men de tijd waarin afstammingslijnen uit elkaar begonnen te lopen, en de tijd waarin de afsplitsing definitief was, dus dat er een voortplantingsbarrière was, d.w.z. wanneer de soorten gevormd waren.

#### **Vorming van de soort 'mens'**

We kunnen spreken van de soort 'mens', toen de afstammingslijnen naar de mens en naar chimpansee/bonobo voldoende gescheiden waren geraakt. Alle mensen behoren tot dezelfde soort en mensen van alle rassen kunnen onderling vruchtbare nakomelingen krijgen.

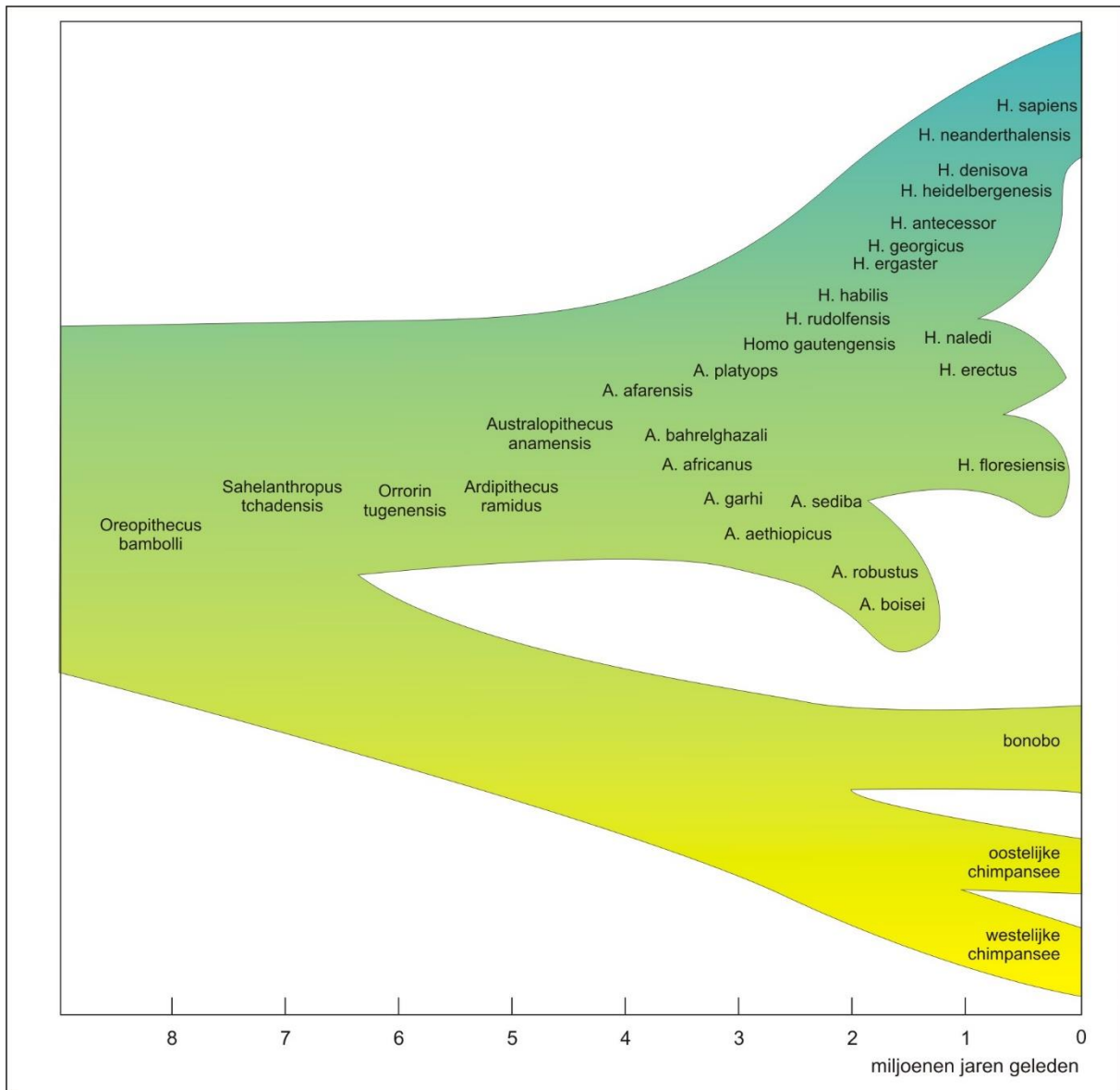
#### **Splitsingstijd.**

Hier ga ik ervan uit dat de voorouders van mens en chimpansee 6 - 5 Mya uit elkaar begonnen te evolueren. Maar uit grootschalig DNA-onderzoek van mensen en mensapen hebben Prado-Martinez e.a. (2013) geconcludeerd dat de splitsing tussen chimpansee en

mens 5 Mya begon, en dat er pas 3 Mya een voortplantingsbarrière was.

#### **Genen of chromosomen?**

Het is onbekend of de voortplantingsbarrière tussen chimpansees en mensen vooral door veranderingen in genen of in chromosomen ontstaan is. Mensen hebben 23 paar chromosomen (Tjio en Levan 1956), terwijl chimpansees, gorilla's en orang-oetangs er 24 paar hebben. Daarom gaat men ervan uit dat onze gemeenschappelijk voorouder 24 paar chromosomen had. Mensapen hebben niet meer erfelijk materiaal dan mensen, want in de evolutie zijn de mensaapchromosomen 12 en 13 (oorspronkelijke terminologie, McConkey 2004) aan hun uiteindes gefuseerd tot chromosoom nr. 2 van de mens (Yunis en Prakash 1982, Britten 2002, Mikkelsen e.a. 2005, Farré e.a. 2012). Bij alle mensen komt deze chromosoomfusie voor: hij is gefixeerd in de mensheid. In de regel zijn paringen tussen individuen met verschillende chromosoomaantallen minder vruchtbaar. Het is goed mogelijk dat deze fusie van chromosomen heeft bijgedragen tot een voortplantingsbarrière tussen mensapen en mensen, dus tot soortvorming van de mens (Farré e.a. 2012). Daarnaast zijn er ook allerlei andere chromosoomverschillen tussen chimpansee en mens en zijn er miljoenen verschillen in afzonderlijke nucleotideparen



Figuur 10. Overzicht van de afstamming van mensachtigen, chimpansees en bonobo's. Ik wil hier geen rassen of soorten onderscheiden. Ik wil hier geen afstammingslijnen en voortplantingsbarrières suggereren.

### Evolutie van Hominiden

Er zijn inmiddels veel fossielen ontdekt voor de evolutie van de mensheid gedurende 6 miljoen jaar. Bij de ontdekking van fossielen van mensachtigen werden steeds twee vragen gesteld: (1) is deze variant een voorouder van de huidige mens, en (2) is dit een aparte soort? Beide vragen kunnen niet simpel beantwoord worden, want "Het is algemeen geaccepteerd dat de stamboom van de mens over de laatste 3 miljoen jaar een struikgewas is." (Hublin 2014). Maar het is nog erger: bij een struikgewas zijn er alleen afsplitsingen, maar bij de evolutie van Hominiden waren er afsplitsingen

en versmeltingen. De vroege evolutie van de mensheid van 6 - 2 Mya speelde zich af in Afrika; in die tijd zijn er uitsluitend in Afrika fossielen van mensachtigen (of *Hominini*) gevonden. Rond 1,9 Mya migreerden mensachtigen die op *Homo erectus* leken, vanuit Afrika naar Azië. Nakomelingen hiervan leefden in een uitgestrekt gebied van Georgië (*Homo georgicus*) tot China en Oost- en zuidoost Azië (*Homo erectus*).

Traditioneel beeldt men de hypothetische afstammingsverbanden van Hominiden af in een figuur met afstammingslijnen en grenzen tussen de benoemde varianten.

**Soorten: definitie, soortnamen en fossielen**

Linnaeus (1758) ging ervan uit dat alle soorten afzonderlijk geschapen waren. Hij ontwikkelde een stelsel voor wetenschappelijke namen van alle levende organismen, de binominale nomenclatuur. Daarin bestaat de naam van een soort uit twee delen: een eerste naam met een hoofdletter, d.i. de naam van het genus, en de tweede naam met een kleine letter, waarmee de soort benoemd wordt. Soorten worden in principe tot hetzelfde genus gerekend, als kruisingen nakomelingen opleveren, en tot afzonderlijke soorten als die nakomelingen onvruchtbaar zijn. Bijvoorbeeld alle paardenrassen behoren tot één soort 'het paard' (*Equus caballus*), en ook alle ezelrassen behoren tot één soort 'de ezel' (*Equus asinus*). Nakomelingen van kruisingen van paardenrassen zijn normaal vruchtbaar, en dat geldt ook voor kruisingen tussen ezelrassen. Maar de nakomelingen van kruisingen tussen paarden en ezels (muil dieren en muilezels) zijn onvruchtbaar.

Men kan alleen over fossielen spreken door die fossielen namen te geven. Onderzoekers formuleerden namen voor fossielen in de traditie van de binominale nomenclatuur van Linnaeus, maar die namen suggereren meer dan men kan aantonen. De namen *Australopithecus africanus* en *Australopithecus afarensis* suggereren dat individuen van deze 'soorten' kruisbaar zijn, maar dat de nakomelingen niet vruchtbaar zijn. Het is bij fossielen een onoplosbaar probleem of ze onderling kruisbaar waren, en dus tot dezelfde soort behoorden (Lewin 1989). Door de naamgeving suggereren paleontologen echter discontinuïteiten in continue processen.

Maar ik wil geen voortplantingsbarrières of discontinuïteiten suggereren, wanneer deze niet aangetoond zijn. Daarom presenteer ik een figuur zonder grenzen tussen de 'soorten' en zonder afstammingslijnen (figuur 10). Recent zijn nakomelingen ontdekt van kruisingen tussen Hominiden van meer dan 300 kya; er was toen dus geen absolute voortplantingsbarrière tussen die individuen. Rond 50 kya leefde op het Indonesische eiland Flores nog een kleine mensachtige, *Homo floresiensis*, die vermoedelijk van *Homo erectus* afstamde. Uiteindelijk zijn alle mensachtigen uitgestorven, behalve *Homo sapiens*, al zijn sommigen niet echt uitgestorven, omdat ze bijgedragen hebben aan het DNA van de huidige mens.

**4.2. Recht overeind lopen****Rechtop lopen**

Mensapen lopen vooral op armen en benen, hoewel ze ook op twee benen kunnen lopen. Mensen daarentegen lopen normaal rechtop op hun benen. Het skelet van de mens is in veel opzichten aangepast aan rechtop lopen. Vergeleken met de chimpansee is het bekken van de mens breder, en de dijbenen kunnen recht onder het lichaam geplaatst worden. De ruggengraat van chimpansee is licht gebogen, terwijl deze van de mens een S-vorm heeft. Bij chimpansee zit het achterhoofds gat achter aan de schedel, terwijl dit bij de mens midden onder de schedel zit.

**Het ontstaan van 'de eerste mens'**

Vanuit een antropocentrisch standpunt hebben verscheidene onderzoekers zich afgevraagd wanneer we in de evolutie kunnen spreken van een 'echte mens'. Keith (1948) probeerde dit af te leiden van de hersengrootte. Hij meende dat hersenvolumes groter dan 750 cm<sup>3</sup> het verschil maken tussen mensaap en mens; dat noemde hij de '*cerebral Rubicon*'. Maar iedere cesuur in een continu proces is kunstmatig, en bovendien is er binnen iedere soort enige spreiding in hersenvolumes (de standaard deviatie is ongeveer 8% van het gemiddelde, figuur 11, Jerison 1973). Een extra complicatie is dat de hersenen van olifanten en walvissen veel groter zijn dan die van de mens (van Dongen 1998); de intellectuele capaciteiten van olifanten en walvissen zijn nog onvoldoende empirisch onderzocht. Darwin (1871, p. 34-35) benadrukte het principe van geleidelijke evolutie. "*Als de mens het enige levend wezen met mentale vermogens was, of als zijn mentale vermogens totaal anders zouden zijn geweest van die van de lagere dieren, dan zouden we nooit gedacht hebben dat onze hogere vermogens geleidelijk waren ontstaan. Maar het kan duidelijk worden aangetoond dat er in dit opzicht geen fundamenteel verschil is. (Darwin bluft dat dit duidelijk kan worden aangetoond.) We moeten toegeven dat er een veel groter verschil is in mentale vermogens tussen de laagste vissen, zoals de prik of het lancetvisje, en een van de hogere mensapen, dan tussen een mensaap en de mens; toch is dit enorme interval opgevuld door talloze geleidelijke overgangen.*" Het begrip 'de eerste echte mens' is kunstmatig, misleidend en overbodig. Er is geen absolute cerebrale Rubicon. Mensen zijn geleidelijk ontstaan, en de hersenen van mensachtigen zijn geleidelijk groter geworden tussen 1,8 en 0,4 Mya.

Aan het skelet kan men zien hoe een mensaap of aapmens zich voortbewogen heeft. Veel genen voor de ontwikkeling van het skelet zijn verschillend tussen mens en chimpansee (Clark e.a. 2003).

In de evolutielijn naar de mens zijn Hominiden al vroeg rechtop gaan lopen. *Orrorin* en *Ardipithecus* liepen al rechtop. Het bekendste voorbeeld is de latere *Australopithecus afarensis* ('Lucy'), van 3,2 Mya, die volledig rechtop liep, terwijl ze nog een klein brein had.

#### 4.3. De hersenen van de mens

##### Overeenkomsten en verschillen in de hersenen.

Mensen en chimpansees verschillen in lichaams- en hersengewicht. In 3 My evolutie is het lichaamsgewicht in de lijn naar de mens ongeveer verdubbeld, dat is een toename met ongeveer 26% per miljoen jaar (van Dongen 1998). In die tijd zijn de hersenen van de mens factor 3 zwaarder geworden, dat is een toename met ongeveer 43% per miljoen jaar (van Dongen 1998). Figuur 11 toont de inhoud van de schedels van afzonderlijk Hominiden van de laatste 3 miljoen jaar. Er is een geleidelijke toename van 500 naar 1500 cm<sup>3</sup>, maar met een grote spreiding binnen iedere groep. Ten onrechte denkt men dat in de lijn naar de mens vooral de neocortex groter is geworden. Dat is niet juist: de neocortex en hersenstam zijn met ongeveer dezelfde factor toegenomen. Bij de mens beslaat de neocortex 76% van het brein, en bij de chimpansee 72% (Stephan e.a. 1981). Algemeen gaat men ervan uit dat de verschillen in cognitie tussen mens en chimpansee veroorzaakt zijn door verschillen in hersengrootte. Ik neem aan dat vooral een selectiedruk voor betere communicatie (taal) geleid heeft tot het grotere brein van de mens (hoofdstuk 7.2.).

##### Genen en het zenuwstelsel

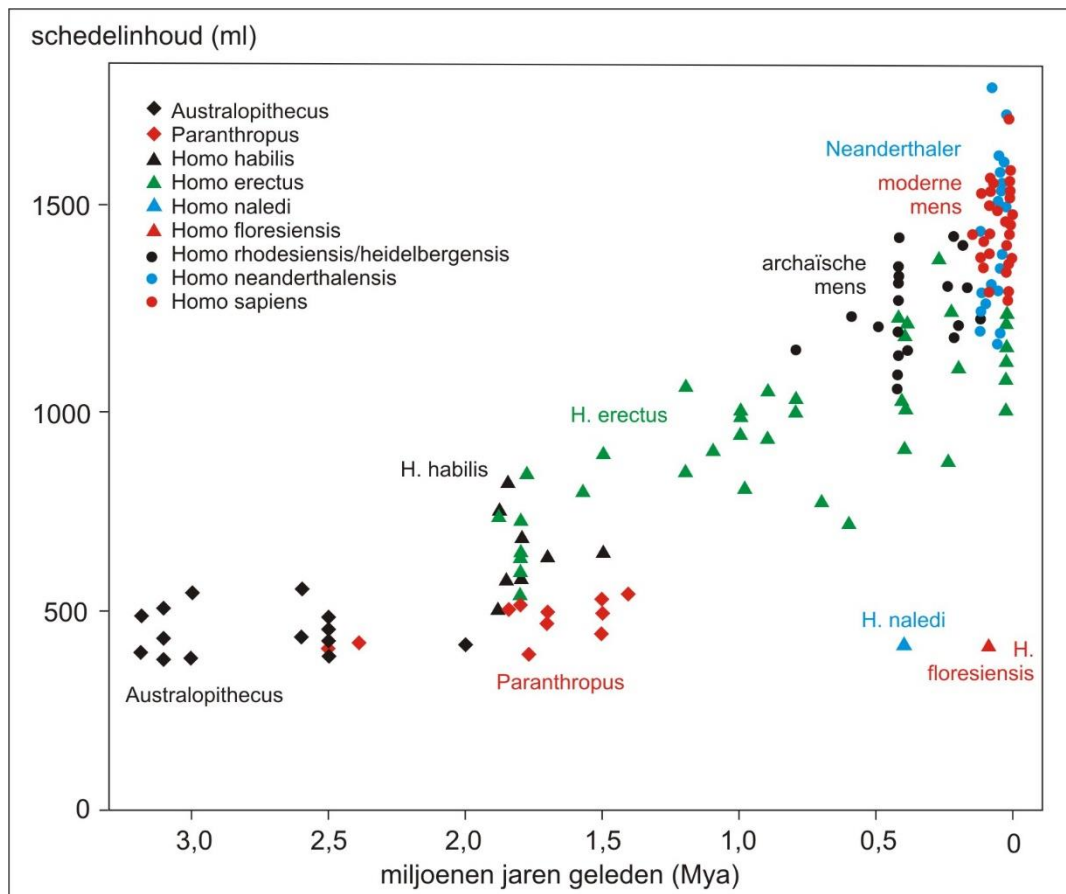
Veel genen voor het zenuwstelsel zijn in de lijn van de mens veranderd. Veel veranderingen wijzen op positieve selectie voor een groter, beter brein. Dat noemt men wel 'adaptieve evolutie' (Clark e.a. 2003). Dit betreft de volgende aspecten.

**Hersengrootte.** In de evolutie van de mens is het hersenvolume tussen 1,8 en 0,4 Mya met een factor 3 toegenomen. Er zijn genen ontdekt die een rol spelen in de hersenontwikkeling. Mutaties in die genen veroorzaken microcefalie: hersenen zo klein als van chimpansees of *Australopithecus* (Mochida en Walsh 2001). De meest onderzochte genen zijn *microcephalin* en *abnormal spindle-like microcephaly-related gene* (ASPM). Van 2001 tot 2006 hoopen onderzoekers dat deze mutaties de vergroting van het brein van de mens konden verklaren (Evans e.a. 2004a,b). Maar groot onderzoek naar deze en andere 'microcefalie-genen' bij 21 soorten primaten toonde geen systematische verschillen in de lijn naar de mens, en ook geen systematische verschillen tussen mensapen en apen (Montgomery e.a. 2011).

**Signaaloverdracht.** Veel genen voor signaaloverdracht tussen neuronen zijn veranderd, inclusief signaaloverdracht via G-proteïnes. Het produceren en decoderen van gesproken taal is een hoogstandje van signaalverwerking. Er zijn verscheidene genen veranderd die een rol spelen bij horen. In één opzicht is er in de lijn naar de mens een grootschalig verlies van genen. Honderden genen voor reukreceptoren zijn onwerkzaam geworden; men noemt dat 'pseudogenen'. Dit is in overeenstemming met het feit dat mensen slechter ruiken dan andere zoogdieren.

##### Hersenen: intelligentie

Ik heb verscheidene intelligenties bij dieren en mensen besproken (hoofdstuk 3.5.). Vogels en primaten met relatief grote intelligentie hebben relatief grote hersenen. Iedereen gaat ervan uit dat de intellectuele capaciteiten van mensen vergeleken met apen en mensapen tot stand komen door het grote brein van mensen "Toen de verschillende mentale talenten geleidelijk ontwikkeld werden, moeten de hersenen bijna zeker groter geworden zijn. Ik neem aan dat niemand eraan twijfelt dat het grotere brein, relatief tot zijn lichaam, nauw verbonden is met zijn grotere mentale vermogens, vergeleken met de gorilla of orang-oetan." (Darwin 1871, p.145). Ook tussen mensen is er een duidelijke correlatie tussen hersengrootte en IQ gevonden, als de hersengrootte met MRI gemeten is, (hoofdstuk 3.5.).



Figuur 11. Schedelinhoud. (data van Holloway e.a. 2004, inclusief de gegevens van de Flores-mens (P. Brown e.a. 2004), *Homo naledi* (Schroeder e.a. 2017), en de neanderthaler-achtige Xuchang-schedel (Li e.a. 2017).

### Taal

Tussen 1,8 en 0,4 Mya zijn in de evolutie van de mens spraakzenuwen groter geworden, zodat gearticuleerde gesproken taal mogelijk werd (hoofdstuk 7.2.). In die tijd zijn ook de hersenen groter geworden, waardoor er geheugenruimte kwam zodat er voor de meeste concepten ook woorden konden komen, en ontstond er genoeg verstand om inhoud in grammaticale taal te verwoorden.

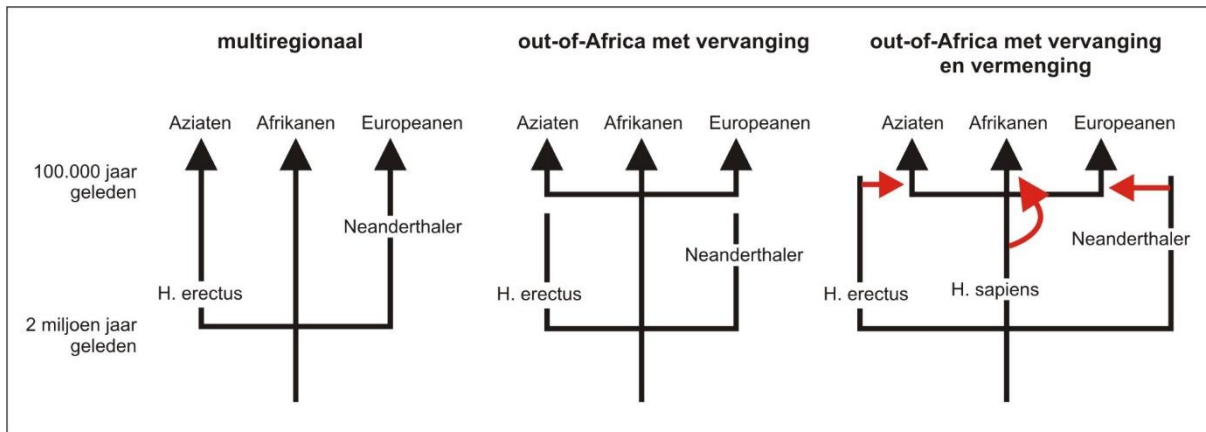
### Cultuur

Tussen allerlei chimpanseepopulaties zijn culturele verschillen beschreven (Whiten e.a. 2001). Maar die verschillen vallen in het niet bij de verschillen tussen mensenvolken. Door taal konden mensen gedetailleerde informatie op de volgende generaties overdragen. De culturen van mensen zijn zo ontwikkeld dat het primitieve begin ervan niet meer herkend kan worden.

### 4.4. De evolutie van *Homo sapiens*

#### Out-of-Africa of multiregionaal?

Enige tijd waren twee populaire hypothesen. De **multiregionale hypothese**. Men nam aan dat ongeveer 2 Mya de voorouders van de mensen uit Afrika vertrokken waren, en in Azië evolueerden tot *Homo erectus*, en in het nabije Oosten en Europa tot Neanderthalers. Onafhankelijk van elkaar zouden vroege mensen in Afrika, *Homo erectus* en Neanderthalers geëvolueerd zijn tot respectievelijk negers, Aborigines en blanken (Coon 1962, Wolpoff 1996). De **Recente Out-of-Africa hypothese**, of *Replacement hypothesis*. Men wist dat 2 - 0,5 Mya mensachtigen uit Afrika vertrokken waren en evolueerden tot *Homo erectus*, de Denisova-mensen en de Neanderthalers. In Afrika zijn anatomisch moderne mensen ontstaan, en deze zijn tussen 100 en 60 kya uit Afrika gemigreerd, en hebben geleidelijk de andere mensachtigen verdrongen. Het eerste onderzoek



Figuur 12. De evolutie van mensen en mensachtigen: (1) multiregionaal, (2) out-of-Africa met vervanging, en (3) out-of-Africa met vervanging en vermenging, wat nu de dominante theorie is.

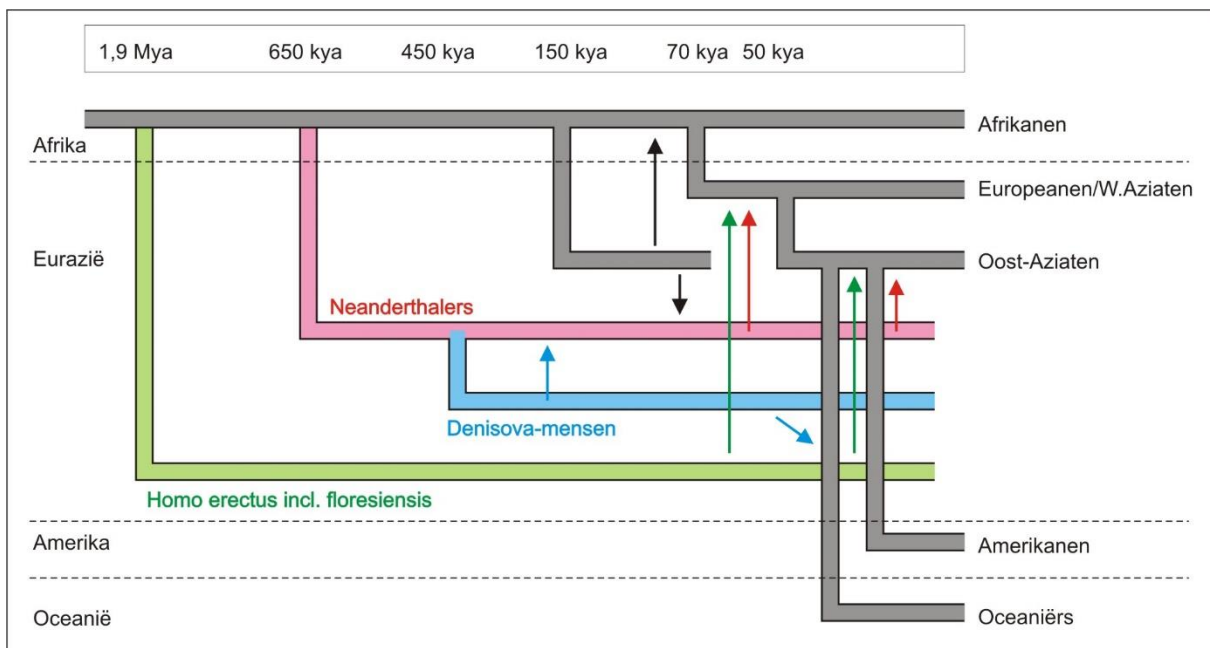
aan mitochondriaal DNA steunde deze hypothese (Cann e.a. 1987). Tegenwoordig wordt de out-of-Africa hypothese met vervanging en vermenging aangehangen (figuur 12).

#### Vermenging met andere mensachtigen

Bij moderne mensen zijn verscheidene genen aanwezig die niet herleid kunnen worden tot één enkele uittocht van mensen uit Afrika (Templeton 2007). Nu is algemeen geaccepteerd dat 95% - 98% van het DNA van de moderne mens afgeleid is van het DNA van moderne mensen uit Afrika, maar dat 2% - 5% een andere oorsprong heeft. Afhankelijk van de regio komt dit ander DNA van *Homo erectus*,

Neanderthals, Denisova-mensen of archaïsche mensen in Afrika (Mendez e.a. 2013, Hammer 2013, Qin 2015, Nielsen e.a. 2017). Voor 95% - 98% van het DNA van de mens geldt de *Recent Out-of-Africa hypothesis*, maar er is ook enige vermenging met andere 'soorten' (vergelijk figuur 13).

Er is een gen ontdekt op chromosoom 2 bij dat menselijk leven op grote hoogte (bij lage zuurstofspanning) mogelijk maakt; dat gen is EPAS1. Er is een speciale variant van EPAS1 ontdekt die bij Denisova-mensen en Tibetanen voorkomt, en verder nagenoeg nergens (Huerta-Sánchez e.a. 2014).



Figuur 13. Schematisch overzicht van de uitwisselingen van DNA tussen *Homo sapiens*, Neanderthals, Denisova-mensen en andere Hominiden (geïnspireerd door Nielsen e.a. 2017).

Door een kruising met Denisova-mensen is dit allel in de genen-pool van de voorouders van de Tibetanen gekomen, en doordat dit allel op grote hoogte zo nuttig was, komt het nu bij meer dan 80% van de Tibetanen voor. Er zijn veel genen die een rol spelen in immunologische afweerreacties. Een grote familie van dergelijke genen zijn de *human leukocyte antigens* (HLA) op chromosoom 6. Tot verrassing van de onderzoekers bleek meer dan 50% van de HLA-eiwitten in moderne Euraziaten en Oceaniërs afkomstig te zijn van archaïsche mensen, zoals de Neanderthalers en Denisova-mensen (Abi-Rached e.a. 2011). Toen de Moderne mens in Eurazië trok, ontmoette hij daar mensachtigen, die daar al lang geleefd hadden en die aangepast waren aan de lokale pathogenen. Dat wil zeggen: ze hadden genen voor de afweerreactie tegen lokale pathogenen. Door kruisingen met archaïsche mensen kwamen die nuttige allelen in het genoom van de Moderne mensen, en werden ze wijdverbreid.

Door seksuele voortplanting kunnen organismen de gunstige allelen die in verschillende lijnen ontstaan zijn, bij toeval 'bij elkaar sprokelen' in één genoom. De genen voor aanpassing aan leven op grote hoogte, en de HLA-genen zijn geen mtDNA- of NRY-genen. Dus ook bij andere genen blijkt de vermengingen van volken.

## 5. Besluit

De principes die hier ontwikkeld zijn, worden in het volgende hoofdstuk toegepast op de evolutie van de mensenvolken. Het zal blijken dat exacte stambomen gemaakt kunnen worden van DNA dat niet door recombinatie veranderd wordt. De voorgeschiedenis van afzonderlijke mensen en volken is zo complex dat daar geen exacte, overzichtelijke, overkoepelende stamboom van gemaakt kan worden.





## 2.2. De evolutie en verspreiding van de Moderne Mens volgens DNA. De voortdurend vermengende mensheid

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Alle mensen zijn een product van vermenging van allerlei volken.*

### Samenvatting

Hier toon ik in grote lijnen hoe mensen de aarde bevolkt hebben. Wij mensen kunnen denken in termen van volken, talen, gebieden en culturen, maar helaas, het is niet mogelijk daarvan een exacte, toetsbare stamboom te construeren. Wel kan ik een exacte stamboom maken van allelen en haplogroepen van het mitochondriaal DNA (mtDNA), en van het niet-recombinerend deel van het Y-chromosoom (NRY-DNA). Als men echter de NRY-DNA- en de mtDNA-stamboom wil samenvoegen tot één stamboom van de mensheid, dan wordt dat een onontwarbare kluit. Er is geen toetsbare stamboom van de mensheid.

Onderzoek aan mtDNA en NRY-DNA toont dat er op grote schaal in de loop van 10.000-jaren vermengingen tussen volken hebben plaatsgevonden. Dit bespreek ik voor Taiwan-/Indonesië/Nieuw-Guinea/Oceanië/Madagaskar, voor Amerika en voor Europa.

Het is onmogelijk om groepen mensen exact te definiëren en af te grenzen. Iedere poging om de mensheid wetenschappelijk verantwoord in 'rassen' te classificeren, is bij voorbaat tot mislukken gedoemd. Het zit echter in de aard van de mens dat mensen zichzelf en anderen per sé willen indelen op basis van afstamming en uiterlijk. Dat is wat men traditioneel een indeling in rassen noemt. Zo blijven mensen zichzelf en anderen classificeren, ook al heeft dat geen wetenschappelijke basis. Vaak is dat een begin van discriminatie.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Stambomen
- 3. De evolutie en verspreiding van mensen over de aarde
  - 3.1. Overzicht van de verspreiding van Homo sapiens
  - 3.2. Verspreiding in enkele geselecteerde gebieden
- 4. Bepiegelingen over mensengroepen
  - 4.1. Evolutie van rassen en soorten
  - 4.2. Rasvermenging bij de mens
  - 4.3. Overeenkomsten en verschillen tussen rassen
  - 4.4. Eliminaties
  - 4.5. Vermenging van volken
  - 4.6. De namen voor volken
- 5. Besluit

### 1. Inleiding

#### Waarschuwing

Mensen willen graag wat leren over de evolutie en geschiedenis van volken, gebieden, talen en culturen, zoals ik dat eerder gepresenteerd heb (van Dongen 1990). Helaas. Het is niet mogelijk een empirisch onderbouwd, toetsbaar overzicht te maken hoe volken en talen over de wereld verbreid zijn (vorig hoofdstuk).

Een exacte, toetsbare stamboom van haplogroepen <sup>1</sup> van het mitochondriaal DNA (mtDNA) en van het niet-recombinerend deel van het Y-chromosoom (NRY-DNA) kan wel gemaakt

worden. Maar gewone mensen (inclusief ikzelf) kunnen nu eenmaal niet denken in termen van allelen en haplotypes. Daardoor bevat sectie 3 van dit hoofdstuk een schat aan feitelijke gegevens over haplotypes, die de meeste lezers waarschijnlijk niet kunnen plaatsen. Lezers kunnen eventueel besluiten de andere secties te lezen, en van 3 alleen de figuren.

#### Exacte afstammingslijnen

Voor het eerst in de geschiedenis van de mensheid hebben we nu met DNA-onderzoek de mogelijkheid om afstammingsverbanden van mensen en volken empirisch te achterhalen, niet belemmerd door nationaal of raciaal chauvinisme of door afstamming die afwijkt

<sup>1</sup> Zie tekstkader 'Haplotypes en haplogroepen'.

van de officiële huwelijksverbanden. Daarbij zal ik de conclusies uit het vorig hoofdstuk over stambomen en afstammingsverbanden toepassen. Ik zal hier enkele DNA-stambomen presenteren. DNA-onderzoek toont dat er veel prehistorische en historische vermengingen binnen de mensheid zijn geweest. Een wetenschappelijk onderbouwde classificatie van de mensheid is te complex voor woorden.

## 2. Stambomen

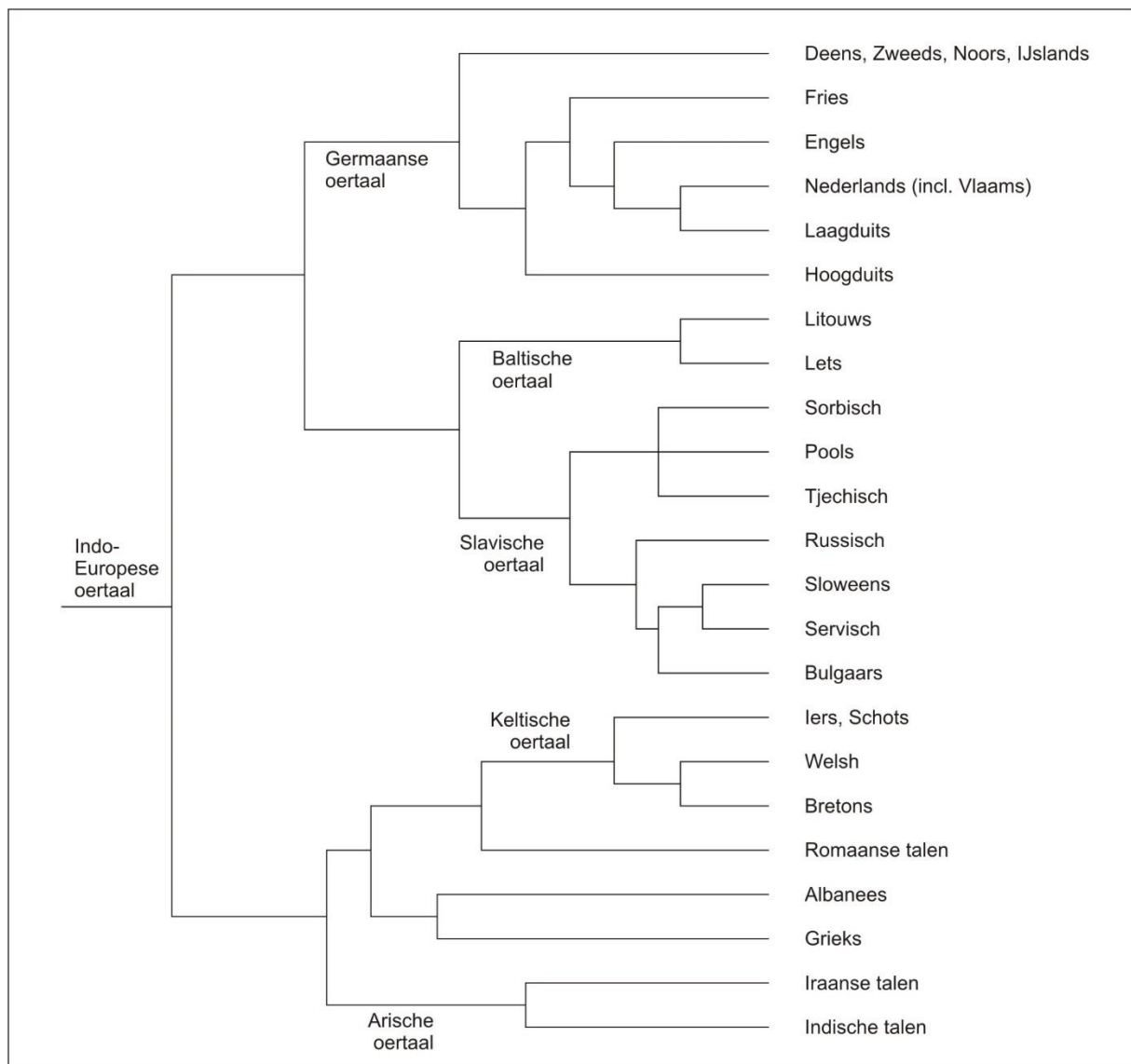
### De eerste stambomen

De eerste theorieën over de afstamming van volken werden door taalkundigen geformuleerd (Schlegel 1808). Schleicher (1863) publiceerde een stamboom van de Indo-Germaanse talen, en daarmee van de Indo-Germaanse oervol-

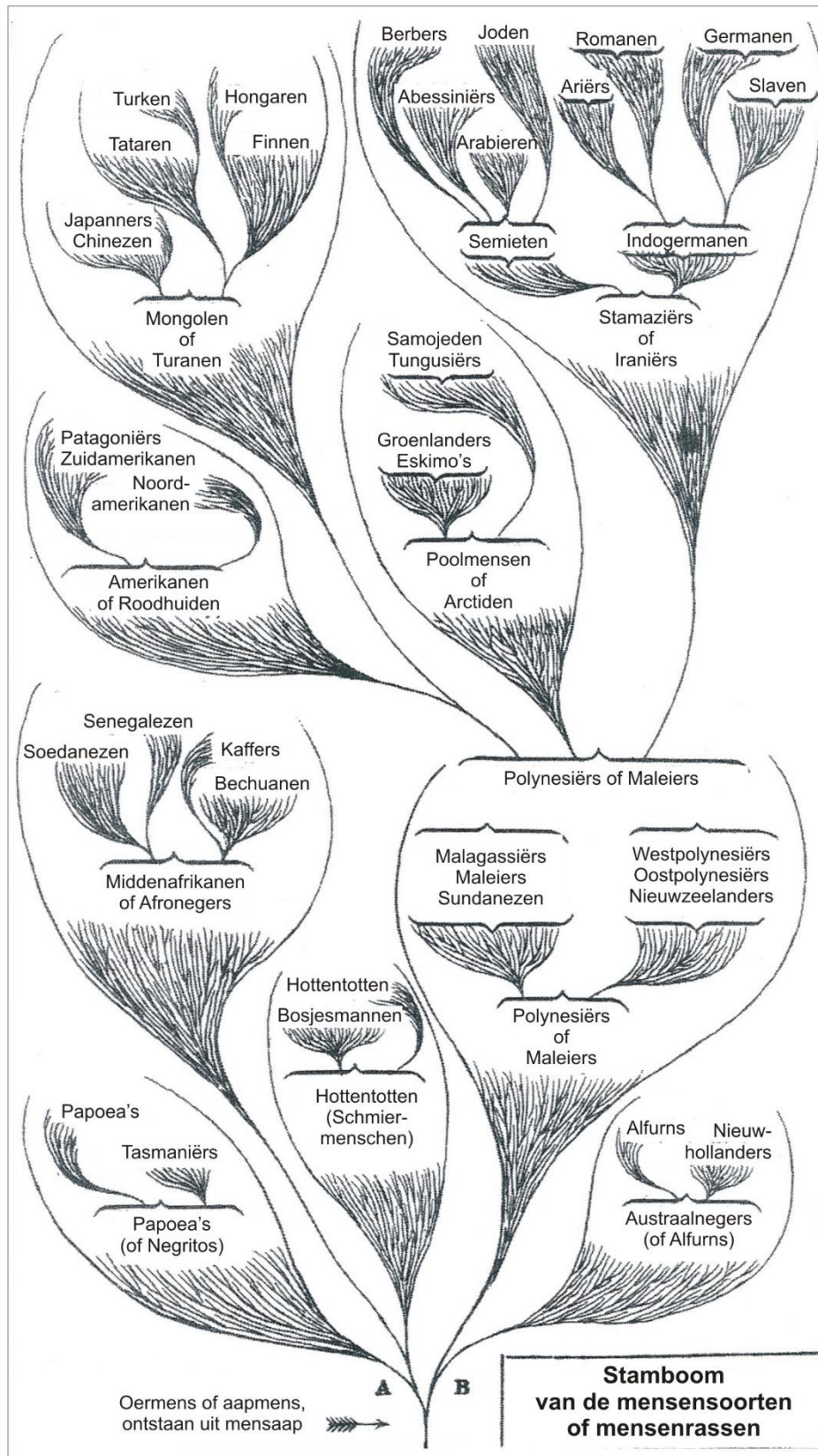
ken, geïnspireerd door Darwin (figuur 1). Haeckel (1868) publiceerde een 'stamboom van de mensensoorten of mensenrassen' (figuur 2). Sindsdien zijn er verscheidene hypothetische stambomen van mensenvolken gepresenteerd op basis van de hypothetische afstamming van hun talen en uiterlijke gelijk-nis.

### Biochemische stambomen van volken

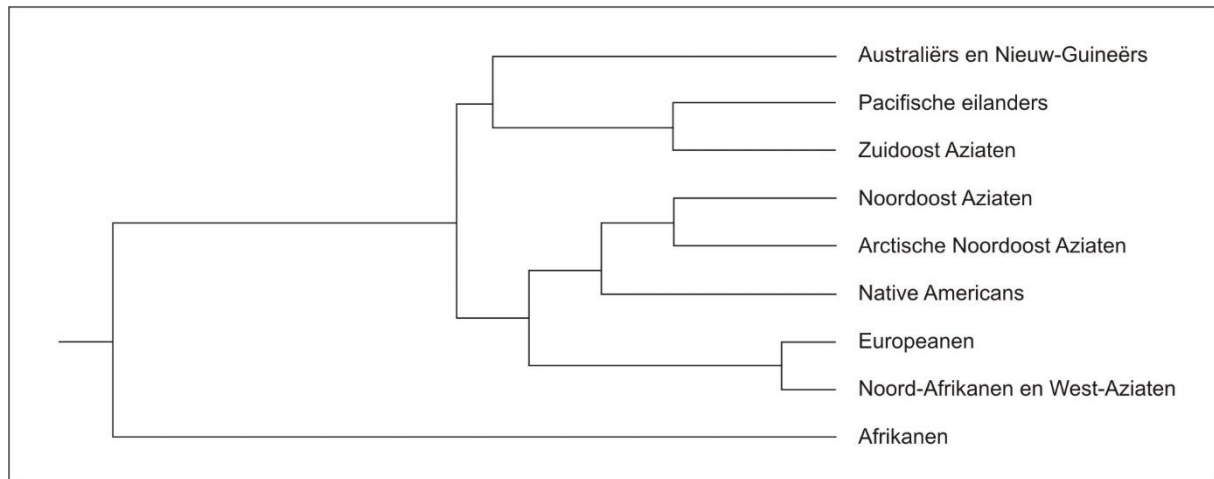
Er zijn niet alleen uiterlijke overeenkomsten en verschillen tussen mensen en volken, maar er zijn ook biochemische overeenkomsten en verschillen. Hoe meer biochemische overeenkomsten er zijn tussen volken, hoe nauwer die volken verwant zijn. Op basis van 120 eiwitten hebben Cavalli-Sforza e.a. (1988) de verwantschap van 42 volken onderzocht, en een stam-



Figuur 1. Een stamboom van Indo-Europese talen gebaseerd op een figuur van Schleicher (1863, zie ook Atkinson en Gray 2005).



Figuur 2. Een stamboom van 'mensensoorten of -rassen' van Haeckel (1868). (In deze figuur zijn de Duitse teksten in Gotische letters vervangen door Nederlandse tekst. In dit hoofdstuk betoog ik dat geen enkele indeling of naamgeving van volken een wetenschappelijke basis heeft. Het benoemen van volken is vaak het begin van discriminatie.)



Figuur 3. Globale verwantschapsrelaties tussen groepen volken gebaseerd op biochemische gegevens van 120 eiwitten (hertekende figuur van Cavalli-Sforza en Feldman 2003). Een gedetailleerde figuur wordt elders getoond (hoofdstuk 7.2.).

boom opgesteld (figuur 3 toont daarvan een klein deel <sup>2</sup>). Die stamboom van volken stemde redelijk overeen met de stamboom van talen. Voor dat onderzoek zijn volken geselecteerd om de grote variatie in de oorspronkelijke bevolking van de wereld te tonen. Dat onderzoek was gebaseerd op de structuur van eiwitten, maar later onderzocht men vooral de structuur van het DNA (waarvan de structuur van eiwitten is afgeleid). Op basis van allerlei genen zijn DNA-stambomen van volken gemaakt. Maar het onoplosbare probleem ontstond dat men bij bestudering van verschillende genen op verschillende stambomen uitkwam (Jorde en Wooding 2004). Ik vrees dat een stamboom afgeleid van autosomale DNA-gegevens (Mallick e.a. 2016) een statistisch artefact is.

### Fossielen en DNA

De eerste mensen met grote hersenen (> 1200 g) ontstonden ongeveer 600 kya (= *kilo-years ago* = duizend jaren geleden, hoofdstuk 2.1.). Dat betrof archaische mensen (*Homo heidelbergensis*). Vanaf die tijd hebben *H. heidelbergensis*, Neanderthalers, Denisova-mensen en anatomisch moderne mensen (*H. sapiens*) zich over de aarde verspreid, maar daarover is er alleen fragmentarisch fossiel materiaal gevonden. De oudste fossielen van *Homo sapiens* zijn in Marokko gevonden en waren 300 kya (Hublin e.a. 2017, Richter e.a. 2017).

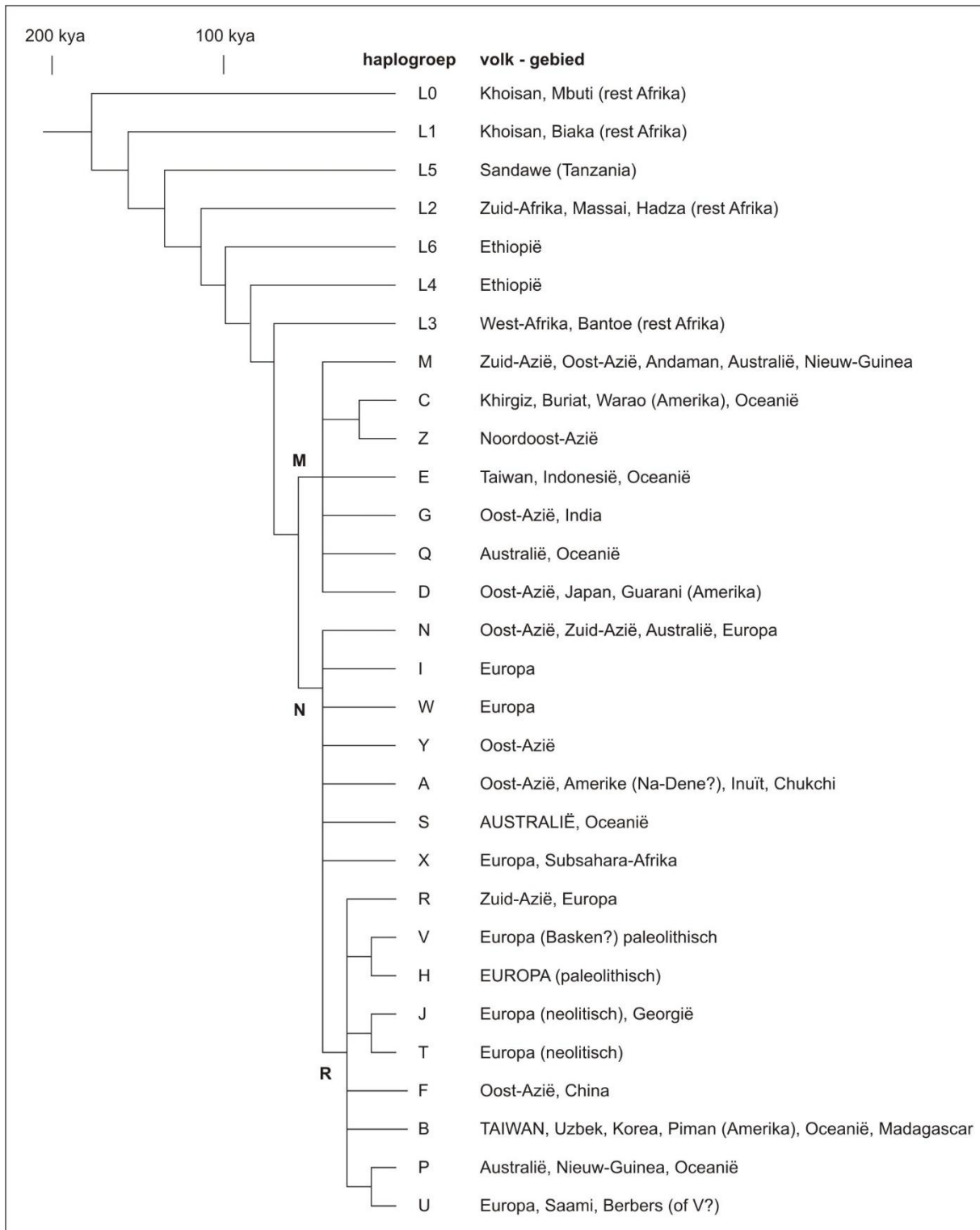
Op basis van het DNA van de nu levende mensen is een DNA-stamboom gemaakt over een periode van 80 kya tot heden. Maar voorlopig zijn er nog grote lacunes tussen de fossielen en de DNA-gegevens. Veel nieuwe

vondsten kunnen niet direct in bestaande DNA-schema's ingepast worden. Bijvoorbeeld: het oudste archeologisch materiaal in Nederland komt uit de Belvédère-groeve (300 kya), maar men weet niet welke mensachtigen dit gemaakt hebben. In zuid-China zijn fossielen van *H. sapiens* gevonden die veel ouder waren dan verwacht werd (120 – 80 kya, Liu e.a. 2015). DNA uit fossielen sluit vaak niet aan bij DNA van nu levende mensen. In Noord- en Zuid-Amerika zijn fossielen gevonden waarvan de vorm en het DNA niet aansluiten bij de huidige *native Americans* (zie sectie 3.2.2.).

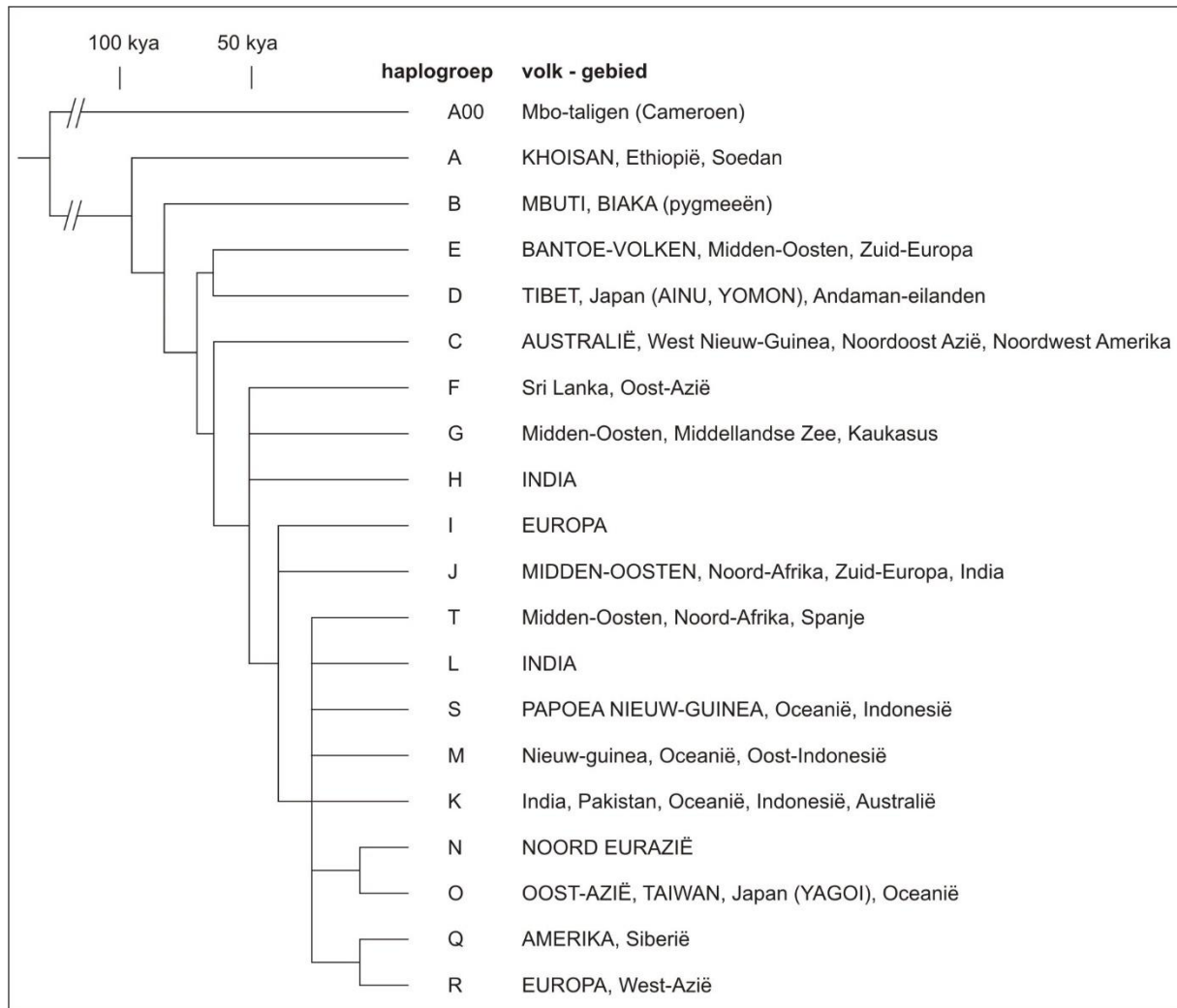
### De stamboom van het mtDNA

Mitochondriën zijn kleine organellen in iedere cel; ze bevatten DNA. Zij worden bij zoogdieren uitsluitend overgedragen van de moeder op haar dochters en zonen. Bij het mitochondriaal DNA (mtDNA) komt geen recombinatie voor (hoofdstuk 2.1.). Daardoor biedt een stamboom van het mtDNA een goed beeld van de afstamming van genen in de vrouwelijke lijn. Er is een stamboom geconstrueerd voor de haplogroepen van het mtDNA (figuur 4, Torroni e.a. 2006, van Oven en Kayser 2009). Deze stamboom wordt continu uitgebreid met nieuw ontdekte haplogroepen. In tegenstelling tot stambomen van groepen mensen, is zo'n stamboom van haplogroepen van het mtDNA in principe toetsbaar. In deze stamboom valt de diepe wortel van Afrikaanse haplogroepen op. Dat verwijst naar het mtDNA van de 'oer-moeder' (de meest recente gemeenschappelijke voorouder, *most recent common ancestor*, MRCA) of de 'mitochondriale Eva' of 'black

<sup>2</sup> De complete stamboom van Cavalli-Sforza e.a. (1988) wordt in hoofdstuk 7.2. getoond.



Figuur 4. Een stamboom van de meeste basale haplogroepen van het mtDNA van de mens - gebaseerd op een figuur van Van Oven en Kayser 2009, met de tijdsas van van Underhill en Kivisild (2007). Om de lezer (en mezelf) enige begrip bij de afzonderlijke haplogroepen te geven in een eenvoudige figuur, vermeld ik in deze figuur bij welke volken/gebieden die haplogroepen vooral voorkomen, gebaseerd op gegevens van Emery e.a. 2015, maar eigenlijk is dit onvolledige en misleidende informatie.



*Figuur 5. Een stamboom van haplogroepen van het NRY-DNA - gebaseerd op een figuur van Chiaroni e.a. (2009) en de gegevens van Mendez e.a. (2013) met de tijdsas van Underhill en Kivisild (2007). Om de lezer (en mezelf) enige associatie bij de afzonderlijke haplogroepen te geven in een eenvoudige figuur, vermeld ik in deze figuur bij welke volken/gebieden die haplogroepen vooral voorkomen, gebaseerd op gegevens van Karafet e.a. (2008), maar eigenlijk is dit onvolledige en misleidende informatie.*

*Eve*! Men schatte toen dat de stammoeder 249 - 166 kya leefde (Brown 1980, Cann e.a. 1987, Vigilant e.a. 1991). Er zijn inmiddels veel meer haplogroepen ontdekt, maar die worden hier niet vermeld, omdat het er veel te veel zijn. Het probleem is dat mensen (inclusief ikzelf) niet in haplogroepen kunnen denken, maar wel in volken, talen en gebieden. Men kan wel per groep de verdeling van haplogroepen tonen (Kayser 2010), maar dan blijft toch nog het onoplosbare probleem van de groepsgrenzen (hoofdstuk 5.1.). Om de lezer (en mezelf) enige begrip bij de afzonderlijke haplogroepen te geven in een eenvoudige figuur, vermeld ik in deze figuur bij welke volken/gebieden die haplogroepen vooral voorkomen, gebaseerd op gegevens van Oppenheimer (2012), al komen

die haplogroepen ook in veel andere gebieden en bij veel andere volken voor, en ook al komen in die gebieden veel andere haplogroepen voor. Rond 70 - 60 kya muteerde de haplogroep L3 tot de grote haplogroepen M, N en R, die buiten Afrika over de hele wereld verspreid zijn. Er zijn gedetailleerde schema's wanneer de mtDNA haplogroepen over de aarde verspreid zijn (Forster 2004).

#### **De stamboom van het NRY-DNA**

Een groot deel van het Y-chromosoom maakt geen recombinaties met het X-chromosoom; dat noemt men het niet-recombinerende deel van het Y-chromosoom (NRY). Er zijn stambomen geconstrueerd voor de haplogroepen van het NRY-DNA (figuur 5, Hammer 1995,

### Haplotypes en haplogroepen

Nu is het mogelijk om de nucleotide-volgorde van grote stukken DNA te bepalen. Voor het volledige mtDNA gaat men uit van 16.569 baseparen. Hierin heeft men veel varianten ontdekt. Een unieke mtDNA-variant noemt men een 'haplotype'. Een haplotype bevat coderend en niet-coderend DNA (van Oven en Kayser 2008). De hoofdtakken van de mtDNA stamboom met verschillende haplotypes noemt men 'haplogroepen'. Het NRY-DNA is bijna 57 miljoen baseparen lang. Ook hier onderscheidt men haplotypes, en ook hier bevatten de haplotypes coderend en niet-coderend DNA. De hoofdtakken van de NRY-DNA stamboom noemt men ook 'haplogroepen' (Calafell en Larmuseau 2017). Als er in het mtDNA of het NRY-DNA een mutatie optreedt, ontstaat een nieuwe haplotype. Dat betreft een puntmutatie, d.i. het veranderen van één nucleotide (*single nucleotide polymorphism*, SNP), of het toevoegen of verwijderen van een stukje DNA (indels, van Oven en Kayser 2008). Door zo'n mutatie ontstaat een nieuw haplotype.

- Is zo'n mutatie ook biologisch relevant? Dat moet voor iedere mutatie apart onderzocht worden. Als er bij een SNP twee tripletten ontstaan die coderen voor hetzelfde aminozuur, dan is de relevantie van de mutatie nul. Als na de mutatie een niet-werkend eiwit ontstaat, kunnen de gevolgen voor het uiterlijk of het gedrag groot zijn, zoals bij de ziekte van Brunner (Brunner e.a. 1993).
- Is zo'n mutatie relevant voor kennis van de afstammingsgeschiedenis van mensen? Het antwoord is: JA.

### Heeft DNA zijn belofte ingelost?

Door modern DNA-onderzoek hoopten onderzoekers en het grote publiek snel een schat van betrouwbaar, relevant inzicht te kunnen krijgen over afstammingslijnen en over een wetenschappelijk onderbouwde indeling in volken. Is dat gelukt?

Door onderzoek aan mtDNA en NRY-DNA kan men snel toetsbare informatie krijgen over afstamming in de directe, uitsluitend vrouwelijke of uitsluitend mannelijke lijn. Maar overzien we daarmee 'de afstamming' van volken of van onszelf? Neen. De afstamming van volken en van onszelf is nu eenmaal te complex om überhaupt te kunnen overzien. Het is wel duidelijk dat alle volken mtDNA en NRY-DNA hebben van verschillende oorsprong. Bij de mens zijn volken en rassen dus geen eenheden die biologisch gedefinieerd kunnen worden.

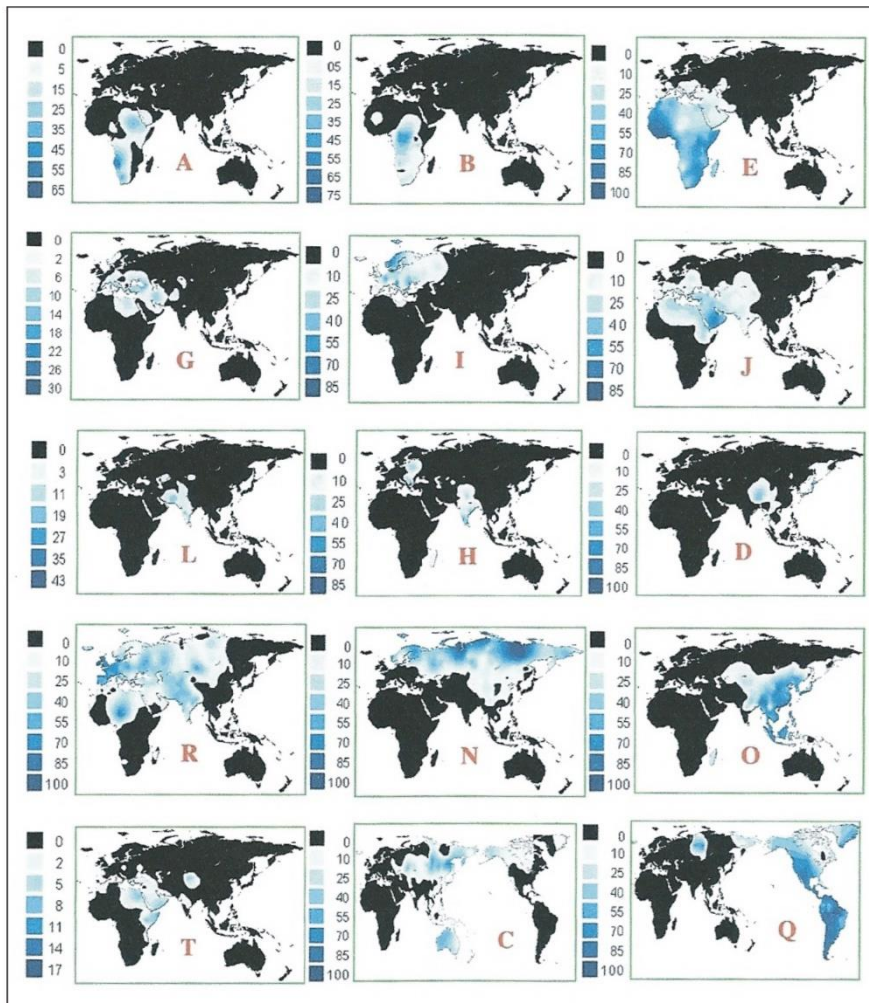
Er zijn volken met een bepaald uiterlijk, een *self-identified race/ethnicity* (SIRE), en soms met een eigen taal. Maar er zijn voorbeelden dat de DNA-variant niet overeenstemt met de SIRE. Er zijn volken in Amerika die afstammen van zwarte slaven. In sommige van deze volken hebben veel mannen een Y-chromosoom afkomstig van blanken (sectie 4.2.), maar deze mannen hebben een negroid uiterlijk en zij beschouwen zichzelf als 'zwarten' (SIRE). Deze mannen verwerpen een blanke identiteit die uit hun Y-chromosoom zou kunnen volgen. De Munda is een volk in India met een donkere huid; zij spreken de Mundari-taal uit de Australoaziatische taalfamilie. De Munda hebben vooral het R7 mtDNA uit de Indo-europese groep (Chaubey e.a.2008). Toch beschouwen zij zichzelf als Munda (SIRE) en niet als Indo-europees.

Één belofte lost het DNA-onderzoek wel in: de afstammingslijnen van haplotypen, inclusief afzonderlijke mutaties, worden in een snel tempo toetsbaar vastgesteld. Er zijn al extreem veel verschillende allelen onderzocht, met uitgebreide afstammingslijnen. Die allelen moeten zich via mensen verspreiden zijn. Als twee volken eenzelfde haplogroep hebben, dan moet er een of ander afstammingsverband zijn. Maar als ze in een opzicht niet dezelfde haplogroep hebben, dan kan er toch nog een afstammingsverband zijn. De belangrijkste belofte die het DNA-onderzoek heeft ingelost, is de conclusie dat een indeling in volken (of 'rassen') geen biologische basis heeft.

Underhill e.a. 2000, *Y-Chromosome Consortium* 2002, Karafet e.a. 2008, Poznik e.a. 2016). Die bieden een goed beeld van afstamming van genen in de mannelijke lijn (hoofdstuk 2.1.). Ook bij het NRY-DNA valt de diepe wortel van Afrikaanse haplogroepen op. Voor 2013 kwam men uit bij één stamvader: de 'Y-chromosomale Adam'. Men schatte aanvankelijk dat deze Y-chromosomale Adam na de mitochondriale Eva geleefd heeft, maar door een latere ontdekking van een uniek Y-chromosoom wordt de tijd van de Y-chromosomale Adam nu

geschat op 338 kya (Mendez e.a. 2013)<sup>3</sup>. Deze afwijkende waarde wordt veroorzaakt een kruising van Moderne mensen met andere mensachtigen (wellicht *Homo erectus* of *Homo heidelbergensis*). Er zijn inmiddels veel meer haplogroepen ontdekt (Hallast e.a. 2014), maar die worden hier niet vermeld, omdat het er te veel zijn. Een stamboom van haplogroe-

<sup>3</sup> Dit relativeert ook de tijd dat de MRCA geleefd heeft: door één onverwachte ontdekking kan deze tijd veel langer worden.



Figuur 6. De verspreiding van de hoofd-haplogroepen van het NRY-DNA over de wereld (figuur van Chiaroni e.a. 2009).

pen heeft het nadeel dat bijna niemand (ook ik niet) gemakkelijk in termen van haplogroepen kan denken. Er zijn twee oplossingen voor dit nadeel:

1. hetzij de distributie van iedere haplogroep over verschillende gebieden tonen, zoals Chiaroni e.a. (2009) doen (figuur 6).
2. per bevolkingsgroep de verdeling van haplogroepen tonen, zoals Kayser e.a. (2003) doen (figuur 7), maar in dit geval blijft het onoplosbare probleem van de groepsgrenzen.

Om de lezer (en mezelf) enige begrip bij de afzonderlijke haplogroepen te geven in een eenvoudige figuur, vermeld ik in figuur 5 bij welke volken/gebieden die haplogroepen vooral voorkomen, gebaseerd op gegevens van Karafet e.a. (2008), al komen die haplogroepen ook in veel andere gebieden en bij veel andere volken voor, en komen er in die gebieden andere haplogroepen voor. Lange tijd meenden men dat de niet-Afrikaanse lijnen zich rond 70 kya afsplitsten. Er was een grote

uitbreiding van het aantal verschillende haplogroepen, die buiten Afrika over de wereld verspreid zijn (Poznik e.a. 2016).

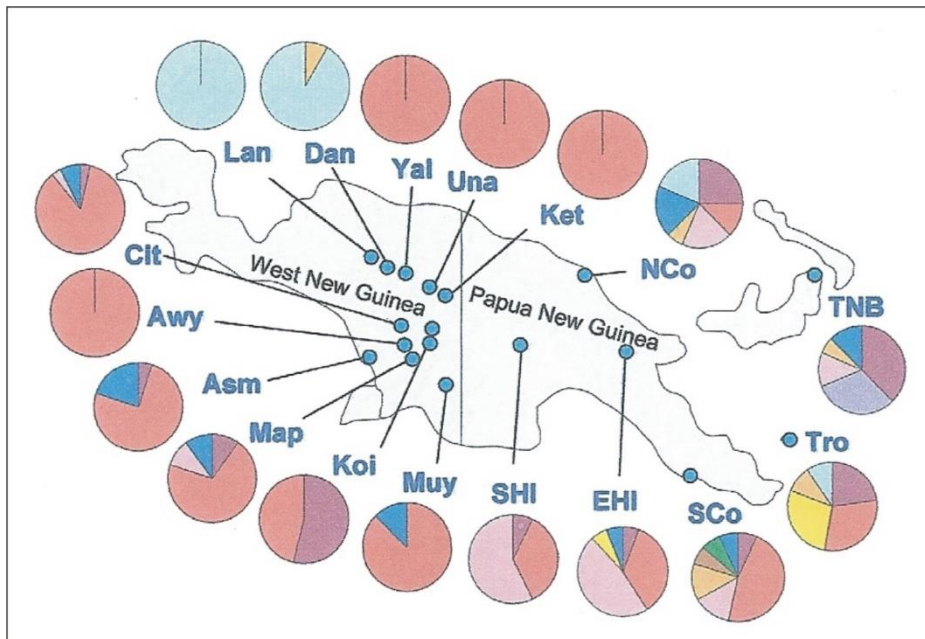
### 3. De evolutie en verspreiding van mensen over de aarde

#### 3.1. Overzicht van de verspreiding van *Homo sapiens*

##### De laatste ijstijd

Tussen 116 en 11,5 kya was de laatste ijstijd, het Weichselien glaciaal. Door de grote hoeveelheid landijs was de zeespiegel 50 - 120 m lager, waardoor veel huidige eilanden toen aan het vasteland of met elkaar verbonden waren. Engeland en Ierland zaten vast aan de rest van Europa. Oost-Siberië was verbonden met Alaska: mensen konden te voet ongemerkt Amerika 'ontdekken'. De West-Indonesische eilanden zaten aan het vasteland van Azië, genaamd Sunda. Australië, Nieuw-Guinea en





Figuur 7. De verdeling van de NRY-DNA haplogroepen bij verscheidene volken uit Nieuw Guinea; iedere kleur codeert voor een andere haplogroep. Bij sommige volken komt slechts één haplogroep voor (figuur van Kayser e.a. 2003).

Tasmanië waren één groot land, genaamd Sahul (zie figuur 9). In deze ijstijd bleef het landijs in Europa beperkt tot Scandinavië, Denemarken, Noord-Duitsland en Noord-Polen. Verder bleef Noord-Europa vrij van landijs; daar heerste toen een toendraklimaat.

### Vulkaanuitbarstingen

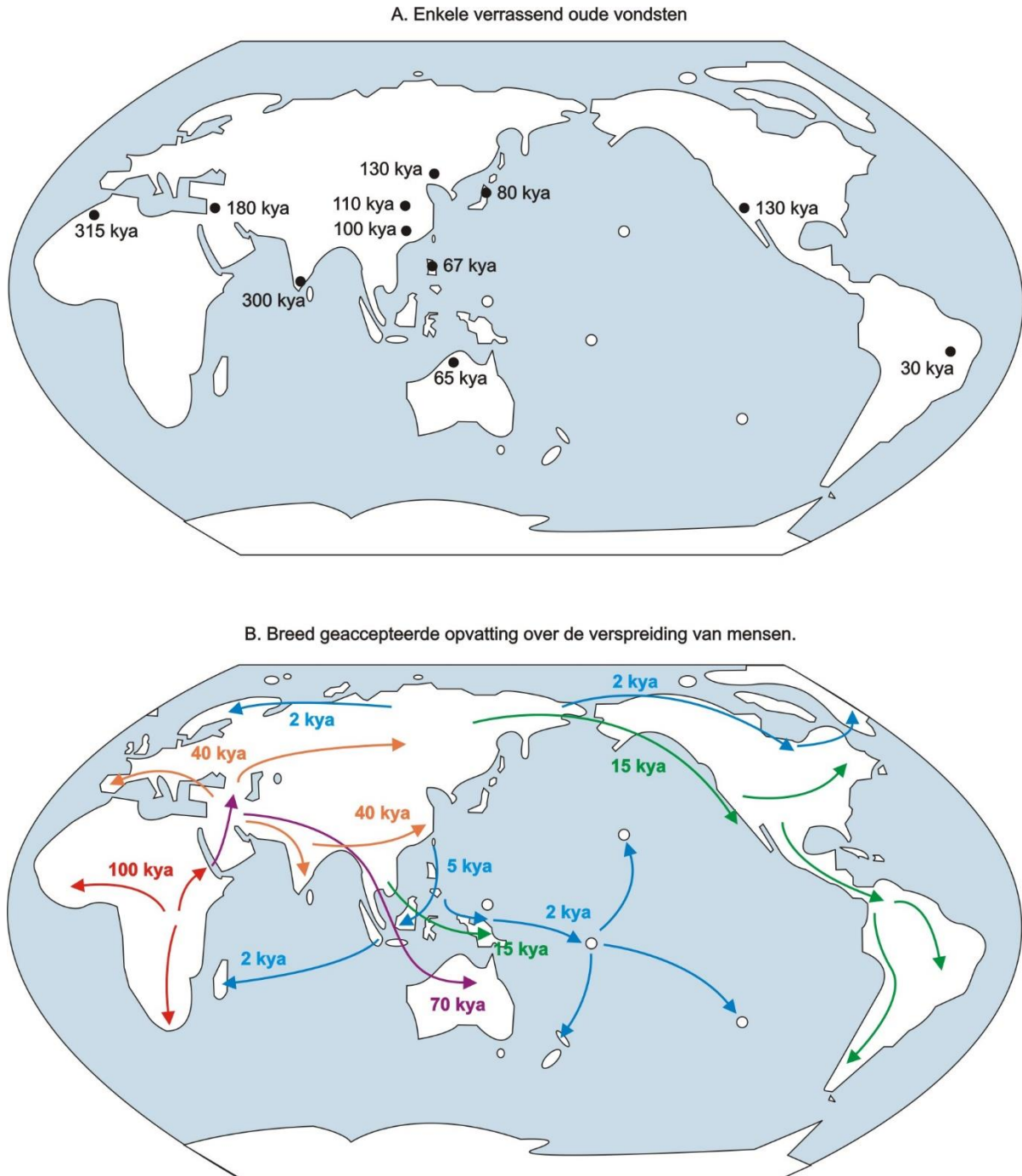
Twee uitbarstingen van supervulkanen <sup>4</sup> leken relevant voor de evolutie van de Moderne mens. Op Sumatra is er 73 kya een uitbarsting van een supervulkaan geweest, waarbij 2000 - 3000 km<sup>3</sup> materiaal werd uitgestoten. Door deze explosie ontstond een grote vulkaanrater, het Toba-meer. Men schat dat deze uitbarsting gedurende een periode van 6 - 10 jaar een vulkanische winter veroorzaakt heeft (Rampino en Self 1993a,b). Deze uitbarsting liet een laag as van 15 cm in Zuid-Azië na. Grote delen van Zuid-Azië werden ontbost (Williams e.a. 2009). Volgens sommigen zou hierdoor 90% van de mensheid geëlimineerd zijn tot een aantal van zo'n 10.000 individuen

<sup>4</sup> De energie van vulkaanuitbarstingen wordt uitgedrukt in de *Volcanic Explosivity Index* (VEI, Newhall en Self 1982); dit is een logaritmische schaal: 1 punt hoger op de schaal is 10 maal meer energie. Ter vergelijking: de grote historische uitbarstingen van de Pinatuba (1991) en de Vesuvius (Pompeï, 79 CE) hadden grootte 5, Campi Flegrei en Tabora grootte 7, en Toba grootte 8.

(Rampino en Self 1993, Ambrose 1998). Maar de gevolgen van de Toba-uitbarsting bleken minder erg.

1. In India hebben Moderne mensen vlak voor en vlak na de Toba-uitbarsting dezelfde stenen gereedschappen gemaakt; zij hebben de uitbarsting dus overleefd met culturele continuïteit (Haslam e.a. 2010, Clarkson e.a. 2012).
2. In Azië bleven de meeste dieren voortbestaan, inclusief de orangoetang, terwijl slechts enkele soorten uitstierven (Louys 2007, 2012).
3. Andere mensachtigen bleven voortbestaan, zoals *Homo erectus* en *Homo floresiensis* in Indonesië, de Neanderthaler in Europa en Azië, en de Denisovamens in Siberië.
4. Tijdens de Toba-uitbarsting leefde de grote meerderheid van de mensheid in Afrika; er zijn geen tekenen dat mensen of dieren in Afrika ernstig geleden hadden onder de Toba-uitbarsting (Lane e.a. 2013).

Er was 37 kya geleden een uitbarsting van de Campi Flegrei supervulkaan bij Napels. De aswolk hiervan is vooral naar het oosten verspreid; men neemt aan dat dit een vulkanische winter in Oost-Europa en de Kaukasus veroorzaakt. De aslaag hiervan is over grote gebieden gevonden. Mogelijk heeft deze uitbarsting bijgedragen aan de ondergang van de Neanderthalers in het Kaukasusgebied.



Figuur 8. Schematisch overzicht van de verspreiding van mensen over de aarde. De rondjes in de Stille Zuidzee staan voor de duizenden Zuidzee-eilanden. A. Enkele verrassend oude vondsten (Fleagle e.a. 2008, Liu e.a. 2015, Li e.a. 2017, Bae 2017, Hublin e.a. 2017, Hershkovitz e.a. 2018, Akhilesh 2018). B. Breed geaccepteerde migraties die leiden tot de huidige mensen. De getallen geven aan hoe lang de betreffend emigratie geleden is.

### Verassend oude vondsten

Voordat er Moderne Mensen ontstaan waren, leefden er Neanderthalers in Europa en West-Azië, Denisova-mensen in Noordoost-Azië, en *Homo erectus* in Zuidoost-Azië. De eerste Moderne Mensen zijn ongeveer 400 kya ontstaan in Afrika. De meest recente gemeen-

schappelijke voorvader wat betreft het Y-chromosoom, leefde ongeveer 338 kya (Mendez e.a. 2013, Poznik e.a. 2016). De eerste 300.000 jaar verspreidden de mensen zich over Afrika.

Aanvankelijk dacht men dat de Moderne Mens voor het eerst rond 70 kya vanuit Afrika de

wereld heeft bevolkt. Maar recent zijn allerlei oudere resten gevonden, die tonen dat groepjes mensen al veel eerder ver over de aarde geworven hebben (figuur 8a, Bae e.a. 2017). Voorlopig zijn dit nog geïsoleerde vondsten.

### Verspreiding van mensen over de aarde

Tot het jaar 2017 was er een overzichtelijk beeld over hoe de Moderne mensen vanuit Afrika de wereld bevolkt hadden: ongeveer 70 kya zouden mensen uit Afrika vertrokken zijn volgens een breed geaccepteerd verspreidingsschema (figuur 8b).

1. In Afrika werden de mensen in het zuidwesten de voorouders van de Khoikhoi en de !Kung. De mensen ten zuiden van de Sahara werden de voorouders van de Bantoe. De mensen in het noordoosten werden de voorouders van Ethiopiërs en van de Aziatische volken.
2. Rond 70 kya verlieten mensen Afrika naar Azië (Poznik e.a. 2016). Deze mensen hadden vermoedelijk haplogroep E (NRY-DNA), die later gedifferentieerd is in andere haplogroepen (Malaspinas e.a. 2016, Mallick e.a. 2016).
3. Tussen 70 en 50 kya splitsten de eerste migranten naar Australië en Nieuw-Guinea zich af (Malaspinas e.a. 2016).
4. Tussen 55 en 50 kya ontstonden er buiten Afrika veel verschillende Y-chromosoomlijnen, wat wijst op een verbreiding van de Euraziatische bevolking (Poznik e.a. 2016).
5. Rond 45 kya begonnen mensen naar Europa te migreren, en zij verdrongen geleidelijk de Neanderthalers (zie sectie 3.2.3.).
6. Mensen bevolkten Noord-Azië, en zij migreerden naar Amerika (zie sectie 3.2.2.).
7. Mensen van het huidige Taiwan gingen in boten naar het zuiden, vestigden zich in de Filippijnen, Indonesië en de kusten van Nieuw-Guinea; later bevolkten ze Oceanië en Madagaskar (zie sectie 3.2.1.).

Dat deze migraties inderdaad plaatsgevonden hebben, blijkt uit archeologisch en paleontologisch onderzoek.

### Huidskleur

Het opvallendst verschil tussen de zogenaamde rassen van de mens is de kleur van de huid. 'Rassen' worden benoemd naar hun huidskleur. Huidskleur wordt hier zeer kort besproken. Inmiddels zijn er veel genen geïdentificeerd die de kleur van de huid, haren en ogen veroorzaken (Crawford e.a. 2017, Deng en Xu 2018). De gemeenschappelijke voorouder van mens en chimpansee had waarschijnlijk donkere haren en een lichte huid. De voorouder van de mens heeft – door onduidelijke oorzaken – zijn vacht verloren. Onze voorouders hebben in

Afrika een donkere huid ontwikkeld, waarschijnlijk als bescherming tegen het tropische UV-licht, al is er ook in Afrika grote variatie in de huidskleur (Tang en Barsh 2017). Volken die dicht bij de evenaar leven in Afrika, Azië en Australië hebben een donkere huid. Later hebben volken in Zuidoost-Azië en Europa onafhankelijk van elkaar een lichtere huid geëvolueerd, waarschijnlijk doordat in een lichte huid meer vitamine D geproduceerd werd (Beleza e.a. 2013, Crawford e.a. 2017, Deng en Xu 2018).

Het is mogelijk stambomen te maken van de allelen van de afzonderlijke genen voor huidskleur, oogkleur en haren, zoals die door Crawford e.a. (2017) gepresenteerd zijn. Maar bij deze autosomale genen treedt ook recombinatie (vermenging) op. Het blijkt dat allerlei allelen verspreid zijn over allerlei volken. Geen enkel volk is 'raszuiver' wat betreft de allelen voor huidskleur. Er is vrij veel bekend over de evolutie van de allelen voor huidskleur van mensen. Sommige van die allelen zijn biologisch relevant voor andere eigenschappen, zoals de bescherming tegen UV-licht en de productie van vitamine D. Maar de huidskleur is vooral relevant voor de geschiedenis van racisme.

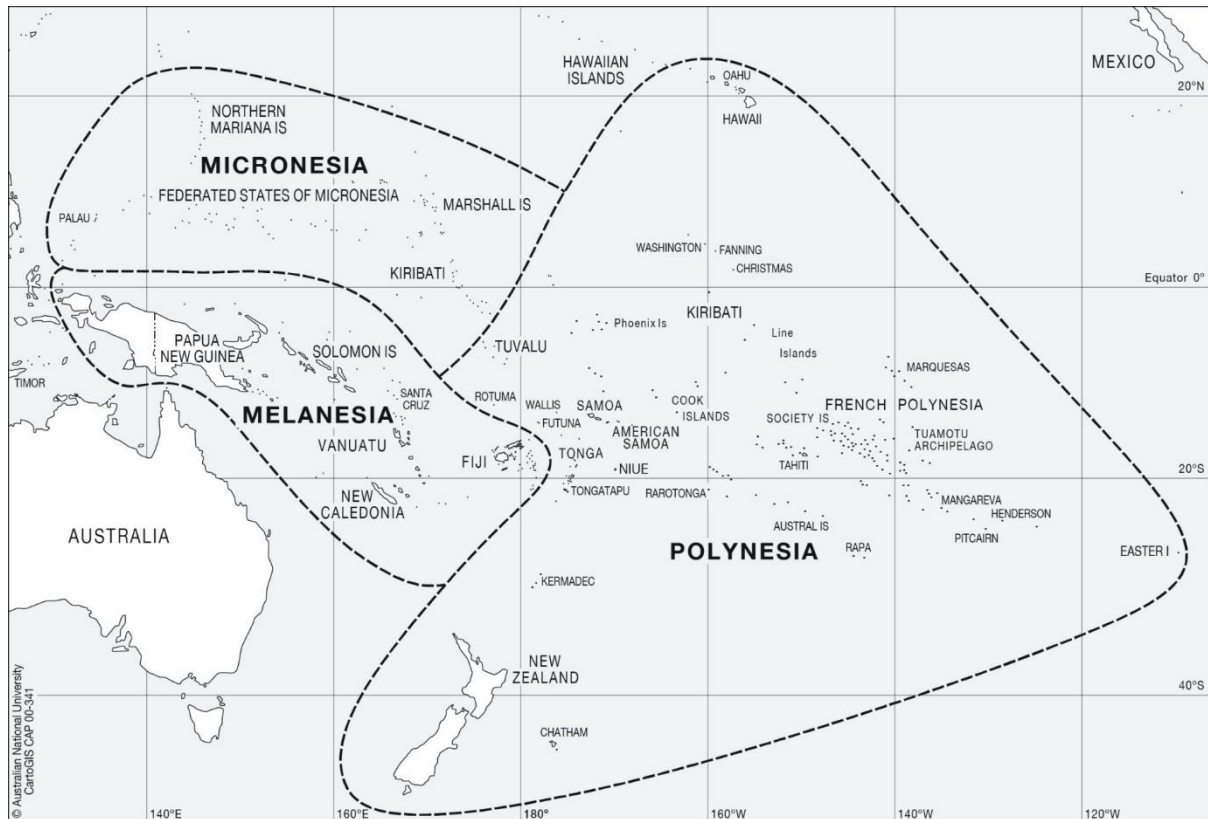
## 3.2. Verspreiding in enkele geselecteerde gebieden

### 3.2.1. De gebieden ten oosten van het vasteland van Azië

Tijdens de laatste ijstijd zaten de West-Indonesische eilanden aan het vasteland van Azië, genaamd Sunda. Terwijl Australië en



Figuur 9. De kustlijn van Sunda (zuidoost-Azië) en Sahul (Australië, Nieuw Guinea en Tasmanië) in de laatste ijstijd.



Figuur 10. De traditionele indeling van de eilanden van de Stille Zuidzee volgens D'Urville (1832).

Nieuw-Guinea één groot land waren, genaamd Sahul. Tussen Sunda en Sahul bleven er zee-straten, die een barrière waren voor migratie van landdieren. In die zee-straten lagen veel eilanden (figuur 9). Alleen met boten konden mensen van Azië naar Australië migreren. Tussen 70 en 50 kya hebben Moderne Mensen Sahul (= Australië, Nieuw Guinea en Tasmanië) bereikt; zij waren de voorouders van de Native australians en de Tasmaniërs. DNA-onderzoek toont dat de huidige inwoners van Australië en Nieuw-Guinea van verschillende volken afstammen.

### De traditionele indeling

In een poging een overzicht te krijgen van de eilanden in de Stille Oceaan, maakte D'Urville (1832) een indeling in 4 groepen (figuur 10):

1. Melanesië: Nieuw Guinea, de Bismarck en Solomon Archipel, de Nieuwe Hebriden (Vanuatu archipel), Nieuw Caledonië en Fiji; D'Urville noemde dit 'Melanesië', omdat de inwoners een vrij donkere huidskleur hebben;
2. Polynesië: hiertoe behoren de eilanden in de driehoek tussen Nieuw-Zeeland, Hawaï en Paaseiland; D'Urville noemde die 'Polynesië', omdat het veel eilanden waren;
3. Maleisië: hiertoe behoren Indonesië, de Filippijnen en de Maleisische eilanden;

4. Micronesië: onder andere de Marianen- en de Marshall-eilanden, Palau en Guam; D'Urville noemde dit 'Micronesië', omdat de eilanden relatief klein zijn.

Er leek aanvankelijk enig verband tussen deze indeling in gebieden en een indeling in taal-groepen. Veel onderzoekers meenden dat een indeling in Melanesiërs, Maleiers en Polynesiërs een biologisch onderbouwde indeling in rassen was (zie ook figuur 2 van Haeckel). Dat wordt niet ondersteund door DNA-onderzoek (zie onder).

### Nieuw-Guinea: bevolking en talen

Nieuw-Guinea is nu een groot eiland ten noorden van Australië; er zijn vrij vlakke kuststreken en in het binnenland een hoogland met bergen. Tot ongeveer 8 kya was Nieuw-Guinea met Australië verbonden. Zo'n 70 – 50 kya migreerden de eerste mensen naar Sunda, d.i. Zuidoost-Azië. Na een overstek over het water leverde de oudste migratie waarschijnlijk de eerste inwoners van Sahul (d.i. Australië en Nieuw-Guinea). Archeologische vondsten bevestigen dat Nieuw-Guinea en de nabije eilanden al 50 - 40 kya door mensen bewoond werden. Men neemt aan dat de eerste bewoners van Nieuw-Guinea verwant waren aan de *Native Australians*. Deze mensen zijn ongeveer 15 kya verdrongen door mensen die Papoea-

Tabel 1. De meest frequente haplogroepen in Nieuw Guinea, Taiwan, de Filippijnen, Indonesië, Oceanië en Madagaskar. Cursief: afkomstig van Nieuw Guinea; bold, afkomstig van Taiwan.

Locatie, volk	Meest frequente haplogroepen		Referenties
	NRY-DNA	mtDNA	
Nieuw Guinea (oorspronkelijke inheemsen)	<i>C2, M, S (K)</i>	M-lijn: <i>M27, M28, M29, Q1, Q2, Q3</i> N-lijn: <i>P1, P2, P3, P4</i>	Kayser e.a. 2003, Hudjashov e.a. 2007, Underhill en Kivisild 2007, Rasmussen e.a. 2011
Taiwan (oorspronkelijke inheemsen)	<b>O1, O2, O3</b>	<b>M7, B5a, B4a1a, B4a2a, F1a, E</b>	Tajima e.a. 2003, Trejaut e.a. 2005, Delfin e.a. 2011
Filippijnen/Indonesië (huidig)	<i>C, S (K), M, O</i>	M7c1c, F, F1a, <b>B4a, B5</b> , P9, P10	Kayser e.a. 2008, Mona e.a. 2009, Tabbada e.a. 2010, Delfin e.a. 2011
Oceanië (huidig)	<i>C, S (K), M, O</i>	<b>B4a1a1a1</b> , Q1, P1, P2	Scheinfeldt e.a. 2006, Kayser e.a. 2008, Soares e.a. 2011
Madagaskar (huidig)	<b>O1a, O2a</b> , (en Bantoe)	<b>B4a1a1a2, E1a, M7c1c</b> (en Bantoe)	Tofanelli e.a. 2009, Cox e.a. 2012

talen spraken. Men onderscheidt wel 740 verschillende Papoea-talen, die tot 11 groepen geclassificeerd werden (Wurm 1983). Op basis van de classificatie van deze talen vermoedt men dat de Papoea's Nieuw-Guinea in 3 golven bevolkt hebben: een golf rond 15 kya, een rond 10 kya, en de laatste 5 kya; die laatste golf leverde het grootste aantal volken en talen (Wurm 1983). Ongeveer 4 kya hebben ook migranten uit Taiwan (Austronesiërs) zich met hun talen op de kusten van Nieuw-Guinea gevestigd (zie onder). Er is veel vermenging zowel van mensen als van talen tussen de Papoea's en de Austronesiërs.

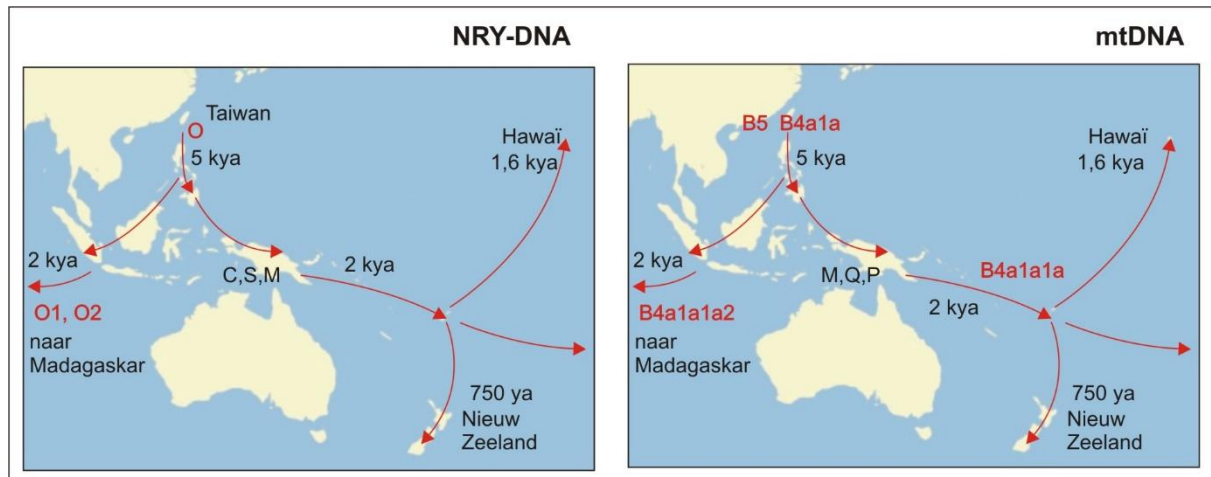
#### Nieuw-Guinea: afstamming volgens DNA

Het DNA van de Papoea's is zeer gevarieerd, zowel het NRY-DNA als het mtDNA (tabel 1). De Y-chromosomale haplogroepen C2, M en S zijn karakteristiek voor de 'oorspronkelijke' bewoners van Nieuw-Guinea. Het verband tussen de hypothetische taalgroepen en de Y-chromosomale haplogroepen is nog onduidelijk. Deze haplogroepen zijn al 50 - 40 kya afgesplitst (Underhill en Kivisild 2007). Bij sommige volken in Nieuw-Guinea hebben alle onderzochte mannen dezelfde haplogroep: zij stammen af van dezelfde man. Tegelijkertijd stammen stamleden af van verscheidene vrouwen: bij deze volken worden 7 - 28 verschillende mtDNA-haplogroepen gevonden (Kayser e.a. 2003). In het algemeen is de variatie in het mtDNA groter dan in het NRY-DNA. Dit patroon wordt verklaard door patrilokale gewoontes, exogamie voor vrouwen, polygynie, incidentele eliminatie van volken, en doordat veel mannen in stammenoorlogen en door koppensnellen omgekomen zijn.

#### Taiwan: bevolking, talen en DNA

Rond 40 kya waren de voorouders van de Aziaten naar Oost-Azië gemigreerd. In die tijd was Taiwan met het vasteland verbonden. Ongeveer 35 kya is in Oost-Azië door een mutatie de haplogroep O van het Y-chromosoom ontstaan. Dat is in Zuidoost-Azië nog een frequente haplogroep. Uit haplogroep O zijn in Zuidoost-Azië de haplogroepen O1, O2 en O3 ontstaan. Mensen met O1, O2 en O3 haplogroepen vormden de oorspronkelijke volken van Taiwan, terwijl andere haplogroepen nauwelijks hebben bijgedragen tot de oorspronkelijke Taiwanese bevolking (vergelijk Delfin e.a. 2011 met supplement bij Karafet e.a. 2008). Er leven nu nog verscheidene oorspronkelijke volken op Taiwan met eigen talen. Hun talen worden gerekend tot de Austronesische taalfamilie.

Ongeveer 40 kya is in Oost-Azië door een mutatie de haplogroep B4 van het mtDNA ontstaan. Dat is in Oost-Azië nog een frequente haplogroep. Een deel van deze mensen is naar het huidige Taiwan gegaan. Na enkele mutaties ontstonden bij de Taiwanese inheemsen de mtDNA haplogroepen B4a1a en B4a2a. De haplogroep B4a1a was zeer succesvol. Ongeveer 8 kya was het ijs van de ijstijd zoveel gesmolten dat de zeespiegel 100 m gestegen was, en Taiwan een eiland werd. De haplogroepen op Taiwan komen ook in het nabije vasteland van Oost-Azië voor, maar in lagere frequenties; op het vasteland zijn er ook haplogroepen die niet op Taiwan voorkomen.



Figuur 11. Een schematisch overzicht van de migraties van de belangrijkste NRY-DNA en mtDNA haplotypes bij Austronesische volken. Het is mogelijk om exacte uitspraken te doen over het ontstaan en de verbreiding van haplotypes, maar niet over het ontstaan en de verbreiding van volken. Ik hoop dat dit concrete hypothetische schema een aanzet is voor aanvullingen en verbeteringen.

### De Filippijnen en Indonesië

Ongeveer 5 kya begonnen de Taiwanese inheemsen uit te varen en andere eilanden te bevolken (figuur 11, Bellwood 1991). Mannen en vrouwen migreerden samen naar andere eilanden, zoals blijkt uit de verspreiding van het Taiwanees NRY-DNA en mtDNA. De gebruikelijke naam voor deze groep en hun taal is 'Austronesiërs'. Zij bereikten de Filippijnen en later de Indonesische eilanden. Deze gebieden waren al bewoond door de nakomelingen van oudere migraties. Alles wijst erop dat de Austronesiërs in deze gebieden domineerden: hun taal werd de dominante taal en veel oorspronkelijke volken werden teruggedrongen. Sommige negrito-volken op de Filippijnen (zoals de Aeta) hebben hun oorspronkelijke NRY-DNA behouden, maar bij andere is het meeste NRY-DNA van Austronesische afkomst (Delfin e.a. 2011). Toch zien ze eruit als negrito's en ze beschouwen zichzelf als lid van hun oorspronkelijke stam.

Op het Indonesische eiland Bali, had 84% van de mannen een Y-chromosoom van Austronesische afkomst, 2% was afkomstig van een oude intocht van jagers/verzamelaars, en ongeveer 12% was afkomstig van India (Karafet e.a. 2005). Ook hier hebben dus op grote schaal mensen van verschillende afkomst zich vermengd.

### De trek naar het oosten

De Austronesiërs migreerden ook naar het oosten naar Nieuw Guinea (Skoglund e.a. 2016). Daar vermengden zij zich met de oorspronkelijke bevolking, en dit mengvolk migreerde verder naar het oosten. Er was ook taaluitwisseling, zodat er vermenging ontstond

tussen Papoea- of Austronesische talen op deze eilanden en kuststroken: dit noemen we een proto-Oceanische taal.

Van 200 BCE tot 400 CE migreerden deze mensen naar eilanden in het oosten. Dit was een nautische prestatie, omdat ze over grote afstanden gevaren hadden, zonder land in zicht te hebben. Dit werd wel de 'express train to Polynesia' genoemd (Diamond 1988). Maar nu is duidelijk dat dit een geleidelijk proces was van migratie, vestiging en vermenging; nu spreekt men eerder over het 'slow boat' model (Kayser e.a. 2000, 2008). Bij de trek naar het oosten waren de migratiepatronen voor mannen en vrouwen verschillend: vooral mannen met Papoea-NRY-DNA, en vooral vrouwen met Austronesisch mtDNA zijn naar Oceanië gemigreerd (Kayser e.a. 2008, Shipley e.a. 2015, Soares e.a. 2016). De mutatie B4a1a1 daarvan is zo karakteristiek voor Polynesië, dat dit het 'Polynesisch motief' genoemd werd. Er zijn geen scherpe grenzen tussen de volken van de Melanesische, Micronesische of Polynesische eilanden in DNA, afstamming, uiterlijk of taal. Er is geen wetenschappelijke basis om deze volken te onderscheiden, maar er kunnen hooguit politieke redenen zijn om groepen eilanden tot een grotere eenheid (staat of bondgenootschap) te rekenen. De eilanden in de Stille-Zuidzee noemt men nu vaak 'Oceanië'.

### Madagaskar

De mensen in Indonesië zijn een mengvolk van Austronesische immigranten en de oorspronkelijke bevolking. Tussen de jaartallen 350 en 800 zijn mensen uit Indonesië naar Madagaskar gevaren, dat toen nog niet bevolkt was. Gezien de variatie in het mtDNA en het

NRY-DNA, schat men dat ongeveer 30 vrouwen gemigreerd zijn, en meer mannen (Cox e.a. 2012). In Madagaskar komt vooral het mtDNA haplotype B4a1a1a2 voor, wat het 'Madagaskar motief' genoemd wordt; dit is ontstaan uit het Polynesisch motief. Rond het jaar 1000 zijn Bantoës vanuit Afrika naar Madagaskar gevaren, en hebben zich vermengd met de mensen van Indonesische afkomst. De Bantoemannen hebben de Indonesische mannen grotendeels verdrongen. Indonesische vrouwen en Bantoemannen leveren de grootste bijdrage aan de huidige bevolking van Madagaskar (Pierron e.a. 2017, Brucato e.a. 2018). In Madagaskar is 61% van het mtDNA van Indonesische afkomst, en 39% van Afrikaanse afkomst (Tofanelli e.a. 2009). In de kuststreken is 70% van het NRY-DNA van Afrikaanse afkomst, en in het hoogland 50%. Het NRY-DNA van Indonesische afkomst was respectievelijk 20% en 39%. Het NRY-DNA was voor 7% - 11% van Europese oorsprong van blanke kolonisten.

### 3.2.2. Amerika

#### Amerika in de ijstijd

Tijdens de laatste ijstijd was het zeeniveau zover gedaald, dat Siberië en Alaska door een brede, ijsvrije landstrook verbonden waren; dit gebied werd Beringia genoemd. Mensen konden ongemerkt te voet over de toendra Amerika 'ontdekken'. Toen was Noord-Amerika bedekt door landijs. In het noordoosten lag de grootste ijskap, de Laurentide ijskap en in het westen de Cordillera ijskap. Lange tijd was er een ijsvrij gebied tussen deze ijskappen, maar tijdens de meest recente koude-periode (het laatste Glaciale maximum, 24 - 13 kya) waren beide ijskappen verbonden tot een grote ijsmassa, die een barrière vormde voor migrerende mensen. Men neemt aan dat juist in deze periode veel mensen in Amerika gekomen zijn.

#### Oude theorieën over het bevolken van Amerika

Er waren 4 theorieën over hoe Moderne Mensen Amerika bevolkt hebben.

1. De Beringia kustroute. Tijdens de ijstijd zijn mensen uit Siberië in bootjes langs het landijs naar het zuiden getrokken, en hebben zich uiteindelijk aan de westkust van Amerika gevestigd. Vandaar hebben ze Noord-Amerika gekoloniseerd, en verder Midden- en Zuid-Amerika.
2. De Beringia landroute. Mensen zijn vanuit Siberië over land tussen de Laurentide en de Cordillera ijskap naar het zuiden getrokken, tot het ijsvrije gebied dat nu USA heet.

Maar deze route kwam pas 12,6 kya beschikbaar (Pedersen e.a. 2016), terwijl de eerste mensen eerder Amerika bereikten.

3. De Europa-Solutrëen connectie. In gebieden van Europa was er van 22 - 16,5 kya een volk dat stenen speerpunten van de Solutrëen-cultuur maakte. Er is enige overeenkomst tussen de Solutrëen-speerpunten en de karakteristieke Clovis-speerpunten uit Amerika van 13 kya. Volgens een hypothese zijn mensen uit de Solutrëen-cultuur bijvoorbeeld vanuit de Golf van Biskaje in bootjes het ijstijd-pakijs gevolgd naar het noorden en westen met de overlevingstechnieken van de huidige Eskimo's (Stanford, geciteerd door Hall 2000, Bradley en Stanford 2004). Deze ex-Europeanen vestigden zich in Amerika met hun techniek om speerpunten te maken, die daar als Clovis speerpunten ontdekt zijn. Deze hypothese wordt niet meer aangehangen (Schurr 2004).
4. De Polynesische zeeroute. Thor Heyerdahl (1950) meende dat Polynesië vanuit Amerika door *native Americans* gekoloniseerd is. Later hield Rebecca Cann (1994) de mogelijkheid open dat Austronesische mensen vanuit Polynesië naar Amerika gevaren zijn en daar gebleven zijn; zo dacht zij de aanwezigheid van de mitochondriale haplogroep B te kunnen verklaren. Op het Polynesische eiland Rapa bleken enkele mannen Y chromosomen te hebben met de Amerikaanse haplogroep Q (Hurles e.a. 2003); dit is vermoedelijk door Peruvianen naar Polynesië gebracht. De Botocuden waren een volk aan de oostkust van Brazilië, dat uitgeroeid is door de Portugese kolonistors. In 2 van de 14 onderzochte schedels is mtDNA met het Polynesisch motief gevonden (Gonçalves e.a. 2013). Het is 't meest waarschijnlijk dat mensen 15 kya in bootjes langs de noordwestkust Amerika bevolkt hebben (Pedersen e.a. 2016). Daarnaast zijn er enkele vondsten van vroege bewoners gedaan die moeilijk passen in algemene opvattingen over het bevolken van de Amerika's (zie alinea over Paleo-indianen').

#### Amerika: classificatie van talen

De afzonderlijke stammen in Noord-, Midden- en Zuid-Amerika spreken honderden zeer verschillende talen. Een onderscheid in 3 hoofdgroepen is algemeen geaccepteerd:

1. De Eskimo-Aleoutische talen, met sprekers langs de noord-oostkust van Azië, de eilanden in de Beringstraat, de noordkust van Amerika, en de kusten van Groenland.

2. Na-Dené-talen (Athapaskan), ongeveer 40 verschillende talen, die gesproken worden door *native Americans* in Noord-Amerika.
3. De rest, dat zijn honderden Amerikaanse talen. Greenberg (1987) beschreef dit als één taalfamilie, Amerind, met 11 subfamilies.

Veel linguïsten meenden dat verwantschap tussen talen die zo lang gescheiden ontwikkelden, niet wetenschappelijk aangetoond kan worden. Echter, toen de verwantschap tussen *native American* volken onderzocht werd met DNA, ondersteunde dit de conclusies van Greenberg (Reich e.a. 2012). (1) Er was een hoofdingeling in 3 basale groepen: Eskimo-Aleoutisch, Na-Dané en de rest. (2) En de classificatie van 'de rest' correleerde goed met de taalfamilies van Greenberg. Het is bijzonder dat twee totaal verschillende onderzoeksmethodes tot dezelfde conclusies leiden.

### Paleo-indianen

Er waren al lang opmerkelijke morfologische en DNA-bevindingen aan oude menselijke skeletten en de huidige bewoners van Midden- en Zuid-Amerika, strijdig met het beeld dat de eerste mensen 15 kya Amerika bereikten.

- In 2017 werd een opmerkelijke vondst gepubliceerd. Er is in Zuid-California een vindplaats van botten van mastodonten. Er werden daar botten van een mastodont gevonden die 130 kya door mensen bewerkt waren (Holen e.a. 2017). Bij die vindplaats zijn ook gereedschappen gevonden. Dit is veel ouder dan enig ander teken van de aanwezigheid van mensen in Amerika. Het is nog een open vraag of *Homo sapiens* deze botten bewerkt heeft.
- In Pedra Furada in Brazilië zijn tekenen van menselijke bewoning gevonden van 30 kya, of nog ouder, dus veel ouder dan de Clovis-jagers (Nemecek 2000).
- Ook in het zuidelijk deel van Zuid-Amerika (Monte Verde en Los Todos) zijn tekenen van menselijke bewoning gevonden die zo oud zijn dat ze niet eenvoudig te verenigen zijn met Clovis-jagers van 14 kya (Nemecek 2000, Pringle 2011).
- De Olmeken waren een volk dat in het westen van Mexico aan de kust leefde van 2000 - 400 BCE zij maakten enorme stenen hoofden van 1,5 - 3,5 m groot. Het bijzondere was dat deze hoofden geen indiaans uiterlijk hadden, maar in sommige opzichten eerder Afrikaans leken, o.a. door de dikke lippen. Er is gespeculeerd dat mensen vanuit Afrika met een Afrikaans uiterlijk als eersten Amerika gekoloniseerd hebben (van Sertima 1976).

- In Zuid-Amerika zijn schedels gevonden van 12 - 7 kya die langer en smaller waren (dolichocephaal) dan de bredere (brachycephale) schedels van *native Americans* en Mongoloïden (Neves e.a. 2003, Pucciarelli e.a. 2010, Hubbe e.a. 2011). De hoofdvorm leek meer op die van *native Africans*, *native Australians* of Melanesiërs. De onderzoekers postuleren dat er vóór de *native Americans* andere volken in Amerika gekomen zijn, die zij Paleo-indianen noemen.
- In de zuidelijke punt van Zuid-Amerika zijn unieke mtDNA haplogroepen gevonden: B2I, D1g en C1b13 (Bodner e.a. 2012).
- Verscheidene individuen van stammen in het Amazone-gebied hebben DNA patronen die vooral overeenkomen met de patronen van de oorspronkelijke bewoners van Australië, Nieuw-Guinea en de Andaman-eilanden (Skoglund e.a. 2015).

Dit alles wijst erop dat Amerika het eerst bevolkt is door andere volken en Paleo-indianen die genetisch niet verwant waren aan de huidige *native Americans*. Deze volken vertoonden grote DNA variatie.

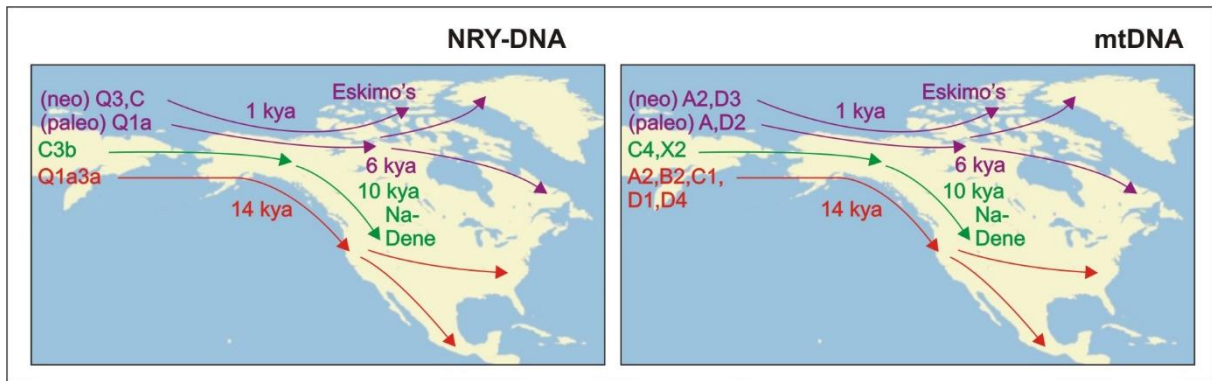
### De restgroep van *native Americans*

**NRY-DNA.** De restgroep van *native Americans* behoort tot een hoofdhaplogroep van het Y-chromosoom: 99,5% van de oorspronkelijke mannen heeft de Q1a3a1-haplogroep (Q-M3) en daarvan afgeleide haplogroepen (Bortolini e.a. 2003, Battaglia e.a. 2013). In noordoost-Amerika hebben veel *native American* mannen de West-Europese R1b-haplogroep. Er was enige discussie of de R1b-haplogroep een oorspronkelijke indiaanse haplogroep was die via Siberië en Alaska in Amerika gekomen was, of dat deze door blanke kolonisten in Amerika gekomen was. Nu meent men dat de R1b-haplogroep van blanken afkomstig was (zie onder 'Kolonisatie')<sup>5</sup>.

**mtDNA.** Bij *native Americans* is het mtDNA veel gevarieerder dan het NRY-DNA. De 4 mtDNA haplogroepen die over heel Amerika voorkomen zijn A2, B2, C1 en D1 (Gonçalves e.a. 2013, Achilli e.a. 2013). Deze haplogroepen zijn al meer dan 40 kya van elkaar gesplitst (Underhill en Kivisild 2007). Tussen stammen *native Americans* is er grote variatie in de frequentie van de afzonderlijke haplogroepen. Daarnaast zijn er nog enkele zeldzamere mtDNA haplogroepen in Amerika: X2a uitsluitend in Noord-Amerika, en D4h3a uitsluitend in Zuid- en Midden-Amerika. De haplogroepen A, B, C, D en X zijn gevonden in skeletten op oude begraafplaatsen in Noord-

<sup>5</sup> Kolonisatie heeft lelijke sporen nagelaten.





Figuur 12. Een schematisch overzicht van de migraties van de belangrijkste NRY-DNA en mtDNA haplotypes bij Amerikaanse volken. Ik hoop dat dit concrete hypothetische schema een aanzet is voor aanvullingen en verbeteringen.

Amerika, uit de tijd voordat er contact was met blanken (Stone en Stoneking 1993, Malhi e.a. 2002). Figuur 12 geeft een schematisch beeld van de verspreiding van de mtDNA haplogroepen over Amerika (figuur van Achilli e.a. 2013).

#### Afstamming van de Na-Dené native Americans

De Na-Dené-taalgroep heeft deels ander DNA dan de bovenbeschreven restgroep. Deze groep heeft NRY-DNA van de haplogroep C3b. Haplogroep C3b komt uit Noordoost-Azië, en komt uitsluitend in Amerika voor (Malhi e.a. 2008). Bij de zuidelijke Na-Dené-native Americans (Apaches en Navajo's) komt meer NRY-DNA haplogroep Q voor door vermenging met andere native Americans.

Het mtDNA van de Na-Dené groep bevatte oorspronkelijk vooral de A2-haplogroep. Dat is vooral bij de noordoostelijke Na-Dené native Americans bewaard gebleven, maar bij de zuidelijke Na-Dené-native Americans (Apaches en Navajo's) is er meer vermenging met andere vrouwen native Americans.

#### Afstamming van de Eskimo's

Ik gebruik het woord 'Eskimo'<sup>6</sup> als verzamelwoord door de mensen die sinds 6 kya Arctisch Siberië, Noord-Amerika en Groenland bewoonden. Er waren twee golven van Eskimo-volken die genetisch verschillend waren (Raghavan e.a. 2014).

**Paleo-Eskimo's** migreerden 6 kya vanuit Noordoost-Siberië naar Arctisch Amerika en Groenland. Zij worden ook wel het 'Dorset-volk' genoemd. Bij hen is de NRY-DNA haplogroep Q1a aangetroffen (Rasmussen e.a. 2010). Bij hen kwamen de mtDNA haplogroepen A en D2a1 voor (Gilbert e.a. 2008, Raghavan e.a.

2014). Rond 1300 stierven de Paleo-Eskimo's uit.

Rond het jaar 0 CE kwamen **Neo-Eskimo's** vanuit Siberië naar Arctisch Amerika; zij waren de voorouders van de huidige Eskimo-volken. Zij worden ook wel het 'Thule-volk' genoemd. Bij de huidige Eskimo's zijn de Amerikaanse NRY-DNA haplogroepen Q3 en C aangetroffen, en vermenging met de Europese haplogroepen R1, F en J (Bosch e.a. 2003). Bij de Eskimo's komen de mtDNA haplogroep A2a, A2b en D3a2a voor (Gilbert e.a. 2008, Perego e.a. 2009, 2010, Raghavan e.a. 2014). De Eskimo's in Groenland vertonen erfelijke aanpassingen aan een dieet met veel omega-3 meervoudig onverzadigde vetzuren (Fumagalli e.a. 2015).

#### Immigratiegolven in Amerika

Er zijn 5 grote immigratiegolven naar Amerika geweest (figuur 12), en vermoedelijk migraties van kleine groepjes.

1. Een vroege golf van Paleo-amerikanen. Vermoedelijk hadden zij een wilde verzameling van NRY-DNA- en mtDNA-haplogroepen die afwijkt van die van de huidige native Americans en Eskimo's, en ook een afwijkend uiterlijk.
2. Een golf van de grote meerderheid van native Americans van ongeveer 15 kya; zij waren geassocieerd met de Clovis-punten.
3. Een golf van native Americans die Na-Dené-talen spraken.
4. Een golf van Paleo-eskimo's.
5. Een golf van Neo-Eskimo's die de voorouders zijn van de huidige Eskimo's.

#### 3.2.3. Europa

##### Oude bevolking van Europa

Al zo'n 1,4 Mya leefden er mensachtigen in Europa, vermoedelijk *Homo erectus* of *Homo*

<sup>6</sup> Zie alinea 'De namen voor Eskimo's' pag. 67.

*ergaster* (Balter 2001, Toro-Moyano e.a. 2013). Zij leefden in Zuid-Europa. Later, rond 500 kya, leefden ook mensachtigen in noordelijk Europa: *Homo heidelbergensis* in Mauer (Duitsland) en Boxgrove (Engeland). De oudste tekenen van menselijke activiteit in Nederland zijn 300 kya: de werktuigen uit de Belvédère-groeven bij Maastricht. Omdat er geen menselijke fossielen gevonden zijn, weet men niet welke mensachtigen deze werktuigen produceerden. Van 180 - 34 kya leefden er Neanderthalers in Europa en in West-Azië; de Neanderthalers zijn waarschijnlijk in Eurazië geëvolueerd uit *Homo heidelbergensis*. De Neanderthalers in de Kaukasus zijn waarschijnlijk gedecimeerd door de uitbarsting van de Campi Flegrei supervulkaan bij Napels (37 kya), terwijl Neanderthalers en Moderne Mensen in Europa hiervan vrij weinig geleden hebben (Golovanova e.a. 2010, Lowe e.a. 2012). Ongeveer 34 kya verdwenen de Neanderthalers in Europa; waarschijnlijk verloren ze de concurrentie met de Moderne mensen. Maar er was enige vermenging met Moderne Mensen, zodat 2 – 5% van het DNA van westerlingen van Neanderthalers komt (hoofdstuk 2.1.).

### Oude theorieën over het bevolken van Europa

De fysisch-anthropoloog Blumenbach (1775) meende dat de eerste mensen in de Kaukasus (Georgië) woonden; dat was een regio waar men toen het Aards Paradijs uit Genesis lokaliseerde. Blumenbach beschouwde de Georgiërs als de mooiste mensen. Vanuit de Kaukasus zouden mensen zich verspreid hebben over de aarde, en door invloed van het weer, voedsel en gewoontes veranderde hun uiterlijk (huidskleur, schedelvorm, lichaamslengte e.d.), zodat er uiteindelijk 5 variëteiten onderscheiden konden worden (de Kaukasische of blanke variant, de Mongoolse of gele variant, de Maleise of bruine variant, de Ethiopische of zwarte variant, de Amerikaanse of rode variant). Blumenbach geloofde in de overerving van verworven eigenschappen: door vele generaties tropische zon zou de huid steeds donkerder worden. Volgens hem was het in principe mogelijk dat andere volken onder invloed van de omstandigheden weer het uiterlijk van blanken terugkrijgen. Blumenbach formuleerde als eerste het begrip *Varietas Caucasia*. Omdat hij geloofde in de overerving van verworven eigenschappen van zijn menselijke variëteiten, is het woord 'ras' niet van toepassing. Later noemde de filosoof Meiners (1785) de blanken het '*Kaukasische Rasse*'<sup>7</sup>.

<sup>7</sup> Onderzoek aan het DNA toont dat de volken van de Kaukasus verschillend zijn, en afwijken

Er zijn twee theorieën over het ontstaan van taal en cultuur in Europa.

1. **Volksverhuizingen.** Volgens een theorie heeft een ruitervolk uit de Oekraïense steppen de Indo-Europese talen 6 kya naar Europa gebracht, de 'Kurgan immigratie' (Gimbutas 1956). Volgens een andere theorie zijn landbouwers uit Anatolië (Klein-Azië) 8 kya met hun Indo-Europese taal en hun landbouwtechniek naar Europa gemigreerd (Renfrew 1989).
2. **Culturele aanpassing.** Volgens een andere theorie zijn taal en cultuur niet overgebracht door een migrerend volk, maar zijn ze geleidelijk overgenomen door de aanwezige Europese volken. Maar dan blijven de vragen: door welke volken, en hoe zijn die volken dan in Europa gekomen?

### De talen in Europa

De taalkundige Friedrich von Schlegel (1808) zag overeenkomsten tussen de talen van Europa, Perzië en India; daarom meende hij dat de Europese volken en beschavingen uit Perzië of India afkomstig waren. Hij meende dat het Sanskriet de oertaal was waaruit alle Indo-Europese talen ontstaan zouden zijn. Hij gebruikte hiervoor het woord Arian, dat afgeleid is van het oud-Persische *airya* of *ariya*<sup>8</sup>, wat de oud-Perzen gebruikten als naam voor hun volk (Iran). Geïnspireerd door de leer van Darwin heeft de taalkundige August Schleicher (1863) een stamboom van de Indo-Europese talen gevormd (figuur 1). Bij stambomen van talen spelen dezelfde principes als bij stambomen van volken (Atkinson en Gray 2005). In de stamboom van Schleicher zijn er alleen afsplitsingen, maar talen en dialecten ontleen elementen aan andere talen en dialecten: er zijn dus ook versmeltingen (Schmidt 1872, hoofdstuk 2.1.).

Er zijn in Europa ook enkele volken met een niet-Indo-Europese taal: de Basken en volken met Oeralische talen, zoals het Fins, het Sami (Laps), het Ests en het Hongaars (Renfrew 1989). Men neemt aan dat deze volken een andere afkomst hebben dan de Indo-Europese meerderheid.

### Fossielen van Moderne mensen in Europa

Sommige vondsten (kiezen en artefacten) wijzen erop dat de eerste Moderne Mensen 45 kya in Europa gekomen zijn (Benazzi e.a. 2011,

van de blanke Europeanen (Barbujani e.a. 1994, Nasidze e.a. 2001, 2003, Bulayeva e.a. 2003, Balanovsky e.a. 2011). Het woord Kaukasiër gebruiken voor blanken is gewoon fout.

<sup>8</sup> Daarvan is het woord 'Ariër' afgeleid, dat door de Nazi's een negatieve klank gekregen heeft.

White en Pettitt 2012, Schmidt e.a. 2013). De oudste artefacten van Moderne Mensen in Europa zijn 43,5 kya; zij zijn gevonden ten noorden van de Alpen, wat toen een koud steppegebied was (Nigst e.a. 2014). De eerste Moderne Mensen van wie in Europa complete skeletten gevonden zijn, noemde men Cro-Magnonmensen. (Iedere naam voor een volk is kunstmatig.) Zij leefden rond 37,5 kya in het Midden-Oosten, maar rond 30 kya hadden zij zich over heel Noord-Afrika en Europa, behalve Spanje verspreid (Currat en Excoffier 2005). Cro-Magnonmensen waren tengerder, en minder gespierd, maar langer dan Neanderthalers. Waarschijnlijk hebben de Cro-Magnonmensen de concurrentiestrijd met de Neanderthalers gewonnen, doordat hun technieken (wapens, kleding e.d.) meer geavanceerd waren. Ze maakten artefacten van de Aurignacien-cultuur. In Europa waren er veel prehistorische en historische vermengingen van volken: *“het grootste deel van West-Europa wordt bewoond door gemengde rassen”* (Broca 1864, p. 18, zie ook Patterson e.a. 2012).

### **NRY-DNA in Europa**

Het NRY-DNA in Europa is gevarieerd.

**Haplogroep R.** De meerderheid van de Europese Y-chromosomen behoort tot de haplogroep R. De R1a- en R1b-haplogroepen zijn zo'n 25 kya gesplitst, waarschijnlijk in het huidige Iran (Underhill e.a. 2015). In West-Europa vinden we vooral de R1b-varianten, en in Oost-Europa vooral R1a. De R1b1b2 (=R-M269) is de meest voorkomende haplogroep in West-Europa (Balaesque e.a. 2010). Deze is rond 10 kya in de Pontische steppe ontstaan. Er waren twee expansies van mensen met de R1b haplogroep. De oudste was 5,5 kya en viel samen met het begin van de bronstijd in de Pontische steppe; dit noemt men de Jamnacu-cultuur (kuilgrafcultuur of okergrafcultuur, *pit grave culture*, *ochre grave culture*). Later was er een expansie van mensen met Y-haplogroepen van 4,8 kya. In Oost-Europa viel dit samen met de touwbekercultuur (ook strijdbijcultuur genoemd), en in West-Europa met de klokbekeercultuur (Myres e.a. 2011, Poznik e.a. 2016). Al is het verband tussen haplogroepen en culturen nog speculatief. De R1b haplogroep heeft de andere haplogroepen in West-Europa grotendeels verdrongen. Blanke kolonisten hebben de R1b1b2 haplogroep verder over de aarde verbreid.

**Haplogroep I.** Na de R-haplogroep is de I-haplogroep het meest frequent in Europa. In tegenstelling tot haplogroep R, is haplogroep I vooral beperkt tot Europa. Deze is vermoede-

lijk ontstaan in Europa of West-Azië. In Scandinavië, Noord-Duitsland en Nederland vinden we vooral de I1 haplogroep, en in de Balkan en Oost-Europa vooral I2. In één skelet uit Atapurca (Spanje, 3,5 - 5,5 kya) is haplogroep I2a2a gevonden (Günther e.a. 2015).

**Haplogroep N** komt nagenoeg uitsluitend in Eurazië voor. Hij is waarschijnlijk ontstaan in Noord-Azië (Rootsi e.a. 2007). In Europa is deze vooral frequent in Finland (> 60%) en Noord-Scandinavië (> 30%).

**Haplogroep J** is vermoedelijk ontstaan in het west-Azië. Hij is vooral frequent in het zuidelijk Arabisch schiereiland en in Soedan. Hij is verspreid naar Centraal-Azië en het Middellandse-Zeegebied. In Griekenland, Italië en Andalusië behoort 10 - 30% van de Y-chromosomen tot deze haplogroep, maar hij komt ook voor in West-Europa.

**Haplogroep G** is in de Kaukasus ontstaan; in Europa hoort minder dan 10% van de Y-chromosomen tot deze haplogroep.

**Haplogroep H.** In een skelet uit Atapurca (3,5 - 5,5 kya) is haplogroep H2 gevonden (Günther e.a. 2015).

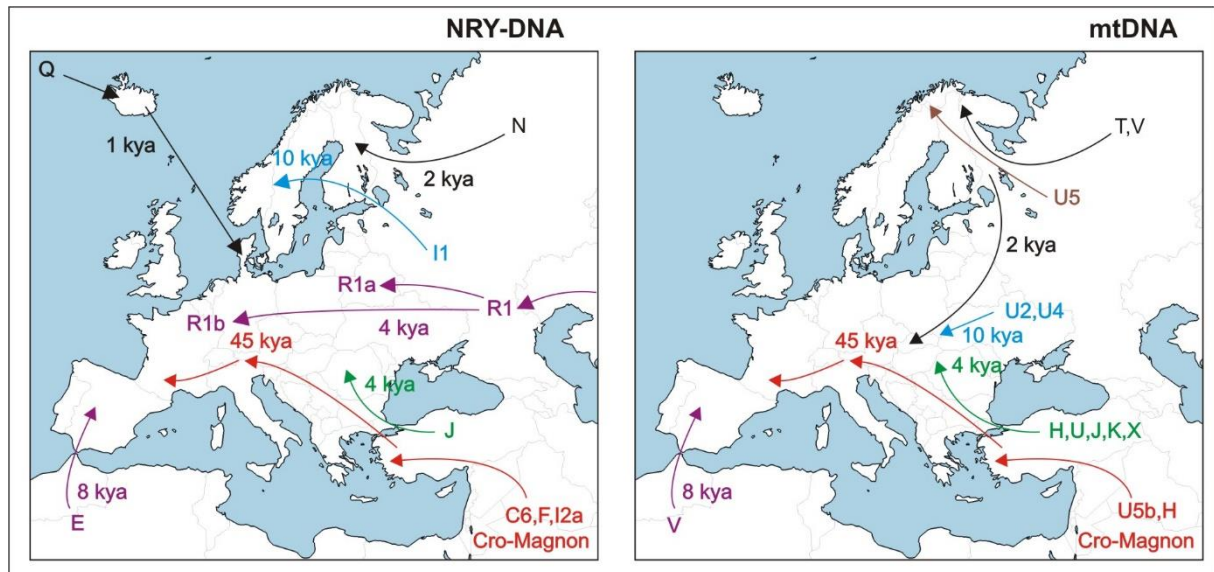
**Haplogroep E** is een karakteristieke Afrikaanse haplogroep; in Zuid-Spanje en Oost-Europa valt 5 - 20% van de Y-chromosomen onder deze haplogroep. Haplogroep E is vermoedelijk rond 8 kya met jager/verzamelaars uit Afrika naar Europa gekomen (Battaglia e.a. 2008).

**Haplogroep Q** is een *native American* haplogroep, die vooral voorkomt in Amerika (> 60%), in Oost-Siberië en in Centraal-noord-Siberië. Deze komt ook voor in lage frequenties in IJsland en Noorwegen. Vikingen hebben deze haplogroep naar Europa gebracht.

### **mtDNA in Europa**

Het mtDNA is in Europa gevarieerder dan het NRY-DNA. Na het vertrek uit Afrika splitste haplogroep L3 in de lijnen M en N. Al het oorspronkelijk Europees mtDNA behoort tot lijn N, die splitste tot verscheidene haplogroepen.

**Haplogroep H** is de meest frequente mtDNA haplogroep in Europa. Voor onderzoek aan mtDNA wordt de *'Cambridge Reference Sequence'* als standaard gebruikt; deze hoort tot de haplogroep H2a2a. Cro-Magnons van 28 - 23 kya behoorden vermoedelijk tot haplogroep H (Caramelli e.a. 2003, 2008). In een Spaans graf (Barcelona) van 5,5 kya behoorden 4 van de 11 individuen tot haplogroep H (Sampietro e.a. 2007). In 2 van de 8 skeletten uit Atapurca (5,5 - 3,5 kya) is haplogroep H3 gevonden (Günther e.a. 2015). Deze haplogroep komt in Europa vooral voor bij de Basken en in



Figuur 13. Een schematisch overzicht van de migraties van de belangrijkste NRY-DNA en mtDNA haplotypes bij Europese volken. Ik hoop dat dit concrete hypothetische schema een aanzet is voor aanvullingen en verbeteringen.

gebieden bij Baskenland, en buiten Europa bij de Toereg en de Imazighen ('Berbers').

**Haplogroep U** is waarschijnlijk in Zuidwest-Azië ontstaan. Vroege Moderne mensen in Oost-Europa waren jager/verzamelaars met mtDNA haplo type U (Bramanti e.a. 2009, Pinhasi e.a. 2012). Een jager/verzamelaar uit Kostenki (Rusland) van 30 kya had haplogroep U2 (Krause e.a. 2010). Europese jager/verzamelaars van 3 - 8 kya hoorden tot de haplogroepen U4, U5a, U5b1 en U5b2 (Bramanti e.a. 2009). Dus ook de oude Europese bevolking vormde geen homogene populatie. Opmerkelijk genoeg is er een recente haplogroep (U5b1b) die voorkomt bij de Sami (Lappen), Imazighen, en in Spanje en Italië (figuur 6, Achilli e.a. 2005). In 3 van de 8 de skeletten uit Atapurca (5,5 - 3,5 kya) is haplogroep U5 gevonden (Günther e.a. 2015). Haplogroep U komt nu nog bij 11% van de blanken voor. De haplogroep U5b1f1a is frequent bij de Basken (Palencia-Madrid e.a. 2017).

**Haplogroep J** is waarschijnlijk ontstaan in Zuidwest-Azië of de Kaukasus; hij komt voor in die gebieden, in Noord-Afrika en bij 12% van de blanken in Europa. In een Spaans graf (Barcelona) van 5,5 kya behoorde 2 van de 11 individuen tot haplogroep J (Sampietro e.a. 2007). In één skelet uit Atapurca (3,5 - 5,5 kya) is haplogroep J1c1b1 gevonden (Günther e.a. 2015).

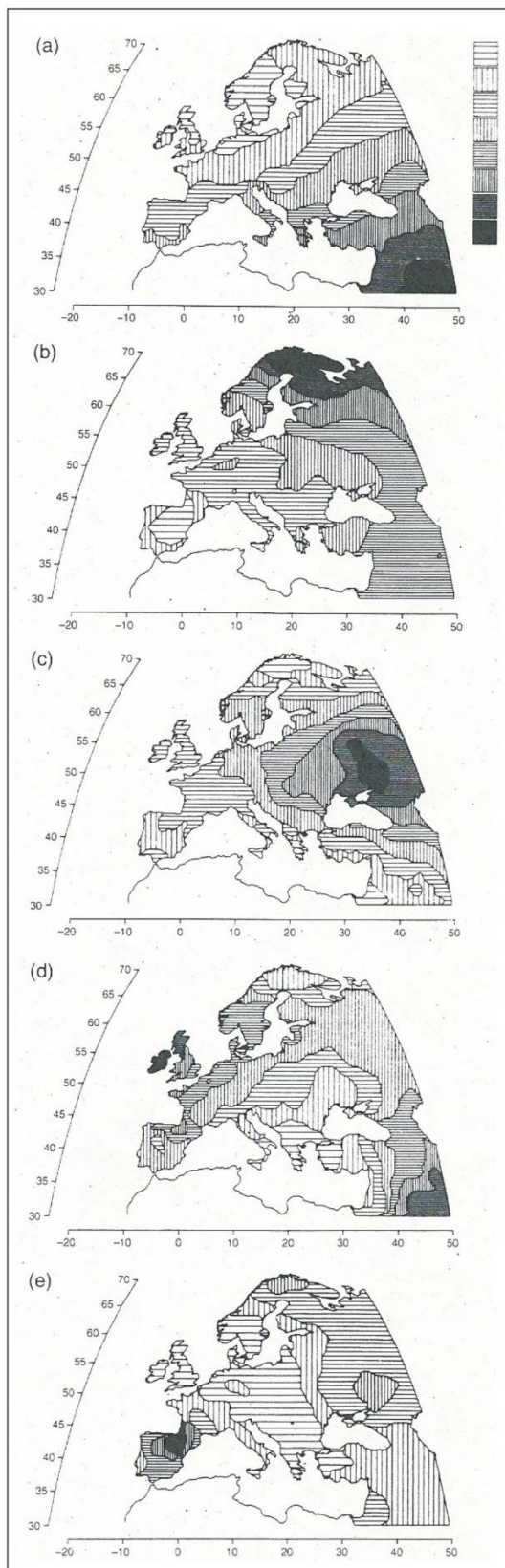
**Haplo type K** komt bij 5 - 10% van de blanken voor. Het is een vrij recente haplogroep, die gevonden is in graven in Syrië en Europa van 8 - 7,3 kya. De beroemde Tiroler ijsmummie, Ötzi, van 5,3 kya had haplogroep K1, maar

een andere variant dan de huidige K1-haplogroepen. In één skelet uit Atapurca (5,5 - 3,5 kya) is haplogroep K1a2b gevonden (Günther e.a. 2015).

**Haplogroep T** is redelijk frequent in Europa; hij komt vooral voor ten oosten van de Baltische Zee.

**Haplogroep X** is een raadselachtige haplogroep. Er zijn twee hoofdgroepen: X1 in Noorden en Noordoost-Afrika en het nabije oosten, en groep X2 in lage frequenties over een veel groter gebied in Europa, Azië en Noord-Amerika. Bij de Druzen in het Nabije Oosten zijn beide varianten vrij frequent: X1 16% en X2 11%. In één skelet uit Atapurca (5,5 - 3,5 kya) is haplogroep X2c gevonden (Günther e.a. 2015). In Amerika komen de haplogroepen X2a en X2g voor, die niet elders gevonden zijn. Haplogroep X komt weinig voor in Noord-Azië; dat is verrassend, want de meeste haplogroepen die in Amerika voorkomen, komen ook in Noord-Azië voor, en zijn via Noord-Azië in Amerika gekomen. Wel komt X2 voor bij de Altay, een Turks volk met weinig leden in Sibirië. Let wel: X2 is vooral frequent in Klein-Azië, wat nu ook vooral bevolkt is door Turken. Is X2 via de Altay in Amerika gekomen, of via een andere route? Door gedetailleerd onderzoek aan haplogroep X in huidig en fossiel materiaal kan men het ontstaan en de verspreiding van deze haplogroep traceren.

**Haplogroep V** is ook een raadselachtige haplogroep. Haplogroep V is vooral frequent bij de Sami (59%); de Imazighen (16%) en de Basken (10%). (Dit lijkt op de verspreiding van mtDNA haplogroep U5b1b, zie boven.) Haplo-



**Figuur 14.** De belangrijkste componenten bij statistische analyse van de genen van veel Europese mensen. De grijs tinten coderen voor erfelijke samenhang = verwantschap (figuur van Cavalli-Sforza 1998).

roep V is zeldzamer bij blanken (4%). Torroni e.a. (2006) hebben voorgesteld dat deze haplogroep in Noordoost-Spanje ontstaan is en vandaar verspreid naar het zuiden (Imazighen) en het noorden (Sami). Door gedetailleerd onderzoek aan haplogroep V in huidig en fossiel materiaal kan men het ontstaan en de verspreiding van deze haplogroep traceren.

**Haplogroep I** is een vrij recente haplogroep die in Europa in lage frequenties voorkomt. Deze is niet aangetroffen in Europese graven uit de steentijd, maar wel in recentere Scandinavische graven (vanaf 3 kya).

**Haplogroep R.** Van haplogroep R is R1a gevonden in Noordwest-Rusland en Polen.

**Haplogroep W** is in Europa en Zuidwest-Azië in lage frequenties aangetroffen. Bij de Koerden in Iran was de frequentie 10%.

Figuur 13 geeft een overzicht van de belangrijkste migraties van het NRY-DNA en het mtDNA naar Europa.

### Autosomaal DNA in Europa

Door vergelijking van zeer veel autosomale genen kan men de gelijkenis tussen volken en tussen gebieden onderzoeken: Cavalli-Sforza (1998) vond in Europa 5 hoofcomponenten (figuur 14), die ik hier bespreek in de volgorde van de hypothetische aankomst in Europa.

1. Men vermoedt dat Spanje tijdens de koudste episode van de ijstijd een toevluchtplaats was voor Moderne Mensen; dit waren jager/verzamelaars. Misschien waren daar ook de nakomelingen van de Cro-Magnon-mensen bij. Ook mensen uit Afrika bereikten Spanje. Na de ijstijd migreerde een deel van deze mensen naar het noorden (figuur 13). Het is nogal speculatief om nu al migraties aan haplotypes te koppelen, maar wellicht betrof dit onder andere NRY-DNA haplogroep E, en de mtDNA haplogroepen H, U en V. Mensen met mtDNA haplogroep H waren in Europa geassocieerd met de Gravettien cultuur (28 kya). (In de analyse van Cavalli-Sforza betrof dit 5% van de variatie.)
2. Na de ijstijd trokken kleine groepjes jagers-verzamelaars waarschijnlijk tussen 11 en 6 kya vanuit de Pontische steppen naar Europa (figuur 13). Wellicht betrof dit onder andere NRY-DNA haplogroepen R en I, en de mtDNA haplogroepen H, U, J en X (Bataglia e.a. 2008). (In de analyse van Cavalli-Sforza betrof dit 11% van de variatie.)
3. Ongeveer 4 kya trok een groep landbouwers uit Klein-Azië (Anatolië) naar Europa (figuur 13). Allerlei gegevens ondersteunen de theorie dat migrerende landbouwers uit Anatolië de landbouw en veeteelt naar Eu-

- ropa hebben gebracht (Chikchi e.a. 2002, Chamberlain e.a. 2007, Sampietro e.a. 2007, Collard e.a. 2010, Pinhasi e.a. 2012). Vooral deze groep heeft bijgedragen aan de huidige Europese bevolking. Wellicht betrof dit onder andere NRY-DNA haplogroepen R en J, en de mtDNA haplogroepen H, U, J en K (Di Giacomo e.a. 2004, Battaglia e.a. 2008, Balaesque e.a. 2010). Men neemt aan dat ze een Indo-Europese taal spraken en aardewerk van de bandkeramische cultuur maakten. Vergelijkend taalonderzoek bevestigt dat het Indo-Europees via Anatolië in Europa gekomen is (Gray en Atkinson 2003, Bouckaert e.a. 2012). (In de analyse van Cavalli-Sforza betrof dit 28% van de variatie; deze migratie lijkt het belangrijkste voor het bevolken van Europa.)
4. Rond 2,5 kya was de bloeitijd van de Griekse cultuur. De Grieken koloniseerden veel gebieden, vooral rond de Middellandse en de Zwarte Zee. Voorlopig kunnen deze migraties niet aan haplogroepen gekoppeld worden. (In de analyse van Cavalli-Sforza betrof dit 7% van de variatie.)
  5. Ongeveer 2 kya trok een groep mensen uit Noord-Siberië naar Noord-Scandinavië (figuur 13). Wellicht waren dit rendierherders, die een Fin-Oegrische taal spraken. Hieruit zijn waarschijnlijk ontstaan de oorspronkelijke Finnen, Sami, Esten en Hongaren. Wellicht hadden zij onder andere NRY-DNA haplogroep H, en de mtDNA haplogroep T en V. (In de analyse van Cavalli-Sforza betrof dit 22% van de variatie.)

### Vermenging in West-Eurazië

Hierboven is getoond dat haplogroepen vanuit allerlei gebieden bijgedragen hebben tot de volken van West-Eurazië. Busby e.a. (2015) geven overzichten van de recente vermengingen in West-Eurazië.

## 4. De variatie bij mensen

### 4.1. Evolutie van rassen en soorten

#### Geleidelijke evolutie

Als planten of dieren van een soort in een groot gebied leven met weinig of geen uitwisseling van genen tussen andere delen van dat gebied, dan ontstaan er nu eenmaal lokale variëteiten. Die verschillen komen door mutaties, selectie en toevallige migratie van allelen ('genetic drift'). Die lokale varianten noemt men rassen, ondersoorten of lokale populaties <sup>9</sup>

<sup>9</sup> Er is in de biologie geen verschil tussen de begrippen 'ras', 'ondersoort' of 'lokale populatie'.

(Mayr 1942, Wilson en Brown 1953), en bij de mens ook etnische groepen. Vaak is er continue overgang van het ene naar het andere ras, maar als er barrières ontstaan (zoals water, bergen of seksuele voorkeuren voor de eigen variant, of een cultureel gebod van endogamie), kunnen er rassen of ondersoorten ontstaan met eigen kenmerken. Rassen of ondersoorten met verschillende kenmerken kunnen gekruist worden zodat er vruchtbare tussenvormen ontstaan. Voor planten, dieren en mensen geldt: "... er is geen zorgvuldige, objectieve definitie van ras, waardoor rassen als exacte, niet-overlappende, discrete eenheden kunnen worden afgegrensd. Zulke criteria bestaan niet, want als ze zouden bestaan, hadden we niet te maken met rassen maar met afzonderlijke soorten." (Dobzhansky 1968, p. 165). Er zijn geleidelijke veranderingen; daarom hebben we te maken met "de inherent subjectieve en zelfs willekeurige aard van de grenzen tussen rassen." (Wilson en Brown 1953, p. 100, Winker 2010).

#### Geleidelijke evolutie van mensenrassen

Er zijn geleidelijke overgangen tussen de mensenrassen: "één variëteit mensen gaat zo geleidelijk over in een andere variëteit dat je geen strikte grenzen tussen hen kunt trekken." (Blumenbach 1775). Darwin benadrukte de geleidelijke veranderingen binnen een soort: geleidelijke verandering is een essentieel element in zijn evolutietheorie. Hij sprak meerdere malen over de 'zogenaamde rassen van de mens'; daarmee benadrukte hij dat er geen scherpe grenzen tussen groepen mensen zijn, en dat er voortdurend vermenging is tussen de zogenaamde rassen. Daarom is het ook een zinloze vraag hoeveel mensenrassen er zijn. "Maar het meest zwaarwegende argument tegen de visie om de mensenrassen als afzonderlijke soorten te beschouwen, is dat zij geleidelijk in elkaar overgaan, en zover we kunnen beoordelen, komt dat niet doordat ze onderling gekruist zijn. De mensheid is uitgebreider bestudeerd dan enig ander organisme, maar toch is er de grootst mogelijke tegenstelling tussen capabele onderzoekers, of de mensheid geclassificeerd moet worden als één enkel soort of ras, of als 2 (Virey), als 3 (Jacquinot), als 4 (Kant), 5 (Blumenbach), 6 (Buffon), 7 (Hunter), 8 (Agassiz), 11 (Pickering), 15 (Bory St. Vincent), 16 (Desmoulins), 22 (Morton), 60 (Crawford), of als 63 (Burke). Deze verschillen van mening bewijzen niet dat de rassen niet als soorten beschouwd moeten worden, maar ze tonen dat de rassen geleidelijk in elkaar overgaan, en dat het nauwelijks mogelijk is een duidelijk onderscheidende eigenschap te ontdekken." (Darwin 1871, p. 226). Er was

discussie of er 2 of 63 mensenrassen zouden zijn (Ripley 1899, 1900, Deniker 1900), maar hoeveel grenzen men trekt in continue variatie is arbitrair.

### **Homo sapiens is één soort**

Auteurs zoals Haeckel (1868), De Lapouge (1899), Grant (1916), Hitler (1927) en Coon (1962), benadrukten de verschillen tussen mensenrassen. Maar Darwin (1859, 1871) toonde geleidelijke overgangen en continuïteit tussen mensenrassen. *“In een reeks vormen die geleidelijk overgaan van een mensaapachtig wezen naar de huidige mens, is het onmogelijk één punt vast te stellen waar het woord ‘mens’ gebruikt moet worden. Maar dat is niet belangrijk<sup>10</sup>. Opnieuw: het is irrelevant of de zogenaamde rassen van de mens als ‘ras’ benoemd worden, of als ‘soort’ of ‘ondersoort’, al lijkt de laatste term het meest gepast.”* (Darwin 1871, p. 235). Sinds mensenheugenis is bekend dat mensen van allerlei verschillende rassen onderling nakomelingen kunnen krijgen; die nakomelingen leken normaal vruchtbaar te zijn. Men gaat er algemeen van uit alle mensen leden van één biologische soort zijn, *Homo sapiens*; er zijn geen aanwijzingen voor het tegendeel (Dobzhansky 1962). *Homo sapiens* noem ik hier ook wel 'Moderne Mens', of simpel 'mens'. Al lang geleden zijn volken van mensen uit elkaar gegaan, maar er bleef uitwisselingen van genen tussen allerlei volken.

## 4.2. Rasvermenging bij de mens

### **Vermengingen met andere Hominiden**

Ras- en soortvermenging is ouder dan *Homo sapiens*. DNA-onderzoek toonde aan dat er enige (maar niet veel) vermenging is geweest van *Homo sapiens* met *Homo erectus*, Denisova-mensen, Neanderthalers en archaische Afrikaanse mensen (Hammer 2013, Mendez e.a. 2013, Wall e.a. 2013). Het is onbekend welke Hominiden onderling kruisbaar waren, hoewel ze een binominale Latijnse soortnaam gekregen hebben, alsof ze afzonderlijke soorten zijn. Daarom heb ik in figuur 10 van hoofdstuk 2.1. een geleidelijke overgang tussen alle Hominiden geschetst.

### **Prehistorische vermengingen**

De gegevens over de verspreiding van mtDNA en NRY-DNA over allerlei volken toont dat alle onderzochte volken de nakomelingen zijn van

vermeltingen tussen allerlei andere volken (Patterson e.a. 2012). En deze volken waren nakomelingen van vermeltingen tussen allerlei mannelijke en vrouwelijke lijnen (Günther e.a. 2015). Dat heeft gevolgen voor bespiegelingen over de variatie van mensen, en over rassen en etnische groepen. Ik presenteer enkele voorbeelden. De mensen op Madagaskar zijn het gevolg van een vermenging van mannen van vooral Bantoe-afkomst met vrouwen van vooral Indonesische afkomst (Tofanelli e.a. 2009, Cox e.a. 2012). In Noordwest-China rond de Zijderoute was er al rond 4 kya vermenging van Oost-Aziatisch en West-Europese erfelijk materiaal (Li e.a. 2010). Op basis van vergelijking van eiwitten concludeerden Cavalli-Sforza e.a. (1988) dat de Sami het product zijn van een oude vermenging van een meerderheid blanken en een minderheid Oost-Aziaten. De Canarische eilanden waren oorspronkelijk bevolkt door Imazighen ('Berbers'), maar blanke kolonisten hebben de oorspronkelijke mannen verdrongen, en de blanke mannen verwekten kinderen bij de Imazighenvrouwen (Fregel e.a. 2009). Details van de afstammingslijnen van mannen en vrouwen zijn verschillend. In de regel vormen volken een mozaïek van allelen en haplogroepen.

### **Kolonisatie**

In verschillende gebieden hebben kolonisten hun nakomelingen nagelaten. In de regel waren het mannelijke kolonisten die kinderen kregen bij inheemse vrouwen. Die 'halfbloeden' waren uiterlijk herkenbaar. Vaak bleven ze in hun geboorteland, en soms gingen ze met hun vader naar zijn geboorteland.

In de koloniale tijd verwekten Nederlandse mannen bij Indonesische vrouwen kinderen, die 'Indische Nederlanders' of 'Indo's' genoemd werden. Naar schatting betrof dit 200.000 nakomelingen. Na de onafhankelijkheid van Indonesië bleef een deel van hen in Indonesië en een deel migreerde naar Nederland. Daardoor werd de genetische samenstelling van Indonesië en Nederland veranderd.

Tot ieders verrassing hadden veel *native Americans* in Noordoost-Amerika een Y-chromosoom van blanken (R1b), soms in een hoge frequentie: Ojibwe 79%, Chipewyan 62%, Seminole 50%, Cherokee 47%, Dogrib 40% en Papago 38% (Malhi e.a. 2008). Het was wel bekend dat veel mannen *native Americans* door blanken gedood waren, maar het was niet bekend dat de blanken veel kinderen verwekt hadden bij vrouwen *native Americans* (Hammer e.a. 2006, Bolnick e.a. 2006, Malhi e.a. 2008). De mannen *native Americans* met een Europees Y-chromosoom hadden het uiterlijk van een *native American*, zij beschouwden

<sup>10</sup> Darwin zegt hier dus expliciet dat hij het irrelevant vindt welke variant in een evolutiereeks naar de mens voor het eerst 'mens' genoemd wordt. Ik ben het met hem eens.

zichzelf als volbloed *native American*, en wisten niets van hun deels blanke voorgeschiedenis. Van de 134 *native Americans* van wie de onderzoekers aangetoond hadden dat ze een Europees Y-chromosoom hadden, meende 98% dat ze volbloed *native Americans* (*self-identified race/ethnic identity*, SIRE) waren (Bolnick e.a. 2006).

### Slavernij en rasvermenging

Het houden van slaven is zo oud als de beschaving. Volgens Aristoteles waren sommige volken 'slaven van nature' voor de Griekse slavenhouders. Volgens Aristoteles waren ook midden- en noord-Europese volken 'geboren slaven' (Politics I, ch. 3-4 en Nicomachean Ethics VII). In de regel was er vruchtbaar seksueel contact tussen slavenhouders en slavinnen. In het westen associeert men slavernij vooral met het houden van zwarte slaven door blanke slavenhouders in Amerika. Van 1600 - 1850 hadden blanke grondbezitters in Amerika zwarte slaven. Zij verwekten kinderen bij hun slavinnen. Bij 9% - 45% van Afro-Amerikaanse mannen in de afzonderlijke staten in de USA was het Y-chromosoom van blanke afkomst<sup>11</sup>. Ook omgekeerd, maar op kleinere schaal, hebben blanke vrouwen bijgedragen tot het mtDNA van Afro-Amerikanen; van 0% tot 15% van de Afro-Amerikaanse vrouwen in de USA hadden mtDNA van blanke afkomst (Parra e.a. 1998). Soms konden de slaven aan hun lot ontsnappen. In de Guyana's vluchtten verscheidene slaven naar het oerwoud, waar ze gemeenschappen van ontsnapte slaven stichtten: marrons<sup>12</sup>. Bij de marrons in Frans Guyana was er nauwelijks menging met andere volken: het mtDNA was voor 99% Afrikaans en het Y-chromosoom voor 98% (Brucato e.a. 2010). Het andere uiterste is de Afro-Venezolaanse gemeenschap in Birongo, waar het mtDNA 100% Afrikaans was en het Y-chromosoom voor 93% Europees (Bortolini e.a. 1999). Bij een gemengde gemeenschap in het Amazone-gebied was het Y-chromosoom voor 54% Afrikaans, voor 41% Europees, en voor 5% Amerikaans; het mtDNA was voor 47% Amerikaans, en voor 53% Afrikaans (Palha e.a. 2011).

### De gevolgen van rasvermenging

Voor de medisch/biologische gevolgen van rasvermenging kan men denken aan:

- **Outbreeding depression.** Bij kruisingen tussen te ver verwante groepen is het nageslacht zwakker of onvruchtbaar. Een mild

voorbeeld hiervan bij mensen wordt elders getoond (hoofdstuk 5.2.).

- **Heterosis.** Bij het kruisen van planten- of dierenrassen zijn de nakomelingen vaak gezonder of sterker dan de individuen uit de oorspronkelijke 'zuivere' rassen (Shull 1914, 1948, Lamkey en Edwards 1999).

Onder andere De Gobineau (1853), Grant (1916), Davenport (1917) en Hitler (1927) meenden dat het 'blanke ras' erfelijk superieur was. Daarom meenden zij dat vermenging van blanken met andere rassen tot degeneratie leidt van het 'blanke bloed'. Darwin (1871) daarentegen zag geen negatieve gevolgen van rasvermenging, maar dat was toen niet grondig onderzocht. Bij het bestuderen van de gevolgen van rasvermenging spelen de vragen: hoeveel kinderen worden er geboren en hoe gedijen die gemengde nakomelingen?

1. Het aantal kinderen van interracial paren is in de USA onderzocht, waarbij de volgende 'rassen' werden onderscheiden: *white, black, Asian Indian, Chinese, Filipino, Mexican* en *Puerto Rican* (Fu 2008)<sup>13</sup>. Vaak hadden de koppels tussen rassen gemiddeld evenveel kinderen als de koppels binnen één ras, maar soms meer en soms minder. In het algemeen schreef men verschillen toe aan sociale factoren.
2. Bij het beoordelen van gezondheid en gedrags- en intellectuele eigenschappen van hybriden zijn meestal de gevolgen van erfelijkheid en discriminatie niet te onderscheiden. Het sociaal gedrag van hybriden tussen allerlei rassen in de USA is onderzocht. De hybriden scoorden ongeveer even goed als de lijnen van hun ouders op de ontwikkeling van hun identiteit, geluk, schoolprestaties, omgang met vriendjes en gevoel van eigenwaarde, maar ze vertoonden iets meer probleemgedrag (Shih en Sanchez 2005). "*Wat betreft rasvermenging, wijst alles erop dat vermenging tussen rassen al lange en onbepaalde tijd voorkomt. [...] Er zijn geen betrouwbare aanwijzingen dat rasvermenging leidt tot ongewenste effecten (afgezien van discriminatie) en daarom is er geen biologische rechtvaardiging om rasvermenging te verbieden.*" (Unesco 1952, p. 14, p. 64).
3. Er zijn zowel 'raciaal' als religieus gemengde huwelijken. Bij beide typen gemengde huwelijken, komt meer echtscheiding voor dan bij meer homogene huwelijken (Jones 1996, Kalmijn e.a. 2005).

<sup>11</sup> Slavernij heeft lelijke sporen nagelaten.

<sup>12</sup> Ook 'Bosnegers' genoemd, maar dat is, politiek incorrect.

<sup>13</sup> Iedere indeling van mensen is kunstmatig, maar sommige categorieën (zoals *Mexican* en *Puerto Rican*) zijn vreemder dan andere.



**Does race exist?**

*“De meeste (antropologen) verwerpen nu de traditionele Westerse opvatting van ras als afgegrensde, identificeerbare biologische groepen, en ze verwerpen het gebruik ervan als kwetsend.”* (Sauer 1992). Verscheidene sociaal wetenschappers claimen dat bij de mens 'rassen niet bestaan' (Montagu 1942, 1964, Lewontin 1972). De eerste vraag is dan: wat bedoel je met 'bestaan'? Je kunt een ontologisch stelsel kiezen, waarbij het predicaat 'bestaan' van toepassing is op abstracties, zoals Plato deed met zijn 'ideeën'. Of je kunt een stelsel kiezen, waarbij het predicaat 'bestaan' van toepassing is op dingen, zoals Aristoteles deed. In het denkkader van Plato bestaan rassen wel, maar in het denkkader van Aristoteles niet. In navolging van Aristoteles kiezen Mario Bunge (1979) en ik een ontologische stelsel waarin het concept 'bestaan' van toepassing is op concrete dingen in een bepaalde tijd. Dit stelsel sluit het best aan bij de natuurwetenschap (zie hoofdstuk 1.). (Natuurlijk is iedere lezer vrij om een ander ontologisch stelsel te kiezen, maar de gedachtewisseling wordt wel bevorderd als de deelnemers hun ontologisch stelsel specificeren.)

Als we dit toepassen op het abstracte begrip ras en concrete levende organismen, is de conclusie als volgt. Ras is een abstract begrip, dus in die zin bestaat ras niet. Hondenrassen bestaan niet, maar rashonden bestaan nu wel, maar niet 100 kya. Mensenrassen bestaan niet, maar blanken en 'blacks' bestaan nu wel in de volgende betekenissen: (1) er leven nu mensen die zichzelf 'black' of 'blanke' noemen (SIRE), (2) er leven nu mensen die door anderen als 'neger' of 'blanke' worden beschouwd en benoemd, (3) er leven nu mensen die het een belediging vinden als anderen hen 'neger' noemen, en (4) er leven nu mensen die het woord 'neger' uit woordenboeken willen schrappen, in de hoop daardoor discriminatie onmogelijk te maken. Vroeger, 400 kya, was *Homo sapiens* nog niet gedifferentieerd tot de huidige volken ('rassen'), maar waarschijnlijk wel tot varianten die we nu niet meer zouden herkennen.

Maar dit alles is niet goed genoeg. Genen, allelen of haplotypes zijn definieerbare dingen. Maar groepen mensen zijn niet afgrensbaar of definieerbaar. De namen voor die groepen zijn dus triviaal. Groepen mensen zijn sociale constructies, maar wel constructies met grote consequenties, zoals het vormen van bondgenootschappen, en voor het al dan niet voortbestaan van die groepen.

4. De gevolgen van uitteelt tussen blanke mensen op de vruchtbaarheid is onderzocht bij zeer grote aantallen mensen (hoofdstuk 5.2.). Het blijkt dat bij enige uitteelt (intecoëfficiënt kleiner dan 0,001) de vruchtbaarheid afneemt; die afname is consistent (en statistisch significant), maar de afname is zo klein (10%) dat het in het dagelijks leven te verwaarlozen is. Er is geen reden om huwelijken tussen de verst-verwante mensen te ontraden.

Vanaf 1692 golden in verscheidene staten in de USA wetten waardoor rasvermenging verboden werd. Nu dit verbod sinds 1967 voor de hele USA is opgeheven, zijn huwelijken tussen mensen van verschillende rassen in de USA frequenter geworden (Fu 2008).

#### 4.3. Overeenkomsten en verschillen tussen rassen

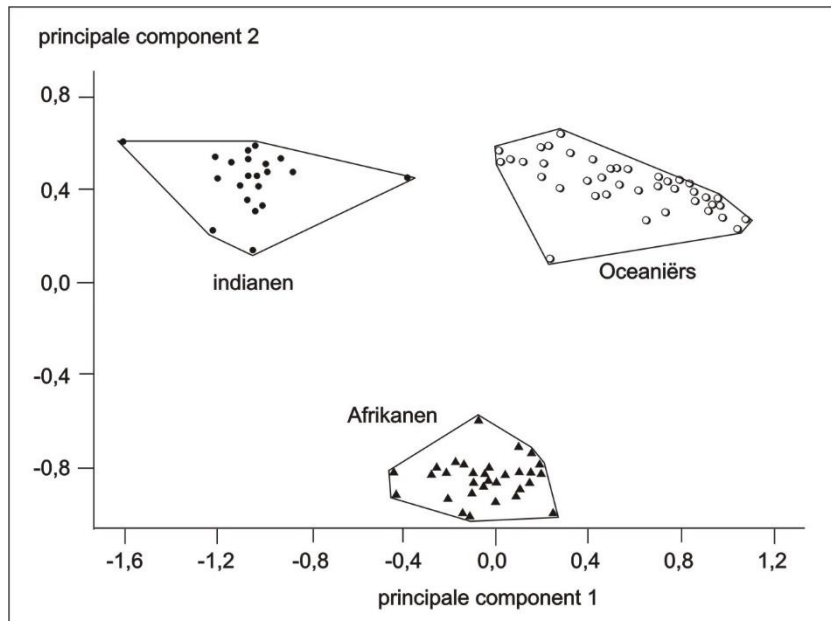
##### **Verschillen tussen en binnen 'rassen'**

Lange tijd dacht men dat de indeling van mensen in rassen wetenschappelijk onderbouwd kon worden (Blumenbach 1775, Haeckel 1868, Ripley 1899, Deniker 1900, Grant 1916, Coon 1962).

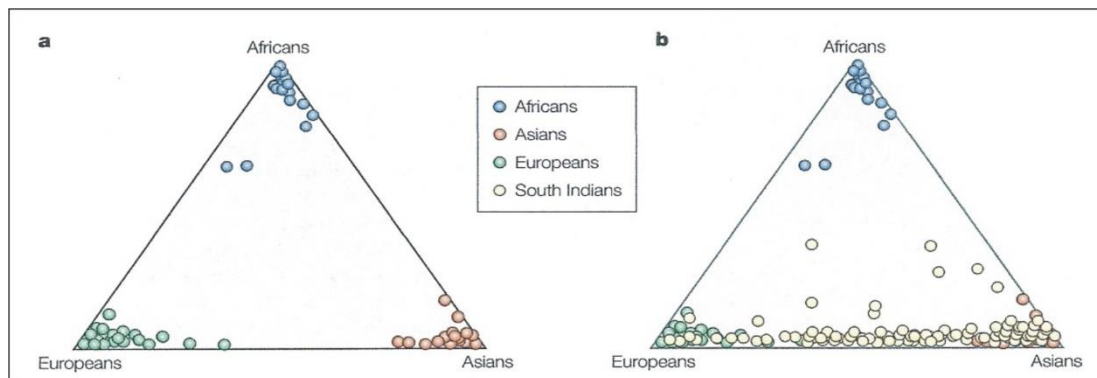
*“Het is altijd duidelijk geweest dat organismen verschillend zijn, zelfs voor de pre-darwinistische idealisten, die variatie tussen individuen opvatten als mismaakte varianten op een ideale vorm. Ook voor post-darwinisten, die variatie tussen individuen opvatten als kernelement van de evolutie, is het duidelijk dat individuen voorkomen in clusters, die we populaties, rassen of soorten noemen, wat het gevolg is van natuurlijke selectie die inwerkt op de variatie tussen individuen.”* (Lewontin 1972, p. 381).

Vervolgens bestudeerde Lewontin de variatie in 17 eiwitten bij veel volken verspreid over 7 'hoofdrassen'. De meeste variatie (85%) was binnen de populaties, 8% binnen een ras, en 6% tussen de rassen. De biologische conclusie van Lewontin was: *“Het is duidelijk dat we relatief grote verschillen waarnemen tussen rassen en subgroepen van mensen, vergeleken met de variatie binnen deze groepen.*

*Maar dat is een bevooroordeelde waarneming, terwijl menselijke rassen en populaties opmerkelijk gelijkaardig zijn, als men let op random gekozen erfelijke verschillen. Het grootste deel van de variatie komt door verschillen tussen individuen.”* (Lewontin 1972, p. 397). Lewontin stelde voor om bij mensen het woord 'ras' en alle verwijzingen naar 'rassen' te vermijden.



Figuur 15. De resultaten van principal component analysis van bloedeiwitten van Afrikanen, native americans en Oceaniërs (figuur van Mitton 1978, hertekend).



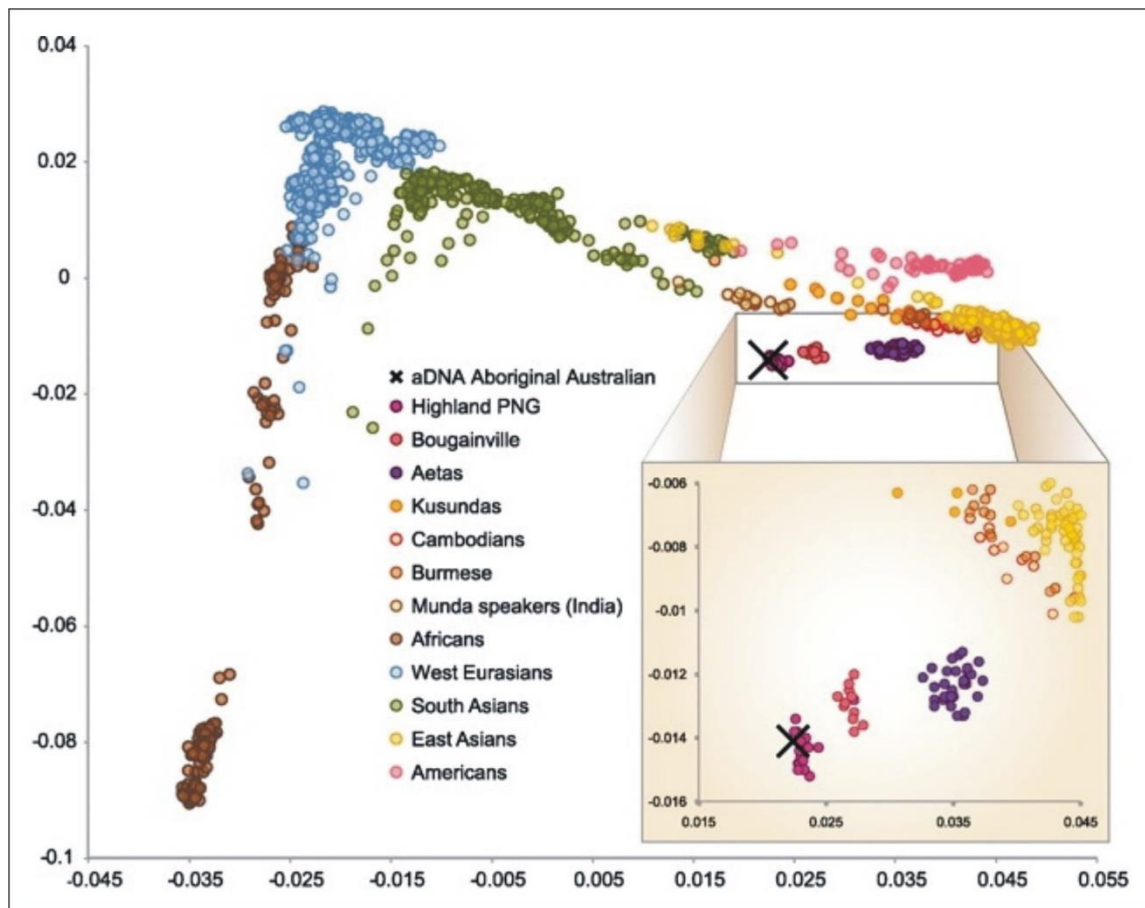
Figuur 16. De resultaten van principal component analysis van Alu-insertions. A. Data van Afrikanen, Aziaten en Europeanen. B. Als A, maar nu zijn data van Indiërs toegevoegd. (Figuur van Bamshad e.a. 2004.)

### Toch biologisch verschil tussen rassen?

Er is kritiek gekomen op het standpunt van Lewontin (Mitton 1977, 1978, Edwards 2003). Als men weet dat een bepaalde mutatie bij een volk is ontstaan, is de aanwezigheid van die mutatie een eenduidig teken voor afkomst van dat volk. In het NRY-DNA wijst het Amerikaanse-motief (Q1a3a) eenduidig naar Amerikaanse afkomst en het West-Europese motief (R1b1b2) naar West-Europese afkomst. In het mtDNA wijst het Polynesische-motief (B4a1a1) eenduidig naar afkomst uit Oceanië. Let wel: (1) dit verwijst naar gebieden van afkomst, maar niet naar lidmaatschap van een volk; bijvoorbeeld blanke kolonisten hebben het West-Europese NRY-DNA motief over veel volken verspreid. Bovendien: (2) afwezigheid van die

mutatie pleit niet tegen lidmaatschap van dat volk. Toen men afzonderlijke traditionele genen bestudeerde, kon men inderdaad geen rassen identificeren, maar toen men gelijktijdig de varianten in meerdere genen bestudeerde, kon dat wel<sup>14</sup>. Mitton (1978) onderzocht bloedeiwitten in 92 populaties van Afrikanen, *native Americans* en Oceaniërs (figuur 15). Hij kon rassen differentiëren zonder overlap uitsluitend op basis van bloedeiwitten, maar hij merkte wel op dat de figuur complexer wordt, als meer rassen worden ingesloten. Ook anderen kregen met deze methode clusters zonder overlap (Excoffier e.a. 1987, Edwards 2003).

<sup>14</sup> *Principal component analysis* (Hedrick 1971).



Figuur 17. De resultaten van *principal component analysis* van het hele genoom van mensen van veel verschillende volken. (Figuur van Rasmussen e.a. 2011.)

Bamshad e.a. (2004) onderzochten genetische variaties die veel bij mensen voorkomen (Alu-inserties). In een figuur met Afrikanen, Europeanen en oost-Aziaten zijn er strikt gescheiden clusters (figuur 16A), maar als men ook gegevens van Indiërs opneemt, vallen hun datapunten tussen en samen met die van de Europeanen en de oost-Aziaten (figuur 16B). In deze analyse bij deze groepen is er dan wel veel overlap. Inmiddels heeft men grote delen van het genoom onderzocht (*genome-wide association studies*, GWAS) bij zeer veel volken, en dat levert plaatjes op waarbij lokale populaties netjes clusteren en gescheiden zijn van andere populaties (figuur 17, Schuster e.a. 2010, McEvoy e.a. 2010, Rasmussen e.a. 2010, 2011, Jinam e.a. 2012). Er was discussie of bij zo'n analyse vooral clusters gevonden worden op basis van afstamming of op basis van afstand tussen leefgebieden.

- Als er relatief veel vermengingen tussen volken is, worden de clusters vooral bepaald door afstanden van de leefgebieden.
- Als er weinig vermengingen tussen volken is, worden de clusters vooral gevormd door afstamming.

In zuidelijk Afrika leven de Khoikhoi, !Kung en Bantoe naast elkaar met enige vermenging, maar toch werden in de analyse deze volken uitgesplitst (Schuster e.a. 2010). Voor dergelijk onderzoek moet men twee types keuzes maken. (1) Welke genen onderzoekt men? Men kan genen selecteren waarop men het duidelijkst verschil tussen rassen verwacht, of men kan willekeurige genen bestuderen. Om duidelijk groepen te onderscheiden heeft men veel meer willekeurige genen nodig dan speciaal geselecteerde genen (120 willekeurig vs. 20 geselecteerd, Risch e.a. 2002). En (2) van welke individuen onderzoekt men de genen (zie volgende alinea)?

#### 'Ras' als evolutie-stadium

In het algemeen geldt dat er geleidelijke overgangen tussen mensenrassen zijn, en dat er altijd rasvermenging is geweest. Hoe is het dan mogelijk dat met *principal component analysis* netjes gescheiden clusters gevonden worden, zoals in de figuren 15-17? Als binnen een soort lokale populaties gedurende een aantal generaties min of meer geïsoleerd evolveren, worden die populaties erfelijk en uiter-

lijk verschillend van elkaar. Die verschillen zijn er al voordat er voortplantingsbarrières zijn. Er ontstaan uiterlijk herkenbare lokale populaties, voordat er discrete soorten ontstaan zijn. We zien hier dus evolutie in werking. Excoffier e.a. (1987) melden expliciet dat zij hun proefpersonen hebben geselecteerd op raszuiverheid ('*ethnic homogeneity*')<sup>15</sup>. Omdat ik vermoedde dat dit ook voor andere publicaties gold, heb ik daar navraag naar gedaan; daartoe moest ik 'raszuiverheid' operationaliseren. "*U presenteert een figuur, zoals ik die zou verwachten als de individuen die de data leverden, geselecteerd zijn op 'zuiverheid', hetzij op het karakteristieke uiterlijk van hun etnische groep, of dat zij claimen alleen voorouders van hun etnische groep te hebben, of dat zij en hun voorouders lange tijd in hetzelfde gebied hebben geleefd. Als de individuen die de data leverden, het product van rasvermenging waren, zou ik veel meer overlap tussen de data-punten verwachten. [...] Is mijn gok correct dat voor deze analyse individuen geselecteerd zijn die relatief 'zuivere' representanten van hun groep zijn.?*" Mait Metspalu uit de groep van Rasmussen en Stephan Schuster bevestigden dat mijn vermoeden juist was (Schuster e.a. 2010, Rasmussen e.a. 2010, 2011). Als je de analyse baseert op individuen die generaties lang geïsoleerd hebben geleefd, of op individuen die geselecteerd zijn op 'raszuiverheid', krijg je afzonderlijke clusters als uitkomst. Dan moet men niet de conclusie trekken dat 'rassen bestaan' (als men überhaupt al kan zeggen wat men daarmee bedoelt, zie tekstkader '*Does race exist?*'). Wel kan men zeggen dat evolutie binnen een soort leidt tot verschillende lokale populaties, met soms tussenvormen en de mogelijkheid tot latere versmelting, voordat er nieuwe soorten zijn ontstaan. Als volken relatief geïsoleerd evolueren, ontstaan al binnen een tijdsbestek van 100 generaties (2000 jaar) zulke verschillen dat er verschillende clusters ontstaan bij *principal component analysis*. Die clusters kunnen gevonden worden, al lang voordat er voortplantingsbarrières zijn.

#### **Self-identified race/ethnicity - SIRE en DNA**

Voor een onderzoek konden 3636 mensen in de USA kiezen tot welk ras zij zichzelf rekenden (SIRE). Ze konden kiezen uit de rassen/etnische groepen *Caucasian (non-Hispanic white)*, *Afro-American (non-Hispanic black)*, *Hispanic ('Mexican')*, *Chinese*, *Japanese* en '*other*', terwijl *native-Americans* niet voorkwa-

men in dit onderzoek<sup>16</sup>. Het eigen oordeel werd vergeleken met DNA-markers, die in dit geval voor meer dan 99% overeenstemden met het SIRE (Risch e.a. 2002, Tang e.a. 2005). Een gelijkaardig onderzoek is verricht aan meer dan 100.000 personen afkomstig van allerlei gebieden, waarvan 93,8% zich tot één etnische groep rekende, en 6,2 tot twee of meer etnische groepen. Bij *principal component analysis* ontstonden er verscheidene groepen, maar met overlap (Banda e.a. 2015). De conclusie is NIET dat deze indeling in 'rassen' bevestigd wordt door biologische gegevens, maar de conclusie is dat mensen in een cultuur zichzelf en anderen indelen zoals die cultuur dat voorschrijft, en dat zo'n SIRE meestal overeenstemt met een geselecteerde reeks DNA-markers. Maar met andere DNA-markers zoals NRY-DNA komt men soms uit bij een ander ras dan het SIRE (zie sectie 4.6.)

#### 4.4. Eliminaties

##### **Eliminatie van volken en haplotypes**

Hierboven is een nogal positieve beschrijving gegeven van het ontstaan van volken. In hoofdstuk 2.1. zijn verscheidene Hominiden benoemd, die nu niet meer leven. Het is onduidelijk of zij vooral uitgestorven zijn of geëvolueerd tot andere soorten/variëteiten. In de tekst is terloops genoemd dat in verscheidene gebieden oudere bewoners of oudere haplotypes 'verdwenen' zijn. Dat geldt voor Europa, Nieuw-Guinea, Zuid-Amerika en de Paleo-Eskimo's. Het is de vraag of deze 'verdwenen' volken nog DNA-resten hebben nagelaten in de nog levende mensen, zoals ook de 'uitgestorven' Neanderthalers DNA in de huidige mensen hebben nagelaten. Maar in het algemeen geldt dat het uitsterven van volken<sup>17</sup> onderdeel van de geschiedenis van de mensheid is (zie ook hoofdstuk 6.2.).

Hierboven is een nogal positieve beschrijving gegeven van het ontstaan van nieuwe haplotypes. Maar met het verdwijnen van volken verdwijnen ook allelen. Hierboven is ook gemeld dat mannen van een kolonisor kinderen verwekten bij de oorspronkelijke bevolking. Daarbij werden de allelen van de oorspronkelijke bevolking gereduceerd of geëlimineerd, terwijl het oorspronkelijke volk als volk bleef bestaan. Dat zagen we hierboven bij nakomelingen van *native African* slaven, *native Americans* in

<sup>15</sup> Hetzelfde geldt voor het onderzoek van Cavalli-Sforza e.a. (1988).

<sup>16</sup> Iedere indeling van mensen is kunstmatig, maar sommige categorieën (zoals *Hispanic*) zijn vreemder dan andere.

<sup>17</sup> Het uitroeien van buurvolken is ook onderdeel van de lotgevallen van chimpansees (hoofdstuk 6.2.).

Noordoost-Amerika, Austronesiërs in Madagaskar, de negrito-volken in de Filipijnen, en bij Imazighen op de Canarische eilanden.

Het verdwijnen van volken en allelen is normale evolutie. Soms gaat 'normale evolutie' gepaard met discriminatie, onderdrukking, geweld of volkenmoord.

#### 4.5. Vermenging van volken

##### Chauvinisme

Het zit in de aard van veel mensen om te denken in tweedelingen: 'wij' en 'de anderen'. Mensen hebben positieve vooroordelen over de eigen groep, en negatieve vooroordelen over de anderen. Speciaal als er groepen worden onderscheiden op basis van afstamming of 'ras', leidt dat tot gevoeligheden, omdat vernedering van 'de anderen' gebruikelijk is, en men niet van afstamming kan veranderen.

##### Hoe benoemen we halfbloeden?

Als er rasvermenging is, is het de vraag hoe men de nakomelingen benoemt. In situaties dat men te maken had met slechts twee deelnemende 'rassen', zijn daar wel pogingen toe ondernomen.

**Blank vs. Zwart.** Bij vermengingen tussen 'blanken' en 'zwarten' in de USA kwam men tot het volgende schema (Brown 2001, p. 16).

Fractie 'zwart bloed'	'ras'
$< 1/8 (= 0)$	white
$1/8$	octoroon
$1/4$	quadroon
$1/2$	mulatto
$3/4$	griffe
$7/8$	scata
$> 7/8 (= 1)$	negro

In de praktijk rekende men iemand met  $1/8$  of meer 'zwart bloed' tot de 'blacks'. En iemand met  $1/8$  of minder 'zwart bloed' tot de 'blanken'. Deze indeling is gemaakt door blanken en uit de indeling blijkt hun racisme. Een neutraal persoon zou iemand die half blank en half zwart is, als een halfbloed beschouwen, en mensen die meer dan half blank zijn, als blank. In een sfeer van rassendiscriminatie vroegen mensen zich af of ze wel 'blank genoeg', en of ze niet 'te zwart' zouden zijn. Het dominante 'ras' wilde de eigen 'raszuiverheid' benadrukken en halfbloeden zoveel mogelijk benoemen als afwijkend.

**Duitsers vs. Jood.** De Nazi's wilden de Joden zoveel mogelijk elimineren. Onderdeel daarvan waren de rassenwetten van Neurenberg uit 1935. Daarin werd vastgelegd wie 'Duitsers' en wie 'Jood' was, en welke huwelijken toegestaan waren. Zij gebruikten voor het onder-

scheid tussen 'Duitsers' en 'Joden' een gelijkwaardig schema als hierboven voor het onderscheid tussen blanke en zwarte. Mensen met 25% of meer 'joods bloed' op basis van afstamming werden als 'Jood' beschouwd. Zolang we met slechts twee 'rassen' te maken hebben, kan je nog zeggen 50% is halfbloed,  $< 50%$  is het ene 'ras', en  $> 50%$  is het andere 'ras'. Maar zo eerlijk en zo logisch delen mensen anderen niet in. In de praktijk hebben we met veel verschillende 'rassen' te maken, en dan wordt het onmogelijk de halfbloeden te benoemen. Gegeven alle eerdere rasvermengingen, is een logische naamgeving van 'halfbloeden' onmogelijk. Er zijn dus goede redenen om niet te willen proberen nakomelingen naar het 'ras' van de voorouders te benoemen.

#### 4.6. De namen voor volken

Volken zijn geen afgrensbare groepen. Er zijn in het algemeen fundamentele, onoplosbare problemen om groepsgrenzen vast te stellen (LeVine en Campbell 1972, p. 81-113). Het is niet mogelijk om volken wetenschappelijk onderbouwd in te delen. En het is niet mogelijk om volken politiek-correct in te delen, zodat de meeste betrokken mensen daarmee instemmen

##### Continue overgangen, discontinue namen

Evolutie is een proces van geleidelijke veranderingen op basis van zeer veel plotselinge sprongen of discontinuïteiten (mutaties). Als we een continu proces in woorden willen beschrijven, dan moeten we afzonderlijke (= discontinue) woorden gebruiken voor de afzonderlijke stadia. Dus het beschrijven van een continu proces in onvermijdelijk discontinue woorden is kunstmatig en misleidend. Maar, helaas, er is geen andere manier om continue processen te beschrijven in woorden.

De geschiedenis leert dat pogingen om een andere groep te benoemen vaak het begin zijn van discriminatie.

Ik wil graag de verspreiding van mensen over de aarde begrijpen en bespreken, maar ik heb geen zin om eindeloos te bakkeleien over definities en namen, omdat dat toch onoplosbaar is. Maar... als we überhaupt willen spreken over de evolutie en historie van groepen mensen, dan kan dat alleen door die groepen te benoemen. Een naamgeving moet voldoen aan twee vereisten:

1. het moet getuigen van respect voor de benoemde volken,
  2. het moet de communicatie bevorderen.
- Volken geven hun eigen leden vaak een naam die in hun taal 'de mensen' betekent, en niet-leden worden 'de anderen' genoemd.

### Mutaties; discontinue overgangen

Het ontstaan van mutaties is wel een discontinu proces. En daarmee zijn ook haplogroepen discontinu, dus daarvoor kunnen we terecht (discontinue) woorden gebruiken. De enige exacte oplossing is spreken in termen van haplogroepen, maar dat begrijpt niemand – inclusief ikzelf: mensen kunnen niet denken in termen van al die haplogroepen.

### Beledigende termen - geuzennamen?

Zijn woorden op zich beledigend? Een uiting kan al dan niet beledigend bedoeld zijn. En een uiting kan al dan niet beledigend opgevat worden. Een scheldwoord is altijd beledigend bedoeld, maar degenen die uitgescholden zijn, kunnen dat scheldwoord gebruiken in een positieve betekenis om zich te onderscheiden. Vanaf 1516 vielen de Lage Landen onder het gezag van de katholieke Spaans-Habsburgse keizer Karel V. Vanaf 1550 vaardigde Karel V en zijn opvolger Filips II wetten uit om het protestantisme te bestrijden. Op 5 april 1566 verzochten 200 Nederlandse edelen in het 'Smeeksbrief der Edelen' de Spaanse landvoogdes de geloofsvervolgung te beëindigen. Zij waarschuwden de Spaanse landvoogdes dat de vervolging tot opstand kon leiden. De landvoogdes werd door haar raadgever gerustgesteld: "*N'ayez pas peur, Madame, ce ne sont que des gueux*" (vertaling: "Wees niet bang, mevrouw, het zijn slechts bedelaars."). De protestantse opstandelingen namen de naam 'Geus' over voor hun beweging. "*J'ai bu à la santé des Gueux! Vive le Gueux!*", "Ik heb op de gezondheid van de bedelaars (geuzen) gedronken! Leve de bedelaars (geuzen)!" Vervolgens noemden de opstandelingen zichzelf 'Geus'. Dit is de oorsprong van het Nederlandse woord 'geuzennaam'. Zover ik weet, hebben andere talen geen woord voor 'geuzennaam'; in het Engels zegt men wel '*proud nickname*'.

In 1828 was er in de USA een presidentsverkiezing tussen de democraat Andrew Jackson en de republikein John Quincy Adams. De aanhangers van Adams scholden Jackson uit voor een 'jackass' (= mannetjesezel of klootzak). Jackson was geamuseerd door de vergelijking met een ezel, omdat ezels een groot doorzettingsvermogen hebben (= koppig zijn). Hij besloot de ezel als zijn symbool te gebruiken, zoals een geuzennaam. Daarmee werd de ezel het symbool voor de democratische partij.

Het woord 'nikker' (of '*nigger*') werd aanvankelijk gebruikt als scheldwoord voor zwarte mensen. Ik ben geamuseerd als sommige Afro-Amerikanen voor zichzelf de term '*nigga*' gebruiken als geuzenterm.

Iedere naam voor een groep kan als belediging worden gebruikt, en iedere belediging kan als een geuzennaam worden omarmd.

### Namen voor mensen in Afrika

Ik ken een blanke arts die 20 jaar in Tanzania gewerkt heeft. Ik vroeg hem hoe de oorspronkelijke bewoners daar zichzelf noemden. Die vraag bracht hem in verwarring. De oorspronkelijke bewoners noemen zichzelf 'Tanzanianen' of het Swahili-woord voor mensen ('*watu*'), of ook met de naam van hun stam (bijvoorbeeld '*wasukuma*'). Inheemse Tanzaniaan hebben een licht denigrerende term voor blanken: '*wazungu*'. Als een Tanzaniaan een extra donkere huidskleur heeft, noemen andere Tanzaniaan hem '*mweusi*' ('zwarte'), wat vooral plagend was. "*Mensen zijn zeer vindingrijk om minuscule verschillen te vinden op basis waarvan zij anderen kunnen verachten.*" (Pinker 1994, p. 242). De Tanzaniaan hadden geen behoefte aan een woord voor 'de oorspronkelijke bewoners van Afrika ten zuiden van de Sahara'<sup>18</sup>. Men denkt (ten onrechte) te weten wat bedoeld wordt met 'de oorspronkelijke bewoners van Afrika ten zuiden van de Sahara'.

De 'Apartheid' was het officiële systeem in Zuid-Afrika van rassenscheiding van 1948 tot 1990. Om 'rassen' te scheiden moesten 'rassen' benoemd worden. Er werden 3 groepen onderscheiden: blank, zwart en gekleurd. Huwelijken en seks tussen rassen werden verboden. Deze namen waren bedoeld om te discrimineren, maar meteen bleek dat veel mensen niet in deze 3-deling pasten. En de blanke Zuid-Afrikaanse regering wilde Chinese en Japanse diplomaten en zakenlieden dezelfde rechten geven als blanken.

De zwarte Zuid-Afrikaanse bisschop en Nobelprijswinnaar Desmond Tutu was verrast dat hij in de UK door blanken met respect werd behandeld – dat had hij niet eerder meegemaakt. Voorlopig gebruik ik de term *native Africans*<sup>19</sup> voor zwarte mensen die in Afrika wonen.

<sup>18</sup> Het begrip 'oorspronkelijke bewoners' is onduidelijk. Afrika is achtereenvolgens bevolkt door allerlei Hominiden, *Sahelanthropus*, *Ororin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Homo erectus*, de archaische *Homo sapiens*, en Khoikhoi, !Kung, pygmeeën en *black Africans*. Er is geen oorspronkelijke bevolking. Je kunt alleen zeggen door welke volken Afrika in die-en-die tijd bewoond werd.

<sup>19</sup> Alle woorden hebben gevoelswaarde. Tegenwoordig is '*native*' een neutrale term die hetzelfde betekent als 'geboortig uit'. Daarmee betekent het hetzelfde als 'inboorling', wat een negatieve klank heeft.

### Het woord 'neger'

Speciaal de naam 'neger' ligt de laatste tijden gevoelig. 'Neger' (of het Engelse *'negro'*) is nu een van de meest problematische woorden (<https://en.wikipedia.org/wiki/Negro>). Maar in de zestiger jaren gebruikten zwarte leiders, zoals Patrice Lumumba, Malcolm X en Martin Luther King het woord *'negro'* als neutrale beschrijvende term voor hun groep mensen, en zij gingen ervan uit dat iedereen vanzelfsprekend begreep wat ze bedoelden. Tegenwoordig vermijdt men het woord 'neger' zoveel mogelijk.

### Khoikhoi en !Kung

In zuidelijk Afrika leeft een herdersvolk, dat zichzelf **Khoikhoi** noemde (= 'mensen mensen' of 'echte mensen'); de blanke Zuid-Afrikanen noemden hen 'Hottentotten'. De Khoikhoi hadden een buurvolk van jagers/verzamelaars, die zichzelf de **!Kung**<sup>20</sup> noemde. De Khoikhoi gebruikten de naam 'San' voor de !Kung, wat 'buitenstaander' betekent. De blanke Zuid-Afrikanen noemden hen 'Bosjesmannen'. Veel westerlingen vinden 'San' de politiek-correcte term, maar de !Kung zelf gebruiken nu liever de namen '!Kung' of de geuzennaam 'Bosjesman'. Soms gebruiken wetenschappers de naam Khoisan als overkoepelende term voor de Khoikhoi en de !Kung, maar dat is gewoon onjuist, want het zijn volken met verschillend uiterlijk, een verschillende taal en een verschillende leefwijze, die ook zichzelf verschillend vinden, en die sinds 100 kya nogal gescheiden afstammingslijnen hebben (Soodyall en Jenkins 1992). Het is de vraag of het van voldoende kennis - en van voldoende respect - getuigt om één naam te willen gebruiken voor Khoikhoi en !Kung.

### Namen voor mensen in Australië

Er is geen heldere, elegante naam voor de oorspronkelijke bevolking van Australië. De afzonderlijke stammen hebben steeds namen voor de eigen stam en voor de buurstammen, terwijl westerlingen algemeen de naam *'Aboriginal'* (= inboorling) gebruiken als overkoepelende term. Het woord 'inboorling' betekent 'autochtoon', maar 'autochtoon' klinkt neutraal, terwijl 'inboorling' denigrerend klinkt. Voor de oorspronkelijke bevolking van Australië gebruik ik de term *'Native Australian'*.

<sup>20</sup> Een uitroepteken voor een naam staat voor een klikklank.

### 'Berbers'

In de oudheid keken de Grieken neer op alle omringende volken, en ze noemden die volken 'barbaren', wat een klanknabootsing was van hun taal die voor Grieken onbegrijpelijk gebrabbel was. Uiteindelijk werd 'barbaar' in allerlei talen een scheldwoord. Daarvan afgeleid is de naam 'Berber' voor de oorspronkelijke bewoners van de Maghreb (Noordwest-Afrika), die zichzelf 'Imazighen' (= 'vrije mensen') noemen, en die een eigen taal hebben. Ik gebruik het woord 'Imazighen'.

### Namen voor mensen in Amerika

Toen de Columbus voor het eerst in Amerika aankwam (Europeanen noemen dat de 'ontdekking van Amerika'), meende hij dat hij in India was, en noemde de inwoners *'Indios'*.

**Nederlands.** Het Nederlandse woord 'indiaan'<sup>21</sup> is afgeleid van *'indios'*. In het Nederlands leidt dat niet tot verwarring, omdat het woord 'indiaan' niet voor een ander volk gebruikt wordt. Maar er kwam een ander probleem: in het Nederlands gebruikt men de term 'Indiër' zowel voor inwoner van India als van het huidige Indonesië.

**Amerikaans/Engels.** Het Amerikaans/Engelse woord *'Indian'* is afgeleid van *'indios'*. Ook in het Amerikaans/Engels was het woord *'Indian'* ingeburgerd. Dat was wel een probleem, omdat hetzelfde woord gebruikt werd voor inwoners van India. Om het nog erger te maken, gebruikten Amerikanen de vreemde termen *'Asian Indian'* of *'eastern Indian'* voor Indiër. In het land India verwijst het woord *'Indian'* naar een nationaliteit en niet naar een etnische groep.

Er is een ander bezwaar tegen de woorden 'indiaan'/'*indian*': de betrokken mensen noemen zichzelf liever niet zo. In het naïeve spraakgebruik zegt men dat de Amerika's bevolkt zijn door 'indianen' en 'Eskimo's (volgende alinea). Er is geen algemeen geaccepteerde term voor indianen, waarmee zij ook zichzelf benoemen. Een wetenschappelijk onderbouwde tweedeling van indianen is in Na-Dene-sprekenden en de rest. In de USA spreekt men van *'Native Americans'*, in Canada van de *'First Nations'*, en in Caribische eilanden van de *'indigenous people'*. In Midden-Zuid-Amerika benoemen de mensen zich naar hun volk, of met de overkoepelende term *'pueblos indigenas'* (inheemse mensen), terwijl ook de term *'indio'* vaak gebruikt wordt.

<sup>21</sup> In het Nederlands schrijft men 'indiaan' met een kleine letter, omdat het niet de eigennaam van een volk is, maar verwijst naar een groep volken.

### Namen voor 'Eskimo's'

Langs de noordkusten van Amerika, de west- en noordkust van Alaska, de kusten van Groenland en de kust van Noordoost-Siberië leven verscheidene volken die door hun uiterlijk en leefwijze wel als één groep beschouwd worden. Rond 1650 meenden Franse kolonisten dat Cree-indianen dit volk 'esquimaux' noemden<sup>22</sup>. De Cree-woorden *askamiciw* of *askipiw* zouden 'rauw vlees eter' betekenen, maar dit is omstreden. 'Eskimo' is lang de ingeburgerde, neutrale naam voor deze volken geweest. Velen vinden het nu niet politiek-correct om het woord 'Eskimo' te gebruiken. De Canadese overheid en de noord-Canadese volken zijn overeengekomen om het woord 'Inuit' te gebruiken (*Inuit Circumpolar Conference* 1977). Velen menen dat 'Inuit' de politiek-correcte term voor alle Eskimo's is, maar dat is vooral de voorkeursterm van de Canadese Eskimo's. De oostelijk Eskimo's op Groenland noemen zich liever 'Kalaallit', en de westelijke Eskimo's in Alaska en Siberië noemen zichzelf liever 'Inupiat' en 'Yupik'. Sommige van hen gebruiken liever de geuzennaam 'Eskimo' dan 'Inuit'. Het gedoe rond het woord 'Eskimo' krijg je nu eenmaal als je een niet-definieerbare groep toch probeert te benoemen – vooral als dit een emotioneel beladen onderwerp betreft, zoals 'ras' of afstamming.

### Namen voor mensen in Europa

Omdat onderzoekers in het verleden meenden dat de voorouders van de inheemse Europeanen in de Kaukasus leefden, gebruikten ze het begrip 'Kaukasische ras' voor de Europeanen. Nu weten we dat de Europeanen van verschillende gebieden afkomstig zijn (sectie 3.3.3.). Onderzoek aan het mtDNA, NRY-DNA en autosomaal DNA toont verder dat de volken van de Kaukasus niet met de Europeanen één volk vormen (Barbujani e.a. 1994, Nasidze e.a. 2001, 2003, Bulayeva e.a. 2003, Balanovsky e.a. 2011, Tarkhishvili e.a. 2014). De Europeanen hebben zo'n diverse oorsprong dat ze biologisch niet als één volk beschouwd kunnen worden. Hoewel Europeanen niet een biologisch-identificeerbare groep vormen, gebruik ik toch het woord 'blanke' in dit boek, om überhaupt te kunnen communiceren. Sommige critici vinden dat het woord 'blanke' te veel met zuiverheid geassocieerd is; daarom prefereren zij het woord 'witte', terwijl ook 'bleekgezicht' een heldere term is. Verder spreek ik van 'Euro-Americans') en 'Euro-SouthAfricans'.

## 5. Besluit

### Geen stamboom van de mensheid

Darwin claimde: "Onze classificaties zullen uiteindelijk zoveel mogelijk stambomen worden." (Darwin 1859, p. 486"). Dat geldt voor stambomen van soorten en hogere classificatie-eenheden, zoals families, ordes en klassen. Maar er kan geen overzichtelijke stamboom van rassen (of ondersoorten) binnen een soort gemaakt worden als er vermenging tussen de rassen is. Dan wordt de stamboom gewoon te complex. Er kunnen wel stambomen van het mtDNA en het NRY-DNA gemaakt worden, maar deze kunnen niet samengevoegd worden tot één stamboom van de mensheid. "In de late 1980-er jaren begonnen er artikelen te verschijnen die de evolutie van de mens, onderlinge verschillen, migraties enz. afleidden uit analyses van het kern- en mitochondriaal DNA, en latere ook (van het niet-recombinerende deel) van het Y-chromosoom. In dit verband interpreteerden sommigen het genoom als een 'historisch archief van de mensenrassen'." (Gissis 2008, p. 441). Het DNA is wel een historisch archief, waarin bijvoorbeeld weerspiegeld zijn de verbreiding van het Mongoolse rijk, de Bantoe-expansie, slavenhandel door Europeanen en Arabieren, en het Europese kolonialisme. Maar het DNA is geen wetenschappelijke basis voor het onderscheid tussen volken, want daarvoor waren er altijd te veel oude en recente vermengingen (Hellenthal e.a. 2014). "Rassen zijn in feite verre van puur en daardoor is iedere classificatie van rassen arbitrair, onvolmaakt en problematisch." (Bodmer en Cavalli-Sforza 1976). Bij de mens hebben we te maken met mengvolken, die het product zijn van oude vermengingen met andere Hominiden, en van allerlei recentere vermengingen van de tijd nadat mensen zich over de aarde verspreid hebben. Er is al lang wetenschappelijke consensus dat het begrip 'ras' niet biologisch onderbouwd is (Unesco 1952, Wagner e.a. 2017).

### Mensen zijn onverbeterlijke groepsdieren

De meeste primaten leven in stabiele sociale groepen (Shultz e.a. 2011). Onderdeel van stabiel groepsleven is leden van de *in-group* bevoordelen, en de leden van de *out-group* benadelen of negeren (hoofdstuk 5.1.). Dergelijk gedrag zien we ook bij chimpansees. Mensen zijn onverbeterlijke groepsdieren die geïnteresseerd zijn in hun verwanten, in hun eigen afkomst en in de afkomst van anderen. Mensen delen hun soortgenoten nu eenmaal in als leden van de *in-group* en leden van *out-groups*. (Meestal is men gelijktijdig lid van verscheidene *in-groups*: bijvoorbeeld op basis van religie,

<sup>22</sup> Ook Darwin noemde hen 'Esquimaux'.



politiek, werkgever, geslacht en beroep.) Mensen vormen nu eenmaal groepen, en een belangrijk criterium voor groepsvorming zijn uiterlijke gelijkenis en vermoede afstamming, wat overlappende criteria zijn.

Dit boek gaat over de aard van de mens. Welnu, onderdeel van de aard van de mens is dat mensen denken in termen van bekende personen en van vreemden: in termen van groepen, waarbij men de eigen groep bevoordeelt en allerlei *out-groups* benadeelt. Volken hebben scheppingsverhalen, en in die scheppingsverhalen wordt steeds het eigen volk als uniek voorgesteld met een heldere, eenduidige, gunstige oorsprong. (Er is een Eskimo-volk met de mythe dat het 'blanke ras' de nakomelingen zijn van een paring van een Eskimo-vrouw met een hond (Haeberle 1981, p. 239).)

Men gelooft in groepen op basis van afstamming en uiterlijk. Uit het mtDNA en NRY-DNA blijkt echter dat alle volken een voorgeschiedenis van vermenging hebben. Het idee dat een volk één heldere oorsprong heeft is aantoonbaar een onjuiste mythe. Alle mensen zijn een product van vermenging van allerlei volken.

Maar... het is onderdeel van de aard van de mens te denken in termen van verwantschap, familie, afstamming en 'ras'. Men blijft geloven in groepen die hun samenhang ontlenen aan een gemeenschappelijke afkomst. Zelfs als wetenschappers aantonen dat er geen strikte groepsgrenzen zijn, en dat er veel vermenging geweest is en nog is, blijven mensen geloven in het unieke van de eigen groep.



## 2.3. Worden mensen steeds langer en steeds slimmer?

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Mensen in NW-Europa die na 1970/1980 geboren zijn, hebben gemiddeld de maximale lichaamslengte en het maximale IQ voor hun erfelijk materiaal bereikt.*

### Samenvatting

**Lichaamslengte.** In Europa, de USA, Australië en Japan zijn de mensen de laatste 50 tot 150 jaar gemiddeld 1 - 2 cm per decennium langer geworden. In NW-Europa zijn in die tijd nadelige omgevingsinvloeden voor de lichaamslengte afgenomen, zoals ondervoeding, ziektes, armoede en sociale achterstand, zodat de gemiddelde lengte toenam en de variatie door de omgeving afnam. In NW-Europa neemt de gemiddelde volwassen lichaamslengte van personen die na 1970/1980 geboren zijn, niet meer toe. Het lijkt erop dat de omstandigheden daar nu optimaal zijn, zodat de meeste mensen er de maximale lengte voor hun erfelijke aanleg bereiken.

**Hersengewicht.** Samen met de lichaamslengte is het hersengewicht in westerse landen de laatste 150 jaar toegenomen, met ongeveer 6 g per decennium.

**Ontwikkelingscoëfficiënt.** Sinds 100 jaar meet men de ontwikkeling van baby's en peuters. De motorische ontwikkeling, de taalontwikkeling en de cognitieve ontwikkeling worden gescoord en vervolgens herleid tot een development quotiënt (DQ). In westerse landen neemt het DQ ongeveer 4 DQ-punten per decennium toe.

**Intelligentie.** Na 50 jaar gebruik van IQ-testen ontdekte men dat het gemiddelde IQ van mensen in de USA, Europa en Japan geleidelijk toenam. Dit werd het 'Flynn-effect' genoemd. Van de IQ-testen is de Raven's test het minst afhankelijk van cultuur, taal en schooling; in de periode van 1948 tot 2002 nam de Raven-score toe met 28 IQ-punten. Dat is een massieve toename. Juist zoals bij lichaamslengte wordt het Flynn-effect vooral veroorzaakt door biologische, historische en sociale factoren, zoals betere voeding, betere gezondheid, meer materiële welvaart en minder sociale achterstand. In NW-Europa neemt het gemiddelde IQ van personen die na 1970/1980 geboren zijn, niet meer toe. De omstandigheden in NW-Europa zijn nu optimaal, zodat de meeste mensen nu het maximale IQ voor hun erfelijke aanleg bereiken.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Lange-termijn veranderingen
  - 2.1. Lichaamslengte
  - 2.2. Hersengrootte
  - 2.3. Ontwikkeling van baby's en peuters
  - 2.4. Intelligentie
- 3. Oorzaken van lange-termijn veranderingen
  - 3.1. Lichaamslengte
  - 3.2. Hersengrootte
  - 3.3. Ontwikkeling van baby's en peuters
  - 3.4. Oorzaken van lange-termijn toename in IQ
- 4. Lange-termijn veranderingen

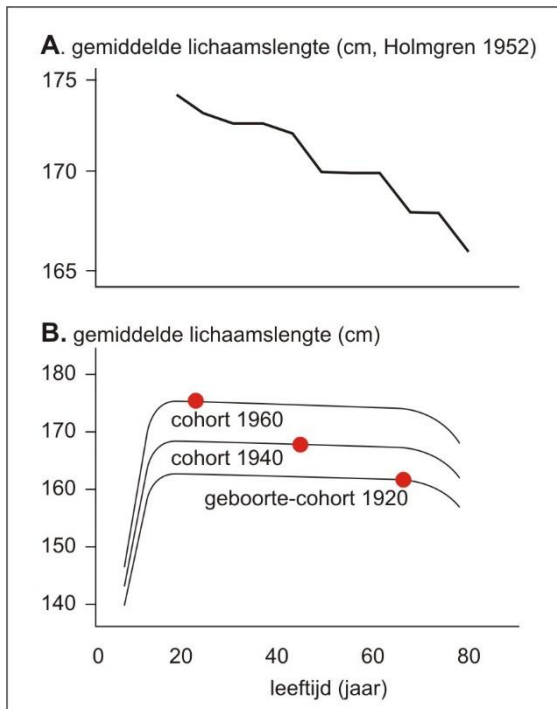
### 1. Inleiding

#### Lange-termijn veranderingen

In dit hoofdstuk bespreek ik de lange-termijn veranderingen, vooral in lichaamslengte en IQ. Het zal blijken dat gedurende lange tijd de lichaamslengte en het IQ in het westen toegenomen zijn. Dat noemde men wel een 'seculaire trend', maar ik spreek liever niet van een trend, maar van lange-termijn verandering,

omdat er over een langere periode episodes van groei, krimp en stilstand geweest zijn (zie onder).

Deze lange-termijn veranderingen hebben consequenties. (1) De normcurven voor lengte, ontwikkeling en IQ moeten regelmatig bijgesteld worden. (2) Voor onderzoek dient men bij voorkeur het geboortjaar te verwerken, en niet de leeftijd bij de meting of bij het overlijden.



*Figuur 1. A. Het verband tussen leeftijd en lichaamslengte (let wel dit is misleidend, data van Holmgren 1952). B. Het verband tussen leeftijd en lichaamslengte voor de afzonderlijke geboortecohorten. Als men op één tijdstip metingen verricht, vindt men de rode meetwaarden, die ten onrechte een leeftijdsafhankelijke trend suggereren.*

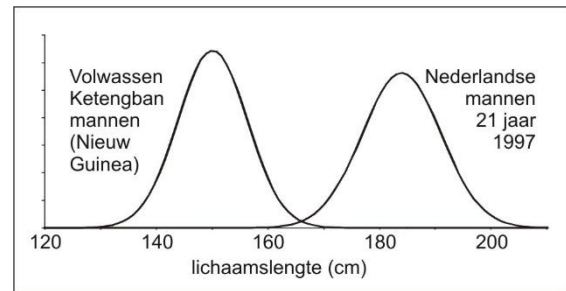
## 2. Lange-termijn veranderingen

### 2.1. Lichaamslengte

Ik beschrijf de lange-termijn verandering in de lichaamslengte uitgebreider, omdat dit een mooie illustratie is van historische, genetische en omgevingsinvloeden. Hierover zijn veel meetgegevens over een lange periode (Floud e.a. 2011). Dit toont biologische, sociologische en historische veranderingen.

#### 2.1.1. Lengtegroei

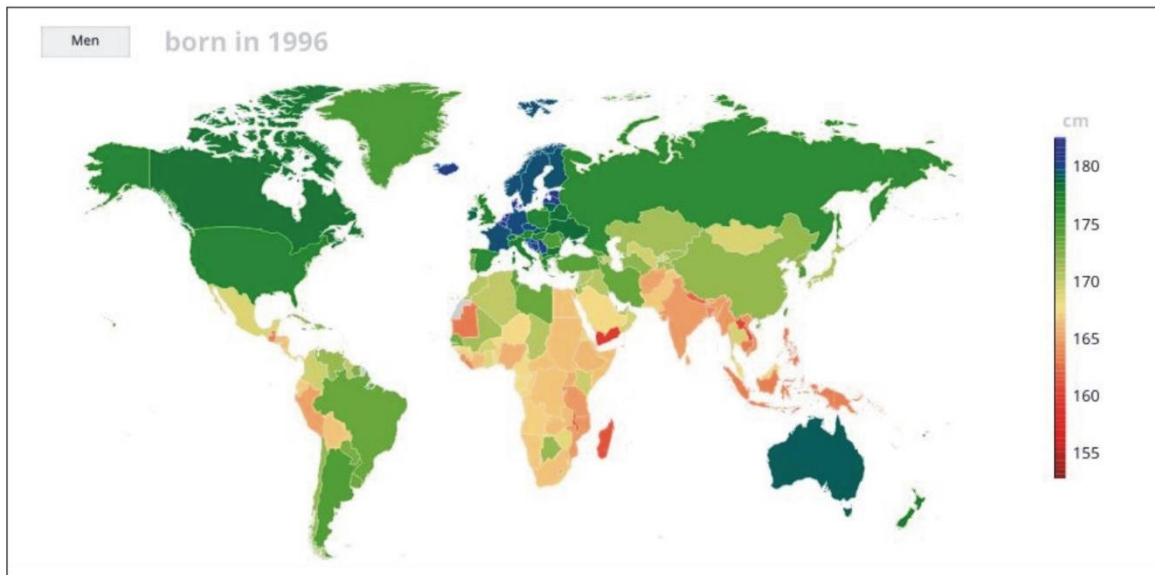
Mensen groeien het snelst voor de geboorte: gemiddeld 52 cm in 9 maanden (Gairdner en Pearson 1971). Daarna groeien ze, tot ze rond een leeftijd van 20 jaar de volwassen lengte bereikt hebben (Baten en Blum 2012). Men maakt verder onderscheid tussen de groei



*Figuur 2. De lengteverdeling bij een van de kleinste en een van de grootste volken; Gauss-curven geconstrueerd op basis van het gemiddelde en de standaard deviatie. Volwassen Ketengban-mannen (Nieuw Guinea,  $m=150,1$  cm;  $sd=6,2$  cm, gegevens van Tommasseo-Ponzetta e.a. 2013); Nederlandse mannen van 21 jaar in 1997 ( $m=184$  cm,  $sd=7,1$ , gegevens van Fredriks e.a. 2000).*

van kinderen en van adolescenten. Tussen 10 en 15 jaar is er een korte periode van relatief grote groei; dat noemt men de groeispurt. De lengtegroei is verschillend voor verschillende volken, tijden, landen en geslachten. Doordat in veel landen rekruten en dienstplichtigen opgemeten en getest werden, zijn er veel meer gegevens over mannen dan over vrouwen. Voor de eenvoud vermeld ik hier alleen de lengtes voor mannen. Bij de meeste huidige volken zijn de volwassen mannen gemiddeld tussen 160 en 180 cm. Binnen volken is er variatie in lengte: de lengte is normaal verdeeld, en de standaard deviatie is in het algemeen 6 - 7 cm. Bij verschillende volken zijn de mannen gemiddeld 9 - 12 cm langer dan vrouwen (Kuh en Wadsworth 1989).

Traditioneel heerste de opvatting dat tijdens het leven de lichaamslengte gering afneemt (figuur 1A). Dat is onjuist: als men mensen gedurende hun leven volgt, blijkt dat bij volwassenen tot 60 of 70 jaar de lengte constant blijft, terwijl bij hogere leeftijd de lengte gemiddeld iets afneemt (Jones en Conrad 1933, Holmgren 1952, Horn en Cattell 1967, Schaie e.a. 1973, Kretschmann e.a. 1979, Haug 1984, Hampshire e.a. 2012). De trend van figuur 1A is geen leeftijdsafhankelijke trend, maar een cohort-effect (figuur 1B). Opeenvolgende geboortecohorten van de laatste 100 jaar in het westen bleken steeds langer te worden.



Figuur 3. De verspreiding van de gemiddelde lichaamslengte van huidige volwassen mannen over de wereld. Let wel: dit is een momentopname want de gemiddelde lichaamslengte van een volk varieert in de tijd.

### 2.1.2. Verschillen tussen 'rassen' <sup>1</sup>

Bij de meeste volken zijn de volwassen mannen tussen 160 en 180 cm lang, maar er zijn ook enkele uitgesproken kleine of grote volken (figuur 2).

In Afrika, Zuidoost-Azië, de Filipijnen, Nieuw-Guinea en Zuid-Amerika leven verscheidene **korte volken** (Walker e.a. 2006, Perry en Dominy 2009). De kleinste volwassenen vindt men nu bij het Efe-volk in Afrika; daar zijn de volwassen mannen nu gemiddeld 143 cm, en de vrouwen 136 cm (Perry en Dominy 2009). Men gebruikt verschillende criteria om te spreken van een 'pygmeevolk': dat de gemiddelde lengte van volwassen mannen minder dan 150 of 155 cm is. Deze grenzen zijn arbitrair <sup>2</sup>. In Azië worden deze korte volken wel 'negrito's' genoemd (Endicott 2013).

Er zijn ook enkele volken met uitgesproken **grote lichaamslengte**, zoals in Afrika de Maasai, Dinka en Tutsi, in Europa de Nederlanders, Montenegrijnen en Dalmatiërs, en in Noord-Amerika de Sioux (Grasgruber e.a. 2017). Figuur 3 toont een overzicht van de lichaamslengte over de wereld. Lange mensen leven in Europa, Noord-Azië en Noord-Amerika. Korte mensen leven vooral in Zuidoost-Azië, en enkele volken verspreid over de aarde (zie boven). Algemeen geldt: in koudere klimaten zijn de mensen gemiddeld langer ( $r =$

0,28), en in nattere klimaten zijn de mensen gemiddeld langer ( $r = 0,34$ , Crognier 1981).

### 2.1.3. Historische veranderingen

#### Prehistorie

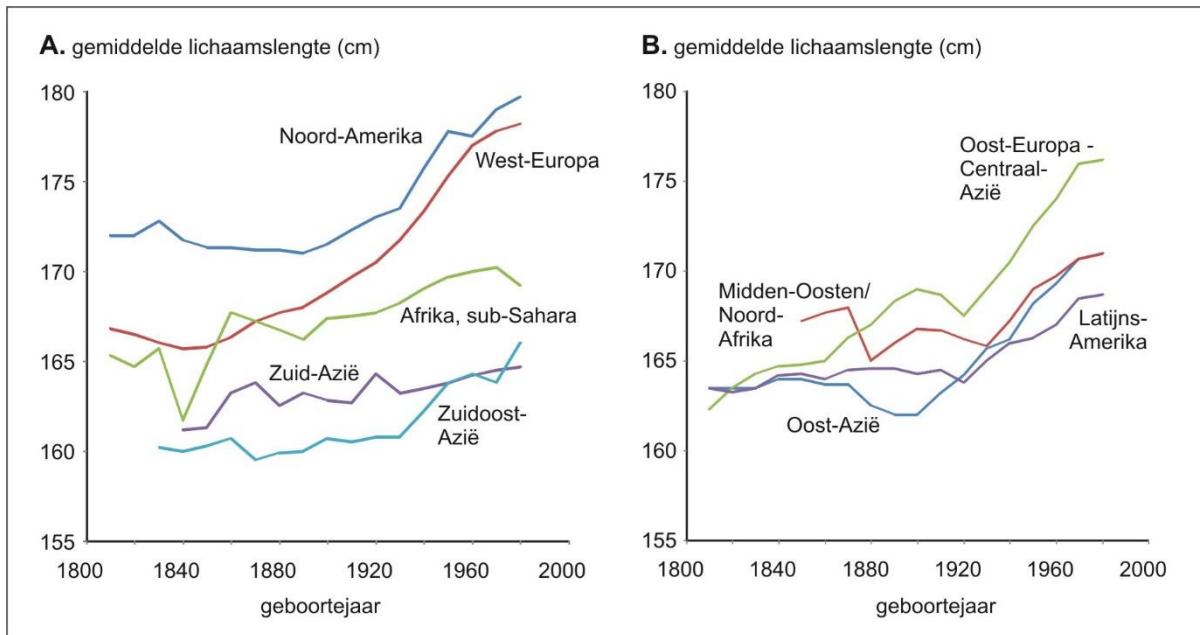
Hier beperk ik me tot *Homo sapiens*, en ik spreek niet over Neanderthalers of andere mensachtigen. In de prehistorie waren de meeste mensen in Europa vrij klein: in het algemeen zijn prehistorische skeletten vrij kort (tussen 152 en 167 cm, Haug 1984, Cardoso en Gomes 2009). Toch is er een prehistorisch volk met relatief lange mensen: de lengte van de Cro-Magnons varieerde tussen 170 en 185 cm (Haug 1984). Zij leefden van 43 - 29 kya (*kiloyears ago*) in Europa als jager/verzamelaar. We kunnen alleen speculeren waardoor de Cro-Magnons zo lang waren. Zij waren immigranten in een nieuw gebied met volop voedsel en ruimte, en veel kansen voor bevolkingstoename. Wellicht waren er aanvankelijk in dit nieuwe gebied weinig of geen organismen die mensen infecteerden, en waren prooidieren nog niet schuw voor mensen.

#### De Middeleeuwen

Het bleek dat mensen in de vroege en late middeleeuwen opmerkelijk lang waren. In Noord-Europa was de gemiddelde lengte tussen 171 en 174 cm (Steckel 2004). Dat geldt

<sup>1</sup> Iedere indeling in rassen is arbitrair en ieder volk is een product van oude en recente vermengingen (hoofdstuk 2.2.).

<sup>2</sup> Het is mogelijk dat een pygmeevolk na decennia van voorspoed de pygmeestatus ontgroeit.



Figuur 4. De gemiddelde lengte van mannen in grote delen van de wereld die geboren zijn tussen 1800 en 1990 (gegevens van Baten en Blum 2012). In veel gebieden is er een toename in de lengte, maar de trend en periode van die toename varieert.

voor Nederland, de UK en Scandinavië. Ook in Italië en Portugal was de gemiddelde volwassen man tijdens de middeleeuwen vrij groot: ruim 167 cm (Cardoso en Garcia 2009, Barbiera en Dalla-Zuanna 2009). Waarschijnlijk werden de Europeanen zo lang, doordat er veel landbouwproducten waren door het gunstige klimaat, en doordat er veel melk en vlees beschikbaar was door de aanwezigheid van melkvee (Koepke en Baten 2008). Er waren geen grote verschillen tussen de skeletten van aanzienlijke en 'gewone' mensen. In Italië vertoonde minder dan 40% van de middeleeuwse skeletten tekenen van ondervoeding, tegenover meer dan 60% in de 3e eeuw: er was in de middeleeuwen in Italië kennelijk meer sociale gelijkheid. Na de 15e eeuw nam de gemiddelde lichaamslengte af: tot 166 cm in Noord-Europa, en 162 cm in Zuid-Europa. Die afname kwam door voedseltekorten tijdens de Kleine IJstijd (Mann 2002), en door nieuwe infectieziekten, zoals de pest.

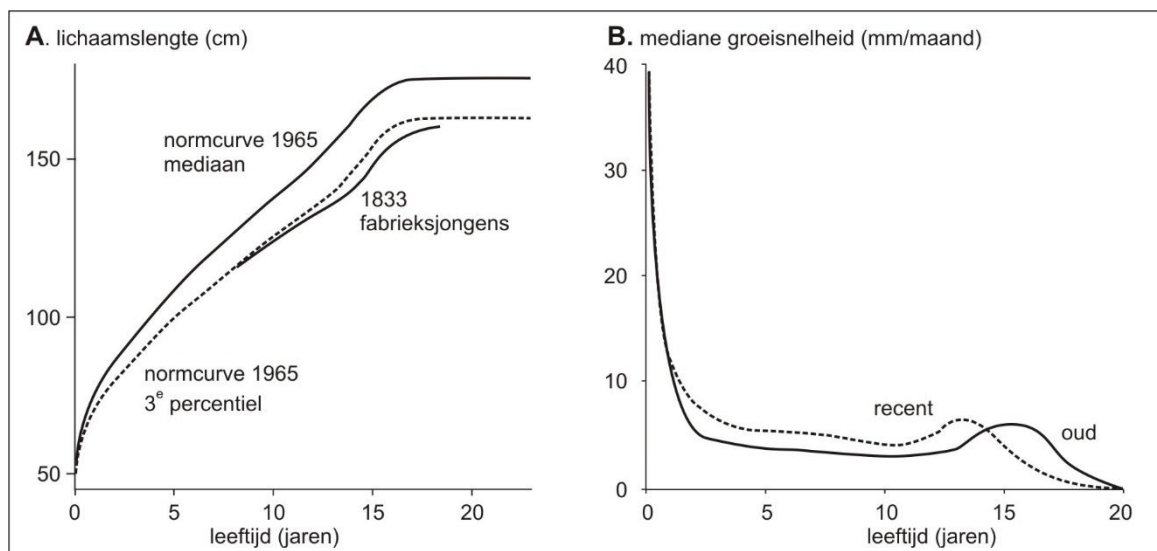
### De Industriële Revolutie

Door de uitvinding en ontwikkeling van de stoommachine was het voor het eerst mogelijk om verbrandingsenergie om te zetten in de aandrijving van machines. Dit startte in de UK in 1765, en leidde tot een spectaculaire economische groei. Over de gevolgen van de industriële revolutie in de UK woedde het 'standard of living' debat (Engerman 1997). Dit is een

politiek debat over de vraag of door industrialisatie de leefomstandigheden verbeterd of verslechterd zijn.

- De aanhangers van de economische theorie van Adam Smith (1776) waren optimistisch: zij geloofden dat de 'onzichtbare hand van de markt' de toegenomen welvaart goed zou verdelen.
- Maar Friedrich Engels (1845) had een negatief oordeel: hij zag in Engeland dat de arbeiders vooral nadeel hadden van de industrialisatie. Hij beschouwde de toestand van de arbeiders in Engeland als slavernij, en sprak van uitbuiting. Kapitalisme zou tot steeds verdere verpaupering, verval en achteruitgang van de arbeiders leiden ('Verelendung').

In Engeland ontstond rond 1800 een extreem gemiddeld lengteverschil van 22 cm tussen 16-jarige jongens uit de arbeidersklasse in fabrieken, en uit de hoogste klasse op een prestigieuze militaire academie (Komlos 2007). Voor de eerste generaties arbeiders van de industriële revolutie werd het negatieve (socialistische) standpunt bevestigd: de toestand van de arbeiders was toen echt slecht, en er waren grote verschillen tussen sociale klassen. De industriële revolutie leidde tot economische groei, maar aanvankelijk was de welvaart ongelijk verdeeld. Tijdens de eerste decennia van industrialisatie nam de gemiddelde lichaams-



Figuur 5. Oude en recente groeisnelheidscurves (vergelijk Tanner 1992).

lengte af in Engeland, Zuid-Duitsland en Nederland, maar minder in bijvoorbeeld Frankrijk en Zweden, en niet in de USA (Drukker en Tassenaar 1997, Komlos en Küchenhoff 2012). Dit toont de relatieve gelijkheid in deze laatste landen.

#### De laatste 2 eeuwen in werelddelen

De lichaamslengte varieert sterk tussen volken en toont schommelingen in de tijd (Baten en Blum 2012).

- In **Noord-Amerika** waren de mannen gemiddeld langer dan in andere werelddelen (figuur 4). Over de periode van 1810 - 1980 waren de mannen in Noord-Amerika gemiddeld langer dan 171 cm. Van 1830 - 1890 was er een kleine daling van 2 cm. In de periode van 1890 - 1980 nam de gemiddelde lengte toe met 9 cm.
- De mannen in **West-Europa** zijn gemiddeld ook lang. Van 1810 - 1840 was er een daling met gemiddeld 1 cm, maar vanaf 1850 was er een gestage stijging met 13 cm. In het noorden van Europa zijn de mensen gemiddeld tot 5 cm langer dan in het zuiden. Lange tijd waren de Zweden en Noren de langste mensen van Europa, en sinds 1880 zijn ze ook langer dan de mannen in de USA. Tegenwoordig is Nederland het land met gemiddeld de langste mensen (Hatton 2014).
- Het gebied met gemiddeld de kleinste mannen is **Zuidoost-Azië**. Van 1810-1930 was hun lengte constant rond 160 cm, en daarna steeg het tot 1980 geleidelijk met 5 cm.

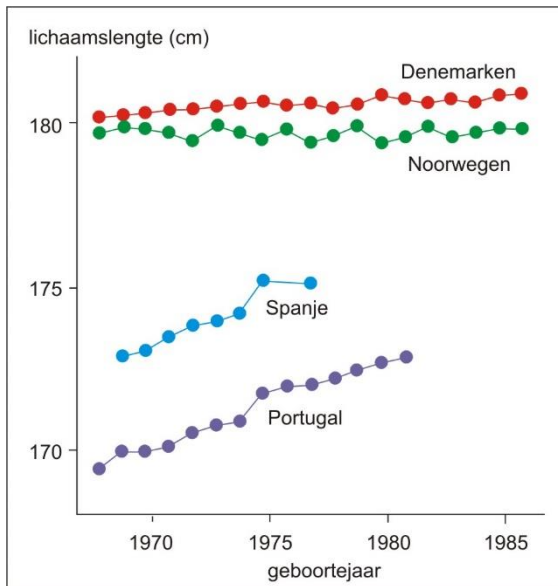
In de meeste werelddelen is de gemiddelde lichaamslengte de laatste 50 tot 150 jaar gestaag toegenomen, en er kwamen steeds minder erg kleine mannen voor. Toch is lengtetoe name niet universeel: in sommige tijden en bij sommige volken neemt de lichaamslengte af (Tobias 1985, Stegl en Baten 2009, Komlos en Küchenhoff 2012).

#### Verandering in groeicurven

De lange-termijn veranderingen in lichaamslengte komen vooral door invloeden na de geboorte. De groeicurves van Engelse fabrieksjongens uit 1833 lagen onder het derde percentiel van jongens uit de hogere klasse. De oude en recente groeisnelheidscurves tonen dat in de huidige tijd kinderen al tijdens hun 2<sup>e</sup> levensjaar sneller groeiden dan kinderen 100 jaar geleden, en dat zij hun groeispuurt 2 - 3 jaar eerder hadden (figuur 5, Cole 2003). Ook onder andere in Japan, Zweden en Zuid-Korea was de groeispuurt in de loop der jaren 1 - 2 jaar eerder.

#### Een einde aan de toename in lichaamslengte

In een periode van 300 jaar is in het westen de gemiddelde lichaamslengte met 10 - 20 cm toegenomen. In westerse landen blijft de lichaamslengte niet meer toenemen, maar er is een natuurlijk einde aan gekomen. In rijke groepen in de USA is al sinds 1930 geen toename meer in de lichaamslengte (Roche 1979). Op de meest prestigieuze scholen waren vaders en zonen rond 1930 gemiddeld even lang, en ook moeders en dochters. De stijgende trend stopte het eerst in de hoogste



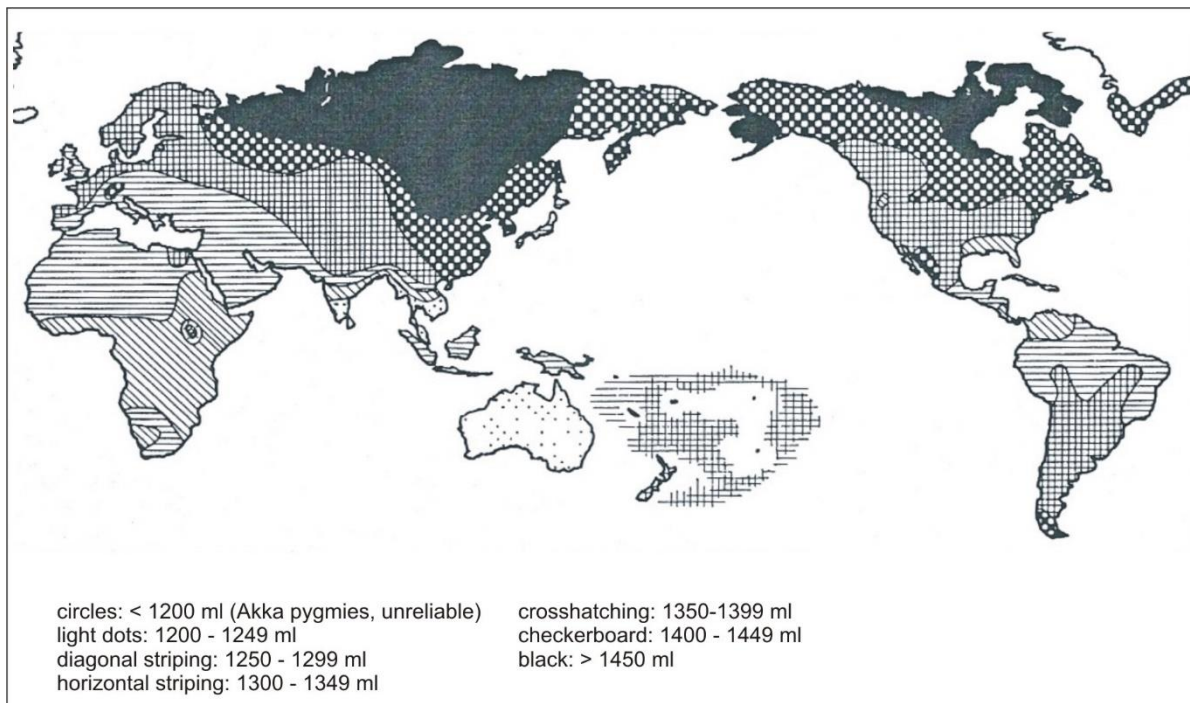
*Figuur 6. Bij mannen die na 1970 in Denemarken of Noorwegen geboren zijn, nam de gemiddelde lichaamslengte niet meer toe (de gegevens voor Nederland en Zweden zijn gelijkwaardig, maar zijn niet getoond). Bij mannen uit Spanje en Portugal nam de lichaamslengte wel toe in die periode (Voor deze figuur is het testjaar omgerekend tot het geboortjaar, gegevens van Larnkjaer e.a. 2006).*

klassen, en later in de lagere klassen. In Noord-Europa en Scandinavië nam de gemiddelde lengte voor de totale bevolking niet meer toe bij mensen die na 1970 geboren zijn (Figuur 6, Larnkjaer e.a. 2006, Gohlke en Woelfle 2009).

## 2.2. Hersengrootte

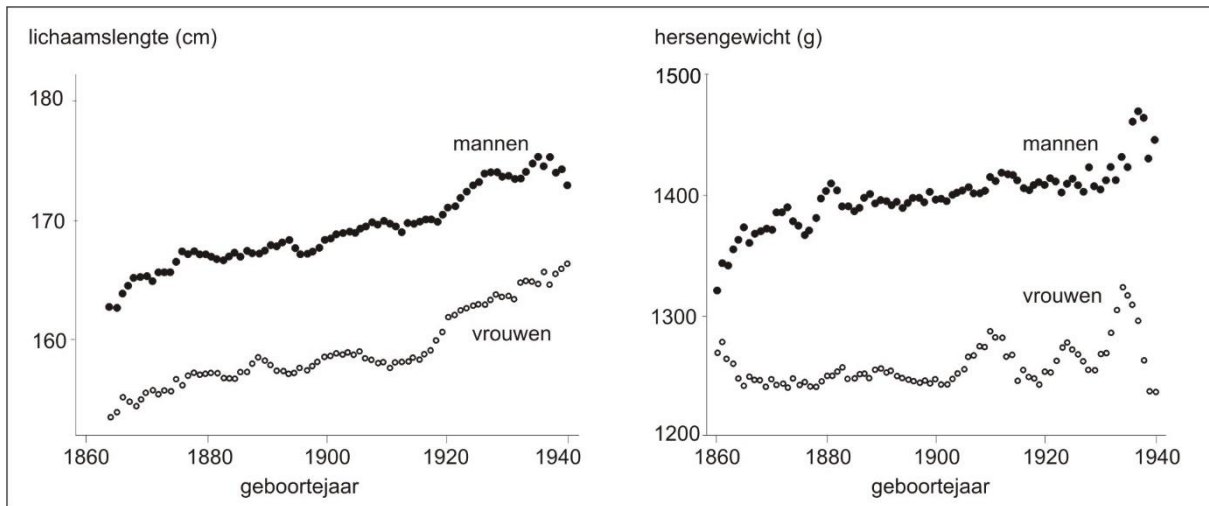
### De hersengrootte van volken

De hersengrootte varieert tussen volken. Voor een vergelijking van de hersengrootte van verschillende volken gebruikt men meestal een traditionele indeling in 'rassen'. Het meeste onderzoek is verricht bij immigrant-volken in de USA: Afro-Amerikanen, Euro-Amerikanen en Asian-Amerikanen. Van deze groepen hebben de Asian-Amerikanen gemiddeld de grootste hersenen, en de Afro-Amerikanen de kleinste, maar de overlap is groot (Rushton 1992, zie figuur 10). Figuur 7 geeft een overzicht van de hersengrootte over de wereld (Beals e.a. 1984). De grootste breinen komen voor in de noordelijke helften van Azië en Noord-Amerika, en opmerkelijk in het zuidelijkste puntje van Zuid-Amerika. Kleine breinen komen voor in Australië en in Afrika ten zuiden van de Sahara.



*Figuur 7. De verspreiding van het gemiddelde hersenvolume van de huidige volwassen inheemse mannen over de wereld (Beals e.a. 1984). Let wel: dit is een momentopname want de hersengrootte varieert in de tijd.*





Figuur 8. Het verloop van de lichaamslengte en het hersengewicht bij Engelse mannen en vrouwen die tussen 1860 en 1940 geboren zijn (gegevens van Miller en Corsellis 1977).

Vooral in koudere gebieden zijn er grotere breinen: in koude klimaten is er kennelijk een sterkere selectiedruk voor grotere breinen (Beals e.a. 1984, Kanazawa 2008).

#### Lange-termijn trend in de hersengrootheid

De laatste 100 jaar is in het westen niet alleen de lichaamslengte toegenomen, maar ook de hersengrootheid. Alle autopsie-gegevens van de pathologie-afdeling van *The London Hospital* zijn bewaard gebleven sinds 1907. Dit betrof 35.000 personen die tussen 1860 en 1940 geboren zijn. Het onderzoek in dit bestand werd beperkt tot personen die overleden zijn op een leeftijd tussen 20 en 50 jaar. In de lichaamslengte werd dezelfde toename gevonden die ook hierboven gemeld is: voor mannen 1,4 cm/decennium, en voor vrouwen 1,3 cm/decennium (figuur 8A, Miller en Corsellis 1977). Bij de autopsies werden steeds de verse hersenen gewogen. Bij mannen was er een geleidelijke toename in het hersengewicht, gemiddeld 6,6 gram per decennium (figuur 8B). Maar bij vrouwen was het patroon grilliger. Ook in Duitsland was er een lange-termijn toename in het hersengewicht tussen 1880 en 1980 (Haug 1984). Voor mannen was die toename was 7,3 gram per decennium, en voor vrouwen 5,2 gram per decennium (Woodley of Menie 2016). Dit stemt overeen met de bovenbeschreven bevindingen in de UK.

Bij jonge kinderen groeien de hersenen sneller dan 100 jaar geleden (Kretschmann e.a. 1979). De lange-termijn toename in de hersengrootheid wordt dus veroorzaakt door factoren die reeds in de eerste levensjaren een rol spelen, dus voordat de kinderen naar school gaan..

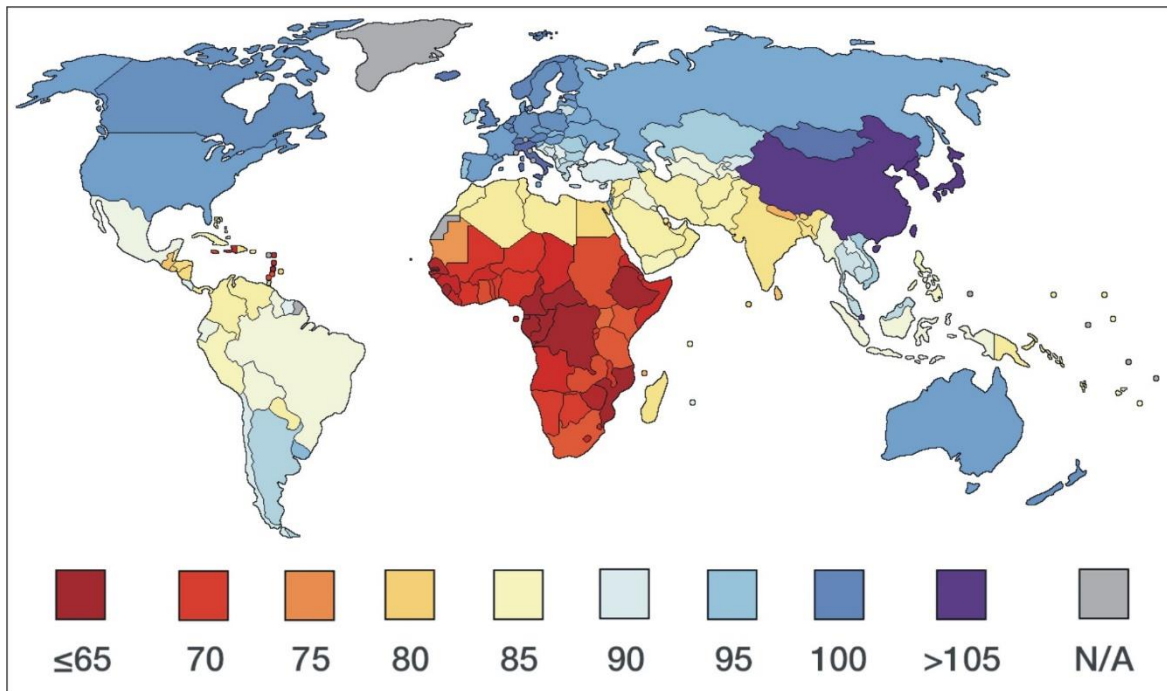
### 2.3. Motorische en cognitieve ontwikkeling van baby's en peuters

#### Motorische en cognitieve ontwikkeling van baby's

Er zijn meetinstrumenten ontwikkeld voor de motorische en cognitieve ontwikkeling van baby's en peuters tot 2 jaar (Bayley 1933, 1936, Griffiths 1954). De testscore wordt 'development quotient' (DQ) genoemd, met een gemiddelde waarde van 100. Het DQ van baby's correleert zwak positief met het IQ gemeten tussen 3 en 7 jaar bij dezelfde kinderen ( $r = 0,21$ , Lynn 2009). Deze testen zijn in de UK gebruikt tussen 1950 en 1980, en in de USA tussen 1959 en 1980/1994). Steeds bleek dat de waarden van het DQ over die periodes stegen met ongeveer 4 punten per decennium (Hanson e.a. 1985, Campbell e.a. 1986, Black e.a. 2000, Lynn 2009). In Australië vond men bij kinderen van 1,5 tot 2 jaar van 1969 tot 1993 zelfs een toename van de Bayley cognitieve score van 8 punten per decennium (Tasbihsazan e.a. 1997).

#### Rekenen

Er is een test ontwikkeld om te meten hoe goed kinderen tussen 3 en 5,5 jaar de aantallen van 2 tot 5 verwerken (= rekenen, Beckmann 1923). Dezelfde test is afgenomen bij een groot aantal kinderen uit alle sociale klassen in 1921 en in 2001 (Bocéréan e.a. 2003). Op de later afgenomen test scoorden de kinderen consistent beter, zodat ze in ontwikkeling 0,5 - 1 jaar vóór lagen op hun leeftijdsgenoten van 80 jaar eerder. Dit wijst op een echte verbetering in het rekenen.



Figuur 9. Overzicht van het gemiddelde IQ van huidige volwassen mensen over de wereld. Let wel: dit is een oneerlijke momentopname, want bij sommige volken heeft de geschiedenis en de omgeving bijgedragen tot een hoog IQ, en bij andere tot een laag IQ.

## 2.4. Intelligentie

De laatste decennia is 'het IQ' de maat voor de verstandelijke vermogens van mensen. Veel gebruikte IQ-testen zijn van Wechsler voor volwassenen en kinderen (WAIS en WISC) en Raven ook voor volwassenen en kinderen. Zie hoofdstuk 3.5. voor een kritische bespreking van intelligenties, maar in het huidige hoofdstuk beperk ik me tot IQ.

### 2.4.1. Het IQ van volken

#### Problematische aspecten

In het westen correleert IQ sterker met succes op school en in de maatschappij dan enige andere psychometrische maat (Neisser e.a. 1996, Gottfredson 1997, Jensen 1998). Er is kritiek op het vergelijken van het IQ van 'rassen' (Loehlin 1992, Rose 2009, Ceci en Williams 2009).

1. Ras kan niet gedefinieerd worden. Iedere indeling in rassen is arbitrair, en iedere mens en ieder volk is een product van oude en recente vermengingen (hoofdstuk 2.2.).
2. Intelligentie kan niet gedefinieerd worden, en is veel breder dan IQ (hoofdstuk 3.5.).
3. IQ-scores hangen ook af van de leefwijze van volken, en van de ervaring die mensen hebben met testen.

4. Naarmate taal een belangrijkere rol speelt in testen, is de invloed van de cultuur en scholing op de IQ-scores groter. Geen enkele intelligentietest is echt cultuur-vrij.
5. Het IQ van een volk verandert in de loop der tijd het (Flynn effect), wat een belangrijk thema van dit hoofdstuk is. Om hiervoor te corrigeren heeft men de normen voor IQ-testen voortdurend bijgesteld.
6. Een ideologisch bezwaar is dat IQ-scores zouden afhangen van het volk dat de test ontwikkeld heeft. Dit is een merkwaardig bezwaar want Chinezen, Japanners en Asjkenazische Joden scoren hoger dan blanken op testen die door blanken ontwikkeld zijn.
7. Als een volk in een bepaalde tijd lager scoort op een IQ-test dan een ander volk, kan die bevinding worden misbruikt voor discriminatie van het eerste volk.

#### Vergelijkend IQ-onderzoek in de wereld

Figuur 9 geeft een overzicht van het gemiddelde IQ over de wereld (Lynn 2006, Lynn en Meisenberg 2010, zie ook tabel 1). De hoogste gemiddelde IQs komen voor in Oost-Azië (China en Japan) en bij de Asjkenazische Joden (Lynn 2004). De laagste gemiddelde IQs kwamen voor bij de !Kung en bij pygmeevolken in Afrika, en bij de *native Australians*.

Tabel 1. Het IQ van verscheidene volken (gegevens van Rushton 1988, Lynn 2004, 2006, 2011). Let wel: dit is geen eerlijke vergelijking.

Volk	Land	Gemiddeld IQ
Biaka en Babinga pygmeeën	Centraal Afrikaanse Republiek	53
!Kung	Zuidelijk Afrika	54
Native Australians	Australië	62
Papoea's	Nieuw-Guinea	63
Native Africans	Sub-Sahara	67
Noord-Afrikanen	Egypte, Noord-Afrika	81
Zuid-Aziaten	India, Iran, Pakistan, Midden-Oosten	84
Polynesiërs	Stille Zuidzee	85
Afro-Amerikanen	USA	85
Native Americans	Noord- en Zuid-Amerika	86
Zuidoost-Aziaten	Indonesië, Filipijnen, Thailand, Laos, Maleisië	87
Maori's	Nieuw Zeeland	90
Sefardische Joden	Israël	91
Eskimo's	Noordoost-Siberië, Noord-Amerika, Groenland	91
Europeanen	Europa	99
Euro-Amerikanen	USA	102
Asjkenazische Joden	Israël	103
Oost-Aziaten	China, Japan	105
Asian Amerikanen	USA	106
Joodse Amerikanen	USA	108

Er is een probleem met de cijfers in tabel 1. In het westen kunnen mensen met een IQ lager dan (zeg) 85 niet adequaat maatschappelijk functioneren. Maar er zijn veel niet-westerse volken met een lager gemiddeld IQ, terwijl die mensen in hun samenleving normaal functioneren. We moeten de IQ-waardes bij niet-westerse volken anders evalueren dan bij westerlingen. De *native Australians* hadden een laag totaal IQ, maar zij scoorden wel beter op visueel geheugen dan *Euro-Australians* (Kearins 1986).

Bovendien: dit zijn oneerlijke vergelijkingen. Veel niet-westerse volken zijn achtergesteld om een hoog gemiddeld IQ te scoren wat betreft scholing, voeding, hygiëne, gezondheid, welvaart, test-ervaring en sociale gelijkheid. In dit hoofdstuk wordt getoond dat in het westen het gemiddelde IQ sterk toegenomen is na voorspoed en sociale gelijkheid gedurende enkele generaties. Als je het IQ van volken eerlijk wilt vergelijken, moet je volken vergelijken die gedurende verscheidene generaties dezelfde welvaart en scholing hebben gehad als de mensen in NW-Europa.

#### Vergelijkend IQ-onderzoek in de USA

Het meeste vergelijkend IQ-onderzoek in de USA is verricht bij immigrant-volken: Afro-

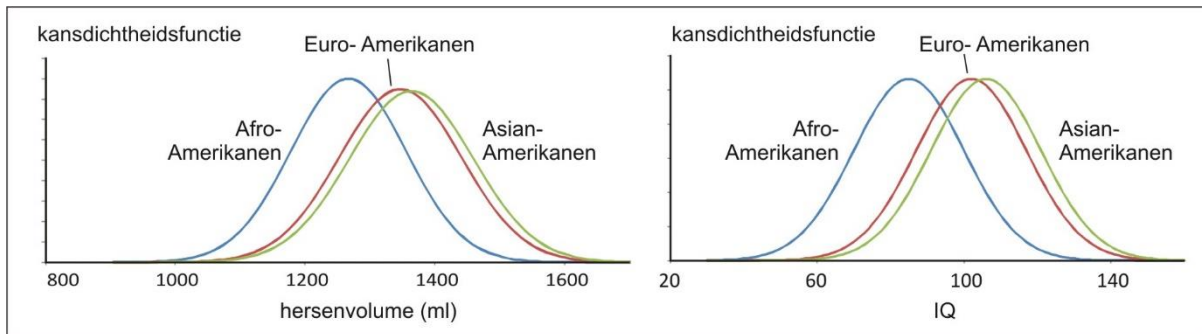
Amerikanen, Euro-Amerikanen en Asian-Amerikanen. Bij een onderzoek in de 80er jaren, hadden van deze groepen de Asian-Amerikanen het hoogste gemiddelde IQ, en de Afro-Amerikanen het laagste (figuur 10 Rushton 1988, Rushton en Jensen 2005). Bij deze groepen was er eenzelfde verschil in hersengrootte. Ook Joodse Amerikanen hadden een hoog gemiddeld IQ (107,5, Lynn 2004). Deze groepen leefden (en leven) in verschillende sociaal-economische omstandigheden.

#### 2.4.2. Een lange-termijn toename in IQ

##### Een toename in IQ

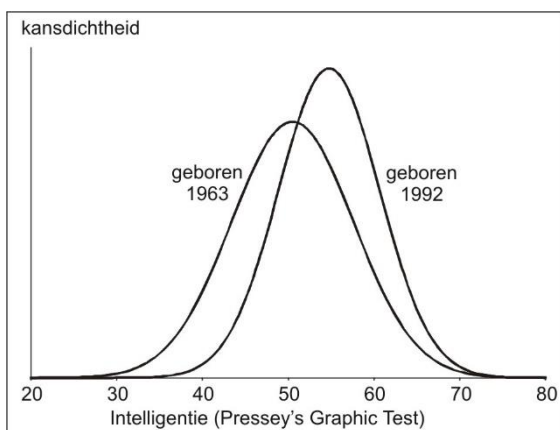
Het was al langer bekend dat het gemiddelde IQ, gemeten met allerlei testen, in ontwikkelde landen geleidelijk toenam (Runquist 1936, Merrill 1938, Tuddenham 1948, the Scottish Council for Research in Education 1949, Cattell 1951, Lynn 1982). Deze lange-termijn toename in het gemiddeld IQ wordt nu algemeen het '**Flynn-effect**'<sup>3</sup> genoemd (Herrnstein en Murray 1994). Ook noemt men dit een '*secular increase*'. De Raven score nam gemiddeld 5 IQ-punten per decennium toe, maar er waren wel verschillen tussen landen (Raven 2000); voor de WISC is de gemiddelde toename 3 IQ-punten per decennium.

<sup>3</sup> Een beter naam is het Runquist-effect, maar die naam is niet ingeburgerd (Lynn 2013).



Figuur 10. De verdeling van het hersenvolume (links) en het IQ (rechts) bij Amerikanen van Afrikaanse, Europese en Aziatische afkomst (Gauss-curves geconstrueerd op basis van data van Rushton 1988, 1992, Rushton en Jensen 2003, 2005). Let wel: dit is geen eerlijke vergelijking.

Inmiddels is het algemeen geaccepteerd dat in veel landen gedurende verscheidene decennia het IQ inderdaad toegenomen is (Flynn 2007, Williams 2013). Het algemene patroon is dat het gemiddelde IQ toenam, terwijl de spreiding afnam. Dat leidde tot een nauwere verdeling, waarbij de lagere IQ's minder frequent werden, en hogere IQ's meer frequent (figuur 11, Lynn en Hampson 1986, Colom e.a. 2005, Teasdale en Owen 2005). Een lange-termijn toename in het IQ komt al voor bij Franse kinderen van 6 - 7 jaar, van 1948 - 1972 (Flynn 1987). Omdat men wenste dat het gemiddelde IQ in afzonderlijke landen 100 bleef, en de standaard deviatie 15 IQ-punten <sup>4</sup>, moest men de normering van de testen en subtesten regelmatig bijstellen.



Figuur 11. De verdeling van de intelligentie van 7-jarige Spaanse jongens, geboren in 1963 en 1992, met een test die vooral fluïde intelligentie meet. (Gauss-curves geconstrueerd op basis van het gemiddelde en de standaard deviatie; 1963:  $m=50,53$ ;  $s=7,14$ ; 1992:  $m=54,8$ ;  $s=5,90$ ; gegevens van Colom e.a. 2005.)

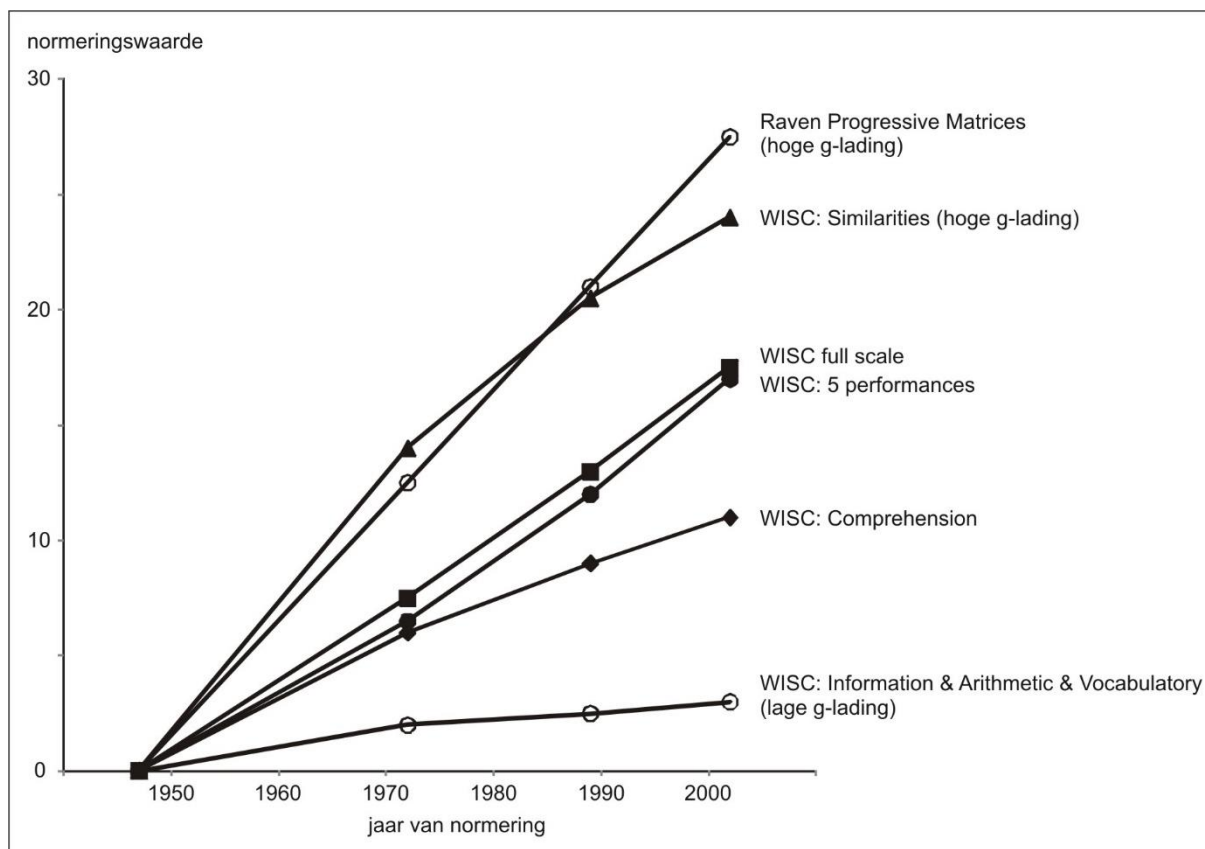
<sup>4</sup> Er zijn aanwijzingen dat de IQ-verdeling echt smaller geworden is; dan dient men het ideaal

Figuur 12 toont de waarde van de hernormering voor de Raven en de WISC met zijn subtesten (gegevens van Flynn 2007). Het blijkt dat verschillende testen en subtesten met andere waarden moesten worden hernormeerd. Niet alle aspecten van het IQ namen in dezelfde mate toe. Er was in het algemeen een grotere toename op non-verbale onderdelen dan op verbale onderdelen (tabel 2, Lynn en Hampson 1986, Lynn 1990, Must e.a. 2003, Wicherts 2004). Er was een grotere toename in *fluid g* dan in *crystallized g*, dus het Flynn-effect is niet zomaar een toename in factor *g* (Rushton 1999, Colom en Garcia-Lopez 2003, Lynn 2009, te Nijenhuis en Van der Flier 2013). Dat bleek ook uit subtesten van de WAIS en de WISC (Flynn 2000). Tussen 1948 en 2002 moest de Raven's score met 28 IQ-punten hernormeerd worden, en de WISC-similarities met 24 punten. Dus: zonder correctie zou de gemiddelde Raven's score 28 IQ-punten zijn toegenomen (op een gemiddeld IQ van 100). Terecht noemde Flynn (1987) dit een 'massieve toename'. De toename zit vooral in het oplossen van nieuwe problemen en niet zozeer in het verwerven van leerinhoud.

### Hoger IQ: meer intelligent?

Terwijl de toename in IQ onomstreden is, blijft het de vraag hoe deze toename geïnterpreteerd moet worden. Flynn kon zich niet voorstellen dat deze toename in IQ overeenkwam met een echte toename in de intelligentie in het echte leven. Een dergelijke toename in intelligentie zou, volgens Flynn, direct moeten opvallen in het dagelijks leven. Daarom concludeerde hij "IQ-testen meten geen intelligentie, maar iets anders dat zwak causaal gekoppeld is aan intelligentie." (Flynn 1987, p. 171).

van een standaard deviatie van 15 IQ-punten los te laten.



Figuur 12. De waarden voor hernormering van de Raven en WISC, met subtesten. USA data voor de WISC, vooral Europese data voor de Raven (op basis van figuur 1 uit Flynn 2007).

Tabel 2. De 11 subtesten van de WAIS. Heritabiliteit bij Nederlandse tweelingen van gemiddeld 17,6 jaar, gemeten na 1998 (Rijsdijk e.a. 2002). Inteelt depressie bij een verwantschapscoëfficiënt van 10% tussen de ouders, volgens Jensen 1983. De correlaties van deze subtesten met  $g$ , gecorrigeerd voor de betrouwbaarheid van deze subtest (Jensen 1998, 2000). Toename in de scores bij Nederlandse volwassenen van gemiddeld 40 jaar gemeten in 1968 en 1999, als fractie van de standaard deviatie (Wicherts e.a. 2004).

WAIS	heritabiliteit	inteelt depressie	g-lading	30-jaars toename
	Rijsdijk e.a. 2002	Jensen 1983	Jensen 1998	Wicherts e.a. 2004
information	0,76	0,830	0,74	0,86
comprehension	0,56	0,605	0,55	1,22
arithmetic	0,65	0,505	0,64	0,92
similarities	0,53	0,995	0,64	1,48
digit span	0,61		0,38	0,51
vocabulary	0,72	1,145	0,80	1,04
digit symbol	0,48	0,445	0,27	0,87
picture comprehension	0,27	0,590	0,50	1,13
block design	0,69	0,535	0,54	1,11
picture arrangement	0,36	0,940	0,71	0,82
object assembly	0,49	0,605	0,57	0,58

### Flynn versus eugenetica

In het begin van de 20<sup>e</sup> eeuw betoogden genetici dat in ontwikkelde westerse landen de erfelijke aanleg voor intelligentie achteruit zou gaan (Cattell 1937):

1. intelligente mensen (of mensen met meer scholing) krijgen gemiddeld minder kinderen,
2. intelligentie is in zekere mate erfelijk,
3. de meeste mutaties zijn schadelijk en hebben nadelige gevolgen voor de intelligentie.

Dat was een reden voor de oprichting van de eugenetische beweging. Ik heb geen overtuigend verweer tegen deze redenering gezien. Maar terwijl deze genetici een daling van het IQ voorspelden, zagen ze in feite dat het IQ in het westen van 1900 tot 1980 juist sterk toenam (Runquist 1936, Merrill 1938, Tuddenham 1948, the Scottish Council for Research in Education 1949, Cattell 1951, Lynn 1982, 2013). Dat is het Flynn-effect. Dat het Flynn-effect optreedt, wil niet zeggen dat de gedachtingang van de genetici vroeger onjuist was, maar wel dat ook andere processen een rol spelen. Oorzaken van het Flynn-effect worden hier zo goed mogelijk ontrafeld. In verscheidene westerse landen neemt het IQ nu niet meer toe. Er zijn factoren die het IQ verhogen ('pro-Flynn'), en factoren die het IQ verlagen ('anti-Flynn'). Het netto-effect hangt af van het relatieve belang van deze factoren (Woodley en Meisenberg 2013).

Op basis van oude eugenetische modellen was er voorspeld dat in de toekomst het IQ in westerse landen zou dalen (Nyborg 2012, Woodley 2012). Zo'n daling is inderdaad recent gevonden in Scandinavië, Frankrijk, Australië en Estland (Flynn en Shayer 2018). Er zijn allelen geïdentificeerd die correleren met een relatief hoge score op het behaalde onderwijs. Tussen 1910 en 1990 was er in IJsland een afname in de frequentie van die allelen. Personen met die allelen kregen later kinderen en in totaal minder kinderen; dit effect was sterker voor vrouwen dan voor mannen (Kong e.a. 2017). Dit lijkt op een gedeeltelijke bevestiging van oude eugenetische modellen.

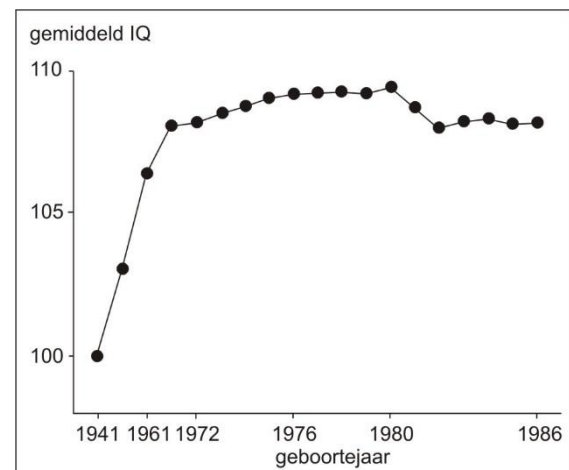
“... IQ-testen meten het vermogen om abstracte problemen op te lossen, waarmee onze onwetendheid precies verwoord wordt.” (Flynn 1987, p. 188). Het is merkwaardig om dit 'onwetendheid' te noemen; het vermogen om abstracte problemen op te lossen is juist heel relevant. We zien in figuur 11 dat de slimste mensen niet slimmer worden, maar er komen wel meer erg slimme mensen, en dat er minder mensen met een laag IQ komen. De meeste onderzoekers nemen aan dat het Flynn effect een werkelijke toename in gemiddelde intellectuele vaardigheden weerspiegelt.

### Een einde aan de toename in IQ?

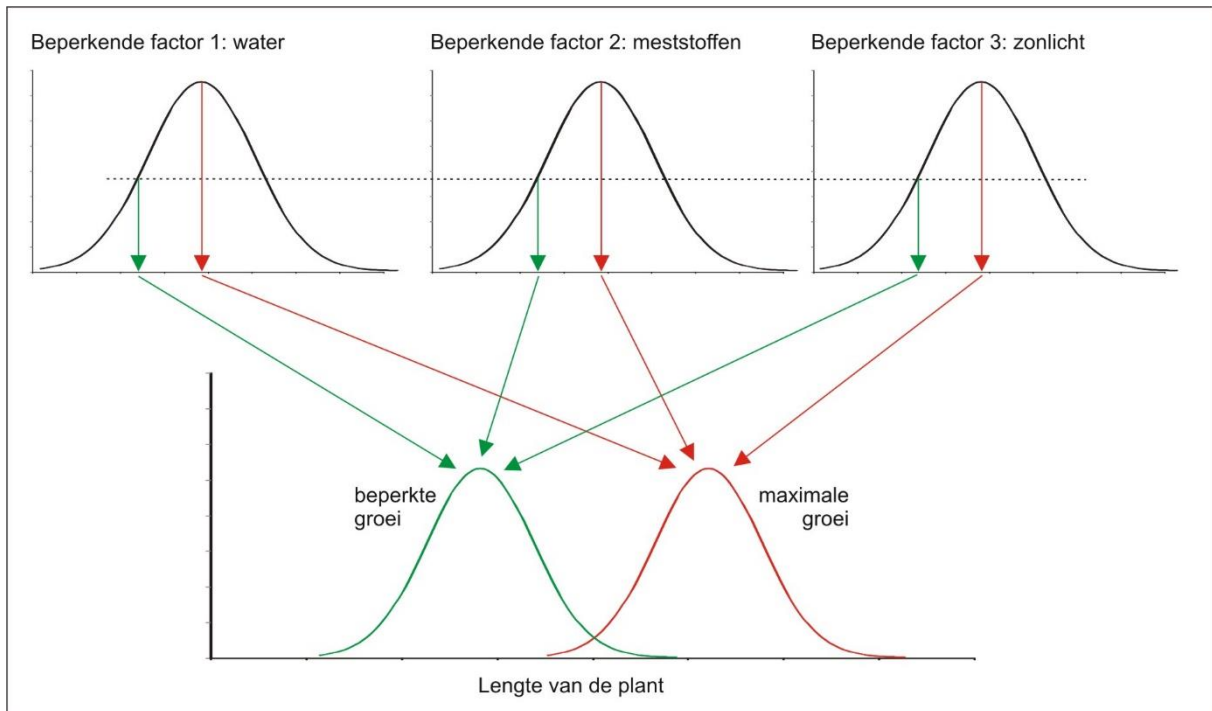
In veel westerse landen neemt het IQ niet langer toe. In afzonderlijke landen stabiliseert het IQ op verschillende tijdstippen. Dit was voor Noorwegen rond het geboortjaar 1968, in Denemarken 1970 en in Finland 1980 (figuur 13, Sundet e.a. 2004, Teasdale en Owen 2005, 2008, Dutton en Lynn 2013). In ontwikkelingslanden is er nog veel ruimte voor verdere toename van het IQ (Meisenberg en Woodley 2013).

Bij mensen die tussen 1968 en 1993 in Scandinavië geboren zijn, werd de score op sommige subschalen van het IQ hoger, en op andere lager (Wicherts e.a. 2004, Woodley en Meisenberg 2013).

Bij mensen die na 1990 geboren zijn in Scandinavië, Frankrijk, Australië en Estland, is een kleine afname in het totale IQ gevonden (Flynn en Shayer 2018).



Figuur 13. Het IQ van 500.000 Deense jongens van 18 jaar. Dit toont dat het IQ niet meer systematisch toenam voor jongens die na 1971 geboren zijn. (Voor deze figuur is het testjaar omgerekend tot het geboortjaar, gegevens van Teasdale en Owen 2005).



Figuur 14. Toelichting bij beperkende factoren. Als gelijktijdig alle factoren voor plantengroei optimaal zijn, zullen planten gemiddeld de grootste lengte bereiken.

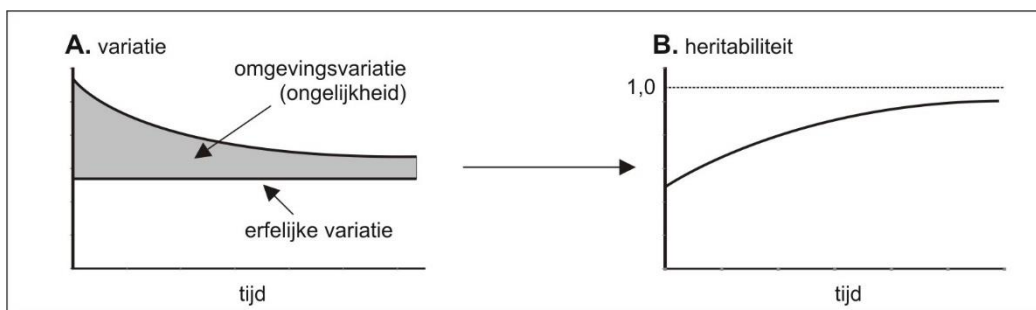
### 3. Oorzaken van lange-termijn veranderingen

#### Beperkende factoren en heritabiliteit

Bij de groei van planten en dieren hebben we steeds te maken met veel erfelijke en omgevingsfactoren. Voor landbouw en veeteelt probeerde men erfelijke eigenschappen en omgevingsomstandigheden optimaal te maken voor een maximale opbrengst.

**Omgevingsfactoren.** De Duitse plantkundige Carl Sprengel (1838) heeft als eerste de omgevingsfactoren voor planten systematisch on-

derzocht. Hij formuleerde het 'principe van het minimum'<sup>5</sup>: van de relevante omgevingsfactoren is er altijd één beperkende factor, d.i. de factor die vooral de groei beperkt doordat hij in onvoldoende mate aanwezig is. Die beperkende factor kan zijn één van vele mineralen, zonlicht of water. Verhoging van de beperkende factor leidt tot extra groei, terwijl verhoging van de andere factoren geen effect heeft (figuur 14). Als de eerste beperkende factor in voldoende mate aanwezig is, wordt een andere factor beperkend, totdat alle relevante factoren in optimale mate aanwezig zijn.



Figuur 15. Schematische illustratie van beperkende factoren voor een biologische variabele. Als nadelige omgevingsfactoren afnemen, neemt de waarde van de heritabiliteit toe.

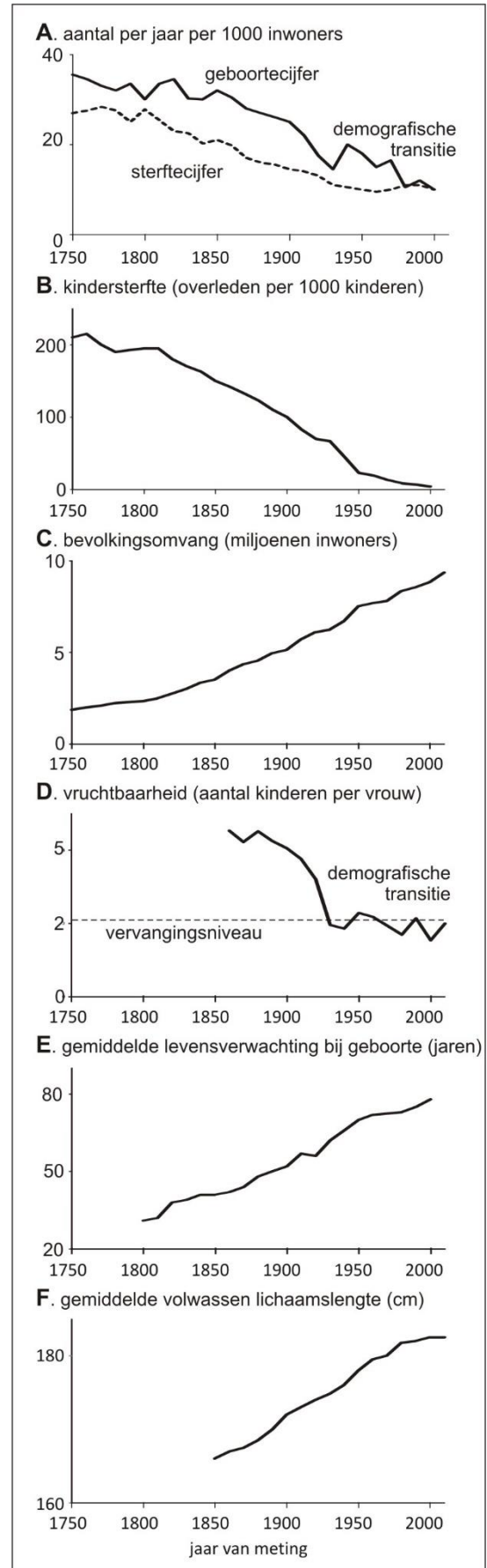
<sup>5</sup> Dit wordt ten onrechte 'Liebig's wet van het minimum' genoemd.

**Heritabiliteit.** De modellen van beperkende factoren zijn uitgewerkt voor landbouwgewassen en voor de veehouderij om de opbrengst te vergroten, maar die modellen zijn ook toepasbaar op de lengtegroei en het IQ van mensen. Juist zoals boeren proberen de uitwendige omstandigheden optimaal te maken, zo zullen overheden proberen de leefomstandigheden voor mensen te verbeteren. In het algemeen is een grote gemiddelde lichaamslengte een aanwijzing dat het goed gaat met een volk. Daarmee hebben overheden de omgevingsvariatie verkleind, en bij een vaste erfelijke variatie neemt dan de relatieve bijdrage van erfelijkheid toe, dus de heritabiliteit neemt toe (figuur 15).

### De demografische transitie

Malthus (1798) schetste het probleem dat ontstaat als de bevolking sneller groeit dan de voedselproductie. Dan zouden voedseltekorten, sterfte en sociale onrust ontstaan: de Malthusiaanse ineenstorting. Rond 1850 waren in Europa de geboorte- en sterftcijfers hoog (Hatton 2014). In Zweden zijn de langste reeksen betrouwbare data beschikbaar over allerlei demografische parameters. Figuur 16 toont gegevens over de toestand in Zweden van 1750 - 2010 over lichaamslengte, levensverwachting, sterfte e.d. Rond 1940 was er een verandering: toen kregen vrouwen gemiddeld zoveel kinderen dat de bevolking stabiel bleef; dat noemt men de 'demografische transitie'. In de jaren voor de demografische transitie worden meer kinderen geboren dan in een stabiele situatie kunnen overleven; er is dan veel concurrentie.

*Figuur 16. Demografische veranderingen in Zweden van 1750 - 2000. Er is sprake van een demografische transitie wanneer de verhouding tussen geboorte- en sterftcijfer verandert. Na deze transitie waren geboorte- en sterftcijfer ongeveer gelijk; de vruchtbaarheid van vrouwen was ongeveer gelijk aan het vervangingsniveau. Na een langdurige periode van voorspoed bereiken de levensverwachting en de volwassen lengte een maximale waarde. Helaas zijn de gegevens soms niet compleet, en liever had ik bij de horizontale as het geboorteaar en niet het jaar van meting gehad. (Gebaseerd op data van McKeown 1976 (population), Hill 1990, Sundin en Wilmer 2007, Hatton 2014.)*





Voorafgaande aan de demografische transitie waren er vooral kostwinners-gezinnen waar veel kinderen geboren werden en overleden. Tijdens de transitie is het aantal overlevende kinderen in een gezin groot en is de gezinsomvang groot. De kindersterfte nam af tot 1% rond 1975. Ook de geboortecijfers namen af, maar later dan de sterftcijfers. Gedurende enige tijd was dan het geboortecijfer hoger dan het sterftcijfer, dus in die tijd nam de bevolking toe. Na de demografische transitie worden ongeveer evenveel kinderen geboren als overleven; er is relatief weinig concurrentie. Na de demografische transitie waren de gezinnen kleiner en werden de middelen van bestaan van een gezin gedeeld door minder mensen, dus er was meer voor ieder kind. Na de demografische transitie waren er vooral twee-verdieners-gezinnen met weinig kinderen.

### 3.1. Lichaamslengte

Tabel 3 geeft een overzicht van de factoren die in verband zijn gebracht met lange-termijn veranderingen in lichaamslengte.

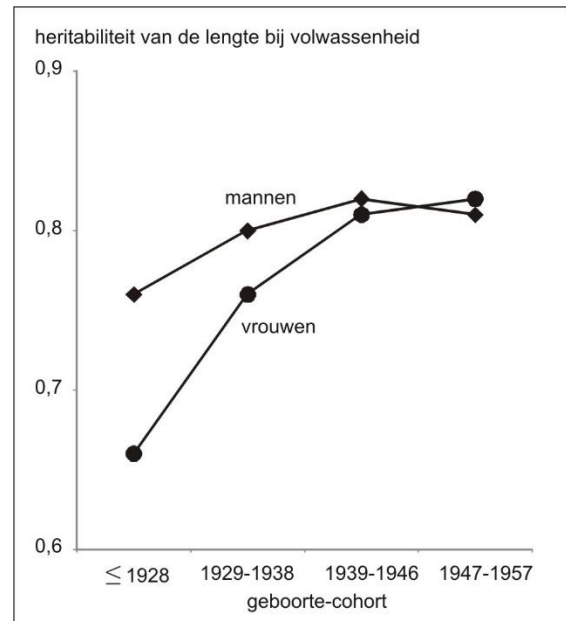
#### 3.1.1. Erfelijkheid

##### Heritabiliteit en inteelt

Voor de lichaamslengte van de huidige westerse mens blijkt erfelijkheid de belangrijkste factor te zijn. Bij Finse mannen en vrouwen nam de heritabiliteit van de volwassen li-

*Tabel 3. Factoren die de lange-termijn toename in de lichaamslengte van de laatste 300 jaar in westerse landen veroorzaakt kunnen hebben.*

Voedsel	Landbouwrevoluties
	Wetten voedselveiligheid
	Wereldwijde voedselimport
	Voedingsadviezen
Gezondheid	Eerste vaccinaties
	Riolering
	Vuilnis ophalen
	Pasteurisatie
	Vaccinaties verplicht
	Waterleiding
	Wetenschappelijke geneeskunde
	Koelkast
	Antibiotica
Materiële welvaart	Industriële revolutie
	Vakbonden
	Verbod kinderarbeid
	Leerplicht
	Arbeidsveiligheid
	Kleinere gezinnen
Toename van BNP	



*Figuur 17. Het verloop van de heritabiliteit voor lichaamslengte voor 4 cohorten Finse mannen en vrouwen: naarmate ze later geboren zijn, nam de heritabiliteit toe (gegevens van Silventoinen e.a. 2000).*

chaamslengte toe van 1928 tot 1957 tot boven 0,8, naarmate ze in een later cohort geboren waren (figuur 17, Silventoinen e.a. 2000, 2003, McEvoy en Visscher 2009). De waarde van heritabiliteit is nu zo groot, doordat in het westen de variatie door omgevingsinvloeden afgenomen is (zie tekstkader 'Sociale gelijkheid en heritabiliteit'). Mannen zijn langer dan vrouwen; ook dat wijst op een effect van erfelijkheid. Nakomelingen van neef/nicht-huwelijken zijn gemiddeld 3 cm korter dan de nakomelingen van niet-verwante ouders, wat een uiting van inteelt-depressie is (McQuillan e.a. 2012).

##### Genen

De heritabiliteit van de volwassen lichaamslengte van de mens is groot, maar het was lastig relevante genen te identificeren (Weedon en Frayling 2008, Perola e.a. 2009). We mogen verwachten dat zeer veel genen bij de lichaamslengte een rol spelen, want bij de lichaamslengte spelen voedselopname, voedselvertering, metabolisme en botgroei een rol, en dit zijn complexe processen die door veel genen beïnvloed worden. Naarmate er meer genen een rol spelen, is de invloed van de afzonderlijke genen kleiner en daardoor moeilijker aan te tonen <sup>6</sup>.

<sup>6</sup> Mutaties die lactase-behoud veroorzaken, worden in sectie 3.1.2. besproken.

### Sociale gelijkheid en heritabiliteit

Eigenschappen van levende organismen (het fenotype) komen tot stand door de erfelijke eigenschappen (het genotype) en de invloeden en interacties van de omgeving met het genotype. In hoofdstuk 3.1. toon ik dat hier geen tweedeling is tussen *nature* en *nurture*, maar dat 16 biologische en psychosociale factoren een relevante rol spelen.

In het huidige hoofdstuk worden historische veranderingen besproken, vooral over een periode van 300 jaar. Men bestudeert dan de relatieve bijdrage van allerlei factoren, in eerste instantie voor de lichaamslengte. In die periode van 300 jaar zijn er grote veranderingen in het westen in fysieke omgevingsfactoren, die over een breed front verbeteringen inhouden. Over die periode waren veranderingen in erfelijk factoren relatief klein, vergeleken met de grote veranderingen in fysieke omgevingsfactoren, want de periode duurde te kort voor grote erfelijke veranderingen, en er was hooguit zwakke selectie geweest. Als in de loop der tijd de omgevingsvariatie afneemt bij ongeveer gelijke erfelijke variatie zal daardoor de heritabiliteit van de lichaamslengte toenemen (figuur 15B). Als in de loop der tijden de omgevingsfactoren verbeteren en de sociale gelijkheid toeneemt, zal de gemiddelde lichaamslengte toenemen en de verdeling ervan smaller worden. Figuur 11 toont een dergelijk ontwikkeling van het IQ bij 7-jarige Spaanse jongens: het gemiddelde neemt toe en de verdeling wordt smaller.

Nu zijn er 180 genen geïdentificeerd die een rol spelen in de lichaamslengte van Europeanen; met deze 180 genen kon men de lichaamslengte met 76% nauwkeurigheid voorspellen (Aulchenko e.a. 2009, Grasgruber e.a. 2014, Liu e.a. 2014).

### De lengte van pygmeë-volken

Er zijn verschillen tussen volken in lichaamslengte. Het was lang de vraag of pygmeëen zo kort waren door erfelijkheid of ondervoeding. Ondervoeding speelt geen hoofdrol. Zo groeien jonge meisjes bij deze volken juist sneller dan hun leeftijdsgenoten in de USA, wat wijst op adequate voeding (Walker e.a. 2006); die meisjes houden daarna wel eerder op met groeien. Bovendien hebben de nakomelingen van kruisingen van pygmeëen met andere volken een lengte tussen beide ouders in (Perry en Dominy 2009). Pygmeëen die in hun DNA meer tekenen van vermenging met buurvölker vertonen, zijn gemiddeld langer (Becker e.a. 2011). De verre voorouder van allerlei pygmeë-volken was niet speciaal klein, maar die volken zijn in ieder gebied onafhankelijk van elkaar tot kleine mensen geëvolueerd (Migliano e.a. 2013). Bij pygmeë-volken zijn lage concentraties van groeihormoon en de insulín-like groeifactor-I gevonden (Davila e.a. 2002), wat ook wijst op een erfelijke oorzaak voor de korte lichaamslengte. Er zijn aanwijzingen dat deze mensen kleiner geëvolueerd zijn onder een selectiedruk dat een korte generatieperiode gunstig was, en dat gaat gepaard met een geringe lichaamslengte (Walker e.a. 2006, Perry en Dominy 2009).

### Erfelijkheid en lange-termijn verandering

De lange-termijn veranderingen in lengte worden niet of nauwelijks veroorzaakt door veranderingen in allel-frequenties (= evolutie).

Daarvoor zijn de lange-termijn veranderingen in lichaamslengte te groot en de periode is te kort voor grote veranderingen in allel-frequenties. Bovendien zijn er geen grote verschillen in vruchtbaarheid tussen lange en korte mensen. Wel prefereren vrouwen mannen die langer zijn dan zichzelf, en mannen prefereren kortere vrouwen (Buss 1990). In principe zou afname van inteelt kunnen leiden tot grotere lichaamslengte. Neef/nicht-inteelt gaf een gemiddelde afname in de lengte van de nakomelingen van 3 cm. Maar de frequentie van inteelt in westerse landen, en de gevolgen van inteelt op het nageslacht zijn te klein om de lange-termijn lengtetoeename te verklaren. Omdat erfelijkheid geen adequate verklaring vormt voor de grote lange-termijn veranderingen in de lichaamslengte, moeten de oorzaken van die lange-termijn veranderingen **in de omgeving gezocht worden**.

### 3.1.2. Voeding

#### Agrarische revoluties

In de geschiedenis van de mens waren ondervoeding en hongersnood frequent. Landbouw en veeteelt waren nuttig, maar geen garantie, want droogte, misoogsten, veeziekten en oorlogen konden tot hongersnood leiden. De volgende trends in verband met voedsel zijn relevant.

Rond het jaar 800 was er in West-Europa een landbouwrevolutie: Karel de Grote propageerde het drieslagstelsel. In de 16e en 17e eeuw waren er weer landbouwrevoluties:

1. het drieslagstelsel werd vervangen door een vierslagstelsel,
2. waardoor ook voor landbouwhuisdieren meer voedsel beschikbaar kwam,

**Historische lengtemetingen**

Lange tijd waren de grootste reeksen lengtemetingen metingen aan rekruten of dienstplichtigen voor het leger of van slaven. Dat leidde tot veel gegevens over een langere periode, maar men kon niet weten of dit representatieve metingen waren of dat bijvoorbeeld de kleinste mannen niet opgemeten werden omdat die bij voorbaat voor het leger waren afgekeurd. Bovendien betrof het uitsluitend metingen aan mannen. Later ging men in het westen alle pasgeboren baby's en opgroeiende kinderen opmeten, zodat er grotere en meer betrouwbare series ontstonden van mannen en vrouwen. In een Londens ziekenhuis waren alle gegevens van obducties bewaard van 35.000 mannen en vrouwen; dat leverde een schat aan historische gegevens. Ook kan men de lichaamslengte schatten aan de hand van oude Röntgenfoto's. Tenslotte ging men systematisch de lengte analyseren van de overblijfselen op oude kerkhoven of geïsoleerde graven. Door een combinatie van deze methoden krijgt men geleidelijk een totaalbeeld van de lichaamslengte van mensen in een bepaald gebied over een lange periode.

3. er werden zaai-, oogst- en dorsmachines uitgevonden,
4. systematisch werden betere landbouwgewassen en beter vee gekweekt,
5. de aardappel uit Amerika werd op grote schaal in Europa geïntroduceerd.

Er kwam meer voedsel beschikbaar, en de sterfte nam af (Snell 1985). Men claimt dat er door de landbouwrevolutie voldoende arbeiders beschikbaar kwamen voor de industriële revolutie. Halverwege de 19e eeuw kwam guano (gedroogde vogelpoep) op grote schaal als mest beschikbaar, en later kunstmest uit de chemische industrie.

**Voeding bij groeiende kinderen**

Voeding is bij kinderen een belangrijke beperkende factor voor groei. Bij de zuigelingenzorg worden lengte en gewicht van baby's bijgehouden. Als er afwijkingen zijn van de gemiddelde groei, kan dat wijzen op over- of ondervoeding. Er zijn varianten van verstoorde groei door onjuiste voeding:

- groeiachterstand (*stunting*): een opgroeiend kind is te kort voor zijn leeftijd;
- vermagering (*wasting*): een opgroeiend kind is te licht voor zijn lengte;
- overgewicht: een opgroeiend kind is te zwaar voor zijn lengte.

Er kan sprake zijn van kwantitatieve of kwalitatieve voedselachterstand. Men spreekt van ondervoeding als te weinig calorieën, eiwitten, essentiële vetten, vitaminen en mineralen opgenomen worden. Italiaanse rekruten waren gemiddeld langer, naarmate ze meer dierlijk eiwit aten (Ulizzi en Terrenato 1982). Ook tekorten aan jodium of vitamine D (door de voeding of tekort aan zonlicht) leiden tot een kortere lengte. Als jonge kinderen een groeiachterstand hebben, kunnen ze die groei deels inhalen door extra voeding of voedingssupplementen (Martorell en Habicht 1986). Tegenwoordig is in het westen de voedingstoestand zo goed, dat groeiachterstand door voedingstekort zeldzaam is, dat voedingssupplementen overbodig

zijn, en dat overgewicht een frequenter probleem is.

**Platteland versus steden**

Goede toegang tot dierlijke en plantaardig voeding gaf voordeel voor mensen op het platteland. Bovendien was op het platteland de bevolkingsdichtheid lager dan in steden met een lage kans op infecties. Het verschil in lichaamslengte bij mensen in steden en het platteland varieert sterk. Er zijn tijden en plaatsen waarin boeren langer zijn dan stedelingen, en omgekeerd. In USA en Australië waren gedurende lange tijd de boeren langer dan arbeiders of stedelingen (Fogel 1986, Whitwell e.a. 1997). Bij Japanse mannen geboren rond 1881 waren de mensen op het platteland 3 mm korter dan in steden; de gemiddelde lichaamslengte nam toe tot het cohort geboren in 1920. toename in lichaamslengte was groter in de steden dan op het platteland; toen waren mensen op het platteland gemiddeld 16 mm korter (Honda 1997).

**Voeding en lengtegroei**

Grasgruber e.a. (2014, 2016) hebben groot statistisch onderzoek gedaan over het verband tussen de lichaamslengte van mensen uit 105 landen verspreid over de hele wereld en voeding en andere sociaal-economische factoren. Tabel 4, geeft een samenvatting van hun bevindingen; de volgende punten zijn opvallend.

**Melk en melkproducten.** De lichaamslengte is het sterkst gecorreleerd met de inname van melk en melkproducten ( $r = 0,69 - 0,79$ ). Het belang van melk voor volken bleek uit verscheidene andere bevindingen. In het algemeen zijn volken met melkvee over de hele wereld relatief lang (Koepke en Baten 2008). De baby's van alle zoogdieren hebben een enzym, lactase, waarmee ze melksuikers (lactose) verteren. Volwassen dieren maken dit enzym niet meer aan; als ze dan toch melk drinken, worden ze ziek.

Tabel 4. Correlaties tussen de lichaamslengte van volwassen mannen met voedingsbestanddelen uit 105 landen verspreid over de hele wereld (gegevens van Grasgruber e.a. 2016; zie het artikel van Grasgruber voor de volledige gegevens).

Voeding	correlatie
Melk + melkproducten	0,79
Energie-inname (kcal)	0,73
Kaas	0,69
Aardappelen	0,68
Eieren	0,64
Varkensvlees	0,63
Rundvlees	0,59
Bewerkt vlees	0,47
Pluimvee	0,38
Tarwe	0,35
Boomnoten	0,29
Fruit	0,28
Zoetwatervis	-0,21
Oliehoudende gewassen	-0,24
Groenten (incl. soja)	-0,28
Rijst	-0,74

Maar er zijn verscheidene volken met melkvee waarvan de volwassenen wel melksuiker verdragen door mutaties waardoor ze het enzym lactase blijven aanmaken op volwassen leeftijd (dat noemt men lactase-behoud). Lactase-behoud komt voor in West-Europa, West-Afrika, Soedan en Saoedi-Arabië, maar in deze gebieden wordt lactase-behoud veroorzaakt door verschillende mutaties (Itan e.a. 2010). Bij volken met melkvee is lactase-behoud een nuttige eigenschap. Dat blijkt doordat bij die volken bijna alle individuen de mutatie hebben (Itan e.a. 2010), en uit de sterke correlatie (0,80) tussen lactose-tolerantie en lichaamslengte (Grasgruber e.a. 2016).

**Vlees.** De inname van vlees is sterk gecorreleerd met de lichaamslengte ( $r = 0,38 - 0,63$ ), maar minder sterk dan de inname van melkproducten). In het algemeen zijn volken met veeteelt relatief lang. In het midden van de 19e eeuw waren paardrijdende indianenvolken van de vlaktes van de Mid-West uitzonderlijk lang: gemiddeld 168 - 177 cm (Steckel en Prince 2001). Deze indianen waren gemiddeld 1 - 2 cm langer dan blanke soldaten in de USA, en 3 - 11 cm langer dan de blanken die toen in Europa leefden. Dat was opmerkelijk, want men meende dat de indianen in armoede leefden. De indianen hadden met hun paarden en jachtwapens voldoende goede techniek om bizonnen te doden. De indianen droogden bizonvlees tot

pemmikan, zodat ze alle seizoenen voedsel van hoge kwaliteit hadden.

**Aardappelen.** De inname van aardappelen is verrassend sterk gecorreleerd aan lichaamslengte ( $r = 0,68$ ). Wellicht hebben aardappelen meer voedingswaarde dan traditioneel wordt aangenomen.

**Plantaardige eiwitten.** Het verband tussen de inname van plantaardige eiwitten en lengtegroei is grillig (tabel 4). Speciaal bij plantaardige eiwitten spelen regionale verschillen een rol. Vooral in het westen eten mensen tarwe, en dat is positief gekoppeld aan de lichaamslengte ( $r = 0,35$ ). De inname van rijst is verrassend sterk negatief gecorreleerd aan lichaamslengte ( $r = -0,74$ ). Wellicht is rijst op zich niet negatief, maar in Zuidoost-Aziatische landen wordt veel rijst gegeten, en daar leven toevallig kleine volken, en wellicht aten deze mensen rijst in plaats van ander voedzaam voedsel

### Voedselkennis

Vanouds selecteerden onze voorouders hun voedsel op basis van traditie en eigen ervaringen. Na 1900 konden biochemische bevindingen de basis vormen van een wetenschappelijke voedingsleer. Maar aanvankelijk was het moeilijk om wetenschappelijk onderbouwde kennis over voeding te verwerven. Na 1953 werd in Nederland de informatie, via 'de schijf van vijf' verspreid. De laatste decennia wordt in het westen voedselkennis verspreid door scholen en de media, ook naar mensen met lage sociaal-economische status (SES). Dat verbetert de volksgezondheid. Maar er wordt ook onjuiste informatie over voeding verspreid, en niet-wetenschappelijk onderbouwde diëten.

### Voedselveiligheid

Voedselveiligheid bestaat uit twee aspecten.

1. De **keuze** van het juiste voedsel. Verscheidene vruchten, wortels, paddenstoelen en dieren zijn giftig. Dat vergt grondige kennis bij mensen die uit de natuur eten. Wanneer men voedsel betreft via goed gecontroleerde winkels, speelt dat probleem niet meer.
2. **Microbiologische veiligheid.** Vlees, vis en groente kunnen besmet zijn met bacteriën, schimmels, protozoën en wormeneieren. Deze produceren gifstoffen en kunnen mensen infecteren. De consumenten in het westen dragen bij aan voedselveiligheid door vries- en koelkasten om voedsel microbiologisch verantwoord te bewaren, en zij hebben meer kennis om het voedsel microbiologisch veilig te bereiden.

**Zijn dierlijke eiwitten werkelijk superieur aan plantaardige eiwitten?**

De inname van dierlijke eiwitten in melk(producten) en vlees dragen het meest bij tot de lichaams-lengte. Dat heeft wetenschappelijke, voedingskundige en milieukundig consequenties.

1. **Wetenschappelijk.** Extra onderzoek is nodig om te bezien in hoeverre de correlaties van Grasgruber e.a. (2014, 2016) wijzen op causale verbanden.
2. **Voedingskunde.** Zijn er naast vitamine B12 nog andere bestanddelen die dierlijk voedsel superieur maken? Uitsluitend plantaardige voeding zonder extra aanvulling is riskant voor baby's, en leidt bij adolescenten tot groeiachterstand (Sanders en Manning 1992, Dagnelie en VanStaveren 1994, Ferrara e.a. 2017). Om die nadelige gevolgen te vermijden moet de plantaardige voeding zorgvuldig zijn samengesteld, en aangevuld met supplementen. De resultaten van Grasgruber e.a. (2014, 2016) wijzen erop dat melk/kaas/eieren/vlees toch extra gunstige gevolgen hebben bovenop plantaardige voeding. Het is de vraag of die gunstige gevolgen ook optreden door bestanddelen van melk/kaas/eieren/vlees toe te voegen aan veganistische voeding.
3. **Milieukundig.** Consumptie van melk en vlees is een grotere belasting van het milieu dan het eten van plantaardige eiwitten. Is het mogelijk om optimaal voedsel te combineren met een geringe milieubelasting?

**Melk versus vlees.** Melk en melkproducten bevorderen de lengtegroei meer dan vlees. Bij zoog-dieren is melk geëvolueerd om groei te bevorderen, terwijl spieren (vlees) geëvolueerd zijn voor beweging en niet om roofdieren te voeden <sup>7</sup>.

Rond 1900 zijn er wetten gekomen voor de voedselveiligheid (UK 1875, USA 1906, Nederland 1916). In moderne westerse landen is de voedselketen (productie, transport en winkels) microbiologisch fundamenteel verbeterd, inclusief (soms irrelevante) informatie over houdbaarheid.

**3.1.3. Mortaliteit en infecties****Infectieziektes**

Eeuwenlang waren infectieziektes zoals pokken, tyfus, cholera, tuberculose, malaria en infecties met diarree, belangrijke doodsoorzaken voor kinderen en volwassenen <sup>8</sup>. En als kinderen hier niet aan overleden, belemmerden infecties bij kinderen de groei, doordat ze de voedselinname of -absorptie verstoren of leiden tot verlies van voedingsstoffen bij diarree (Stephensen 1999). Personen die pokken gehad hebben, zijn gemiddeld 1 - 2 cm korter dan mensen in vergelijkbare situaties die nooit pokken gehad hebben (Steckel 2009).

**Hygiëne en bestrijding van infecties**

**Overdekte riolen** verminderen het infectierisico. Overdekte riolen waren al aanwezig in de Indus-vallei (2600-1900 BCE), in China tijdens de Zhou dynastie (1046-256 BCE) en in het oude Rome. Lange tijd werd in Europa het land bemest met uitwerpselen van mensen; dit laatste leidde tot extra infectieziektes. Halverwege de 19e eeuw begon men in Europese steden overdekte riolen aan te leggen, waardoor menselijk uitwerpselen gescheiden werden van

voedselproductie. Toen er overdekte riolen waren, kwamen minder gevallen van tyfus, cholera en andere infectieziektes voor.

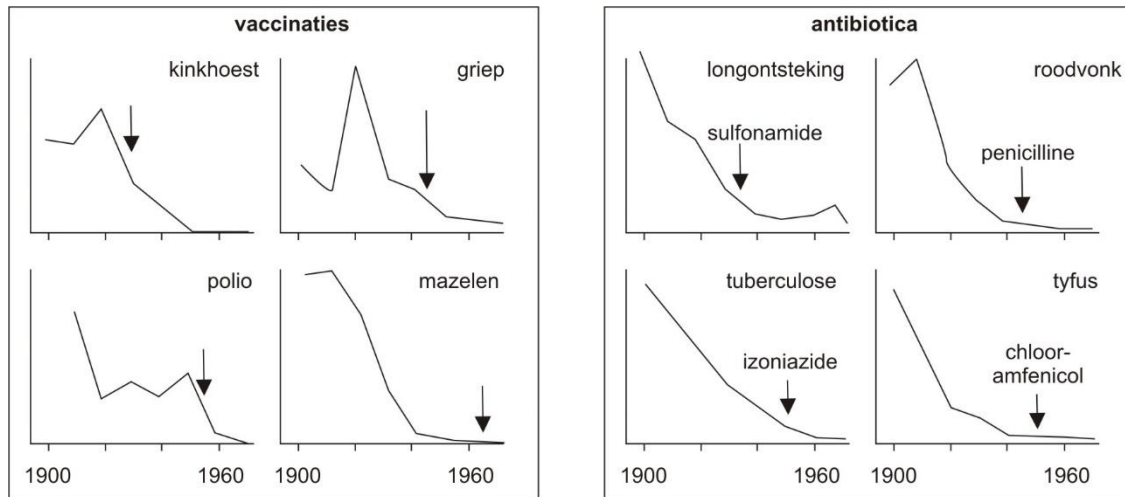
**Vaccinatie.** De virusziekte pokken was eeuwenlang de doodsoorzaak van 10% - 20% van de bevolking in West-Europa. In 1798 ontdekte Jenner dat 'vaccinatie' met koepokken bescherming tegen pokken bood. Dankzij vaccinatie is pokken uit de wereld verdwenen. Vanaf 1957 was er in Nederland gratis, vrijwillige vaccinatie tegen difterie, kinkhoest, tetanus en polio. Dit leidde tot een spectaculaire vermindering van deze ziektes, zelfs bij mensen die niet gevaccineerd waren, want die profiteerden van 'kuddebescherming'.

**Schoon drinkwater.** De microbiologische kwaliteit van drinkwater was lang een probleem, zeker in een tijd zonder riolen en zonder wetenschappelijke microbiologische kennis. Vanaf 1853 werd in Amsterdam schoon water geleverd dat onder de duinen gewonnen was. In 1949 was 75% van de Nederlandse gemeentes op een waterleiding aangesloten. Er kwamen ook wetten die de kwaliteit van het leidingwater regelden. In Nederland moet leidingwater de kwaliteit van drinkwater hebben. Schoon leidingwater was een belangrijke bijdrage in het terugdringen van infectieziektes.

**Hygiëne.** Door de ontdekkingen van Semmelweiss in 1847 en Pasteur in 1860 kon geleidelijk een wetenschappelijke medische microbiologie ontstaan. Het belang van isolatie, hygiëne, ontsmettingen en pasteuriseren werd duidelijk. Ook dat heeft infectieziektes sterk teruggedrongen.

<sup>7</sup> Deze teleologische zinnen kunnen ook (omslachtig) causaal geformuleerd worden.

<sup>8</sup> Uiteraard is een infectieziekte een omgevingseffect, maar er zijn ook erfelijke componenten of mensen besmet worden (special issue voor infectieziektes *Human Genetics* 2020; 139, issue 6-7).



Figuur 18. In het westen nam tussen 1900 en 1970 de frequentie van infectieziekten af, voordat vaccinaties of antibiotica werden toegepast.

**Antibiotica.** Het eerste echte antibacteriële middel, penicilline, werd in 1928 door Fleming ontdekt. Sindsdien zijn veel andere antibiotica ontdekt, die vele levens gered hebben.

**Voedselveiligheid.** De microbiologische veiligheid van voedsel is in de vorige alinea besproken.

#### Kindersterfte

Gedurende 200 jaar nam in Europa de kindersterfte af (figuur 16). Rond 1850 stierf in Europa 10% - 30% van de levend geboren baby's binnen één jaar; rond 1920 was dit gehalveerd, rond 1980 was dit ongeveer 1% (Hatton 2014). In de USA stierf in 1900 1,6% van de baby's binnen één jaar; in 1970 was dit 0,2% (Malina 1979). In landen met een geringe kindersterfte is de gemiddelde volwassen lichaamslengte groter: "in rijke landen wordt de lichaamslengte van volwassenen goed voorspeld door de babysterfte." (Deaton 2007). Men zou kunnen denken: als veel zwakke kinderen in leven blijven, blijft daardoor een zwakker, minder gezond volwassen cohort over. Maar het gevolg is precies omgekeerd: lage kindersterfte gaat juist gepaard met grote lichaamslengte. Men zou ook kunnen denken: als veel kinderen sterven, blijven er in het gezin meer middelen van bestaan over voor de overlevende kinderen. Maar het gevolg is precies omgekeerd: lage kindersterfte gaat juist gepaard met grote lichaamslengte. Al met al zijn lage kindersterfte en grote lichaamslengte gevolgen van dezelfde factor: voorspoed.

McKeown (1976a,b) heeft laten zien dat de sterfte door de gevaarlijkste infectieziekten afnam, en ook sterfte door ondervoeding en babydoed. McKeown concludeerde dat de sterfte niet primair afgenomen is door verwor-

venheden van de medische wetenschap, want de sterfte door infectieziekten was al afgenomen voordat vaccinaties en antibiotica breed werden gebruikt (McKeown 1976a b, figuur 18). Wel is het aannemelijk dat moderne medische interventies hebben bijgedragen tot de recente verdere stijging van de levensverwachting (Mackenbach 1996).

#### 3.1.4. Sociaal-economische factoren

##### Correlatie met sociaal-economische factoren

Bij een groot onderzoek in 105 landen, verspreid over de hele wereld was de gemiddelde lichaamslengte van volwassen mannen gekoppeld aan allerlei macro-economische en sociaal-economische factoren (tabel 5). De meeste correlaties zijn middelgroot tot groot (0,50 – 0,80, Grasgruber e.a. 2014, 2016). Het is de kunst te zien hoe deze sociaal-economische verbanden in causaal verband staan met lichaamslengte, maar er zijn vaak plausibele relaties.

- **BNP per inwoner.** In eerste instantie zou men vermoeden dat de lichaamslengte gekoppeld was aan het BNP per inwoner. Maar dat betreft een vrij zwak verband (0,30). Dit verband is vrij zwak doordat er grote verschillen binnen landen in ongelijkheid (Gini-index) zijn. Er is een positief verband tussen gelijkheid in een land en de lichaamslengte ( $r = 0,51$ ). De relaties van andere sociaal-economische parameters met lichaamslengte zijn sterker dan met BNP.
- **Human Development Index (HDI).** De HDI is een statistische parameter voor een land die is samengesteld uit de levensverwach-

ting, het opleidingsniveau en het BNP per inwoner. Er is een grote positieve correlatie (0,80) tussen de HDI en lichaamslengte.

- De **gezondheidsuitgave per inwoner** is vrij sterk gekoppeld aan lichaamslengte ( $r = 0,60$ ).
- **Ontwikkeling.** Allerlei parameters voor ontwikkeling zijn gerelateerd aan de lichaamslengte (tabel 5). De lichaamslengte was groter in landen met een lage kindersterfte; dit was een sterk verband ( $r = 0,73$ ). Er is een middelgroot verband met urbanisatie ( $r = 0,58$ ). In ontwikkelde landen krijgen vrouwen gemiddeld minder kinderen (een lagere vruchtbaarheid); en dat gaat gepaard met een grotere gemiddelde lichaamslengte ( $r = 0,64$ ).

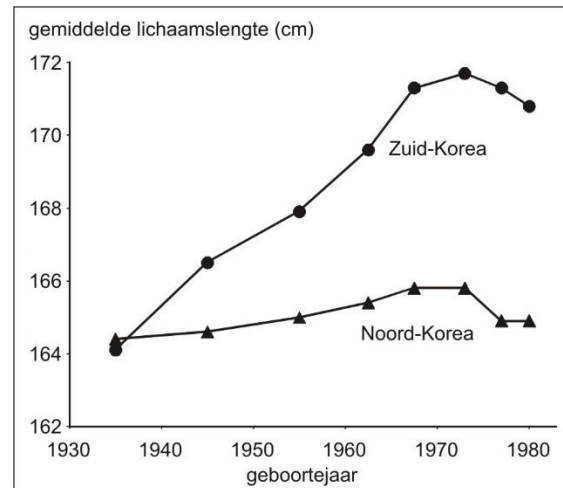
### Verschillen tussen arm en rijk

Afhankelijk van het land zijn er kleine of grote verschillen in inkomen tussen mensen. Kinderen van 0 - 24 maanden uit rijke families in Iran volgden de groeicurven van de UK en de USA, terwijl kinderen uit arme gezinnen gemiddeld kleiner waren dan de kleinste 3% uit de rijke landen (Amirhakimi 1974). Steeds vindt men dat mensen uit arme groepen kleiner zijn dan mensen uit rijke groepen.

Naarmate de financiële verschillen groter zijn, zijn ook de lengteverschillen groter. Italiaanse rekruten waren gemiddeld langer, naarmate hun vader meer verdiende (Ulizzi en Terrenato 1982). De lengte van kinderen en volwassenen is ook positief gecorreleerd met de opleiding van de ouders (Bielicki e.a. 1981). Mensen uit grotere gezinnen zijn gemiddeld korter dan mensen uit kleine gezinnen. Vooral naarmate men meer jongere broers of zussen had, was de lengte korter (Kuh en Wadsworth 1989). Verschillen tussen arme en rijke groepen worden vooral veroorzaakt door verschillen in voeding en gezondheid.

Tabel 5. Correlaties tussen de lichaamslengte met sociaal-economische factoren uit 105 landen verspreid over de hele wereld (gegevens van Grasgruber e.a. 2016; zie het artikel van Grasgruber voor de volledige gegevens).

Sociaal-economisch	
BNP per inwoner	0,30
Gezondheidsuitgave per capita	0,60
Kindersterfte (< 5 j)	-0,73
Totale vruchtbaarheid	-0,64
Urbanisatie	0,58
Ongelijkheid (gini)	-0,51
Human development index	0,80
Lactose tolerantie (fenotype)	0,80



Figuur 19. Het verloop van de gemiddelde lichaamslengte van volwassen mannen die tussen 1935 en 1980 in Noord- en Zuid-Korea geboren zijn (gegevens van Pak 2004).

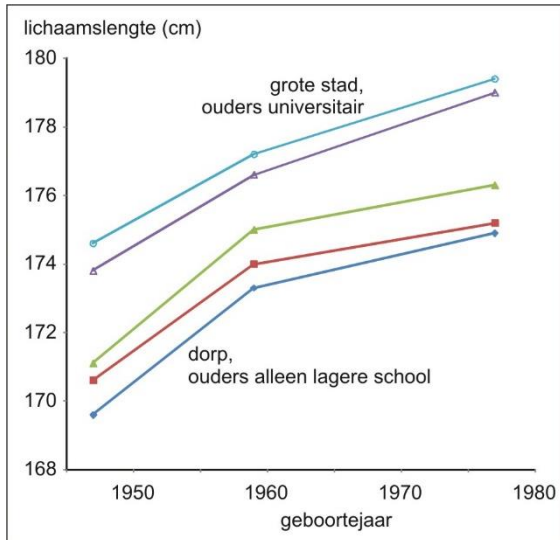
### Economische ontwikkeling

Er is een vrij zwak positief verband tussen de gemiddelde lichaamslengte in een land en het bruto nationaal product (BNP), al is er ook een grote spreiding (Baten en Blum 2012). Koreanen die rond 1935 in het noorden en zuiden geboren waren, hadden gemiddeld dezelfde lengte, maar daarna nam de lengte in het rijke Zuid-Korea toe met 7 cm, terwijl de lengte in het arme Noord-Korea hetzelfde bleef (figuur 19, Pak 2004).

In Oost- en West-Duitsland leefde hetzelfde volk, maar de gemiddelde lichaamslengte was in het arme Oost-Duitsland 1 - 1,5 cm korter dan in het rijke West-Duitsland (Komlos en Kriwy 2002). De gemiddelde lichaamslengte nam toe in westerse landen, maar niet in gebieden met geringe economische ontwikkeling zoals Afrika ten zuiden van de Sahara, achterstandsgebieden in Mexico en delen van India (Bielicki 1986).

### Verloop in Polen en de USA

Niet altijd gaat grotere welvaart gepaard met grotere gelijkheid. In Polen was er van 1947 - 1977 een toename in de lengte van alle groepen, terwijl het verschil tussen de groepen gelijk bleef (figuur 20, gegevens van Bielicki e.a. 1997, ontleend aan Hauspie e.a. 1997). In sommige landen worden alle groepen langer, zonder dat de ongelijkheid in lengte afneemt. Figuur 21 is een illustratie van het verloop van de lichaamslengte van blanke rekruten voor verschillende bevolkingsgroepen over een langer periode in de USA (Costa en Steckel 1997). In de USA zijn blanke boeren steeds gemiddeld een lange groep geweest. Maar er

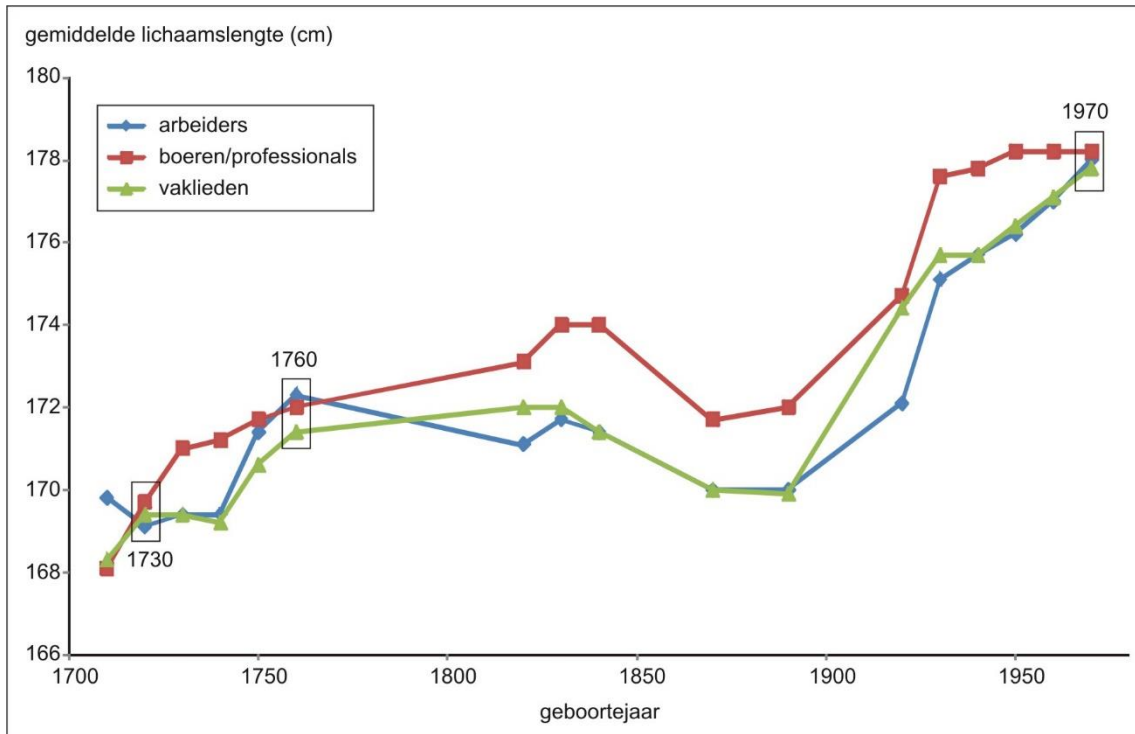


*Figuur 20. Het verloop van de lichaamslengte van Poolse mannen die geboren zijn tussen 1947 en 1977. Er zijn hier 5 groepen onderscheiden op basis van urbanisatie (klein dorp tot grote stad) en de opleiding van de ouders. In die periode blijft het verschil tussen de groepen hetzelfde (gegevens van Bielicki e.a. 1997, ontleend aan Hauspie e.a. 1997).*

waren fluctuaties met periodes van groei en van krimp. Figuur 21 toont 3 cohorten uit de geboortejaren 1730, 1760 en 1970 met kleine verschillen tussen de beroepsgroepen. Dit wijst op periodes met meer sociale gelijkheid.

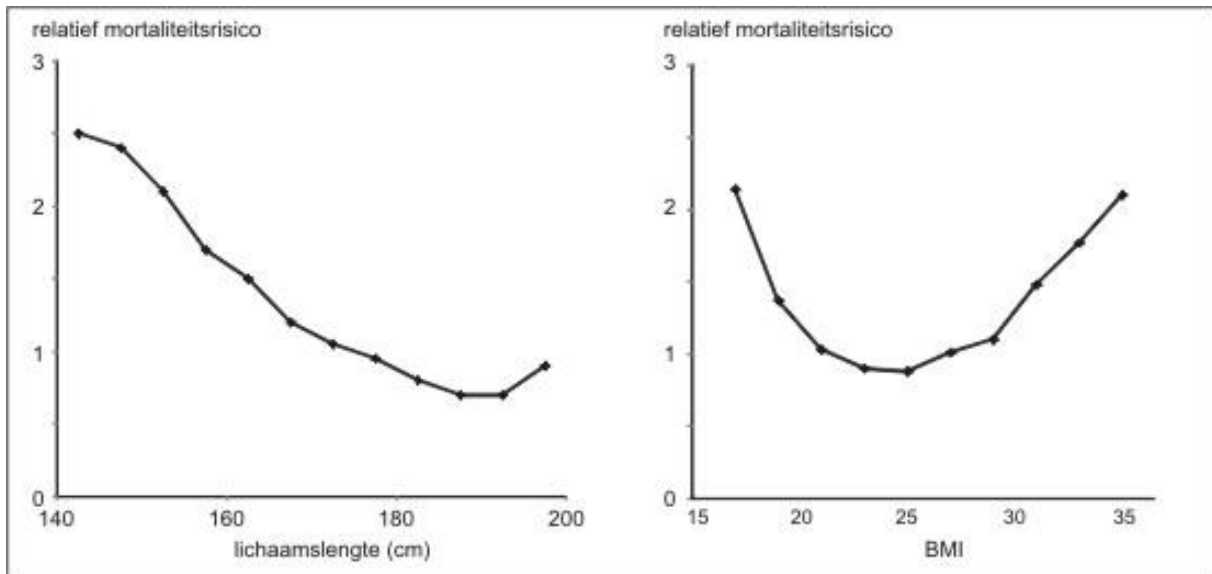
### Sociale gelijkheid

Tijdens de eerste decennia van de industriële revolutie was er in Engeland grote sociale ongelijkheid, en een groot verschil in de volwassen lichaamslengte tussen arbeiders en rijke Engelsen. In het UK was er traditioneel een groot verschil tussen sociaal-economische klassen. Kinderen van handwerkers waren korter dan kinderen van niet-handwerkers (Kuh e.a. 1991). In het UK was er reeds bij 5-jarigen verschil in lengte tussen rijke en arme districten van ongeveer 2 cm (Floud en Harris 1997). Door de komst van vakbonden en door allerlei sociale maatregelen zijn sinds de industriële revolutie de verschillen in welvaart tussen de klassen afgenomen. Er kwamen wetten over een minimuminkomen voor werkenden. In ontwikkelde landen is medische zorg ook toegankelijk geworden voor mensen met een laag inkomen. In die tijd is de gemiddelde volwassen lengte van mensen met een lage SES toegenomen.



*Figuur 21. Het verloop van de lichaamslengte van blanke rekruten uit 3 beroepsgroepen in de USA van 1720 - 1970, gebaseerd op gegevens van Costa en Steckel (1997). De gegevens van boeren en professionals zijn samengenomen. De rechthoeken bij 1730, 1760 en 1970 markeren tijden waarin de lengteverschillen tussen deze beroepsgroepen klein zijn.*





Figuur 22. Het verband tussen lichaamslengte en BMI en de mortaliteit (gegevens van mannen in Noorwegen, Waaler 1984).

In de USA was de groeiachterstand minder, maar ook daar vooral in de lagere SES-klassen. In de cohorten schoolkinderen van 1920 en 1930 in Oslo waren de kinderen van hogere klassen gemiddeld langer dan de kinderen van de lagere lagen, maar in de cohorten van 1955 en 1970 was geen verschil meer (Brundtland e.a. 1980). Kleine of geen lengteverschillen tussen sociale klassen weerspiegelen sociale gelijkheid.

Bij een vergelijking van mensen binnen ontwikkelde en ontwikkelingslanden bleek dat de rijkere mensen langer waren (Bielicki 1986, Zervas e.a. 1986). Dit verschil was er al bij jonge kinderen (Amirhakimi 1974, Larnkjaer e.a. 2006, Gohlke en Woelfle 2009). In ontwikkelingslanden kwam veel groeiachterstand voor, maar vooral in de lagere SES-klassen (Seidell e.a. 2006). Er zijn verschillen tussen ontwikkelingslanden: de sociale gelijkheid is in sommige landen vrij groot en in andere relatief laag. De lengteverschillen waren klein (2 - 2,5 cm) in relatief egalitaire landen (Hong Kong, Brazilië, Costa Rica), maar veel groter (7 - 12 cm) in landen met grote ongelijkheid zoals Nigeria, Guatemala, India (Martorell en Habicht 1986). In ontwikkelingslanden was de gemiddelde lengte van mensen met hoge SES toch lager dan van de blanken in de USA.

#### Uitzonderlijke situaties

Bij sommige volken zijn de mensen 'te lang voor hun omstandigheden'.

**Zwarte slaven.** Er waren opmerkelijke bevindingen bij de zwarte slaven in de USA in de 18e en 19e eeuw. Het bleek dat de zwarte

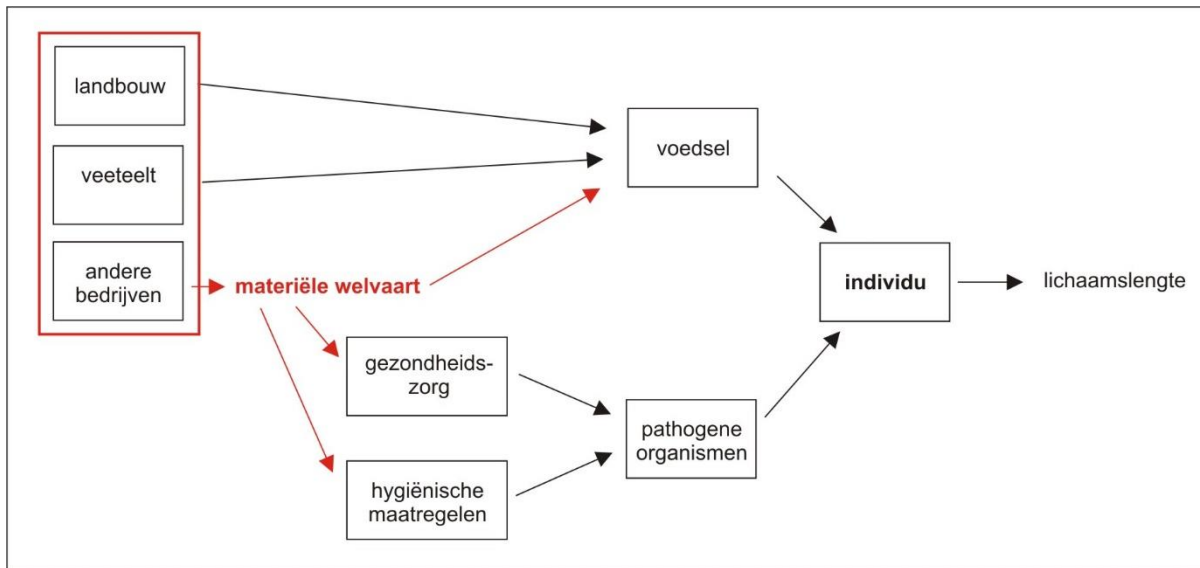
slaven nauwelijks korter waren dan de Euro-Amerikanen, en langer dan verscheidene blanke volken van die tijd in Europa (Margo en Steckel 1982). Vrije Afro-Amerikanen waren langer dan zwarte slaven. Afro-Amerikanen in de middenklasse waren ongeveer 5 cm langer dan in lagere inkomensklassen (Schutte 1980). Vermoedelijk is er bij Bantoe-volken in Afrika en hun afstammelingen in de USA een aanleg voor een grotere lengte dan bij blanken.

In **Afrika** is er veel armoede, infectieziekten en een hoge kindersterfte. Toch leven er in Afrika veel relatief lange mensen. Veel native Africans zijn 'te lang voor hun leefomstandigheden' (Deaton 2007). Er zijn nog geen empirische gegevens voor het erfelijke potentieel voor lichaamslengte van de Afrikaanse volken. Maar *native Africans* zouden vermoedelijk langer worden dan blanken als zij gedurende lange tijd in dezelfde voorspoed zouden leven als de Europeanen de laatste 150 jaar (zie ook Schutte 1980).

#### 3.1.5. De lengtegroei van de mens

##### Is een grote lichaamslengte gewenst?

Het blijkt dat langere mensen gemiddeld een hogere levensverwachting hebben, behalve de allerlangste 8% (figuur 22). De lichaamslengte is het gevolg van erfelijke en omgevingsfactoren. Materiële welvaart en optimale voeding, gezondheidszorg en hygiëne zijn gewenst, en een grote lichaamslengte is daar een gevolg van. Een grote lichaamslengte is een teken van gunstige omstandigheden.



Figuur 23. Directe en indirect invloeden op de lichaamslengte (in rood de invloeden van een toename in materiële welvaart).

### Het erfelijk lengtepotentieel van een volk

Het is nu mogelijk om op basis van empirie te besluiten wanneer de mensen van een volk of een land de maximale lengte voor hun genetisch potentieel bereikt hebben. Daartoe moet de toestand van de beperkende factoren zodanig zijn, dat de volwassen lichaamslengte een plateau bereikt. Dat plateau is inmiddels bij verscheidene NW-Europese volken bereikt, want de gemiddelde lengte neemt niet verder toe bij mensen geboren na 1970/1980. Vervolgens moet men voor dat volk in de tijd van het plateau de heritabiliteit meten, om te controleren of er nog onbekende, maar relevante omgevingsfactoren zijn. Bij verscheidene NW-Europese volken is nu de heritabiliteit van de volwassen lichaamslengte zeer groot ( $> 0,80$ , figuur 17). We kunnen concluderen dat deze Europese volken de maximale gemiddelde lengte voor hun genetisch potentieel bereikt hebben.

### Lichaamslengte, welvaart en langdurige voorspoed

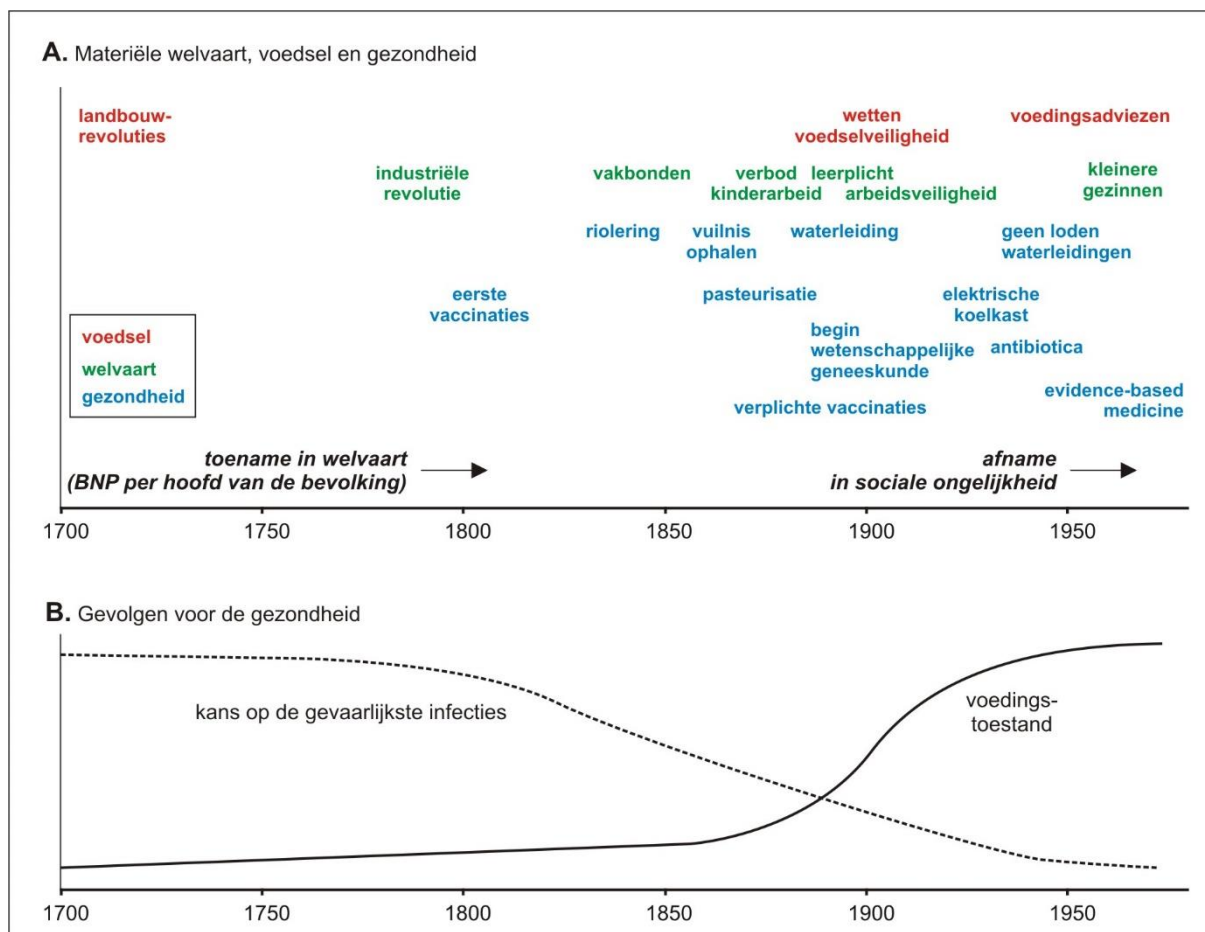
We zien in afzonderlijke ontwikkelde landen dat de gemiddelde lichaamslengte toeneemt over een periode van 150 – 300 jaar. De factoren die een directe invloed op de lichaamslengte hebben, zijn voeding en afwezigheid van infectieziektes (figuur 23, Tanner 1987, 1992). Alle factoren die de voeding kwalitatief en kwantitatief verbeteren en infectieziektes terugdringen, leiden indirect tot een grotere gemiddelde lichaamslengte.

“Lichaamslengte is nu algemeen geaccepteerd als een nuttige maat voor voorspoed van mensen.” (Steckel 2009, p. 1, Fogel 1986, Floud e.a. 2011, Baten en Blum 2012). Hier zoek ik de oorzaken van de lange-termijn toename in lichaamslengte niet in afzonderlijke factoren, maar in het totale patroon: een grote gemiddelde lichaamslengte van een volk is een blijk van **langdurige voorspoed** (Grasgruber e.a. 2014, 2016). Dat is een overkoepelende term voor een gunstige ontwikkeling van voeding, gezondheid en materiële welvaart gedurende enkele generaties (figuur 24). Bovendien moet er voldoende sociale gelijkheid zijn zodat ook de groepen met een lage SES in de welvaart kunnen delen.

## 3.2. Hersengrootte

### Heritabiliteit van hersengrootte

Bij recente metingen van het hersenvolume met MRI vond men bij tweelingen in het westen zeer hoge waarden voor de heritabiliteit (0,90 - 0,97, Bartley e.a. 1997, Pennington e.a. 2000, Baaré e.a. 2001). De huidige waarde van de heritabiliteit is echter een momentopname. Dit stuk bespreekt veranderingen over een periode van 100 jaar. De sociale gelijkheid was 100 jaar geleden geringer, daarom mogen we aannemen dat toen de heritabiliteit van hersengrootte kleiner was (zie tekstkader ‘Sociale gelijkheid en heritabiliteit’). De oorzaken van de toename in hersengrootte zijn niet expliciet onderzocht. De meest eenvoudige verklaring



Figuur 24. Sociale, economische, technische, medische en juridische factoren die de laatste 300 jaar in het westen een rol spelen voor de voedingstoestand (rood), de welvaart (groen) de preventie van gevaarlijke infecties (blauw), en uiteindelijk de gemiddelde lichaamslengte van een volk.

voor de lange-termijn toename in het hersengewicht is dat daarvoor dezelfde oorzaken gelden als voor de lichaamslengte.

### 3.3. Ontwikkeling van baby's en peuters

#### Oorzaken van de lange-termijn toename in DQ

De lange-termijn toename in het DQ en in rekenvaardigheden kan men proberen te verklaren door biologische en psychosociale factoren.

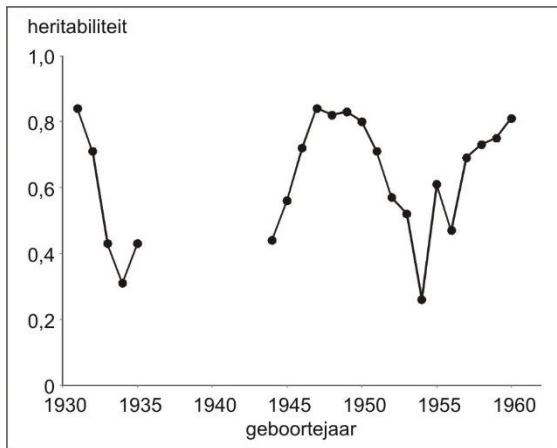
**Biologische factoren.** Reeds bij 2-jarigen is er een lange-termijn toename in lichaamslengte en hersengewicht (zie boven). Bovendien leidt beter drinkwater, betere hygiëne, betere voeding en riolering tot een betere ontwikkeling van baby's (Ngure e.a. 2014).

**Psychosociale factoren.** Mogelijke psychosociale oorzaken voor de toename in DQ zijn een betere babyzorg en meer aandacht voor individuele kinderen doordat de gezinnen kleiner geworden zijn.

**Langdurige voorspoed.** De motorische en cognitieve ontwikkeling van jonge kinderen is in het westen op de lange-termijn verbeterd. Deze toename kwam voor bij kinderen voordat ze aan het onderwijs deelnamen. De lange-termijn toename in DQ van een volk wordt vooral veroorzaakt door dezelfde factoren als de lange-termijn toename in lichaamslengte, dus door langdurige voorspoed.

### 3.4. Oorzaken van lange-termijn veranderingen in IQ

**Erfelijke veranderingen zijn geen oorzaak** Het IQ van de huidige westerse mensen wordt vooral veroorzaakt door erfelijke factoren; in het westen is de heritabiliteit van het IQ nu groter dan 0,80 (hoofdstuk 2.3.). Er is slechts één lange tijdsreeks van de heritabiliteit van IQ, gemeten met dezelfde test, en wel van Noorse mannen geboren tussen 1931 en 1935, en tussen 1944 en 1960 (figuur 25, Sundet e.a. 1988). Er zijn onverwacht grote verschillen. Sundet e.a. "zijn terughoudend om dit aan te



**Figuur 25.** De heritabiliteit van het IQ, gemeten met dezelfde test, bij Noorse mannen die tussen 1931 en 1935, en tussen 1944 en 1960 geboren zijn (Sundet e.a. 1988). Dit is gebaseerd op gegevens van alle tweelingen die voor militaire dienst getest zijn.

nemen als een definitieve aanwijzing voor systematische lange-termijn trends in de heritabiliteit van IQ scores." De daling bij mannen geboren in de dertiger jaren zou verklaard kunnen worden door een grotere ongelijkheid tijdens de crisisjaren. Maar Sundet e.a. hebben geen verklaring voor de lage waarden voor mannen geboren tussen 1951 en 1956. Voor mannen geboren in 1960 geldt een heritabiliteit van het IQ rond 0,80, ongeveer hetzelfde als de waarden voor de huidige tijd in Nederland. De lange-termijn toename van het IQ wordt niet veroorzaakt door veranderingen in allelfrequenties (= evolutie). Daarvoor zijn de lange-termijn veranderingen in IQ te massief en de periode te kort voor grote veranderingen in allelfrequenties. Bovendien krijgen hoger geschoolde vrouwen gemiddeld minder kinderen, dus zou men een daling van het IQ verwachten (zie tekstkader 'Flynn versus eugenetica'). Inteelt kan leiden tot slechter dan gemiddeld nageslacht (inteelt-depressie) maar een afname in inteelt kan hooguit een klein deel van de lange-termijn toename in IQ verklaren, want daarvoor is de inteelt-depressie te klein (tabel 5), en de frequentie van inteelt te laag. Erfelijke veranderingen kunnen zo'n massieve toename in IQ niet veroorzaken. De oorzaak van de veranderingen in IQ **moet men in de omgeving zoeken.**

### Psychosociale omgevingsfactoren

Gerichte psychosociale interventies om het IQ van jonge kinderen uit achtergestelde groepen te verhogen, verhoogden het IQ met enkele punten (Jensen 1998, p. 333-344). De volgende psychosociale omgevingsfactoren zijn

voorgesteld als verklaring voor de lange-termijn toename in IQ.

**Betere scholing** voor de hele populatie veroorzaakt een stijging in het gemiddelde IQ van de populatie (Blair e.a. 2005). Bij een vergelijking tussen landen, bleek het gemiddelde IQ hoger in landen met een beter onderwijssysteem ( $r = 0,71 - 0,75$ , Daniele en Ostuni 2013). In Noorwegen bleek dat 2 jaar langere scholing voor de hele bevolking weliswaar leidde tot een gemiddelde hoger IQ, maar slechts van 0,3 IQ-punt (Brinch en Galloway 2012). Na een vergelijking van 81 landen concludeerde Marks (2010): "Het Flynn-effect is een artefact, dat veroorzaakt wordt door een grotere geletterdheid." Maar deze conclusie van Marks is onjuist, want:

- de toename is groter in *fluid g*, die vooral gekoppeld is aan probleem-oplossen, of aan inductie en deductie, dan in *crystallized g*, die vooral gekoppeld is aan leren en scholing;
- de toename in non-verbale onderdelen (van WAIS en WISC) is groter dan in de verbale onderdelen;
- het Flynn-effect treedt vooral op bij de non-verbale Raven test.

**Andere houding tijdens testen.** Omdat in de loop der tijden mensen meer aan testen gewend zijn die binnen beperkte tijd uitgevoerd moeten worden, hebben ze geleerd om:

1. snel de items in te vullen waarover ze denken zeker te zijn,
2. langer te denken over de andere items,
3. en bij twijfel in ieder geval te gokken.

Dat doen proefpersonen inderdaad bij testen die in een bepaalde tijd voltooid moeten worden, en daarmee bereiken ze hogere scores (Must en Must 2013, Pietschnig e.a. 2013). Maar het Flynn-effect treedt ook op bij testen zonder tijdslimiet (Flynn 1990).

**'Multipliers'.** Dickens en Flynn (2001) formuleerden de paradox dat de omgeving een grote invloed zou hebben op IQ, terwijl de heritabiliteit van IQ groot is, en de omgevingsinvloed klein. Zij meenden dat er invloed van 'multipliers' was:

- een 'individuele multiplier': intelligente personen zoeken cognitieve stimulatie en dat zou hun IQ verhogen;
- een 'sociale multiplier': andere personen zijn belangrijk voor de cognitieve ontwikkeling: als de sociale omgeving een hoog gemiddeld IQ heeft, zou dat het IQ van andere leden stimuleren.

Dit zijn psychosociale invloeden, die in het algemeen het IQ met enkele punten verhoogden (Jensen 1998), maar de lange-termijn verhoging van het IQ is veel groter, tot 28 IQ-punten.

**De suggesties van Flynn**

Flynn (2007) geeft een lijst van factoren die mogelijk bijdragen tot de lange-termijn toename in IQ:

1. betere scholing,
2. betere IQ testen,
3. de huidige omgeving is ingewikkelder en daardoor cognitief meer stimulerend,
4. betere kinderopvang,
5. meer zelfvertrouwen bij het invullen van de test,
6. 'multipliers' (Dickens en Flynn 2001):
  - een 'individuele multiplier': intelligente personen zoeken cognitieve stimulatie en dat vergroot hun IQ,
  - een 'sociale multiplier': als de sociale omgeving een hoog gemiddeld IQ heeft, stimuleert dat het IQ van andere leden,
7. betere voeding,
8. erfelijkheid (heterosis, minder inteelt).

Ik ben van mening dat de punten 1 t/m 6 ook bijdragen tot de lange-termijn toename in het gemiddelde IQ. Maar volgens mij wordt die toename vooral veroorzaakt door verbetering van de voeding en de gezondheid, toename van de materiële welvaart, en afname van de ongelijkheid. Dat ging ook gepaard met een toename in lichaamslengte en hersengewicht.

**Biologische omgevingsfactoren**

Voor de grote lange-termijn toename in het IQ zijn enkele biologische omgevingsfactoren relevant.

**Voeding.** Bij een vergelijking van allerlei landen waren vooral eiwit/energie-tekort, bloedarmoede en vitamine-A-tekort sterk gecorreleerd met IQ ( $r = 0,61 - 0,70$ , Daniele en Ostuni 2013). Personen die in hun jeugd ernstig ondervoed geweest zijn, scoren slechter op allerlei testen van intellectueel functioneren (Craivoto en Arrieta 1986).

**Infecties.** Hoe meer parasitaire belasting mensen hebben, hoe lager hun gemiddeld IQ; dat is gevonden binnen de USA en over de hele wereld (Eppig e.a. 2010, 2011, Katan e.a. 2013, Daniele en Ostuni 2013). Dat gold vooral voor tropische ziektes, geslachtziekten, ziektes met diarree en worminfecties. Personen die malaria gehad hebben, hebben minder intellectuele vaardigheden en lagere schoolprestaties (Fernando e.a. 2010).

**Lood in drinkwater.** Tot 1945 waren in Nederland de waterleidingen van de gemeentes en in huizen van lood. Toen werd ontdekt dat lood schadelijk is. De maximaal toegestane concentratie voor drinkwater werd sindsdien 50 nM (10 µg/l). Te veel lood in het bloed leidt tot concentratiestoornissen en een lager IQ. Bij loodconcentraties in het bloed tussen 0,1 en 1,5 µM was het gemiddelde IQ 2 punten lager bij iedere verdubbeling van de loodconcentratie (Pocock e.a. 1994, Lanphear e.a. 2005). De loden waterleidingen werden vervangen door koperen. Verlaging van de loodconcentratie van het drinkwater in het westen heeft ongetwijfeld bijgedragen tot een verhoging van het IQ.

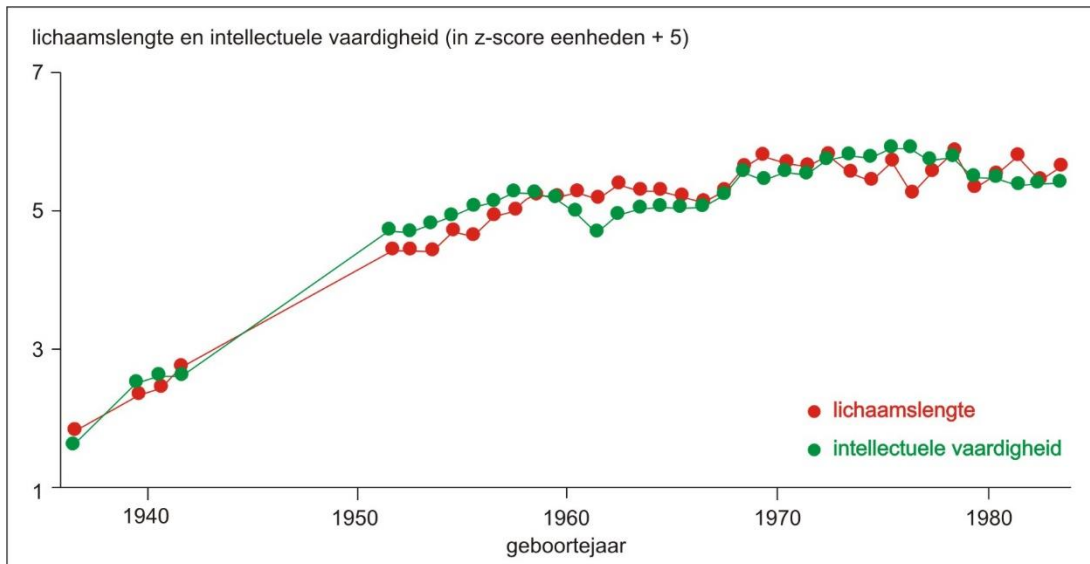
**Lood in benzine.** Lange tijd werd lood (tetraethyllood) aan benzine toegevoegd om het 'pingelen' te voorkomen. Lood in de uitlaatgasen is schadelijk voor de mens. Vanaf 1990 wordt lood in benzine in steeds meer landen verboden.

**Complicaties rond de geboorte** zijn sterk gekoppeld aan IQ ( $r = 0,64 - 0,77$ , Daniele en Ostuni 2013). Ongetwijfeld is dit ook relevant voor de lichaamslengte, maar dat is niet expliciet onderzocht.

**Ziektes van de moeder** zijn zeer sterk gekoppeld aan IQ ( $r = 0,81 - 0,88$ , Daniele en Ostuni 2013). Het causale verband is hier niet duidelijk: betreft dit erfelijke ziektes of infecties (biologisch), of kon de moeder door ziekte niet optimaal voor de kinderen zorgen (psychosociaal), of kregen moeders die erfelijk meer weerstand hadden, ook gezondere kinderen. Ongetwijfeld zijn ziektes van de moeder ook relevant voor de lichaamslengte, maar dat is niet expliciet onderzocht.

**Het erfelijk IQ-potentieel van een volk**

Het is nu mogelijk om op basis van empirie te besluiten wanneer de mensen van een volk of een land het maximale gemiddelde IQ voor hun genetisch potentieel bereikt hebben. Daar toe moet de toestand van de beperkende factoren zodanig zijn, dat het IQ van volwassenen een plateau bereikt. Hier heb ik voorgesteld dat die beperkende factoren vooral voeding, gezondheid en materiële welvaart zijn. Het gemiddelde IQ van een volk behaalt alleen zijn maximale waarde, als afzonderlijke mensen hun maximale IQ kunnen bereiken; dus als er voldoende gelijkheid in materiële welvaart is. Het lijkt erop dat verscheidene Europese volken nu het plateau voor IQ bereikt hebben.



Figuur 25. Het verloop van de lichaamslengte en het score voor intelligentie bij dienstplichtigen in Noorwegen uitgedrukt in z-scores. Beide scores volgen hetzelfde verloop, wat wijst op dezelfde onderliggende oorzaken (Voor deze figuur is het testjaar omgerekend tot het geboortjaar, gegevens van Sundet e.a. 2004).

Vervolgens moet men voor dat volk in de tijd van het plateau de heritabiliteit meten, om te controleren of er niet relevante, maar nog onbekende omgevingsfactoren zijn. Bij Europeanen en Euro-Amerikanen is nu de heritabiliteit van het volwassen IQ hoger dan 0,80. We kunnen concluderen dat deze volken het maximale gemiddelde IQ voor hun genetisch potentieel bereikt hebben.

In dit hoofdstuk concludeer ik dat een volk na enkele generaties aanhoudende voorspoed het maximale IQ voor zijn erfelijke aanleg kan bereiken. Tussen 1948 en 2002 bedroeg die toename in het westen wel 28 IQ-punten (Raven).

#### Geringe en grote omgevingsinvloed?

Dickens en Flynn (2001) formuleerden de volgende paradox. "Veel verschillende onderzoeken tonen dat vooral genen de verschillen tussen individuen in IQ veroorzaken, en dat de invloed van de omgeving gering is. Toch zijn de toenames in IQ zo groot dat ze wijzen op enorm krachtige omgevingsfactoren. Hoe kan de omgeving tegelijkertijd zo zwak en zo krachtig zijn?" (Dickens en Flynn 2001, Flynn 2007, p. 10). Dit leek een paradox, omdat Dickens en Flynn vooral aan psychosociale omgevingsfactoren dachten, en de invloeden daarvan op IQ zijn inderdaad gering. Maar historisch/biologische omgevingsfactoren hebben een grotere invloed.

## 6. Lange-termijn veranderingen

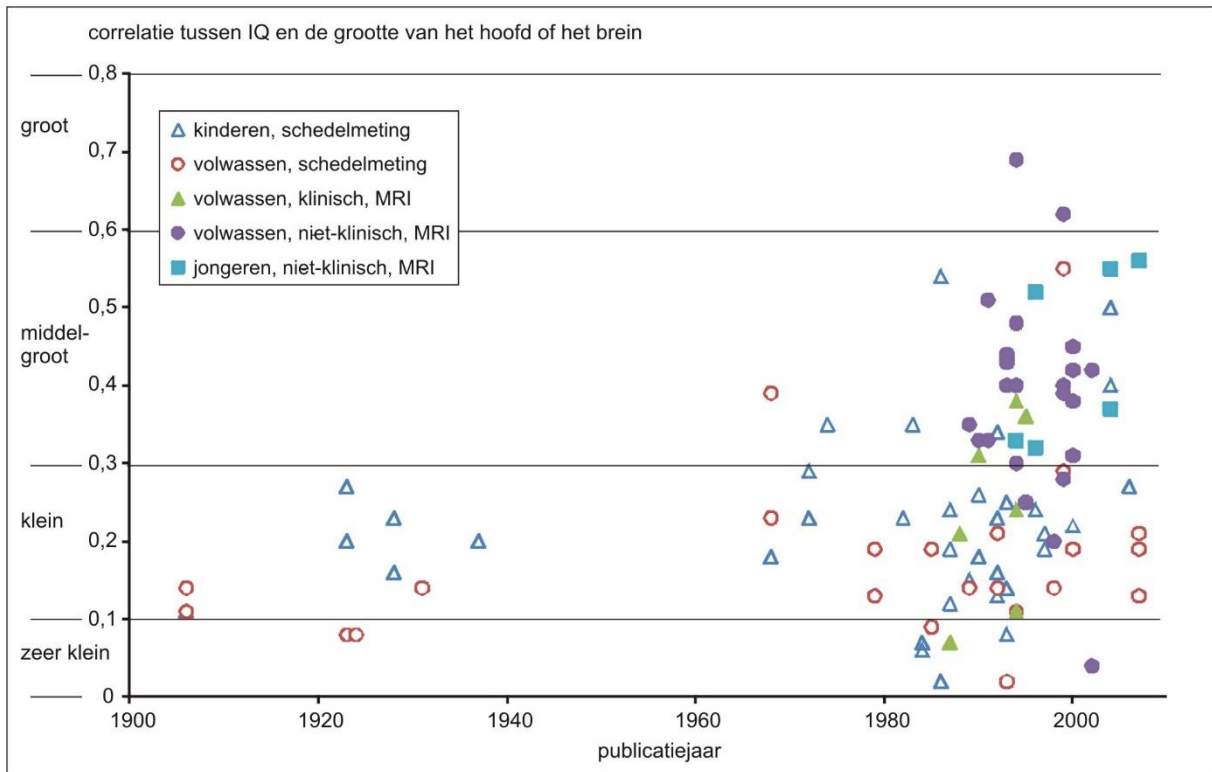
### Argumenten voor dezelfde oorzaken

Hier verdedig ik de theorie dat de lange-termijn veranderingen in lichaamslengte, hersengrootte, DQ en IQ in westerse landen grotendeels dezelfde oorzaken hebben. In Guatemala waren kinderen in achtergestelde buurten kleiner, en hadden een lager IQ dan kinderen in rijke buurten (Mansukoski e.a. 2020). Verscheidene eerdere auteurs hebben de overeenkomsten gemeld tussen de veranderingen in lichaamslengte, hersengrootte, DQ en IQ (Lynn 1989, 1990, 2009, Colom e.a. 2005, Gale 2005, Woodley of Menie 2016). Deze oorzaken moeten verwijzen naar concrete dingen (zie tekstkader "Een abstractie kan geen actor zijn"). Die oorzaken zijn betere voeding, betere gezondheid, meer materiële welvaart die relatief gelijk verdeeld was.

Het patroon van toename en afvlakking in lichaamslengte en IQ is hetzelfde in de tijd voor verscheidene westerse landen (figuur 25, Sundet e.a. 2004). In die tijd zijn de hersenen groter geworden; de oorzaken daarvan worden nog onderzocht (hoofdstuk 7.2.).

### Leidt een groter brein tot meer intelligentie?

De hersenen van de mens zijn een factor 3 groter dan de hersenen van onze naaste verwanten, chimpansee en bonobo. Er is een groot verschil in de intelligenties van mensen en chimpansees.



Figuur 26. De correlatiecoëfficiënt tussen IQ en schedel/hersengrootte, zoals bepaald met schedelmeting of MRI. Deze figuur is gebaseerd op gegevens van Rushton en Ankney (1996, 2009).

“Onze intelligentie is ontstaan door ons grotere brein. Niemand betwijfelt dat als mens en chimpansee vergeleken worden.” (van Dongen 1998, p. 2127).

Ook tussen mensen correleren verschillen in hersengrootte met verschillen in IQ. Als men voor 1990 het verband tussen IQ en hersengrootte wilde bestuderen, gebruikte men hoofdomtrek als maat voor hersengrootte; daarmee vond men lage correlaties (tussen 0,1 en 0,2). Maar hoofdomtrek is een slechte maat voor hersengrootte. Na 1990 kon men de hersengrootte bij levende mensen bepalen met *magnetic resonance imaging* (MRI). Met MRI vond men grotere correlaties (tot 0,7) tussen hersengrootte en IQ, zowel bij jongeren als bij volwassenen, en zowel bij patiënten als bij gezonde proefpersonen (figuur 26, Rushton en Ankney 1996, 2009). Een groter brein is geen garantie voor een hoge intelligentie: er zijn mensen met abnormaal grote hersenen en een gestoorde hersenwerking.

De causale keten is onderbouwd: langdurige voorspoed houdt in goed voedsel, weinig infecties, goede gezondheidszorg en een redelijk gelijke verdeling van de materiële welvaart. Langdurige voorspoed → groter lichaam → grotere hersenen → hoger IQ.

### Het belang van scholing

Hierboven is verdedigd dat scholing op zich het IQ hooguit gering verhoogt. Maar scholing heeft verstrekkende indirecte gevolgen. Beter scholing leidt ook tot betere landbouwkundige kennis en voedselkennis in een land, en dat leidt weer tot betere voeding en gezondheid, waardoor de toename van de lichaamslengte en IQ versterkt werd.

Ook kan betere scholing leiden tot innovatie en een beter bestuur van bedrijven en landen, en daarmee tot extra materiële welvaart. Scholing voor iedereen is belangrijk voor de lange-termijn voorspoed van een volk of een land.

### Het IQ-potentieel van volken

Er is een groot verschil tussen landen en volken in het gemiddelde IQ. Tussen 1948 en 2002 is in het westen het Raven's IQ met 28 punten gestegen, en het Wechler's IQ voor kinderen (WISC) met 18 punten. De belangrijkste oorzaken van die stijging waren betere voeding, betere gezondheid, grotere materiële welvaart, grotere gelijkheid en betere algemene scholing (d.i. langdurige voorspoed). In westerse landen hebben mensen die na 1970/1980 geboren zijn, gemiddeld het maximale IQ voor hun erfelijke materiaal bereikt.

### Een abstractie kan geen actor zijn

Verscheidene sociaal-economische modellen bevatten abstracte parameters die correleren met lichaamslengte, zoals het BNP per inwoner, kindersterfte, gemiddeld IQ per land, onderwijskwaliteit, enz. Correlaties tussen dergelijke abstracte parameters worden soms geduid als causaal. Maar het is merkwaardig te stellen dat bijvoorbeeld een lage mortaliteit een grote lichaamslengte veroorzaakt (of andere woorden voor veroorzaken). Het is merkwaardig te zeggen *“De toenames in IQ over de generaties worden veroorzaakt door afnames in de variantie in het onderste deel van de verdeling.”* (Colom e.a. 2005). In dit stuk heb ik de oorzaken van de lange-termijn toename in IQ gemeld; zo'n toename gaat ermee gepaard dat er minder personen met laag IQ voorkomen, en dit leidt meestal tot een kleinere spreiding (of standaard deviatie).

Na een analyse van causaliteit (hoofdstuk 10.2.), concludeer ik dat men alleen in de wereld van de dingen helder over oorzaken en gevolgen kan spreken. Dingen hebben eigenschappen en zijn in opeenvolgende toestanden. De begintoestand geeft met de natuurwetten een causale maar probabilistische verklaringen van de veranderingen in de wereld van de dingen. Mogelijke oorzaken moeten afgeleid zijn uit fysische of fysiologische theorieën. De ontwerper van *path analysis*, Sewall Wright, *“benadrukt dat de combinatie van kennis van de correlaties met kennis van de causale verbanden [...] iets heel anders is dat het afleiden van causale verbanden uit correlaties. [...] Vóórkenning van de causale verbanden is een eerste vereiste.”* (Wright 1923 p. 240). Een causale verklaring van de lange-termijn veranderingen in lichaamslengte moet voortbouwen op de fysieke factoren die een rol spelen bij de groei van individuen: genen, voeding en ziektes. De afname van sterfte kan geen oorzaak zijn van een grotere lichaamslengte, maar de fysieke factoren die deze lagere sterfte veroorzaakten, kunnen ook een oorzaak zijn van de lange-termijn toename in de lichaamslengte.

### Volken in Afrika

In Afrikaanse landen is nu het gemiddelde IQ tot 40 punten lager dan in het westen. Dit moet een artefact zijn, want in het westen zijn mensen met een IQ van 60 ernstig gehandicapt, terwijl we in Afrika niet zo'n handicap zien. Allerlei historische, sociale en biologische factoren zijn in Afrika ongunstig voor het behalen van een hoog IQ. In het westen steeg het IQ met 18 - 28 punten sinds 1948, maar toen waren in het westen de omstandigheden al veel beter dan in Afrika nu. Daarom denk ik dat het IQ in Afrika in principe meer kan stijgen dan de 18 - 28 punten in het westen.

Sommige onderzoekers speculeren dat er uiteindelijk nauwelijks verschil in IQ zal zijn tussen volken in Afrika en het westen (Wicherts e.a. 2010a,b), terwijl anderen speculeren dat er een verschil zal blijven (Lynn 2010a,b, Rushton 2010).

### Tijden van langdurige voorspoed

Er is een positief verband tussen welvaart, gelijke verdeling, IQ, gezondheid en levensverwachting in het westen (Kanazawa 2006, Daniele en Ostuni 2013). We spreken hier over een periode van 100 - 300 jaar. Over die periode was er weinig evolutie in termen van veranderingen in allel-frequenties, want de periode was daarvoor te kort, en er was te weinig

selectiedruk ten gunste van lange lichamen en hoge IQ's. Zowel voor de lichaamslengte als voor het IQ zal over deze periode de erfelijke variatie ongeveer gelijk gebleven zijn, terwijl de omgevingsvariatie afnam (meer gelijkheid). Daardoor nam de heritabiliteit toe, en ook de gemiddelde waarde van lichaamslengte of IQ nam toe, terwijl de spreiding afnam (tekstkader 'Sociale gelijkheid en heritabiliteit'). Men zocht de oorzaken van lange-termijn verandering in lichaamsgroei en IQ vooral in bio-medische of psychologische factoren, maar het betreft ook sociologie en geschiedkunde. Het gaat niet alleen over voeding, maar ook over sociale gelijkheid, discriminatie en onderdrukking. Het gaat er ook over hoe de samenleving is ingericht met riolering en waterleiding, met gezondheidszorg, met regels en wetten, met vakbonden en scholen.

In de loop van de wereldgeschiedenis hebben volken en landen periodes van bloei, stilstand en achteruitgang meegemaakt. In een episode van langdurige voorspoed neemt de welvaart, gezondheid en veiligheid van de bevolking toe. Als een overheid dan extra geld uitgeeft aan gezondheidszorg en scholing, en gelijkheid bevordert, kan dat een periode van bloei veroorzaken voor alle lagen van de bevolking, die kan leiden tot grotere gemiddelde lichaamslengte en een hoger gemiddeld IQ.



---

<b>3</b>	<b>Erfelijkheid, leren, rijping of verstand</b>	101
	3.1. Reflexen, instinct, spontaan gedrag	105
	3.2. Leren	137
	3.3. Rijping van gedrag	169
	3.4. Persoonlijkheid bij mensen en dieren	191
	3.5. Intelligenties bij dier en mens	211
	3.6. Mensen zijn ook irrationeel	257

## Inleiding

*Het is mogelijk de gevolgen van erfelijkheid, leren, rijping en verstand experimenteel te onderscheiden.*

De rol van erfelijkheid, leren, rijping en intelligentie in gedrag dient steeds empirisch getoetst te worden. Dit staat in onderstaande tabel.

	erfelijk	aangeleerd	rijping	intelligentie
simpele reactie op simpele stimulus (reflex); bij pasgeboren individuen	+	-	-	-
simpele reactie op simpele stimulus (reflex); bij alle (de meeste) individuen van de soort	+	-	+	-
complexe reactie op complexe stimulus (instinct); bij alle (de meeste) individuen van de soort	+	-	+	-
vertoont gedrag pas na eerdere blootstelling (leren)	+	+	-	-
lost simpel probleem op	+	-	-	-
lost complex probleem op	+	-	-	+
imiteert simpel gedrag	+	-	-	-
imiteert oplossing voor probleem	+	+	-	+

Het onderscheid in erfelijkheid, leren, rijping en intelligentie is een ideaaltypisch onderscheid, maar door dit onderscheid kunnen we verschillende oorzaken van gedrag beter begrijpen.

### Erfelijkheid

Er zijn voorbeelden van erfelijke stimulus/-responsie koppelingen:

- koppelingen tussen een simpele stimulus en een simpele reactie (= reflex) die reeds bij de geboorte en het hele leven daarna voorkomen, zoals de kniepeesreflex en de pupil-lichtreflex;
- koppelingen tussen een simpele stimulus en een simpele reactie die bij de geboorte voorkomen, maar daarna verdwijnen: neonatale reflexen zoals de handgrijpreflex en de Moro- en Babinski-reflexen;
- koppelingen tussen complexere stimuli en complexere reacties; dat noemt men instinctieve gedragingen.

Het blijkt dat er gedragsverschillen tussen soorten zijn. In hoofdstuk 3.1. bespreek ik het soorteigen gedrag van dieren en mensen, zowel het 'spontaan' gedrag als gedrag als reactie op een stimulus. Ook bespreek ik het fundamenteel onderscheid tussen positieve en negatieve stimuli, en de reacties daarop: naderen of vermijden.

### Leren

Het is erfelijk dat het zenuwstelsel zo in elkaar zit dat mensen en dieren herhaaldelijk voorkomende verbanden nu eenmaal vastleggen:

- er zijn erfelijke verschillen tussen soorten wat, wanneer en met welke zintuigssystemen individuen leren,
- er zijn erfelijke verschillen tussen individuen van een soort hoe snel en hoe goed ze leren.

Het blijkt dat het gedrag van mensen en dieren verandert door eerdere ervaringen. In hoofdstuk 3.2. bespreek ik meer uitgebreid allerlei leerprocessen bij mensen en dieren. Het blijkt dat er bij dieren veel verschillende gespecialiseerde leersystemen actief zijn.

### Rijping

Rijping op zich gebeurt grotendeels 'vanzelf': het wordt veroorzaakt door erfelijke neurale en hormonale systemen. Voor rijping is het belangrijk dat het individu in een redelijk normale omgeving opgroeit. Voor rijping zijn er sensitieve periodes: periodes waarin individuele dieren (1) blootgesteld zijn aan bepaalde stimuli, (2) bepaald gedrag heeft uitgevoerd, en (3) bepaalde leerinhouden verworven heeft. Voorbeelden van rijping zijn de taalverwerking in de vroege jeugd, en het ontstaan van volwassen sociaal en seksueel gedrag tijdens de adolescentie.

Het blijkt dat het gedrag van jonge mensen en dieren geleidelijk verandert. In hoofdstuk 3.3. geef ik voorbeelden van soorteigen gedrag dat pas enige tijd na de geboorte ontstaat. Dit noemt men meestal rijping; het is steeds de vraag of oefenen en leren hier ook een rol spelen, of dat de ontwikkeling 'van binnenuit' komt.

**Persoonlijkheid**

Het blijkt dat er gedragsverschillen tussen individuen van één soort zijn, los van eerdere ervaringen van die individuen. Die verschillen bespreek ik in hoofdstuk 3.4. Bij mensen noemt men dit persoonlijkheid, temperament of karakter.

**Intelligentie**

Mensen en dieren vinden oplossingen voor nieuwe problemen. Als mensen of dieren nieuw, doelgericht, complex, niet-instinctief gedrag vertonen dat ze niet met *trial-and-error* verworven hebben, spreken we van intelligent gedrag. Er zijn erfelijke verschillen tussen individuen van één soort, en tussen diersoorten in de mate van intelligentie.

Het blijkt dat er gedragsverschillen tussen individuen van één soort zijn door verschillen in intelligentie tussen die individuen. In hoofd-

stuk 3.5. bespreek ik de intelligenties bij dieren, op basis van empirische gegevens.

**Ook irrationeel**

Het blijkt dat mensen zich ook systematisch irrationeel gedragen (hoofdstuk 3.6.). Het is onbekend of dergelijk gedrag ook bij dieren voorkomt. Ik bezie hoe het irrationeel gedrag van mensen in de evolutie tot stand gekomen kan zijn.

Om deze processen te begrijpen, bespreek ik de rollen van erfelijkheid, rijping, persoonlijkheid, leren en intelligentie eerst afzonderlijk. Bij de bespreking blijkt dat in de meeste gedragingen verscheidene factoren een rol spelen. Zo komt leren steeds tot stand door erfelijke\*, gespecialiseerde leersystemen. Om de invloeden van al deze factoren te begrijpen, dienen ze eerst afzonderlijk besproken te worden.



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

Paul A.M. van Dongen © 2021

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

#### Samenvatting

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

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

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

#### Samenvatting

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

#### 1. Inleiding

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

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

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

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

## 2. Wat is erfelijk?

### Wetenschappelijke erfelijkheidsleer

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

### DNA wordt overgeërfd

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

### Eigenschappen, organen en gedrag

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

### Erfelijke eigenschappen

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

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

### Geen tweedeling, maar wel een 16-deling

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 'Erfelijk' versus 'aangeboren'

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

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

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

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

## 2.2. Het aantonen van een rol van erfelijkheid

### Afzonderlijke genen

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

### Kinderen lijken op hun ouders

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

Hierbij moet men bedacht zijn op enkele complicaties.

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

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

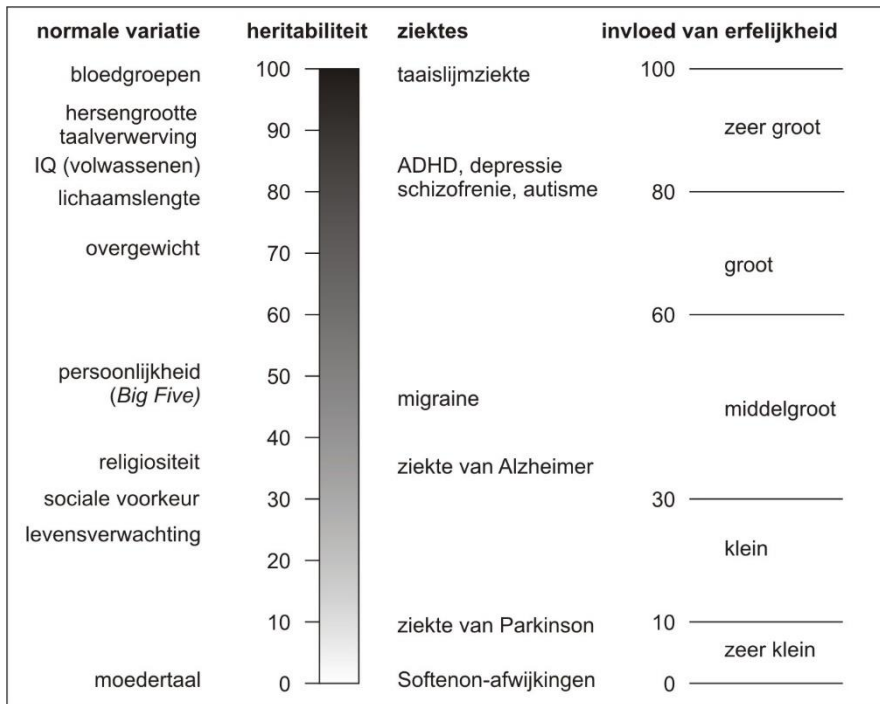
### Vergelijken van verwanten - heritabiliteit

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

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

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





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

### Empirisch onderzoek naar erfelijke eigenschappen

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

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

Bij een groot aantal eigenschappen is de rol van erfelijkheid nog niet expliciet onderzocht.

De **indirecte** empirische aanwijzingen voor erfelijke invloeden op een eigenschap zijn:

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

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

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

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

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

<sup>2</sup> Vergelijkbare symbolen gebruik ik bij 'aangeleerd\*' (hoofdstuk 3.2.) en 'intelligent\*' (hoofdstuk 3.5.).

### 3. Natuurlijke selectie en doelmatig gedrag

#### 3.1. Positieve en negatieve stimuli

##### Evolutionair voordelige doelen

De biologie is een andere wetenschap dan natuurkunde of scheikunde (Ayala en Dobzhansky 1974, Mayr 1988). In de natuur- en scheikunde zijn directe causale verbanden de acceptabele verklaringsprincipes. Maar in de biologie hebben we ook te maken met doelmatige onderdelen zoals DNA, enzymen en organen, en met doelgericht gedrag<sup>3</sup>. Daardoor speelt in de biologie het begrip 'waarde' een rol: de 'waarde' van stimuli betreft het evolutionair voordeel van die stimuli. In een natuurwetenschappelijke biologie probeert men het ontstaan en de werking van die doelmatige organen en doelgerichte gedragingen causaal te verklaren. Volgens de gen-centrische opvatting over evolutie bevordert natuurlijke selectie die erfelijke eigenschappen die de frequentie van de allelen van de drager vergroten. Het verbreiden van de eigen allelen wordt vooral bevorderd door de volgende factoren<sup>4</sup>.

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

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

##### Positieve en negatieve stimuli

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

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

##### Uitzonderingen op biologische doelen

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

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

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

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

<sup>4</sup> Zie echter het tekstkader 'Uitzonderingen op biologische doelen'.

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

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

### Eencellige organismen

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

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

### Erfelijke of aangeleerde 'angsten'?

Er zijn verscheidene stimuli voorgesteld waarvoor mensen van nature (instinctief) schrikken of bang zijn (James 1890<sup>5</sup>, Thorndike 1923). Volgens de behaviorist John Watson (1924) zijn er maar weinig stimuli die een aangeboren angstreactie geven, maar andere stimuli kunnen daaraan gekoppeld worden (geconditioneerd), dus door ervaring verworven. We zien hier allerlei speculaties: het zou voor individuele mensen en dieren te riskant zijn om met gevaar te experimenteren: je kunt niet ongestraft onderzoeken of een leeuw echt gevaarlijk is, en daarom zou angst voor leeuwen wel erfelijk zijn. Mensen en dieren vermijden allerlei gevaarlijke situaties. In termen van beleving noemt men dit angst of vrees (Valentine 1930). Ik spreek liever in gedragstermen van het vermijden van stimuli. In het stuk over rijping van gedrag (hoofdstuk 3.3.) bespreek ik het vermijden van dieptes. In het stuk over erfelijke leer-systemen (hoofdstuk 3.2.) bespreek ik het leren te vermijden van natuurlijke vijanden.

### Vermijden van donker

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

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

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

### 3.2. Adaptatie - aanpassing

#### 'Functie'

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

#### Adaptatie

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

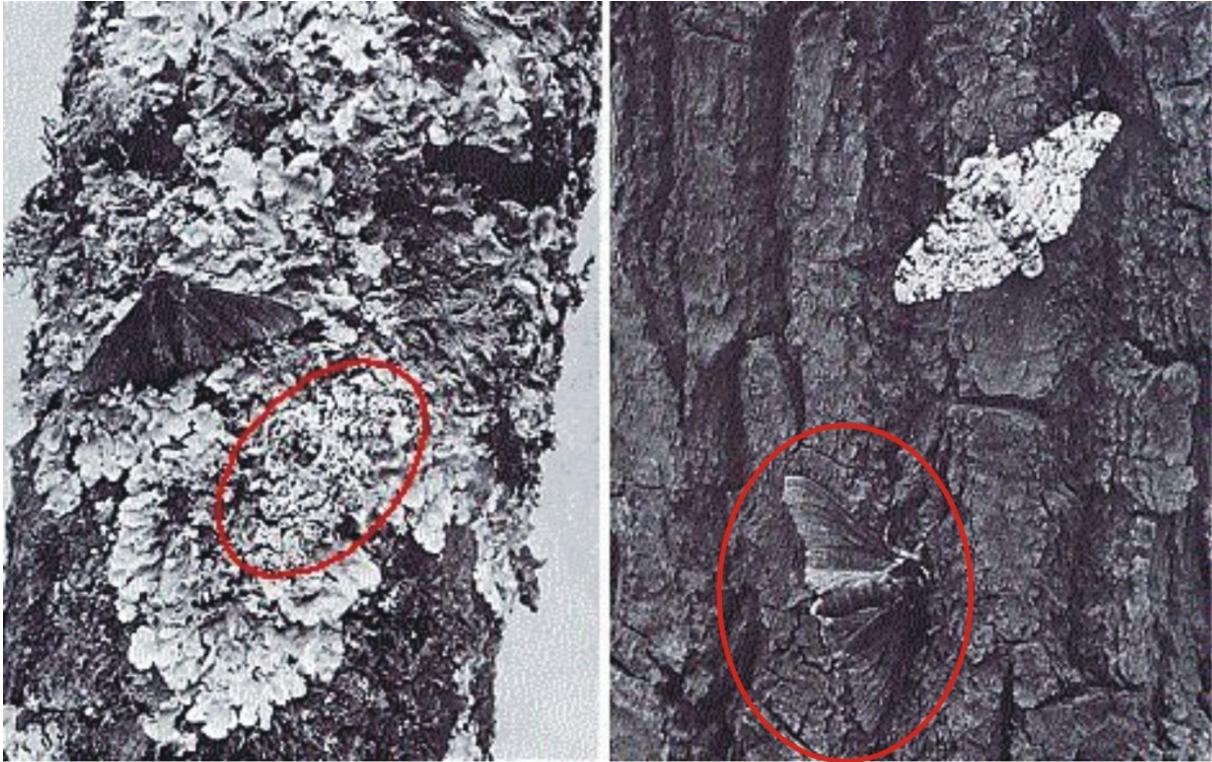
#### Adaptationisme - *Just-so stories*

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

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

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

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



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

### De causale verklaring van het ontstaan van gedrag in de evolutie

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

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

### Industrieel melanisme – Een empirische toets voor adaptatie

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

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

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

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

#### 4. De oorzaken van gedrag

##### Ontstaan en ontwikkeling van gedrag

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

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

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

#### 4.1. Oorzaken binnen het organisme

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

##### 'Oorzaken van spontaan gedrag'

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

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

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

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

### Uitwendige dag/nacht afwisseling

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

### Inwendige circadiane ritmes

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

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

### De verdeling van activiteiten over het etmaal

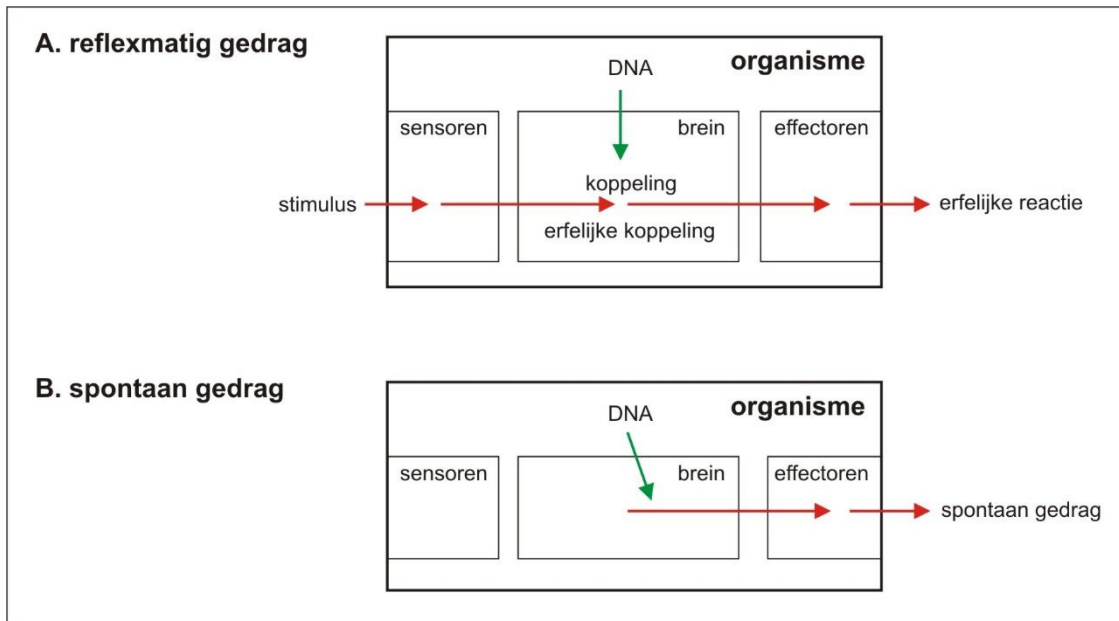
Gegeven dat een dag 24 uur duurt, moeten mensen en dieren al hun activiteiten over die 24 uur verdelen. Denk voor actief gedrag aan voedsel verwerven en eten, verplaatsen, sociale activiteiten inclusief competitie. In roofdier/prooi-systemen staan roofdieren en prooidieren voor het probleem hoe te overleven.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

### Gedrag zonder oorzaak?

Burrhus Skinner (1938) onderscheidde (figuur 3):

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

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



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

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

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

### Variabel gedrag

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

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

mee houden ten nadele van het voorspelbare dier.

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

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

## 4.2. Oorzaken buiten het organisme

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

### 4.2.1. Reflexen

Het woord 'reflex' wordt in twee betekenissen gebruikt.

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

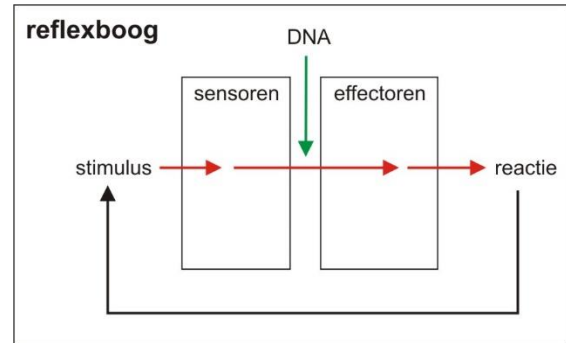


2. Een onderdeel van een reflexboog (Sherrington 1906); daarmee is de reflexboog een terugkoppelsysteem (Wiener 1948, figuur 5). Voorbeelden van reflexbogen zijn de kniepees-reflex en de pupil-lichtreflex (dat de pupil nauwer wordt als er extra licht op het oog valt).

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

### Reflexen bij pasgeboren baby's

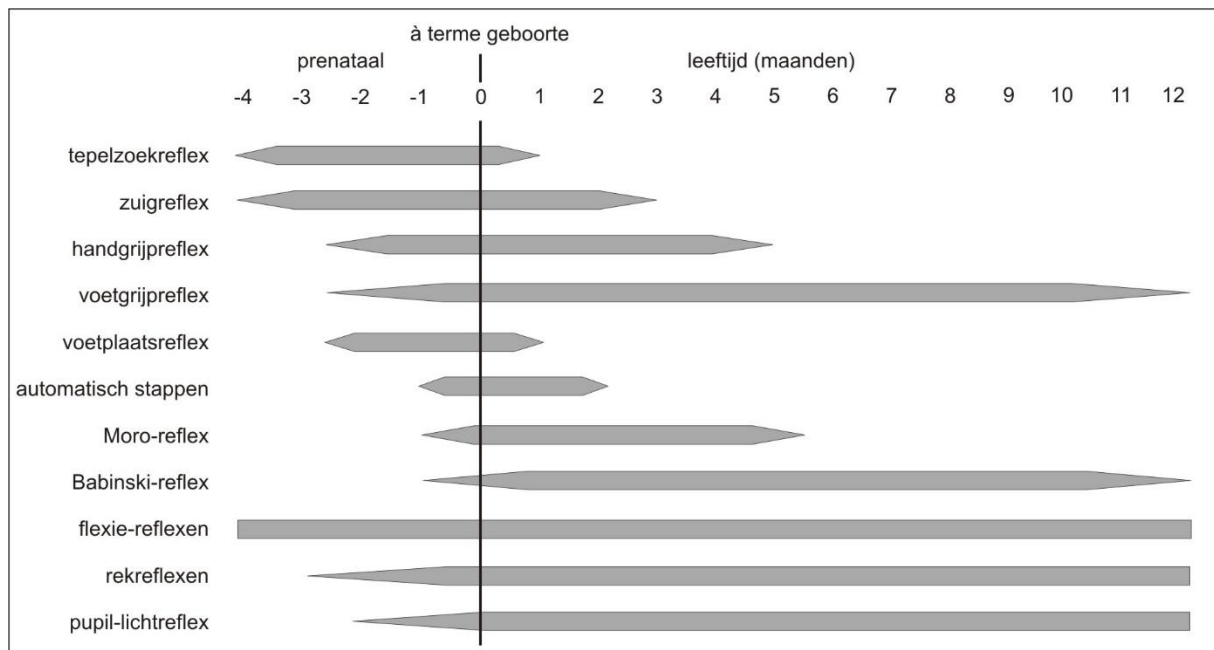
Pasgeboren baby's vertonen meteen na de geboorte allerlei reflexen, d.i. voorspelbare gedragingen op allerlei stimuli (Vossen 1971). Ook prematuur geboren baby's vertonen een deel van die reflexen; deze zijn al in de baarmoeder ontstaan (figuur 6, Pressler en Hepworth 1997). De tepelzoekreflex en de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



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

### Rekreflexen

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



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

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

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

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

### De terugtrekreflex (flexiereflex)

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

### Pupilreflexen

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

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

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

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

### Reflexen en erfelijkheid

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

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

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

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

### Veranderde reflexen

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

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

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

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

### De relevantie van reflexen

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

### Is complex gedrag een reeks reflexen?

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

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

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

#### 4.2.2. Instinctieve gedragingen

##### Ethologie

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

##### Soorteigen gedrag

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

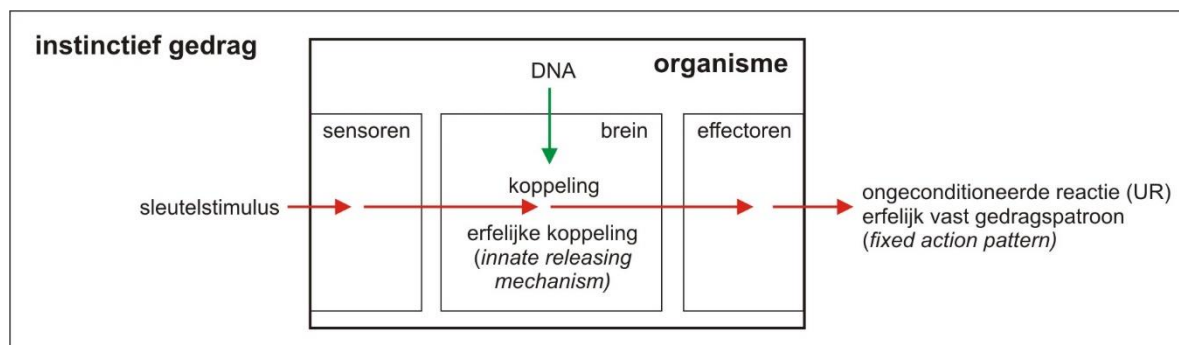
zoals soorteigen hofmakerij, de bouw van het soorteigen nest, en de trekbewegingen van vissen en vogels. Er zijn zeer veel voorbeelden van soorteigen gedrag bij allerlei diersoorten, maar voor de eenvoud bespreek ik hier de voedselopname door pasgeboren vogels en zoogdieren, de tocht van een pasgeboren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

##### Voedselopname door jonge vogels

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

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

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



Figuur 7. Het schema van instinctief gedrag.

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

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

### Voedselopname door jonge zoogdieren

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

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

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

### Gedrag van een pasgeboren kangoeroe

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

### De kolibrievlinder

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

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

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

### 4.3. Oorzaken binnen EN buiten het organisme

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

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

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

**Epigenetica**

Er zijn twee verschillende vormen van genetica:

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

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

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

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

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

## 5. Erfelijkheidsonderzoek naar instinctief gedrag

### Hygiënisch gedrag van honingbijen

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

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

### Gedrag na soortkruisingen

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

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

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

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

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

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

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

## 6. Besluit

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

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

## 7. Appendix: De instinct-discussie

### Samenvatting

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

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

### 1. Inleiding

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

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

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

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

### 2. De klassieke oudheid

#### Aristoteles

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

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

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

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



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

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

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

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

### Klassieke denkers na Aristoteles

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

## 3. Middeleeuwse denkers

### Thomas van Aquino

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

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

## 4. De Verlichting

### John Locke

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

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

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

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

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

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

<sup>9</sup> Hiervan is het woord 'hormoon' afgeleid.

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

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

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

### David Hume

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

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

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

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

### Instinct bij Immanuel Kant

Voor Immanuel Kant staat de Rede centraal. Volgens hem beschikken mensen over de Rede om rationeel te beslissen wat moreel juist gedrag is. “*Wij nemen als uitgangspunt aan, dat er in een levend organisme dat georganiseerd is, d.i. doelmatig op het leven ingericht, uitsluitend werktuigen tot een goal<sup>10</sup> aangetroffen worden die tot dat goal het meest passend en het best aangemeten zijn. Als er nu een wezen met Rede en een wil zou zijn voor wie het eigenlijk goal van de natuur zou zijn diens instandhouding, welzijn en gelukzaligheid, dan zou dat wezen het zeer slecht getroffen hebben met zijn organisatie om met zijn verstand zijn instandhouding te realiseren. Want alle handelingen die hij hiertoe uit zou oefenen, en al zijn gedragsregels, zouden nauwkeuriger door zijn instinct voorgeschreven kunnen worden, en ieder goal zou daardoor zekerder bereikt worden, dan het verstand ooit kan realiseren*” (Kant 1785, 4: 395). Dus voor het bereiken van geluk kan men beter vertrouwen op instinct dan op de rede. Maar volgens Kant zijn mensen als rationele wezens geschapen om het goede te doen. Daarom moeten we mensen zonder instinctieve verlangens te zijn. “*De algehele wens van ieder verstandelijk wezen zou moeten zijn volledig vrij te zijn van voorkeuren als bron voor behoeften, die geen absolute waarde hebben om dit te wensen.*” (Kant 1785, 4: 428).

## 5. 'Instinct' in de 19e eeuw

Naar aanleiding van de analyses van Locke (1689) en Hume (1739, 1748) werd de opvatting gemeengoed dat alle kennis afgeleid is van ervaring. Men wist wel dat uiterlijke kenmerken overgeërfd worden, maar dat is geen kennis. Dieren vertonen complexe, nuttige gedragingen als reactie op de omgeving. Maar ook dat is geen kennis. De instinctdiscussie<sup>11</sup> gaat over de vraag of de kans op dergelijke gedragingen erfelijk is.

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

<sup>11</sup> Degler (1991) presenteert meer details van deze discussie.

### Robert Owen

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

### Instinct bij Herbert Spencer

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

### Instinct bij Charles Darwin

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

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

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

<sup>13</sup> Dat wijst erop hoe gevoelig het begrip 'instinct' toen al lag.

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

*laat de zwakste Sterven* (Darwin 1883, p. 129<sup>15</sup>).

### Instinct bij Alfred Russel Wallace

Alfred Russel Wallace had onafhankelijk van Darwin een evolutietheorie op basis van natuurlijke selectie ontwikkeld; zij hebben hierover gezamenlijk gepubliceerd (Darwin en Wallace 1858). Wallace hing de ideeën van Owen (1816) aan dat mensen uitsluitend gevormd worden door opvoeding en scholing. Wallace ontkende zelfs een rol van erfelijkheid bij het zooggedrag van pasgeboren zoogdieren en bij het bouwen van nesten door vogels. *“Heeft de mens instincten? Neen. Hij kan simpele handelingen uitvoeren zonder onderwijs, maar nooit complexe handelingen.”* (Wallace 1859,). Wallace ontkende het belang van instincten zelfs bij dieren, *“Als het begrip instinct iets betekent, dan betekent het ‘t vermogen om een complexe handeling zonder onderwijs of ervaring uit te voeren. Dat zou niet alleen aangeboren ideeën inhouden, maar zelfs zeer speciale aangeboren kennis. Als dat voor zou komen, zou dat het sensationisme<sup>16</sup> van Mill en alle moderne ervaringsfilosofie omver werpen.”* (Wallace 1891). Wallace verwierp een rol van instinct omdat hij het idee van *a priori* kennis verwierp, en omdat het verwerpen van instinct paste in zijn ‘vooruitstrevende’ wereldbeeld. Hij verwierp een rol van instinct dus op theoretische, en niet empirische gronden. Naar mijn mening is er geen empirische ondersteuning voor *a priori* kennis (in de gebruikelijke betekenis van ‘kennis’, hoofdstuk 10.4), maar wel voor erfelijke stimulus/responsie-koppelingen, zoals reflexen en instinctief gedrag, erfelijke voorkeuren, en voor erfelijke leersystemen (hoofdstuk 3.2).

### Instinct bij Douglas Spalding en Georges Romanes

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

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

### Instinct bij Jean-Henri Fabre

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

<sup>15</sup> In *The origin of species* staat een kortere versie van dit citaat.

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

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

### Hoe star zijn instinctieve gedragingen?

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

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

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

### Instinct bij William James

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

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

## 6. 'Instinct' in de 20e eeuw

### Instinct bij Sigmund Freud

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

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

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

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

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

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

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

**Instinct bij Edward Thorndike**

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

**Antropologen benadrukken de rol van cultuur**

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

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

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

### Ivan Pavlov

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

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

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

### De visies van John Watson

John Watson wilde een exacte psychologie ontwerpen, waarbij alle uitspraken door observatie getoetst konden worden; daartoe verwierp hij alle subjectieve elementen<sup>18</sup>. “Twee tegengestelde gezichtspunten zijn nog dominant in het Amerikaans psychologisch denken: introspectieve of subjectieve psychologie, en behaviorisme of objectieve psychologie.” In de opeenvolgende publicaties van Watson ziet men de ontwikkeling zijn ideeën over instinct.

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

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

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

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



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

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

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

### **Psychologen benadrukken de rol van leren en omgeving**

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

### **Konrad Lorenz en Nico Tinbergen**

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

### **Daniel Lehrman**

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

<sup>20</sup> Deprivatie-experimenten bespreek ik in hoofdstuk 3.2.

**De criteria voor instinctief gedrag**

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

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

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

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

**De reactie van Lorenz**

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

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

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

**ALS:**

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

**DAN:** het gedrag is instinctief.

Figuur 9. Schema van instinctief gedrag.

De etholoog en Nobelprijs-winnaar Konrad Lorenz stelde voor om 'aangepastheid' als uitgangspunt van evolutionaire redeneringen te beschouwen. Ook in de evolutionaire psychologie werd 'aangepastheid' het uitgangspunt van de argumentatie <sup>21</sup> (Tooby en Cosmides 1990). Verscheidene andere auteurs gaan uit van adaptatie (Kappeler en Silk 2010, Buss 2016, Van Schaik 2016). Maar soms komt een adaptatie-verhaal niet verder dan een *just-so-story*. Ik ben van mening dat iedere adaptatie-hypothese empirisch getoetst dient te worden juist zoals het industrieel melanisme (Lloyd 2005). Ik ben van mening dat de kritiek van Lehrman beter gepareerd kan worden door empirische toetsing:

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

## 7. Besluit

### Instinctief gedrag

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

**Algemeen voor de soort.** Gedrag kan zijn:

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

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

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

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

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

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

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

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

## 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 'vanzelf' 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

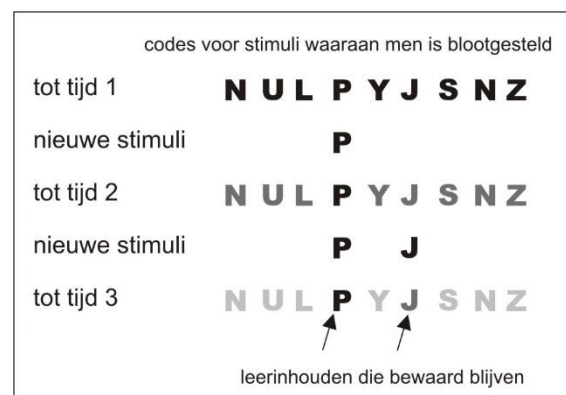
(tabel 1, Wierzbicka 1972). Dit is alleen van toepassing op verbale kennis.

- 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.

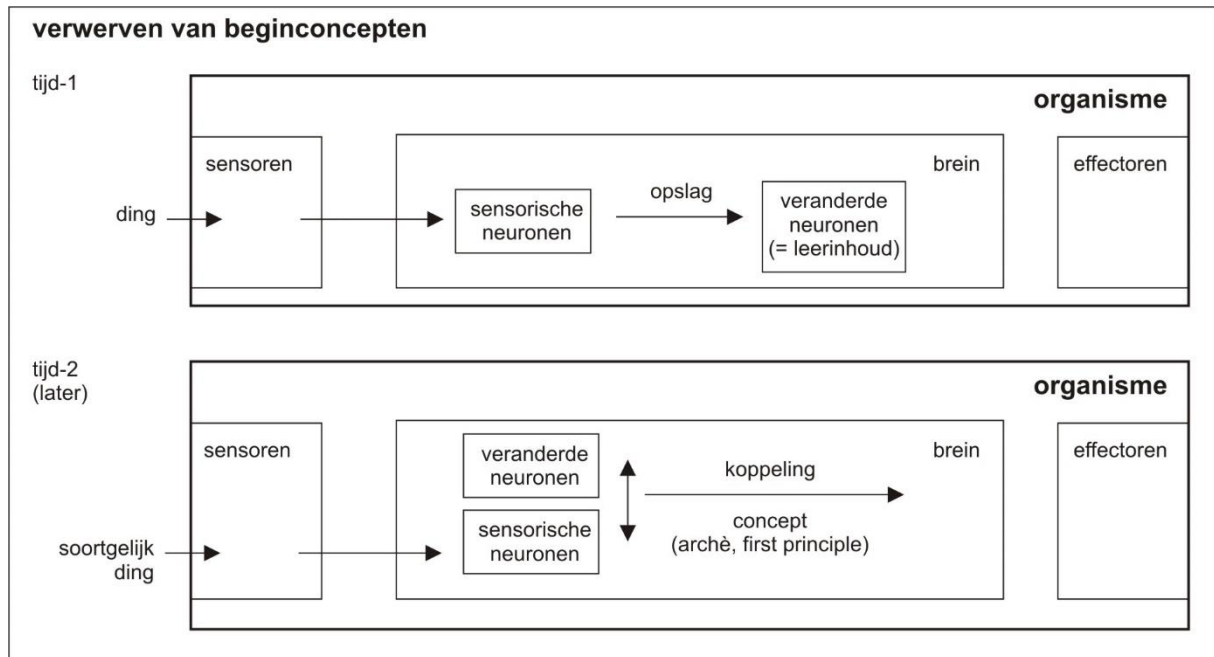
De allereerste kennis wordt verworven door kinderen die nog geen taal beheersen, dus de eerste kennis van de mens is non-verbaal.

#### 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:

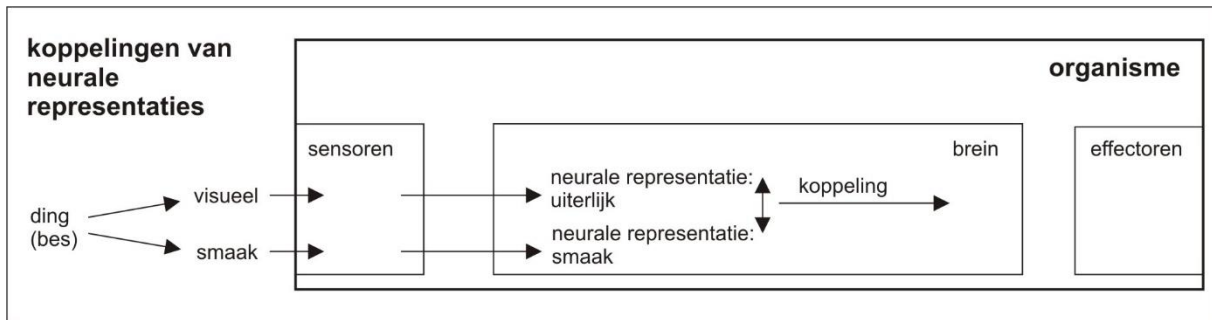
- 'simple ideas' die niet afgeleid zijn van nog eenvoudiger ideeën;
- 'complex ideas', die opgebouwd zijn uit eenvoudiger ideeën.

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.

	<b>Leerpsychologie</b>	<b>Ethologie</b>
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"> <li>• Klassiek conditioneren</li> <li>• Operant conditioneren</li> <li>• Latent leren</li> <li>• Oddity learning</li> <li>• Habituatie</li> <li>• Extinctie</li> <li>• Vergeten</li> <li>• Onderwijzen</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Imprinting</li> <li>• Leren door observeren</li> <li>• Imitatie</li> <li>• Associatie-leren</li> <li>• Dresseren</li> <li>• Discriminatie-leren</li> </ul>
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 <sup>1</sup>. '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 <sup>2</sup>.

#### 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

<sup>1</sup> 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.

<sup>2</sup> 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.

**'Kenniss' 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 poetst, 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 leren<sup>3</sup>.

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

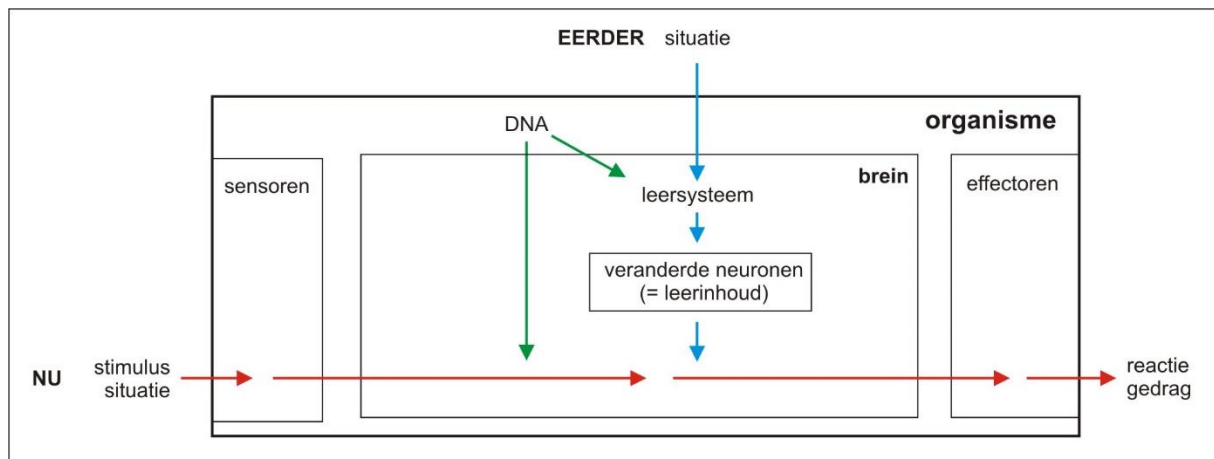
1. expliciete leerexperimenten,
2. als er binnen een soort lokale variaties in gedrag zijn tussen de gebieden A en B, en als een individu van gebied A naar gebied B verplaatst wordt, en vervolgens het gedrag van gebied B vertoont,
3. deprivatie of adoptie: het concrete gedrag ontstaat niet bij individuen 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).

<sup>3</sup> Een gelijkaardige analyse over 'erfelijk' heb ik in hoofdstuk 3.1. gepresenteerd.



Figuur 4. Schema over hoe erfeljkhele und 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 erfeljkhele 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 lernen, zoals erfeljkhele und reijping; 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 durch experimenteel onderzoek aangetoond dat dit gedrag mede durch lernen veroorzaakt is, noem ik deze eigenschap aangeleerd\* (dus met een sterretje). Allein durch experimenten kan men concluderen dat een eigenschap aangeleerd (zonder sterretje) is.

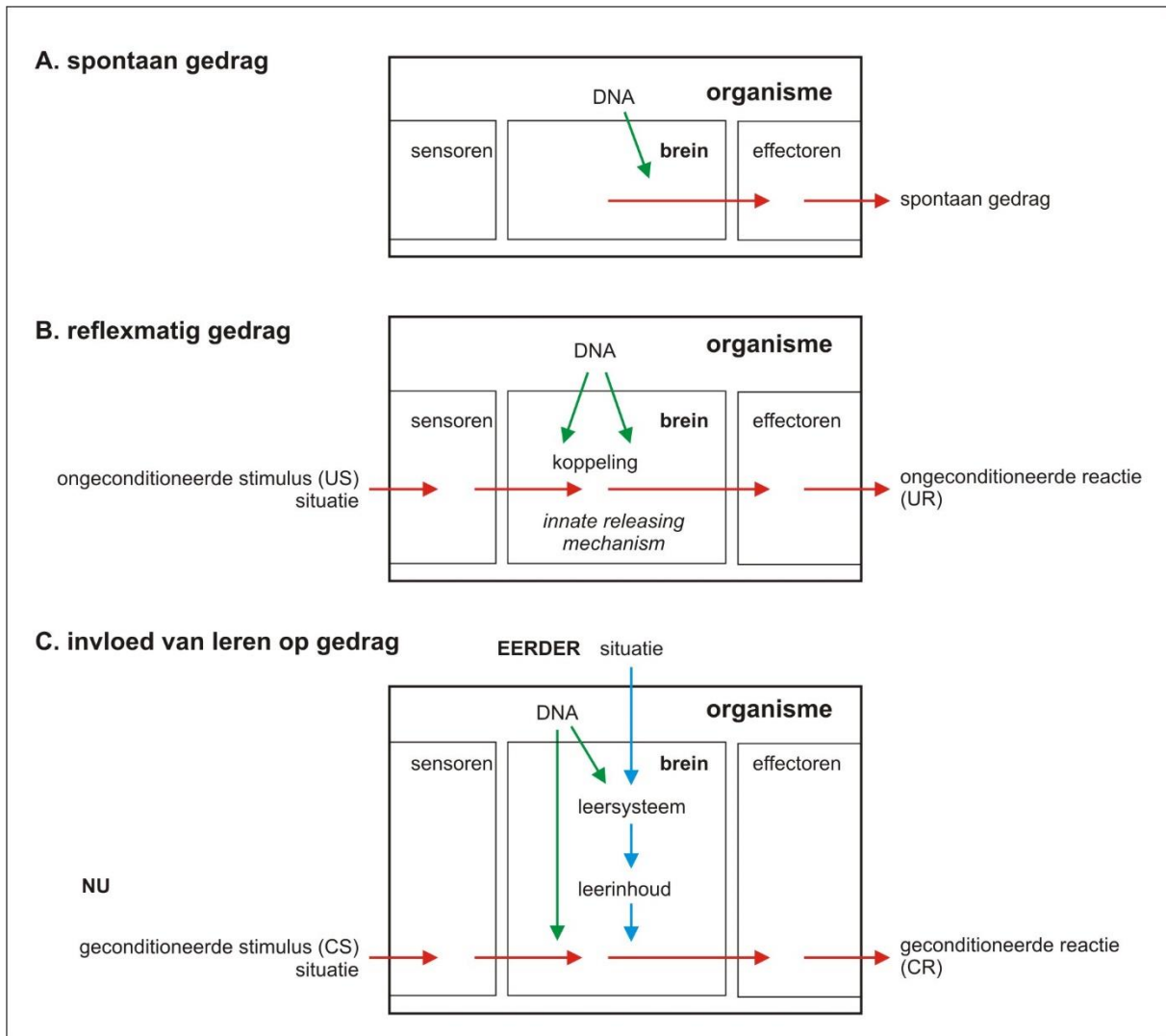
## 4. Erfeljkhele\* leersystemen

### Erfeljkhele\* leersystemen

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

### Soms verloopt lernen automatisch

*"Apen und mensapen zitten zo in elkaar [...] dat sociaal lernen onvermijdelijk is. [...] Het is nu duidelijk dat lernen nicht ein gegeneraliseerde vaardigheid is, hoewel lernen belangrijk is für de normale ontwikkeling van bijna alle fases van het gedrag van primaten. Dieren lernen sommige dingen mit het grootste gemak, und andere dingen allein mit 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)<sup>4</sup>, 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*').

<sup>4</sup> 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 ingeprente 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\* <sup>5</sup> 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.

<sup>5</sup> 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**

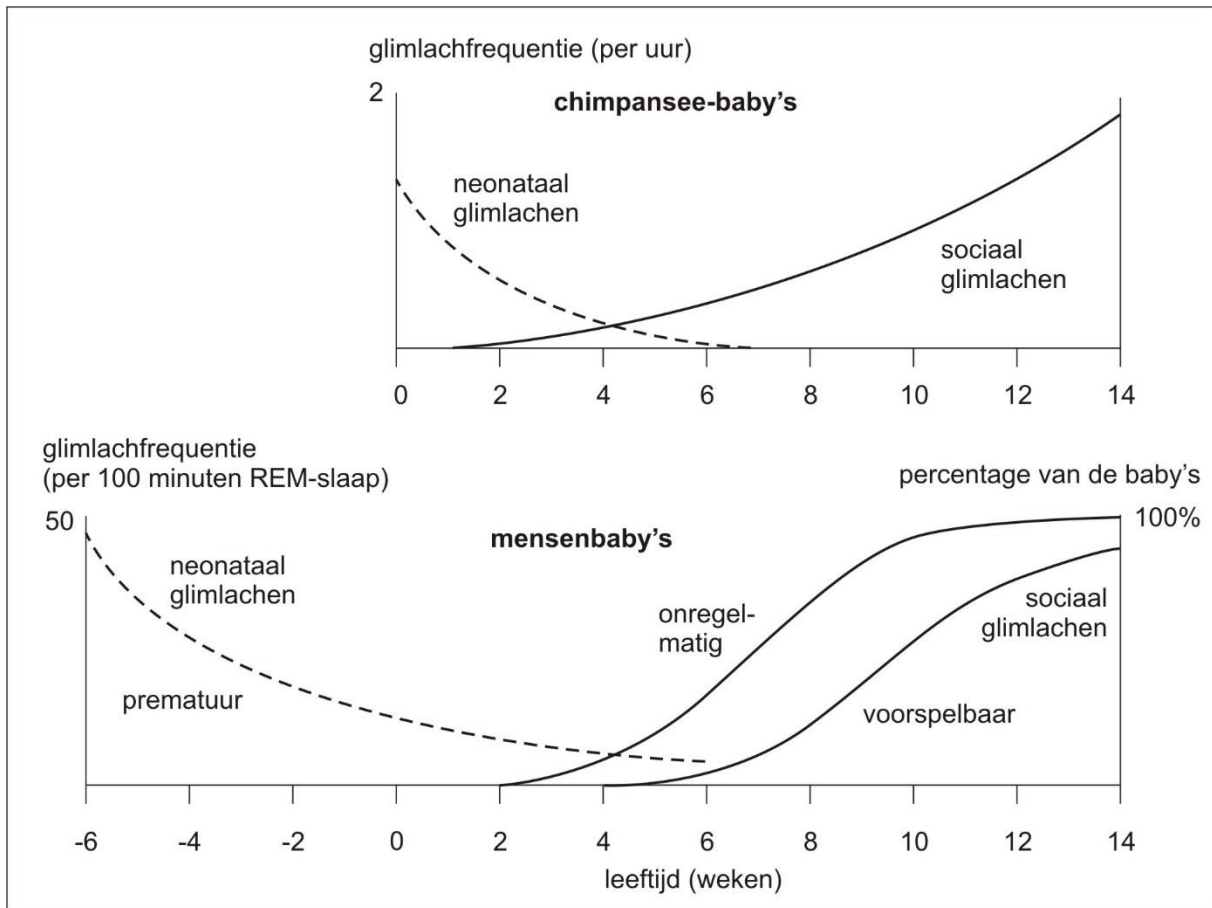
Het gedrag van 3 chimpanseebaby's die continu bij hun moeder waren, is geobserveerd gedurende de nacht met infrarood camera's voor een periode van 4 maanden (Mizuno e.a. 2006). Glimlachen kwam regelmatig voor. De eerste 4 weken glimlachen babychimps met de ogen dicht zonder aanwijsbare oorzaak, maar 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

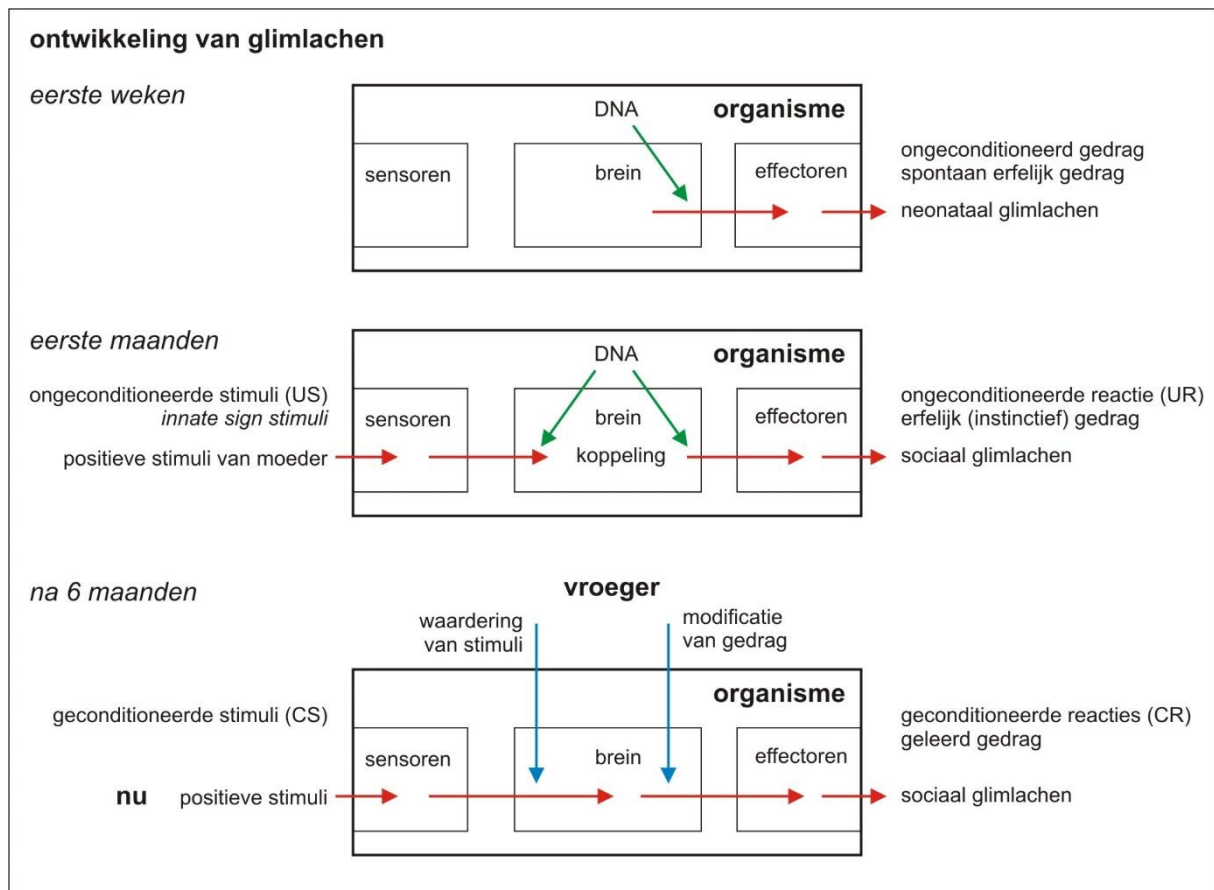


Figuur 6. Het optreden van neonataal en sociaal glimlachen bij chimpanseebaby's en mensenbaby's gedurende de eerste 14 weken van het leven (gebaseerd op gegevens van Mizuno e.a. 2006, Wolff 1959 en Emde e.a. 1971).

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 volwassenaars, of bij volwassenen 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 <sup>6</sup> ... behalve moedermelk. Moedermelk is vet en zoet, dat is uiterst voedzaam en dat vinden baby's lekker. Een voor-

<sup>6</sup> 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 plausibele 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 anijsmaak (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).

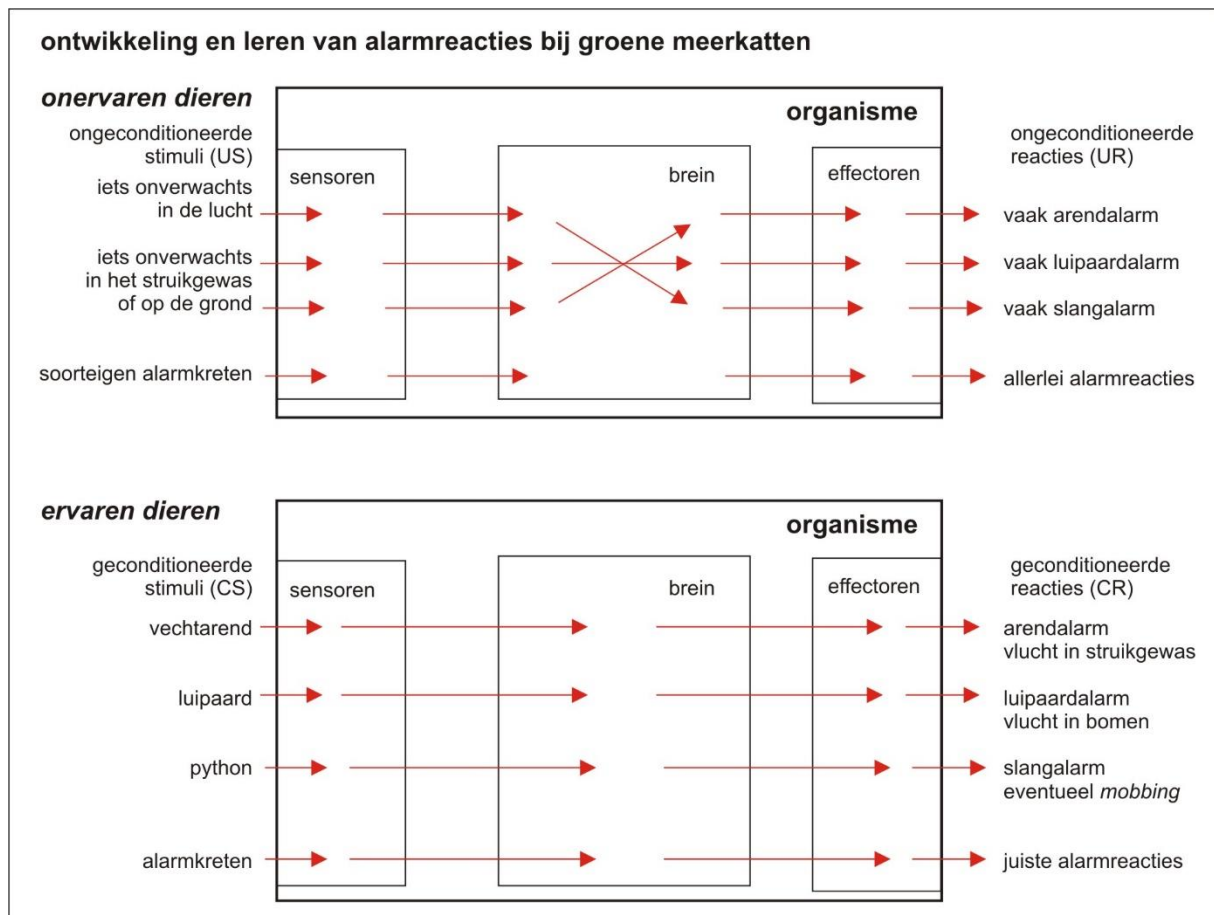
### **5.5.3. Groene meerkatten**

#### **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'<sup>7</sup>. 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-

<sup>7</sup> 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 Falkland-eilanden waren, d.w.z. ze vermijden mensen totaal niet (Darwin 1883). Op de Falkland-eilanden 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 terughoudend<sup>8</sup> naar vreemden (Batter

<sup>8</sup> 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 dieren<sup>9</sup>. 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.

<sup>9</sup> 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

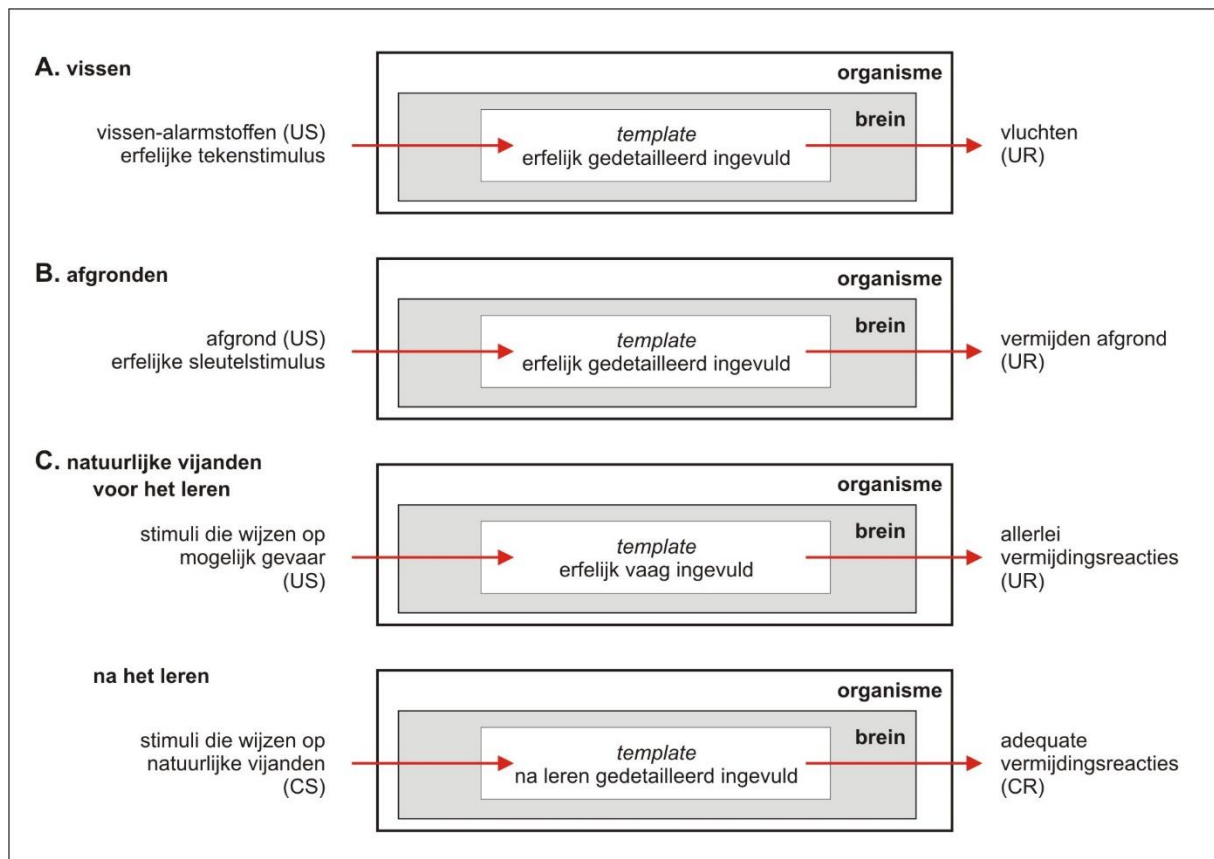
vast in hun geheugen. In de evolutie betrof dat aanvankelijk informatie over voedsel, gevaar en locatie, en later over stimuluseigenschappen van individuele soortgenoten. Weer later over de betekenis van signalen en de mogelijke reacties daarop. Voor al deze leerinhouden postuleer ik erfelijke\*, gespecialiseerde, 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 <sup>10</sup> *“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.

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

### 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. Soortegen 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.

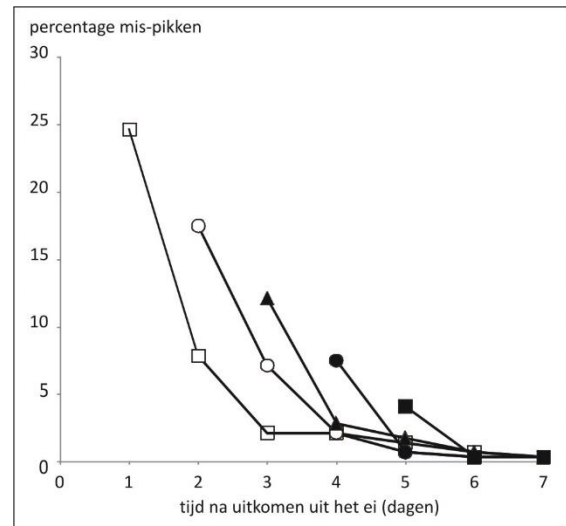
In hoofdstuk 3.1. zijn voorbeelden getoond van gedrag dat meteen na de geboorte voorkomt. Bij reflexen is het erfelijk\* dat de betreffende stimulus dat gedrag veroorzaakt, en het is erfelijk\* dat in bepaalde situaties bepaald gedrag 'spontaan' ontstaat. Hier toon ik voorbeelden van gedrag dat na de 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.



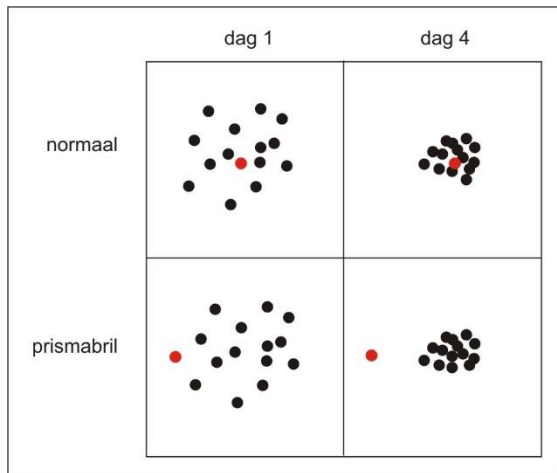
Figuur 1. De ontwikkeling van het pikgedrag van kuikens van 0 – 7 dagen, in groepen die gedurende 1 – 4 dagen niet hebben kunnen pikken (data van Cruze 1935).

#### 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 hopen 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) <sup>1</sup>. 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 <sup>2</sup>. 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.

<sup>1</sup> Ik vind het onverstandig om nuttig, erfelijk\* gedrag waarmee kinderen gevaar vermijden, af te leren.

<sup>2</sup> 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.

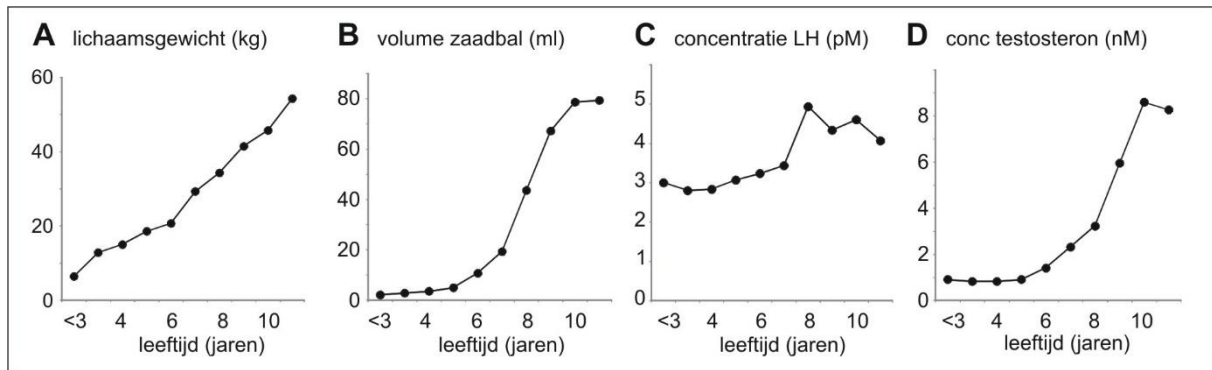
##### Vrouwtjes landbouwhuisdieren

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  $50 \text{ U/ml} = 70 \text{ nM}$ , 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.

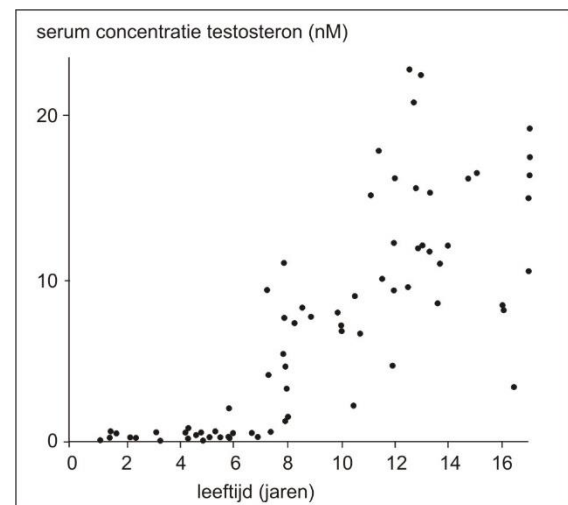
#### 4.4. Adolescentie bij chimpansees

##### 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

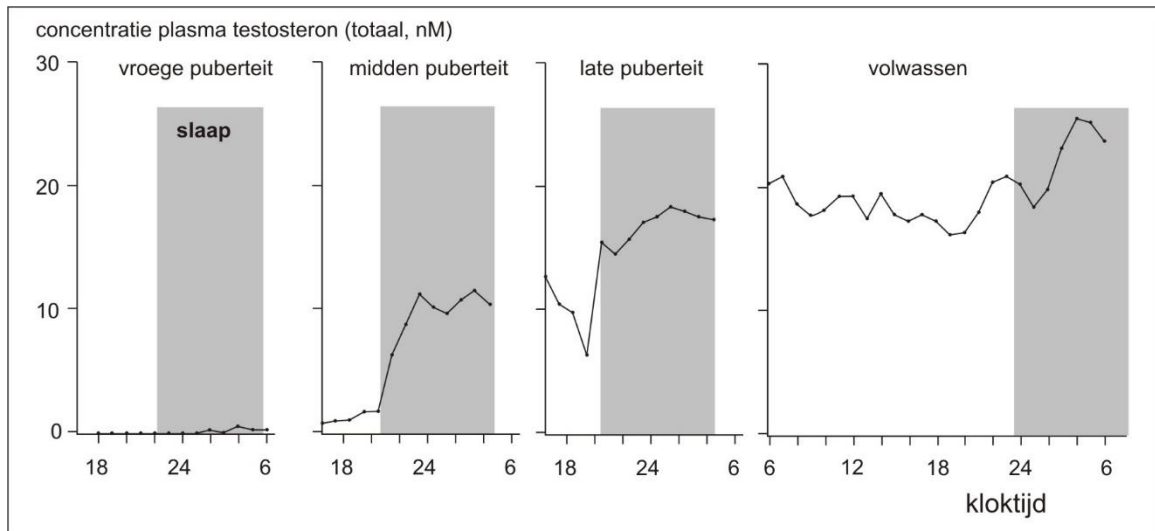
(figuur 4C). LH veroorzaakt bij chimpansees een grote toename van het volume van de zaadballen van  $2 \text{ cm}^2$  tot  $80 \text{ cm}^2$  (figuur 4B). Die grotere zaadballen maken meer testosteron (figuur 4D). De gemiddelde testosteronconcentratie neemt toe van  $1 \text{ nM}$  bij chimpansees jonger dan 8 jaar tot  $8 - 22 \text{ nM}$  (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-gevulde vrouwen minder vruchtbaar dan ruim-gevulde 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<sup>e</sup> jaar schaam- en okselhaar krijgen, en jongens voor hun 9<sup>e</sup> 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: "*Rijpingsprocessen 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 stimulseigenschappen van hun eigen soort, en de stimulseigenschappen 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 stimulseigenschappen 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 vanaf 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 huilden 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 gelijkens 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

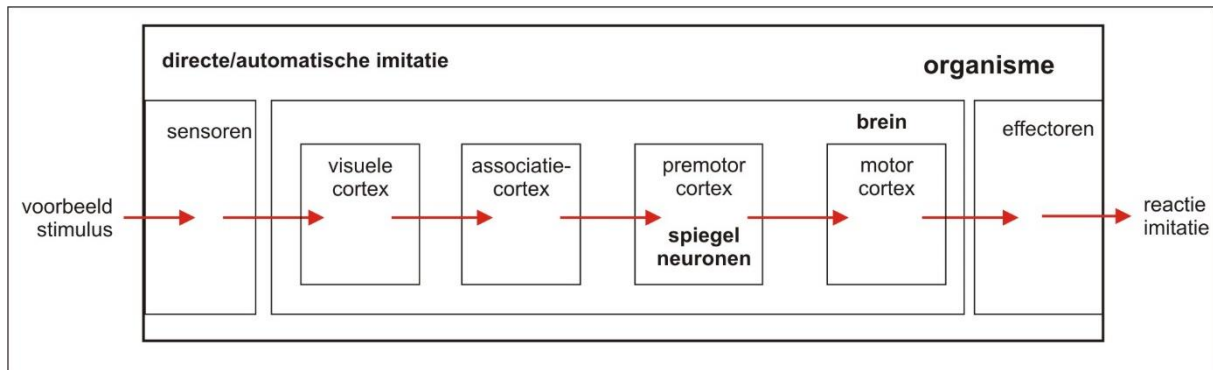
De positie van wetenschappers hangt vooral af van hun vooroordeel wat baby's kunnen, en dat is gekoppeld aan de gekozen definitie van 'imitatie'. Ik vind een beschrijving van de situatie en de relevante gedragingen (zoals ik dat hier doe) vruchtbaarder dan discussies over definities.

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 groepsgenoten 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 moeilijker 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, Kroodsma 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 (Munding 1982, Slabbekoorn en Smith 2002).

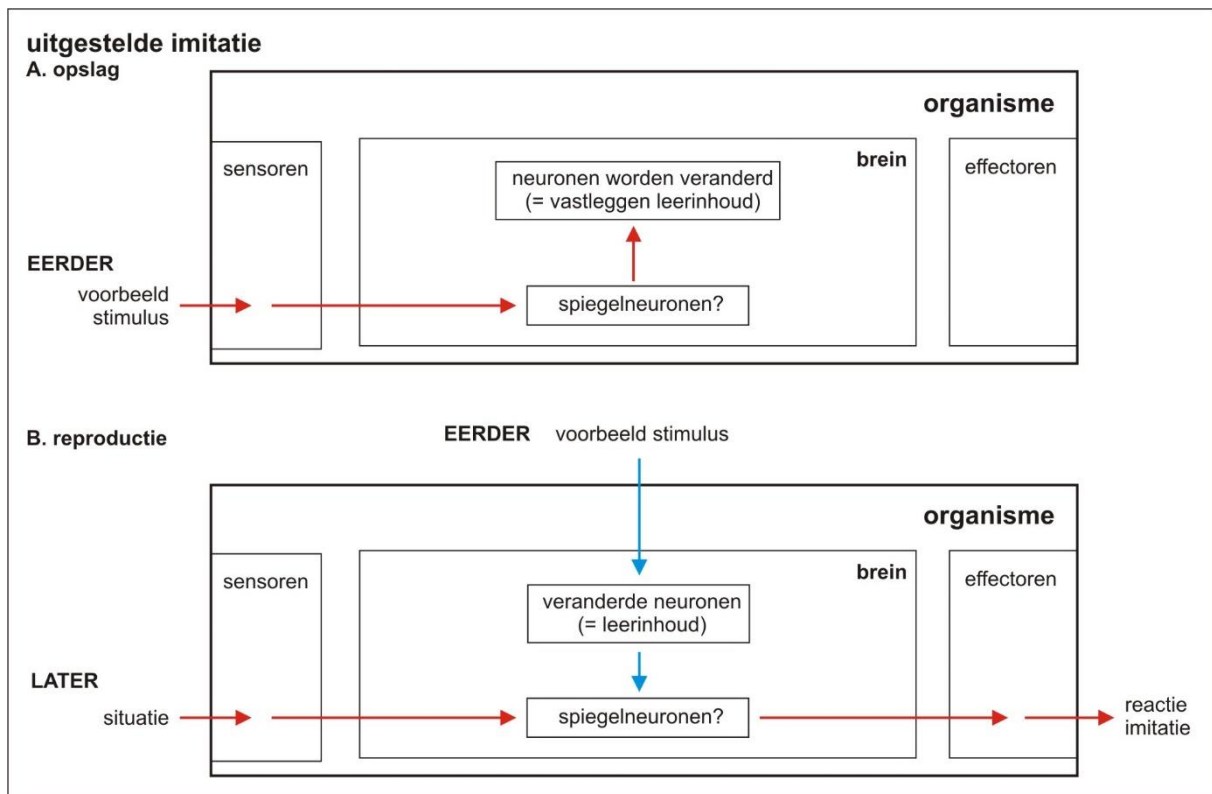
#### **Imitatie van andere geluiden**

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

Verschiede 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**<sup>3</sup>. Dat zien we bij de interacties tussen moeders en baby's, bij volwassen mensen (spiegelen), bij chim-

<sup>3</sup> 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
<b>directe imitatie</b>				
spiegelen	-	ja	-	-
hofmakerij (synchroon of alternerend)	-	ja	-	-
groepsgedrag	-	ja	-	-
<b>uitgestelde imitatie</b>				
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 imitatiesystemen 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.



## 3.4. Persoonskenmerken van mensen en dieren.

### Gedragsverschillen tussen individuen

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Het meest fundamentele persoonlijkheidsverschil bij mensen en dieren is moedig versus schuw, of neofilie versus neofobie.*

#### Samenvatting

Persoonlijkheid verwijst naar verschillen tussen mensen zoals die gescoord worden met allerlei vragenlijsten. Voor de persoonlijkheid van mensen is de *Big Five* inmiddels de gouden standaard. De *Big Five* zijn in middelgrote mate erfelijk. Afhankelijk van zijn doelstelling kan een onderzoeker ook meer of minder dan vijf persoonlijkheidsdimensies onderscheiden.

Persoonlijkheidsverschillen kunnen ook afgeleid worden uit gedrag. Er zijn verscheidene systemen om het gedrag van baby's en peuters te scoren. Daarbij let men ook op de wilskracht en de zelfbeheersing van de kinderen. Ook bespreek ik hier verdelingskeuzen (*social value orientation*), dominantie en leiderschap.

Ook bij dieren zijn er allerlei gedragsverschillen tussen individuen van dezelfde soort. Persoonlijkheden van dieren vertonen overeenkomsten en verschillen met de *Big Five*. Een basaal onderscheid, dat bij mensen en veel dieren gevonden wordt, is het onderscheid tussen moedig en schuw. Ook onderscheiden dieren zich van elkaar in de mate van dominantie en ondergeschiktheid.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Persoonskenmerken van mensen
  - 2.1. Categorieën van persoonlijkheid
  - 2.2. Persoonsverschillen afgeleid van gedrag
  - 2.3. Vragenlijsten of gedrag?
- 3. Persoonskenmerken van dieren
  - 3.1. Dieren: moedig versus schuw
  - 3.2. Dieren: factoren van persoonlijkheid
  - 3.3. Dieren: zelfbeheersing
- 4. De evolutie van persoonlijkheidsverschillen
  - 4.1. Theorie: de evolutie van persoonlijkheidsverschillen
  - 4.2. Empirie: persoonlijkheid en voortplantingssucces
  - 4.3. Verdere speculaties
- 5. Besluit

#### 1. Inleiding

##### Mensen en andere dieren

Mensen zijn verschillend. Gewone mensen en wetenschappers willen die verschillen beter overzien, om (1) mensen beter te begrijpen, (2) het gedrag van mensen beter te kunnen voorspellen, en (3) mensen beter te kunnen beïnvloeden. Individuen vertonen redelijk consistent gedrag; dat wijst op innerlijke verschillen die we 'temperament', 'karakter' of 'persoonlijkheid' noemen. Veel mensen proberen door gerichte interventies ('opvoeding') het gedrag van anderen in een gewenste richting bij te sturen. Helaas. De mogelijkheden om gedrag van anderen te voorspellen of te beïnvloeden zijn kleiner dan de vóórwetenschappelijke speculaties doen vermoeden (zie onder).

Dieren van dezelfde soort zijn verschillend.

Gewone mensen, fokkers van dieren, en wetenschappers willen die verschillen tussen dieren van dezelfde soort beter overzien, om (1) het gedrag van dieren te kunnen voorspellen, (2) het gedrag van dieren beter bij te sturen, en (3) dieren te fokken waarvan het gedrag beter voldoet aan de wensen van mensen. Ook tussen individuele dieren van een soort zijn er redelijk consistente gedragsverschillen. Kwekers van honden en paarden zijn erin geslaagd rassen te kweken met een ras-eigen temperament. Daarnaast proberen eigenaren van dieren het gedrag bij te sturen door leren/conditionering/dressuur.

In dit hoofdstuk wil ik de verschillen tussen mensen en tussen dieren van dezelfde soort wetenschappelijk onderzoeken. Uit gedragsverschillen tussen mensen enerzijds, en dieren anderzijds kan men 'persoonlijkheid' afleiden.

## 2. Persoonskenmerken van mensen

### Temperament en persoonlijkheid

Traditioneel zag men een fundamenteel verschil tussen temperament en persoonlijkheid. Maar er is niet zo'n groot verschil. "*Temperament en persoonlijkheidstrekken gaan steeds meer op elkaar lijken.*" (Caspi e.a. 2005, p. 454, zie ook McCrae e.a. 2000, p. 173, Rothbart e.a. 2000). Voor de eenvoud gebruik ik hier het woord 'persoonlijkheid' als overkoepelende term.

#### Temperament en persoonlijkheid

Ondanks veel pogingen zijn onderzoekers er niet in geslaagd overeenstemming te bereiken over de definities van temperament, karakter en persoonlijkheid (Goldsmith e.a. 1987). Dat geldt ook voor veel andere begrippen (hoofdstuk 7.1.). Hier gebruik ik het woord 'persoonlijkheid' voor redelijk stabiele psychologische en gedragsverschillen tussen individuen; daarmee omvat het ook de begrippen 'temperament' en 'karakter'. Men kan toetsbaar over persoonlijkheid spreken als men dit begrip geoperationaliseerd heeft aan de hand van gedragsobservaties of vragenlijsten.

### 2.1. Categorieën van persoonlijkheid

#### 2.1.1. Persoonlijkheidsdimensies

##### Hoeveel persoonlijkheidsdimensies onderscheidt men?

Er is discussie over hoeveel persoonlijkheidsdimensies we moeten onderscheiden, maar volgens mij is dat aantal triviaal. Cattell (1946) onderscheidde 16 dimensies van persoonlijkheid. Eysenck (1947) ging uit van twee dimensies: (1) introvert versus extravert, of (2) emotioneel beheerst versus neurotisch. Later voegden Eysenck en Eysenck (1976) daar een derde dimensie aan toe die zij 'psychoticisme' noemden. Mensen die hoog op deze dimensie scoren, zijn agressief en vijandig, maar er is discussie over de optimale naam voor deze dimensie. Er zijn inmiddels tientallen schalen ontwikkeld om verschillen in 'persoonlijkheid' te registreren (Boyle e.a. 2008). Sommige auteurs menen dat **VIJF** het enige juiste aantal persoonlijkheidsfactoren zou zijn (Costa en McCrae 1985, 1992, Digman 1990, Hofstee e.a. 1992, Goldberg 1993, De Raad en Doddema-Winsemius 2006, McCrae e.a. 2008, Woods en Anderson 2016). Andere auteurs zijn het daar fundamenteel

mee oneens (Eysenck 1991, Cattell 1995, Paunonen en Jackson 2000, Block 2010). Volgens mij is er geen wetenschappelijk onderbouwd vast aantal persoonlijkheidskenmerken. Het aantal factoren dat men onderscheidt, is arbitrair, en ligt eraan hoeveel detail men wenst te onderscheiden (zie ook tabel 4). Figuur 1 toont twee persoonlijkheidsstructuren, waarin men 1 – 8 dimensies onderscheidt (Schmitz 2004, Saucier 2008). Andere onderzoekers zoeken naar meer detailfactoren ('aspecten' en 'facetten', Jang e.a. 2006, DeYoung e.a. 2007).

#### De Big Five

Tegenwoordig is het 5-factor model, of de *Big Five*, het dominante persoonlijkheidsmodel. Dit wordt gescoord met de *NEO Personality Inventory (NEO-PI)*, Costa en McCrae 1985). De NEO-PI onderscheidt 5 factoren, die grotendeels onafhankelijke dimensies zijn, die 'domainen' genoemd worden. Ik gebruik de Nederlandse termen van De Raad en Boddema-Winsemius (2006):

1. **extraversie** met als uiterste karaktertrekken extravert en introvert;
2. **vriendelijkheid** met als uiterste karaktertrekken vriendelijk en onvriendelijk;
3. **zorgvuldigheid** met als uiterste karaktertrekken plichtsgetrouw en ongedisciplineerd;
4. **emotionele stabiliteit** met als uiterste karaktertrekken beheerst en neurotisch;
5. **openstaan voor nieuwe ideeën** met als uiterste karaktertrekken origineel en behoudend.

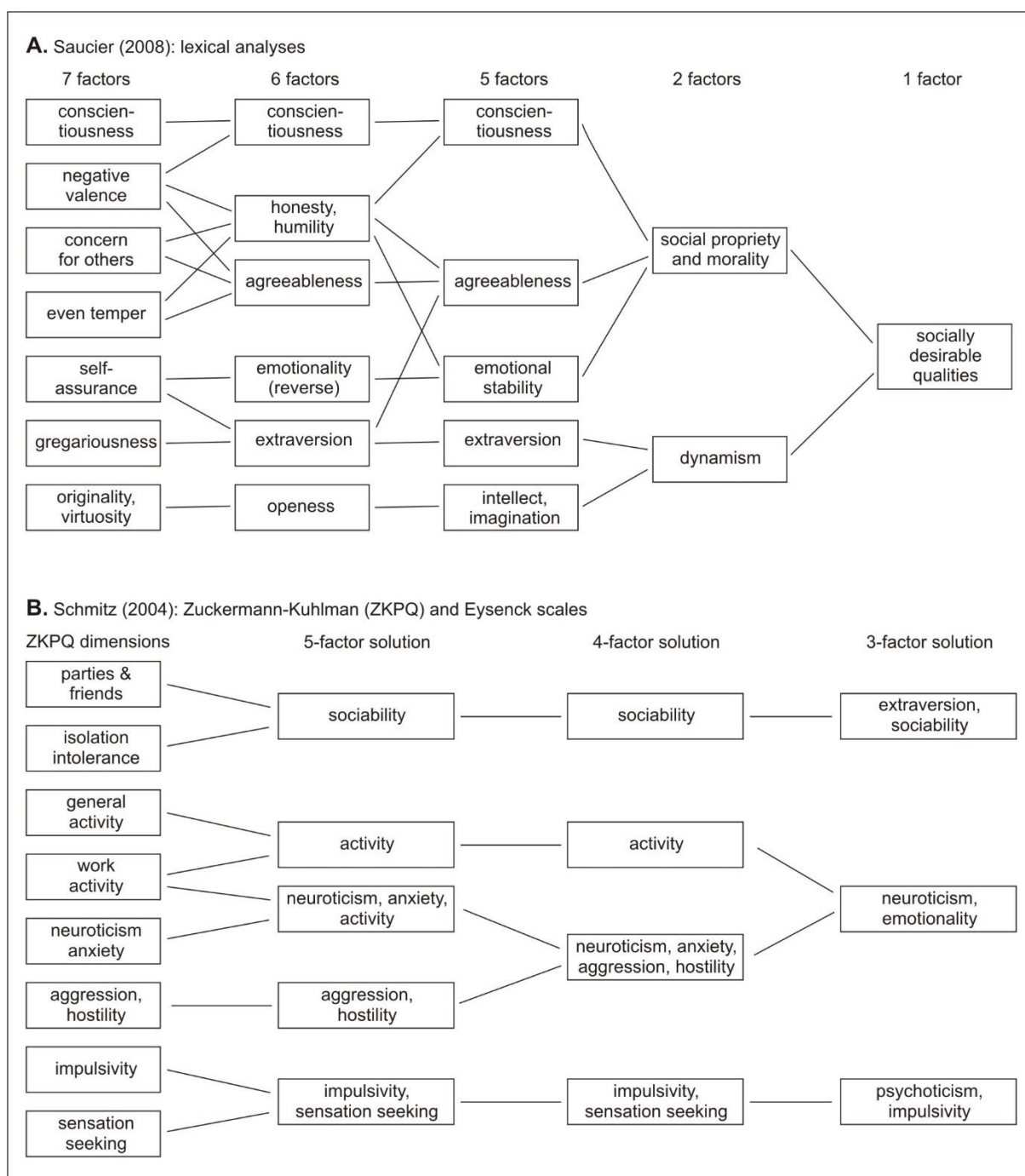
In de praktijk worden veel verschillende woorden voor de 5 factoren gebruikt (Digman 1990). Inmiddels heeft de *Big Five* de status van de Gouden Standaard voor Persoonlijkheid gekregen. Hier bespreek ik de *Big Five* uitgebreider dan andere instrumenten, omdat veel onderzoeken aan persoonskenmerken gerelateerd worden aan de *Big Five*.

#### 2.1.2. Stabiliteit en verandering in persoonlijkheid

Er zijn verschillende visies over de mens.

1. Mensen worden met een eigen, erfelijk karakter geboren, dat weinig verandert.
2. Mensen veranderen.

Volgens sommigen is de invloed van opvoeding en socialisatie belangrijk. Volgens Seligman, Bandura en Maslow hebben mensen een innerlijke drang tot zelf-ontplooiing.



*Figuur 1. Het verband tussen verschillende aantallen persoonlijkheidsfactoren. A. De structuur van persoonlijkheidsmodellen met verschillende factoren, gebaseerd op analyse van bijvoeglijke naamwoorden (hertekend van Saucier 2008). B. Het verband tussen de dimensies van de Zuckerman-Kuhlman Personality Questionnaire en de Eysenck Personality Questionnaire (hertekend van Schmitz 2004). (Dit toont dat het aantal factoren arbitrair is.)*

### **Persoonlijkheidsvorming door opvoeding?**

In een onderzoek bij meer dan 9000 tweelingparen was er een meetbaar, maar klein verband tussen de opvoedstijl van de ouders en het prosociale gedrag van kinderen: de correlaties waren klein (steeds  $r < 0,24$ , Knafo en Plomin 2006a,b). "Hebben ouders een belangrijke lange-termijn invloed op de ontwikkeling

van de persoonlijkheid van hun kinderen? Dit artikel onderzoekt de bevindingen en concludeert dat het antwoord NEE is." (Harris 1995). Harris (1998) concludeerde in haar boek 'The nurture assumption' dat ouders weinig invloed hebben, maar dat juist de vrienden van de kinderen veel invloed hebben; zij sprak over

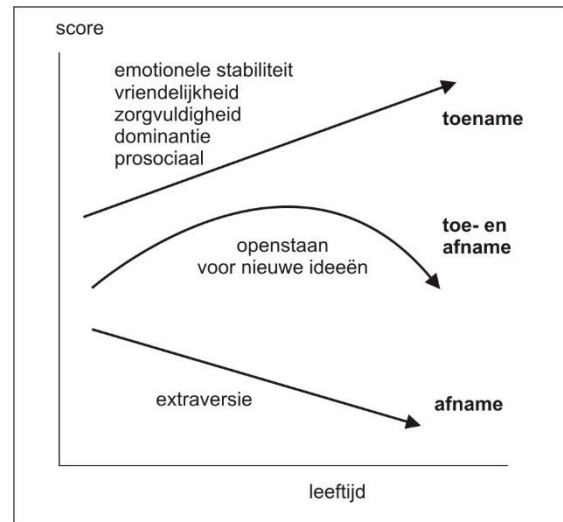
groepsocialisatie. Harris heeft niet aangetoond dat die vrienden echt invloed hebben op de persoonlijkheid voor een langere tijd. De invloed van opvoeding is meestal klein, maar ernstige, negatieve gebeurtenissen kunnen wel grote invloed op het karakter van mensen. Ernstige verwaarlozing of seksueel misbruik in de vroege jeugd leidt vaak tot ernstige gedragsstoornissen. Dat geldt ook voor drugsverslaving, psychisch trauma (post-traumatische stress stoornis) of hersenletsel. In hoofdstuk 6.1. maak ik aannemelijk dat vooral de situatie (en de vrienden zijn onderdeel van de situatie) invloed heeft op het gedrag maar niet zozeer op de persoonlijkheid. Incidenteel kunnen 'verkeerde vrienden' een grote invloed op persoonlijkheid hebben – vooral als drugs of criminaliteit een rol spelen.

### De ontwikkeling van persoonlijkheid

**Stabiliteit.** De stabiliteit van persoonlijkheid is afhankelijk van de leeftijd: bij kinderen van 0 - 3 jaar is de overeenstemming tussen metingen op verschillende tijdstippen 0,35; rond 20 jaar is dit 0,51, en tussen 50 en 70 jaar is dit groot (0,74, Roberts en DeVecchio 2000, Roberts e.a. 2004). Bij personen van 55 – 85 jaar zijn de domeinen van de *Big Five* over een periode van 6 jaar stabiel, behalve 'Openstaan voor nieuwe ideeën' (zie onder, Small e.a. 2003). De domeinen van de *Big Five* zijn gemeten met intervallen variërend van 6 – 30 jaar. De correlaties tussen beide metingen waren groot, maar namen af van 0,8 naar 0,6 naarmate het interval toenam (Costa en McCrae 1994).

**Leeftijdstrends.** Met het vorderen der jaren nemen de gemiddelde scores voor vriendelijkheid, zorgvuldigheid en emotionele stabiliteit toe, en neemt de gemiddelde score voor extravertie af (figuur 2, McCrae e.a. 2000, Roberts e.a. 2004, Caspi e.a. 2005). Tot de jonge volwassenheid neemt de gemiddelde score voor 'openheid voor nieuwe ideeën' toe, en daarna neemt deze af (Roberts e.a. 2004, Caspi e.a. 2005). Over een periode van 6 jaar nam de gemiddelde score voor 'openheid voor nieuwe ideeën' bij personen van 55 – 85 jaar met 1,5% af (Small e.a. 2003; bij het groot aantal onderzochte personen was deze kleine afname statistisch significant). De afname van 'openheid voor nieuwe ideeën' is strijdig met theorieën over zelf-ontplooiing. Dominantie nam toe van adolescentie tot middelbare leeftijd.

Wat veroorzaakt deze veranderingen? Volgens McCrae e.a. (2000, p. 182) is dit het gevolg van rijping en niet van socialisatie: "Net zoals kinderen in een vaste volgorde en een vast tijdsplan leren praten, tellen en redeneren, zo



Figuur 2. Leeftijdstrends in persoonlijkheid: sommige eigenschappen worden geleidelijk gemiddeld sterker en andere gemiddeld zwakker, en weer andere nemen eerst toe en daarna af.

kunnen volwassen meer aangenaam en minder extravert worden als een natuurlijk verloop van veroudering." (McCrae e.a. 2000, p. 182) Overigens vermindert de 'openheid voor nieuwe ideeën' niet alleen bij volwassen mensen, maar ook bij volwassen Japanse makaken (hoofdstuk 3.5.), wat wijst op een natuurlijk rijpingsproces. Er zijn daarnaast aanwijzingen dat bij mensen de sociale omgeving ook een rol speelt (Roberts e.a. 2004).

### Erfelijkheid en persoonlijkheid

Vanaf een leeftijd van 20 jaar is de persoonlijkheid voldoende stabiel om een rol van erfelijkheid te onderzoeken. Er zijn erfelijke persoonlijkheidsverschillen tussen mensen. "Uit deze onderzoeken komt een imposant en consistent patroon naar voren dat er een significante erfelijke component is bij alle grote onderzochte dimensies van persoonlijkheid. [...] Alle beschreven studies zijn consistent dat ze geen spoor vinden van invloed van opgroeien in dezelfde omgeving op de overeenkomsten tussen tweelingen in persoonlijkheid, behalve misschien de scores op de leugenschaal. [...] In etiologische termen komt dit erop neer dat de persoonlijkheid van ieder individu gevormd wordt door zijn/haar unieke genotype en de unieke ervaringen die hij/zij deelt met geen van zijn familieleden." (Eaves e.a. 1989, p. 212).

**Domeinen van de Big Five.** De heritabiliteit van ieder domein van de *Big Five* is gemeten met tweelingonderzoek: de heritabiliteiten zijn

Tabel 1. Heritabiliteit van de 5 factoren van de Big Five (gemiddelde van 4 onderzoeken, Bouchard en McGue 2003, voor de invloed van opgroeien in een gemeenschappelijke omgeving zie Jang e.a. 1996).

	heritabiliteit	Gemeenschappelijke omgeving
Extravert vs. introvert	0,54	0
Vriendelijk vs. onvriendelijk	0,42	0
Zorgvuldig vs. onzorgvuldig	0,39	0
Emotioneel stabiel vs. onstabiel	0,48	0
Intellectueel autonoom vs. afhankelijk	0,57	0

Tabel 2. De resultaten van verdere factor-analyses van de scores op de NEO-PI-R, en de auteurs die de heritabiliteiten van deze factoren gemeten hebben.

aantal	categorie	auteur	heritabiliteit	auteur
2	metatrekken	Digman 1997, DeYoung e.a. 2002	0,36 - 0,71	DeYoung e.a. 2006
5	domeinen	Velen, o.a. Costa en McCrea 1985, 1995, Bouchard en McGue 2003	0,39 - 0,57	o.a. Jang e.a. 1996, Bouchard en Loehlin 2001, Bouchard en McGue 2003
10 (2x5)	aspecten	DeYoung e.a. 2007		DeYoung e.a. 2007
30 (5x6)	facetten	Jang e.a. 2006	0,22 - 0,58	Jang e.a. 2002
75 (5x15)	facetten	DeYoung e.a. 2007		DeYoung e.a. 2007
240	items			

middelgroot (0,39 – 0,57, tabel 1). Erfelijkheid is belangrijk voor persoonlijkheid, maar ook andere, individuele factoren spelen een rol. De factor ‘openstaan voor nieuwe ideeën’ was gekoppeld aan genen voor intelligentie (Tram-push e.a. 2017). De invloed van opgroeien in dezelfde omgeving was voor deze parameters ongeveer nul (Jang e.a. 1996, Bouchard en Loehlin 2001). De erfelijkheidsstructuur van de *Big Five* is hetzelfde voor mensen in Canada, Duitsland en Japan (Yamagata e.a. 2006).

**Hoofdfactoren van de Big Five.** Ook de metatrekken plasticiteit en stabiliteit zijn deels erfelijk met heritabiliteiten tussen 0,36 en 0,71 (tabel 2).

**Facetten van de Big Five.** Niet alleen de 5 domeinen van de *Big Five*, maar ook de onderdelen daarvan zijn in kleine tot middelgrote mate erfelijk met heritabiliteiten tussen 0,22 en 0,58 (Jang e.a. 1996, 2006, DeYoung e.a. 2006, 2007).

**Temperament.** Aspecten van het temperament van baby's en volwassenen zijn in middelgrote tot grote mate erfelijk (0,30 – 0,66, Buss e.a. 1973, Goldsmith e.a. 1999). Ook de afzonderlijke persoonlijkheidsstreken hebben een redelijk grote heritabiliteit (Horn e.a. 1976, Jang e.a. 1998).

**Sensatie zoeken.** De heritabiliteit voor de subschalen van sensatie-zoeken varieert tussen 0,43 en 0,57 (Koopmans e.a. 1995).

### 2.1.3. Gedragsvoorspellingen op basis van persoonlijkheid

#### Het belang van persoonlijkheid

Er is een verband tussen persoonlijkheid en succes in het leven <sup>1</sup>. De correlaties tussen onderdelen van de *Big Five* enerzijds en het latere inkomen en de beroepsstatus anderzijds, zijn klein tot middelgroot (0,10 – 0,49, Judge e.a. 1999). Antisociaal gedrag correleert met persoonlijkheid, zoals die gemeten wordt met 4 verschillende schalen; de correlaties zijn klein tot middelgroot (0,09 – 0,39, Miller en Lynam 2001). Kinderen van 11 jaar die relatief hoog scoorden op zorgvuldigheid, leefden gemiddeld langer, terwijl kinderen die relatief hoog scoorden op vrolijkheid en humor, gemiddeld korter leefden; deze correlaties waren klein (0,19 – 0,27, Friedman e.a. 1993). Het oordeel over de kwaliteit en de duur van intieme relaties is gecorreleerd met de persoonlijkheid van beide partners (Robins e.a. 2000).

<sup>1</sup> Maar het verband tussen persoonlijkheid en succes in het leven is kleiner dan het verband tussen IQ en succes in het leven.

### Voorspellende waarde

Aanvankelijk dacht men dat 'de persoonlijkheid' in belangrijke mate het gedrag van een mens in allerlei situaties voorspelde. In 1968 publiceerde Walter Mischel echter het boek *'Personality and Assessment'*. Daarin toonde hij aan dat het gedrag van personen in verschillende situaties slechts zwak door persoonlijkheid voorspeld werd (de correlaties waren steeds lager dan 0,30, Mischel 1968). "Globale trekken en toestanden zijn te grove eenheden om de buitengewoon complexe en subtiele onderscheiden te beschrijven die mensen constant maken." (Mischel 1968, p. 301). Er is "de klassieke 'persoonlijkheidsparadox'. Hoe kunnen we onze intuïties – en theorieën – over de stabiliteit en onveranderlijkheid van persoonlijkheid verenigen met de even overtuigende empirische bevindingen over de veranderlijkheid van het gedrag van een persoon in verschillende situaties?" (Mischel 2004, p. 1). Het boek van Mischel leidde tot een groot debat in de psychologie, *'the person versus the situation debate'* (Mischel 2009). Volgens sommige onderzoekers is de situatie belangrijker dan de persoonlijkheid van de actor (Bowers 1973, Ross en Nisbett 1991, Doris 2002). Dit werd wel het 'situationisme' genoemd, maar "Aanvankelijk gebruikte men de term 'situationisme' in de negatieve betekenis van een nauwelijks verholen Skinnerianisme." (Doris 2002, p. 179). Mischel zelf bleef streven om een persoonlijkheidssysteem te ontwikkelen met meer voorspellende waarde. Na vruchteloze strijd dacht men dat persoon/situatie probleem te kunnen ontwijken door de lippendienst "interactionisme dat gedrag beschouwt als een product van zowel persoons- als situatie-factoren" (Blass 1991, p. 406.).

Men kan gedrag iets beter voorspellen, als men uitgaat van een groter aantal factoren dan de 5 factoren van de *Big Five* (Mershon en Gorsuch 1988, Paunonen en Ashton 2001, Matthews e.a. 2009, p. 43-44). Of men verwerkt ook cognitieve en affectieve factoren in zijn persoonlijkheidssysteem (Mischel en Shoda 1995). Als mogelijke uitweg heeft men de situaties verder geanalyseerd (Kelley e.a. 2003), en de relaties tussen de actoren bestudeerd (hoofdstuk 4.3.). In hoeverre is gedrag van mensen in een nieuwe situatie überhaupt voorspelbaar? In sectie 4. noem ik de nadelen van voorspelbaar gedrag.

Toch bleven persoon/situatie vragen tot heftige emoties leiden. "Als het persoon/situatie-debat

*echt beëindigd is, waarom genereert het dan zoveel negatieve emoties? [...] volgens ons is het debat pas echt over [...] als we de relevante zaken kunnen bespreken zonder sterke negatieve gevoelens.*" (Lucas en Donnellan 2009, p. 148). Pas als we causale verbanden zonder sterke emoties kunnen onderzoeken en bespreken, mogen we concluderen dat het *nature/nurture* en het persoon/situatie <sup>2</sup> debat geëindigd is door echte oplossingen. Ik blijf hier bezig met het monnikenwerk om de relevante factoren zoveel mogelijk empirisch te ontrafelen.

## 2.2. Persoonsverschillen afgeleid van gedrag

### 2.2.1. Persoonsverschillen bij jonge kinderen

#### 3 onderzoeksgroepen

In Amerika hebben 3 groepen onderzoekers de basis gelegd voor persoonlijkheidsonderzoek bij baby's en kinderen op basis van gedrag (tabel 3).

- De kinderartsen in de groep van Alexander **Thomas** hebben 141 kinderen van 4 jaar over een periode van 8 jaar gevolgd (Thomas en Chess 1977). Sommige kinderen werden beoordeeld als 'gemakkelijk', en andere als 'moeilijk'. Van de 'gemakkelijke' 4-jarigen ontwikkelde 18% in de loop van 8 jaren gedragsproblemen, en van de 'moeilijke' 4-jarigen wel 70%.
- In de groep van de psycholoog Jerome **Kagan** (1989, 1997) zijn de reacties van baby's en oudere kinderen op stimuli onderzocht. Zo'n 20% van de baby's reageerde sterk en negatief op nieuwe stimuli, terwijl zo'n 40% ontspannen bleef. Baby's van 4 maanden onderscheidde al nieuwe en bekende stimuli. Sommigen reageerden negatief op nieuwe stimuli: ze vermeden die stimuli of gingen huilen. Anderen naderden die stimuli of gingen ermee spelen. Baby's die nieuwe stimuli meden, werden 'zeer reactief' genoemd. Zeer reactieve peuters zijn eerder terughoudend dan angstig. Op de leeftijden van 14 en 21 maanden reageerde 33% van de zeer reactieve peuters erg angstig, en slechts 4% van de weinig reactieve peuters. De heritabiliteit van dit angstig-gereemde gedrag is nogal groot (0,51 – 0,70, Robinson e.a. 1992).

<sup>2</sup> De persoon/situatie en *nature/nurture* debatten gaan eigenlijk over dierbare groepsideeën (hoofdstuk 6.3.). Sommige deelnemers (inclusief ikzelf) blijven streven

naar causale verklaringen, en andere verwerpen zo'n causale verklaring als reductionisme.



Tabel 3. De dimensies van persoonlijkheid die auteurs onderscheidde op basis van het gedrag van baby's. (Hier is gekozen voor de technische Engelse termen.)

Reacties van jonge kinderen (Thomas en Chess 1977)	Reacties van jonge kinderen Kagan 1989, 1997	Reacties van jonge kinderen (Rothbart 2004)
Activity Regularity Initial reaction Adaptability Intensity Mood Distractibility Persistence and attention span Sensitivity	Inhibited (high reactive) Uninhibited (low reactive)	Surgency/extraversion Negative affect Effortful control

- In de groep van de psychologe Mary **Rothbart** zijn in de loop der jaren gedragstypen ontwikkeld om de persoonlijkheid van baby's, peuters, kleuters, kinderen en adolescenten te scoren (Rothbart e.a. 2000, Putnam e.a. 2001, Rothbart 2007). De resultaten daarvan worden in de volgende alinea's besproken.

#### Gedagsverschillen tussen baby's

Al in de baarmoeder en direct na geboorte vertonen baby's tekenen van ongenoegen en afweerbewegingen, maar verder weinig gedifferentieerd gedrag. Op 2 - 3 maanden gaan ze glimlachen en maken ze toenaderingsbewegingen. Dan gaan ze ook boosheid en frustratie uiten. Baby's zijn verschillend in gedrag, bijvoorbeeld in huilen/lachen, activiteit, reacties op nieuwe stimuli, en de mate waarin ze getroost kunnen worden. Geleidelijk richten baby's hun aandacht steeds langer op dezelfde stimulus, bijvoorbeeld het gezicht van een mens; ook in dit opzicht zijn er verschillen tussen baby's. De eerste tekenen van wilskracht zien we, wanneer baby's geconcentreerd naar iets kijken, en wanneer baby's geïrriteerd zijn als ze beperkingen tegenkomen; de heritabiliteit hiervan is respectievelijk 0,45 en 0,66 (Goldsmith e.a. 1999, 2008).

#### Gedagsverschillen bij peuters en kleuters

Peuters vertonen meer verschillende gedragingen dan baby's; peuters gaan meer interacties aan met anderen, en ze worden verlegen.

- **Wilskracht.** Bij peuters en kleuters komt een persoonlijkheidsdomein tot ontwikkeling, dat wilskracht genoemd wordt (Rothbart e.a. 2000, Kochanska e.a. 2000). Wilskrachtige individuen spannen zich extra in om iets uit zichzelf te bereiken.
- **Zelfbeheersing.** Later vertonen kinderen ook zelfbeheersing. Individuen met zelfbeheersing doen op aanwijzingen van anderen iets wat zij aanvankelijk in die situatie

niet zouden doen. Of doen juist op aanwijzingen van anderen iets niet wat zij eerder wel deden (Jones e.a. 2003). Van de kleuters van 36 maanden vertoonde 22% zelfbeheersing, en van de kleuters van 48 maanden wel 90% (Jones e.a. 2003). Later vertoonden de kleuters het gewenste gedrag ook 'uit zichzelf'; dat noemt men 'internalisering'. Let wel, in tegenstelling tot het eerder genoemde angstig-geremde gedrag van de kinderen van Kagan (zie boven), heeft deze zelfbeheersing niet met angst, maar met een 'gedragskeuze' te maken. De heritabiliteit van zelfbeheersing is middelgroot bij 2-jarigen (0,48 - 0,56), en groot bij 3-jarigen (0,74, Goldsmith e.a. 2008).

Er is onderzocht in welke mate deze gedagsverschillen door erfelijkheid of opvoeding veroorzaakt zijn. In het algemeen is probleemgedrag van peuters en kleuters moeilijk te veranderen (Keenan e.a. 1998, Smith e.a. 2004). Persoonsverschillen die gemeten worden met gedragstesten, zijn in aanzienlijke mate erfelijk.

#### Persoonlijkheid en levensloop

De persoonlijkheid van baby's heeft enige voorspellende waarde voor het latere gedrag. Angstige baby's worden later vaker angstige, weinig agressieve kinderen. Boze baby's worden later vaak gefrustreerde en agressieve kinderen. Als jongens of meisjes van 1 jaar gedragsproblemen hebben, is er een hogere kans dat ze op 5 jaar nog problemen hebben, maar de correlaties zijn nogal klein (rond 0,30, Keenan e.a. 1998).

Uit kinderen van 8 - 10 jaar werden uitgesproken verlegen individuen geselecteerd. Hun levensloop werd na 30 jaar beoordeeld. Verlegen jongens/mannen trouwden op latere leeftijd, en kregen kinderen en een vaste baan op latere leeftijd; de gemiddelde verschillen waren 3 - 4 jaar. Bij volwassenheid hadden verlegen jongens minder vaak stabiele banen en stabiele huwelijken.

**Empathie, positief sociaal, prosociaal, samenwerken, helpen,**

**Empathie** is een mentale term. In dit boek vermijd ik zoveel mogelijk het gebruik van mentale termen, omdat zinnen met mentale termen niet toetsbaar zijn.

Ik stel voor om het begrip '**positief sociaal**' te gebruiken als kwalificatie voor gedrag naar een soortgenoot dat deze soortgenoot bevoordeelt. Dit voordeel kan groot of klein zijn, en de kosten van dit gedrag voor de actor kunnen groot, klein of afwezig zijn.

Ik stel voor om het begrip '**prosociaal**' alleen te gebruiken voor bepaalde keuzes in verdelingssituaties (zoals van McClintock 1972, 1978), waarbij een actor kiest voor een variant die ook voordeel voor een ander oplevert, terwijl hij een alternatieve variant had kunnen kiezen waarbij de opbrengst voor hemzelf groter was.

'**Samenwerken**' betreft gecoördineerd gedrag van meer dan één individu waarbij een resultaat bereikt kan worden dat één individu minder goed of minder gemakkelijk had kunnen bereiken.

Bij '**helpen**' is er een hulpbehoevend individu. Dit kan een jong of oud individu betreffen, een ziek of gewond individu, of een individu dat over weinig middelen van bestaan beschikt.

Verlegen meisjes/vrouwen volgden het traditionele-patroon van trouwen, kinderen krijgen en huisvrouw worden (Caspi e.a. 1988). Er werden ook kinderen geselecteerd met uitgesproken woede-aanvallen. Ook hun levensloop werd na 30 jaar beoordeeld. Mannen met woede-aanvallen in hun jeugd werden vaker gedegradeerd of ontslagen, en ze scheidden vaker. Vrouwen met woede-aanvallen in hun jeugd trouwden mannen met een slechtere baan, scheidden vaker en werden humeurige moeders (Caspi e.a. 1987).

**2.2.2. Verdelingskeuzes****Verdelingskeuzes (social value orientation)**

Voor een onderzoek naar egoïsme en altruïsme hebben Messick en McClintock (1968) en McClintock (1972, 1978) een test ontworpen waarbij een proefpersoon een keuze maakt tussen een aantal alternatieven voor uitkering van bedragen aan zichzelf en aan een ander (hoofdstuk 4.2.). Proefpersonen konden kiezen uit een aantal opties in de verdeling van geld tussen henzelf en een ander. Steeds vinden de onderzoekers de volgende types personen.

1. Personen die zodanig kiezen dat de ander en zichzelf gezamenlijk het meest ontvangen en dat de verdeling redelijk gelijk is. Ongeveer 60% van de proefpersonen maakt deze keuze. Zij worden '**prosocials**' genoemd en hun keuze heet prosociaal gedrag.
2. Personen die kiezen voor de grootste opbrengst voor zichzelf zonder erop te letten hoeveel de ander krijgt. Dit zijn '**individualisten**'; ongeveer 30% van de proefpersonen maakt deze keuze. Alleen een individualist voldoet aan het patroon van de *Homo economicus*, d.i. de rationele mens uit economische modellen, die zijn eigen bezit zo groot mogelijk probeert te maken.

3. Personen die kiezen voor het grootste verschil tussen zichzelf en de ander, in het voordeel van zichzelf. Dit zijn '**competitors**'; zij vormen 5% – 10% van de proefpersonen.
4. Personen die kiezen voor de grootste opbrengst voor de ander, ongeacht de eigen opbrengst. Dit zijn '**altruïsten**'. Dit kwam zo weinig voor dat het wel in de test van 1972 voorkwam, maar uit de test van 1978 verwijderd werd.

Er zijn systematische verschillen tussen mensen in de verdelingskeuzes die ze maken. Dit wordt *social value orientation* genoemd (Messick en McClintock 1968, McClintock 1972, 1978, hoofdstuk 4.2.). De verdelingskeuzes van mensen zijn redelijk stabiele persoonskenmerken (Eisenberg e.a. 2002, Fischbacher e.a. 2012). De meerderheid van de mensen maakt prosociale keuzes, ten gunste van een gelijke verdeling, met een gering nadeel voor hun eigen directe winst. In allerlei onderzoek bleek dat de meeste mensen in spelsituaties prosociale keuzes maken. Bij sommige testen gaat het om echt geld, en bij andere om theoretisch geld; wanneer om echt geld gespeeld wordt, komt de prosociale keuze iets minder vaak voor (Balliet e.a. 2009).

Personen met een individualistische keuze scoren (zoals verwacht) hoger op politiek-rechts autoritarisme en sociale dominantie orientatie (Chirumbolo e.a. 2016).

**Erfelijkheid van prosociaal gedrag, altruïsme en empathie**

De ouders en onderwijzers schatten het prosociaal gedrag van jongens en meisjes (5 – 19 jaar), en deze kinderen beoordeelden ook hun eigen prosociaal gedrag; op al deze maten scoorden de meisjes meer prosociaal dan jongens (Scourfield e.a. 2004, Gregory e.a. 2009). In verscheidene onderzoeken is de heritabiliteit van prosociaal gedrag, altruïsme

en empathie gemeten. Het prosociale gedrag van kinderen en adolescenten werd gescoord door de ouders en docenten, en is in middelgrote mate erfelijk. De bijdrage van erfelijkheid neemt toe met de leeftijd, terwijl de invloed van een gemeenschappelijke omgeving afneemt (Scourfield e.a. 2004, Knafo en Plomin 2006). Ook empathie is in middelgrote mate erfelijk bij adolescenten en ouderen.

### Rationeel eigenbelang

Volgens de rationele-keuzetheorie is een gedragskeuze 'rationeel', wanneer deze de kans op de eigen opbrengst maximaal maakt (Von Neumann en Morgenstern 1944). Om vast te stellen in hoeverre iemand zijn 'rationele eigenbelang' behartigt, of iets over heeft voor het belang van de groep, liet men proefpersonen het openbare-voorzieningsspel spelen (hoofdstuk 4.2.). Eerst speelden ze met 'groepsgenoten' die door de computer gesimuleerd waren, en van wie ze wisten dat deze gesimuleerd waren. Ze konden echt geld verdienen, maar ze wisten dat ze geen echte personen benadeelden. Twee verschillende gedragingen kwamen voor (Burton-Chellew e.a. 2017):

- spelers die geen geld inbrachten voor het gemeenschappelijk belang, deze werden 'rationele spelers' genoemd;
- en spelers die geld inbrachten voor het gemeenschappelijk belang, deze werden 'irrationele spelers' genoemd.

Dit is het algemene patroon bij dit type spelen. Op deze manier kan men 'rationele/egoïstische' spelers onderscheiden van 'irrationele/sociale' spelers.

### 2.2.3. In-group favoritisme

#### Het meten van in-group favoritisme

*In-group* favoritisme is moeilijk te meten, omdat mensen de neiging hebben sociaal-gewenste antwoorden te geven. Als we rustig de tijd voor onze keuzes hebben, zijn die goeddoordachte keuzes behoorlijk politiek-correct. Greenwald en Banaji (1995) geven voorbeelden dat sociale keuzes ook beïnvloed worden door onbewuste voorkeuren, en dat ook mensen die expliciet discriminatie afkeuren, in hun feitelijke gedrag toch discrimineren. Greenwald e.a. (1998) hebben een test ontwikkeld om onbewuste voorkeuren meetbaar te maken. Daarbij moeten proefpersonen snel keuzes maken tussen combinaties van begrippen. Soms stemt die combinatie overeen met een eerdere voorkeur (bijvoorbeeld 'bloem' en 'prettig') of juist niet (bijvoorbeeld 'spin' en 'prettig'); dat zijn respectievelijk compatibele en niet-compatibele combinaties. De latentietijd

tot het maken van de keuze werd gemeten. De latentietijd voor het kiezen voor compatibele combinaties is korter dan voor het kiezen voor niet-compatibele combinaties. Het verschil is 100-230 ms (milliseconden). Deze test heet de **impliciete associatie test** (IAT). Er bestaan verscheidene varianten van deze test waarmee allerlei vooroordelen zoals over etniciteit (ras), land, geslacht, leeftijd en seksuele voorkeur getest kunnen worden.

Bij blanke Amerikaanse studenten werd het raciaal vooroordeel op 7 verschillende manieren gemeten: met een gangbare vragenlijst, de IAT, verbaal gedrag, non-verbaal gedrag, zelfperceptie, de perceptie van een interviewer, en de perceptie van een observator. Er waren twee clusters met interne positieve verbanden:

- de vragenlijst, het verbaal gedrag en de zelfperceptie ( $r = 0,33 - 0,40$ ); dit is de sociaal-gewenste score,
- de IAT, non-verbaal gedrag, en de perceptie van de interviewer en de observator ( $r = 0,32 - 0,52$ ); dit beschouwen we als de echte score (Dovidio e.a. 2002).

Er was geen verband tussen de scores op vragenlijsten en de IAT (zie ook Fazio e.a. 1995). Het wordt steeds beter onderbouwd dat de IAT inderdaad onbewuste vooroordelen toont (Greenwald e.a. 2003, Nosek e.a. 2005). De uitkomsten van de IAT zijn voor veel mensen confronterend: zij verwerpen discriminatie, en toch worden ze met de IAT betrapt op onbewuste discriminatie. De onbewuste voorkeuren betreffen niet altijd de *in-group*. Soms oordeelt men ten gunste van de eigen groep (blanken gunstig over blanken) en soms ten gunste van een sociaal bovenliggende groep (dat Afro-Amerikanen en hispanics gunstig oordelen over blanken).

#### De erfelijkheid van in-group favoritisme

Bijna alle primaten leven in groepen; de vorming en splitsing van die groepen zijn in hoofdstuk 5.1. besproken. Groepscohesie wordt bevorderd door het *in-group* favoritisme van de leden. *In-group* favoritisme komt niet alleen bij mensen voor, maar het is ook aangetoond bij allerlei apen en chimpansees (hoofdstuk 6.2.).

Voor mensen zijn de belangrijkste redenen om zich tot een groep te rekenen: afstamming, religie en ideologie. Ook komt het voor dat mannen pure mannengroepen vormen, en vrouwen pure vrouwengroepen, maar om nageslacht te krijgen moeten ze ook buiten die groepjes mengen. Er zijn verschillen tussen mensen in hun *in-group* favoritisme. *In-group* favoritisme (aan de hand van vragenlijsten) is in middelgrote tot grote mate erfelijk (heritabiliteit:  $0,41 - 0,63$ , Lewis en Bates 2010). Over

een periode van 10 jaar is *in-group* favoritisme stabiel ( $r = 0,67$ , Lewis en Bates 2017). *In-group* favoritisme ging samen met traditionalisme ( $r = 0,44$ ) en met politiek-rechts authoritarianisme ( $r = 0,29$ ), en juist niet met openheid ( $r = -0,20$ , Lewis en Bates 2014).

#### 2.2.4. Dominantie, macht en gehoorzaamheid

##### Dominantie en leiderschap

Er is het voorwetenschappelijk idee dat 'dominantie' en 'leiderschap' (hoofdstuk 4.3.) belangrijke persoonskenmerken zijn. Dominantie/onderdanigheid was één van de 16 persoonlijkheidsfactoren van Cattell (1946). Op basis van gedragsanalyse concludeerden Buss en Craik (1983) tot 6 dimensies van persoonlijkheid, waarvan dominantie/onderdanigheid er één was. Het verband tussen dominantie en de *Big Five* is niet zo duidelijk. Er is een verband gesuggereerd met vriendelijkheid of met extravertie (de Raad 1992, Cattell en Mead 2008). Dominantie en leiderschap zijn in middelgrote tot grote mate erfelijk ( $0,30 - 0,70$ ).

Is er een oorzaak of een reden dat 'dominantie' niet in de *Big Five* voorkomt? De *Big Five* is gebaseerd op factor-analyse van woordenlijsten, en in die woordenlijsten zijn er verscheidene bijvoeglijke naamwoorden die gerelateerd zijn aan dominantie of onderdanigheid (de Raad 1992). Maar dominantie was lang een impopulair begrip bij sociaal wetenschappers (hoofdstuk 6.3.).

##### Gehoorzaamheid onder druk van autoriteiten (Milgram)

In de beroemde experimenten van Milgram (1963) gaven proefpersonen op aandringen van een autoritaire onderzoeksleider een andere proefpersoon schijnbaar elektrische schokken om die andere persoon iets te leren. Tot ieders verrassing gaf 65% van de jonge Amerikaanse proefpersonen een 'elektrische schok' met een stroomsterkte waarvan verteld was dat die dodelijk kon zijn. Maar 35% van de proefpersonen weigerde dat te doen. In welk opzicht waren die 35% anders dan de 65%? Er was geen verband tussen de mate van gehoorzaamheid en de introvertie/extravertie-score, maar proefpersonen die gehoorzaamden, scoorden hoger voor autoritarisme (Blass 1991). Bij een replicatie uit 2006 stopten empathische proefpersonen eerder ( $r = -0,51$ , Burger 2009).

##### Houding t.o.v. gezag

Sommige mensen zijn geneigd autoriteiten te geloven en te respecteren, en anderen verzetten zich tegen gezag. Verzet tegen gezag gaat

gepaard met antisociaal en crimineel gedrag. Het accepteren van gezag is een stabiele trek met een middelgrote heritabiliteit van  $0,41 - 0,46$ . Dit is gekoppeld aan conservatisme en religiositeit (Ludeke en Krueger 2013 Ludeke e.a. 2013).

#### 2.2.5. Vormen van impulsiviteit

##### Impulsiviteit

In hoeverre is impulsiviteit een relevante persoons eigenschap? Kinderen van 5 – 7 jaar moesten figuren vergelijken en deden een leestest. De kinderen die het snelst reageerden op de figuren, werden beoordeeld als het meest impulsief; zij maakten veel fouten bij de leestest (Kagan 1965). Ook bij volwassen mensen was impulsiviteit een relevante persoons eigenschap (Eysenck en Eysenck 1977, Dickman, 1990). Bij nader inzien bleek impulsiviteit een complexere eigenschap, die bestond uit (Whiteside en Lynam 2001):

- gebrek aan vooraf overwegen,
- gebrek aan volharding,
- de neiging om snelle acties te ondernemen bij sterke negatieve gevoelens, maar vaak worden die acties later betreurd,
- sensatie zoeken.

De eigenschap impulsiviteit gaat juist niet samen met het vermogen tot logisch redeneren (Schweizer 2002). Impulsiviteit is in middelgrote tot grote mate erfelijk (heritabiliteit van  $0,19 - 0,56$ , Bezdjian e.a. 2011).

##### De marshmallow-test, uitgestelde beloning

Een relevant aspect van persoonsverschillen tussen mensen is bij toeval ontdekt met de marshmallow-test (Mischel en Ebbesen 1970, Mischel 2014). Eigenlijk wilde Mischel onderzoeken waardoor kleuters hun behoefte konden uitstellen. De onderzoeker ging met een kind tussen 4 – 6 jaar in een kamertje waar een tafel en een stoel stond. Op de tafel lag een marshmallow (of een andere lekkernij naar keuze van het kind). De onderzoeker zei dat hij een kwartier weg zou gaan, en dat het kind de marshmallow wel op mocht eten, maar als hij dat niet gedaan had, zou hij na een kwartier een extra marshmallow krijgen. Sommige kinderen pakte de marshmallow vrij snel, en andere wachtten de hele tijd. Er was een groot verschil tussen kinderen (Mischel en Ebbesen 1970).

Toen deze kinderen na 10 jaar opnieuw werden onderzocht, bleek iets opmerkelijks. De kinderen die de verleiding hadden weerstaan, waren intelligenter, weerstonden verleidingen beter, waren meer sociaal verantwoordelijk, en hadden een hoger streefniveau (Mischel e.a.

**Wilskracht en zelfbeheersing**

In het algemeen slaagt men er niet in over-eenstemming te bereiken over de definitie van zelfstandige naamwoorden, zoals wilskracht of zelfbeheersing (zie hoofdstuk 7.1.). Wel kunnen de bijvoeglijke naamwoorden wilskrachtig of zelfbeheerst geoperationaliseerd worden.

**Wilskrachtig** is een individu dat zich extra inspant iets te bereiken wat hij uit zichzelf wil bereiken (Rothbart e.a. 2000, Kochanska e.a. 2000).

**Zelfbeheerst** is een individu dat op aanwijzingen van anderen iets doet wat hij aanvankelijk in die situatie niet deed, of juist op aanwijzingen van anderen iets niet doet wat hij eerder wel deed (Jones e.a. 2003). We kunnen 'zelfbeheersing' gedragsmatig benaderen: een individu doet op aanwijzing van anderen iets anders dan wat hij eerder in die situatie 'uit zichzelf' gedaan had.

1989, Shoda e.a. 1990). Deze verbanden waren middelgroot met correlaties tussen 0,30 en 0,58. Ook met hersenonderzoek zijn verschillen gevonden. Zelfs 40 jaar na de eerste test vertoonden mensen die de verleiding weerstaan hadden, meer activiteit in de prefrontale cortex, en minder activiteit in het ventrale striatum (Casey e.a. 2011).

Maar ook de voorgeschiedenis heeft invloed. Als in eerdere testen een volwassen onderzoeker zijn toezeggingen niet nagekomen was, aten 13 van de 14 kinderen later meteen de marshmallow. Maar als die onderzoeker zijn toezeggingen wel nagekomen was, aten slechts 5 van de 14 kinderen van de marshmallow (Kidd e.a. 2013). De marshmallow test meet dus niet alleen de erfelijke\* zelfbeheersing van kinderen, maar ook de gevolgen van eerdere gunstige of ongunstige ervaringen met andere mensen.

Het vermogen om een beloning te kunnen uitstellen is in middelgrote tot grote mate erfelijk (heritabiliteit van 0,30 – 0,62, Anokhin e.a. 2011, 2015). Met GWAS zijn genen gevonden die een rol spelen in het vermogen om een beloning uit te stellen (Sanchez-Roige e.a. 2017); deze genen spelen ook een rol in ADHD, schizofrenie, depressie, roken, intelligentie en lichaamsgewicht.

**Sensatie-zoeken**

Sensatie-zoeken is de persoonstrek dat sommige mensen vaak nieuwe, spannende activiteiten ondernemen met fysieke, sociale, financiële en juridische risico's. Sensatie-zoeken kan zich uiten:

- in sociaal gewenst gedrag, zoals voor brandweer-acties, of andere levensreddende acties,
- gevaarlijke sporten, zoals extreem skiën, bungee jumping, parachutespringen of boksen,
- maar ook sociaal ongewenst gedrag, zoals straatgeweld, terreuracties, drugsgebruik, ontremd gedrag, riskant seksueel gedrag, gokken met hoge inzet, of moord.

Zuckerman (1971) heeft de *Sensation Seeking Scale* met 4 subschalen ontworpen. De heritabiliteit voor sensatie-zoeken is middelgroot (0,43 - 0,57, Koopmans e.a. 1995).

**2.2.6. Hechtingsgedrag****De hechtingstheorie**

Hechting wordt hier onder persoonlijkheid besproken, omdat variaties in vroege hechting gevolgen zouden hebben op de latere persoonlijkheid. De psychiater John Bowlby (1951) beschreef stoornissen bij kinderen in weeshuizen. Hoewel hij opgeleid was in de psycho-analyse, verklaarde hij de stoornissen door werkelijke voorvallen, en niet met psycho-analytische concepten (Bowlby 1958, p. 365). Hij gaf de voorkeur aan ethologische onderzoekstechnieken, want binnen de ethologie kan men toetsbare uitspraken doen. Ook bleek dat isolatie van jonge kinderen in een ziekenhuis gedurende enkele dagen leidde tot stoornissen (Bowlby en Robertson 1953). Bowlby benadrukte het belang van warm contact tussen een jong kind en zijn moeder/verzorger (Bowlby, 1969, 1973, 1980). Als baby's of peuters te vaak of te lang verlaten worden, veroorzaakt dat gedragsstoornissen. Hierdoor zijn opvattingen over optimale kinderopvang grondig veranderd.

Aanvankelijk besteedde men vooral aandacht aan hechtingsgedrag van baby's en peuters, maar ook bij volwassenen zien we vergelijkbare varianten van hechting in romantische situaties: veilige hechting, verlatingsangst en bindingsangst (Crawford e.a. 2007).

**Het meten van hechting**

Hechting is moeilijk experimenteel te onderzoeken, doordat we te maken hebben met het gedrag (temperament) van het kind, het gedrag (persoonlijkheid) van de moeder of verzorger, en met culturele opvattingen over wat optimale moederzorg is.

Er zijn verscheidene instrumenten om de hechtingskwaliteit te meten, waarvan de '*Strange situation*' het meest gebruikt wordt. De ontwikkelingspsychologe Mary Ainsworth observeerde het gedrag van kinderen bij het vertrek en de terugkomst van de moeder, en het gedrag ten

opzichte van vreemden (Ainsworth e.a. 1978). Zij ontwikkelde een test met een gestandaardiseerd scenario van verlaten en hereniging tussen de peuter en de moeder en de onderzoeker; daarbij werd het gedrag van de peuter geobserveerd. Dit noemde zij de 'vreemde situatie'. De volgende hechtingsstijlen van kinderen worden onderscheiden:

- veilige hechting: het kind reageert positief op de terugkomst van de moeder;
- vermijdingshechting: het kind vermijdt de moeder bij haar terugkomst;
- ambivalente hechting: het kind wisselt nadering en boosheid af bij terugkomst van de moeder;
- een restcategorie van ongeorganiseerde hechting.

Inmiddels is de *strange situation* de belangrijkste methode geworden om hechting van kinderen tussen 12 en 24 maanden te scoren.

### Hechting en erfelijkheid

Aanvankelijk meende men dat hechting van baby's alleen afhing van het gedrag van de moeder/hechtingspersoon, maar snel werd duidelijk dat het ook van de baby afhing of de verzorger optimaal hechtingsgedrag vertoont.

"... verschillen tussen kinderen in persoonlijkheid bleken het duidelijkst tijdens de moeilijke taak om een slecht gereguleerd kind op te voeden." (Karreman e.a. 2008, p. 723).

Bij baby's wordt nog geen invloed van erfelijkheid gevonden op de hechtingsstijl, maar alleen van omgevingsfactoren (Bokhorst e.a. 2003). Voor de hechtingsstijlen van personen ouder dan 7 jaar vindt men meestal middelgrote waarden van de heritabiliteit (Minnis e.a. 2007).

#### 2.2.7. Overige persoonsverschillen

Saucier (2002, p.1) stelde de vraag wat het optimaal persoonlijkheidsmodel is. "*Een optimaal model is reproduceerbaar over methoden, generaliseerbaar over culturen, allesomvattend, en zeer bruikbaar*" (Saucier 2002, p.1). Maar het criterium 'bruikbaarheid' blijft vaag, zolang niet gespecificeerd wordt waarvoor men een persoonlijkheidstest wil gebruiken.

Er zijn allerlei claims van persoonskenmerken die opvallend ontbreken in de *Big Five*. Saucier (2002) geeft een lijst van 100 eigenschappen, waaronder moed, jaloezie, eerlijkheid en trouw. Paunonen en Jackson (2000) misten onder andere conservatisme, eerlijkheid en godsdienstigheid. Er zijn systematische verschillen tussen mensen in seksueel gedrag, maar persoonsverschillen daarin zijn weinig bestudeerd.

### Optimisme en pessimisme

Er zijn verscheidene meetschalen om optimisme en pessimisme te meten of af te leiden. Maar zolang er geen algemeen geaccepteerde test voor optimisme en pessimisme is, kunnen we niet concluderen welke test 'de beste' is. Men zou kunnen vermoeden dat optimisme en pessimisme de uiterste waarden van één as zijn. Maar verrassend genoeg zijn optimisme en pessimisme grotendeels onafhankelijk (Hoorens 1996, Zuckerman 2001). Er zijn schalen ontwikkeld voor de ontvankelijkheid voor cues voor beloning, en cues voor straf. De scores op deze schalen zijn niet gecorreleerd.

De heritabiliteit van optimisme varieert tussen 0,25 en 0,36 (Plomin e.a. 1992, Schulman e.a. 1993, Mosing e.a. 2009). Daarmee is de bijdrage van erfelijkheid op optimisme kleiner dan op de domeinen van de *Big Five*.

Optimisme en pessimisme gaan gepaard met andere persoonlijkheidskenmerken uit de *Big Five*. Optimisme gaat gepaard met extraversie, en pessimisme met neuroticisme (Zuckerman 2001). Ik denk dat optimisme en pessimisme beter vergeleken kunnen worden met de meta-trekken moedig en schuw, tabel 8).

### Religiositeit en mystiek.

Er zijn meetbare vormen van religiositeit die onafhankelijk zijn van de dimensies van de *Big Five* (Saucier en Goldberg 1998, De Fruyt e.a. 2000, MacDonald 2000, zie hoofdstuk 8.1.). Sommige mensen brengen speciale waardering op voor mystieke, magische verbanden, terwijl anderen daar juist niets van moeten hebben. Elders presenteer ik veel voorbeelden van zinnen waarmee logisch iets mis is, maar die juist daardoor meer effect hebben (hoofdstuk 7.3.). Ik noem dit 'magische zinnen'. Ook dit toont dat veel mensen ook een voorkeur voor het onlogische hebben. Er is voorgesteld om religiositeit versus rationaliteit op te voeren als aparte persoonlijkheidsdimensie.

## 3. Persoonskenmerken van dieren

Tussen individuen van allerlei diersoorten zijn er redelijk consistente verschillen in gedrag in verschillende situaties (Gosling en John 1999, Gosling 2001, 2008, Nettle 2006, Uher e.a. 2008, Buss 2009, Wolf en Weissing 2010). Net als bij mensen is ook bij dieren persoonlijkheid een interessante eigenschap. Net als bij mensen, is het bij dieren triviaal hoeveel dimensies men wil onderscheiden (tabel 4).

Tabel 4. Het aantal dimensies van persoonlijkheid die bij baby's, volwassenen en dieren onderscheiden worden.

aantal dimensies	mensen		dieren
	baby's/peuters	volwassenen	
1		General factor of personality (Musek 2007)	
2		neuroticism/extraversion, (Eysenck 1947) plasticity/stability (Digman 1997)	shy/bold
3	Rothbart 2004	neuroticism/extraversion/psychoticism (Eysenck en Eysenck 1976, Tellegen 1985)	
4		Diamond 1957 (zie tabel 10)	Diamond 1957 zie tabel 6
5		Tupes en Cristal (1961) <i>Five Factor Model</i> (Costa en McCrae 1985) <i>Big Five</i> (huidige gouden standaard)	' <i>Big Four</i> ' plus dominantie (tabel 6)
6		act frequency approach (Buss en Craik 1983)	' <i>Big Five</i> ' plus dominantie (tabel 6)
9	Thomas en Chess (1977)		
10		aspecten	
16		16PF Personality Questionnaire (Cattell 1946)	
30 of 75		facetten	
veel		trekken/traits	

### 3.1. Dieren: moedig versus schuw

#### Moedig versus schuw

Een opvallend verschil tussen dieren van dezelfde soort, is het onderscheid moedig versus schuw. Als dieren van verschillende soorten in een nieuwe omgeving geplaatst worden, valt een verschil tussen individuen op. Sommige individuen gaan snel de nieuwe ruimte onderzoeken, en andere zijn terughoudend en voorzichtig. Dit verschil tussen moedig/schuw is gevonden bij allerlei zoogdieren, vogels, vissen, insecten, slakken en inktvissen (Gosling 2001, Day e.a. 2003, Sinn e.a. 2006, Ahlgren e.a. 2015). De dimensie moedig/schuw komt ook naar voren bij factor-analyse aan de persoonlijkheid van allerlei hondenrassen (Svartberg en Forkman 2002). Moedige dieren hebben meer kans om voedsel en partners te vinden, maar ook om gegrepen te worden door een roofdier. Waarschijnlijk loopt dit parallel met de stijl van omgang met stressoren bij allerlei diersoorten: bij stressoren vertonen sommige individuen proactief, agressief gedrag, en andere meer reactief, defensief gedrag (Koolhaas e.a. 1999).

#### Neofobie en neofilie

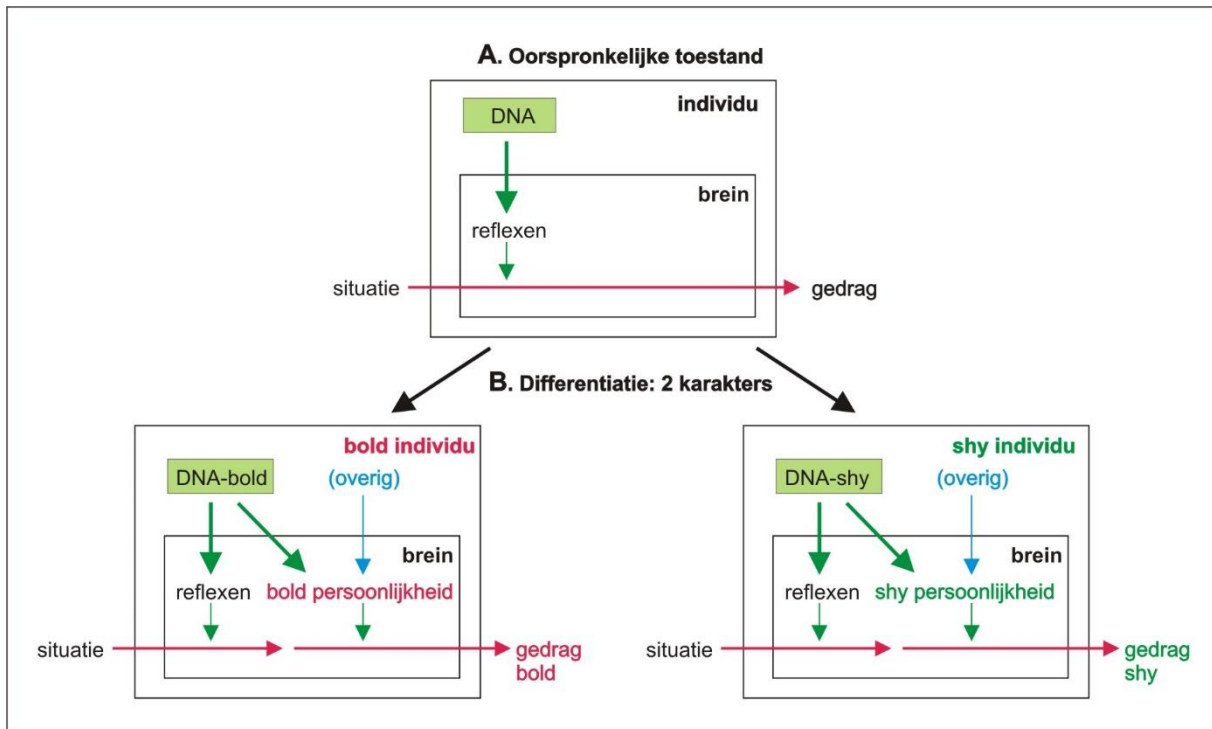
Alleen dieren die kunnen leren welke stimuli zij eerder hebben waargenomen, kunnen het onderscheid tussen bekend en onbekend maken.

Dieren kunnen nieuwe stimuli naderen of vermijden, of ze vertonen ambivalent, weifelend gedrag.

**Neofobie.** Jonge dieren produceren alarmreacties op allerlei dieren, zowel gevaarlijke als ongevaarlijke. Dat is onderdeel van een *better safe than sorry* leersysteem; geleidelijk leren ze af op ongevaarlijke dieren te reageren. Dieren en mensen zijn omzichtig met nieuw voedsel, en met onbekende volwassenen. Dit wordt in hoofdstuk 3.2. besproken. Vermijden van nieuwe voorwerpen en plaatsen komt algemeen voor bij vogels, muizen en ratten (Mitchell 1976, Cowan 1977, Greenberg 2003).

**Neofilie.** Dieren zoeken ook toenadering naar nieuwe stimuli en onderzoeken deze. In een nieuwe omgeving gaan dieren exploreren. Dieren proberen voorzichtig nieuw voedsel. Als mensen en resusapen afbeeldingen van soortgenoten te zien krijgen, hebben ze extra belangstelling voor afbeeldingen van onbekende soortgenoten (Pascalis en Bachevalier 1998). Naderen en vermijden van het nieuwe is normaal gedrag bij dieren en mensen, waarbij er een variatie is tussen individuen, gekoppeld aan de persoonlijkheidstrek *bold versus shy* (zie boven).

In het algemeen is er in de evolutie een proces van steeds verdere differentiatie. Ik neem aan dat er bij primitieve dieren één reactie op een stimulus/situatie was (figuur 3). Later in de



Figuur 3. Het ontstaan van verschillen in persoonlijkheid door natuurlijke selectie. A. primitieve toestand. B. Differentiatie in twee varianten (moedig en schuw).

evolutie kon dat differentiëren tot twee lijnen met verschillende reacties, waarbij de eerste tweedeling in moedig versus schuw voor de hand ligt. Het hangt van de omgeving af, welke variant in het voordeel is.

### Voorspellende waarde

Voorspelt het onderscheid moedig versus schuw ook gedrag van dieren in andere situaties? Soms wel, soms niet.

- Mannetjes koolmeesjes die snel een nieuw gebied exploreerden, naderden nieuwe vrouwtjes en nieuwe voorwerpen iets sneller ( $r = 0,24 - 0,27$ ), maar er was geen verband met de reactie op een binnendringend mannetje (Carere e.a. 2005).
- Mannetjes withalsvliegenvangers die relatief snel een nieuw gebied exploreerden, zongen op lagere takken als een mens in de buurt was ( $r = 0,57$ ): ze waren dus moedig in beide situaties (Garamszegi e.a. 2008).
- Bij bolpijlinktvisjes was er geen verband tussen hoe moedig ze waren bij een bedreiging en bij het verwerven van voedsel (Sinn e.a. 2008).
- Bij de ovale poelslak gaat het karakter gepaard met het uiterlijk: moedige poelslakken hebben rondere, stevigere huisjes – en dat komt goed uit (Ahlgren e.a. 2015).

### Erfelijkheid van gedragsverschillen bij dieren

In de loop der jaren zijn kwekers van huisdieren erin geslaagd om tammere huisdieren te kweken, en rassen van bijvoorbeeld honden en paarden met verschillende gewenste 'karakters'. Dat is alleen mogelijk wanneer het gedrag en karakter van deze dieren een erfelijke component heeft.

Er zijn moedige en schuwe **koolmezen** gekweekt, en dat kan alleen als de eigenschap moedig/schuw deels erfelijk is (Drent e.a. 2003).

**Elritsen** (Europese visjes van 7 – 9 cm) die leven in een omgeving met veel roofvissen, vormen dichtere scholen en ontsnappen efficiënter, dan elritsen in een omgeving met weinig roofvissen. Die verschillen blijven bestaan na enkele generaties zonder roofdieren, dus die verschillen zijn deels erfelijk (Magurran 1990). De gevolgen van moed en schuwheid zijn in de natuur in Trinidad onderzocht bij **guppy's**, populaire aquariumvisjes die zich gemakkelijk voortplanten. In een bepaalde rivier was er een waterval: stroomafwaarts t.o.v. de waterval kwamen roofvissen voor, maar stroomopwaarts niet. De guppy's stroomopwaarts waren moediger dan de guppy's stroomafwaarts. Als er roofvissen geplaatst werden in stroompjes waar eerder geen roofvissen waren, ontstond er snel een populatie die schuwer was. Nadat



**Evolutionair voordelig - situaties**

Voor de evolutie van eigenschappen is het altijd de vraag welke variant evolutionair voordelig is. Meestal houdt dat in: welke variant leidt tot het grootste aantal nakomelingen? Dit wordt getoond in figuur 4.

- Soms is het ene uiterste van een verdeling altijd gunstig, en het andere uiterste altijd ongunstig. Dat leidt tot evolutie van de populatie in de richting van het gunstige uiterste.
- Soms zijn de uitersten van een verdeling gunstiger dan het gemiddelde. Dat leidt tot evolutie ten gunste van de uitersten, wat 'disruptive selection' genoemd wordt, die toegepast werd in modellen van soortvorming.
- Soms is het ene uiterste gunstig in situatie X, en het andere uiterste gunstig in situatie Y. Dan is de selectie afhankelijk van de situatie.

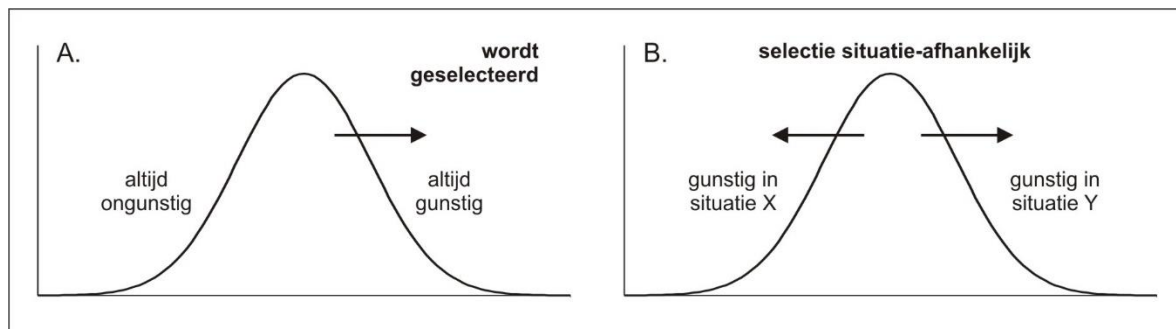
Als voorbeeld geef ik de evolutie van lichaamslengte bij mensen en dieren.

**Mensen.** Er zijn erfelijke verschillen in lichaamslengte tussen volken. Algemeen speculeert men dat een grote lichaamslengte gunstig is in situatie van selectie ten gunste van kracht. En dat een kleine lichaamslengte gunstig is bij voedselschaarste, of als een korte generatieperiode (wat samengaat met kleine lichamen) voordelen heeft, bijvoorbeeld op eilanden.

**Haremhouders.** Sommige dieren leven in haremverband met een man als hoofd van de harem. Dan is er sterke competitie tussen mannetjes ten gunste van lichaamskracht om de alfa te worden. Bij dergelijke dieren zijn de mannetjes groter dan de vrouwtjes door natuurlijke selectie. Dat zien we bij gorilla's, leeuwen, bizens, zee-olifanten en kippen/hanen.

**Investing in voortplanting.** Bij veel soorten is er verschil tussen mannetjes en vrouwtjes in de investering in voortplanting. Bij levendbarende soorten is de investering voor het vrouwtje groter dan voor het mannetje. Dat leidt ertoe dat de vrouwtjes groter zijn dan de mannetjes, wat we zien bij guppy's en spinnen.

In dit hoofdstuk worden voorbeelden besproken van persoonlijkheidsverschillen waarbij beide uitersten afhankelijk van de situatie evolutionair voordelig zijn (moedig/schuw), en waarbij één uiterste evolutionair voordelig is (dominant).



*Figuur 4. Verschillende vormen van selectie. A. Als er selectie is ten gunste van ene uiterste van een verdeling, leidt dat tot evolutie van de populatie in de richting van het gunstige uiterste. B. Als het ene uiterste gunstig is in situatie X, en het andere uiterste in situatie Y, dan is de selectie afhankelijk van de situatie.*

de roofvissen verwijderd waren, werd de populatie binnen 20 jaar weer zo moedig als voorheen (Dugatkin 1992, O'Steen e.a. 2002). Let wel: dit is een gevolg van natuurlijke selectie en niet van leren dat er een roofvis aanwezig is. In de aanwezigheid van een roofvis overleven de schuwe guppy's en krijgen meer nakomelingen, en zonder roofvis bemachtigen de moedige guppy's meer voedsel.

In 2017 is de heritabiliteit van veel karaktereigenschappen van **labrador-honden** gemeten,

op basis van een grote database. In het algemeen was de heritabiliteit klein. Van de volgende eigenschappen was de heritabiliteit groter dan 0,20: apporteren, angst voor geluiden, agressie-niet-tegen-baasje, jagen, trainbaarheid, geagiteerd (Ilska e.a. 2017). Maar let wel: hier heeft men geprobeerd de heritabiliteit te meten in een populatie met relatieve inteelt, dus met geringe erfelijke variatie; dan vindt men nu eenmaal lage waarden voor heritabiliteit.

Tabel 5. Dimensies waarop persoonlijkheid werd gescoord op basis van observaties van spontaan gedrag en van reacties op stimuli. (Hier is gekozen voor de technische Engelse termen.)

Frequentie van handeling (Buss en Craik 1983)	Gedrag van dieren (Diamond 1957)	Erfelijke eigenschappen die ook in het latere leven voorkomen (Buss en Plomin 1984)
Agreeableness Aloofness Dominance Gregariousness Quarrelsomeness Submissiveness	Fearfulness Aggressiveness Affiliativeness Impulsiveness	Emotionality Activity Sociability Impulsivity

Men heeft geprobeerd de heritabiliteit van de mate van moed bij honden, koolmezen en inktvissen te schatten, maar daarvoor zijn er geen betrouwbare data (Dingemanse e.a. 2002, van Oers e.a. 2005, Sinn e.a. 2006, Saetre e.a. 2006).

### Invloed van de omgeving

Hierboven zagen we de invloed van erfelijkheid op het gedrag van guppy's besproken. Naast erfelijke invloed is er een leer-invloed: als guppy's vaak opgejaagd worden, maar niet gevangen, gedragen ze zich geleidelijk minder schuw (Brown e.a. 2007).

Als in een gebied roofdieren worden geïntroduceerd, of als mensen gaan jagen, veroorzaakt dat een langdurige gedragsverandering bij de prooidieren: prooidieren gedragen zich meer terughoudend en voorzichtiger. Er is een 'angst-landschap' of een 'angst-zeeschap' ontstaan (Laundré e.a. 2001, Wirsing e.a. 2008, Ciuiti e.a. 2012, Otsuki en Yano 2014).

## 3.2. Dieren: factoren van persoonlijkheid

### Vier dimensies van persoonlijkheid

De Amerikaanse psycholoog Solomon Diamond (1957) gebruikte gedragsanalyse aan muizen, ratten, honden, katten en chimpansees als uitgangspunt voor de persoonlijkheid van mensen. Bij dieren onderscheidde Diamond 4 dimensies van het temperament (tabel 5): verbonden, bang, impulsief en agressief. Bij de ontwikkeling van chimpansees treden deze aspecten in dezelfde volgorde op: (1) aanvankelijk is de baby verbonden met de moeder, (2) later wordt de peuter bang voor onbekende voorwerpen, (3) en de kleuter wordt impulsiever, en (4) later wordt hij als puber agressief – eerst speels agressief, en daarna als uitdaging voor dominante chimpansees. Deze 4 aspecten zijn ook aanwezig bij opgroeiende mensen, maar later ontstaan de mens-eigen aspecten.

### De *Big Five* minus zorgvuldigheid

Men heeft onderzocht in hoeverre factoren van de *Big five* bij dieren konden worden gevonden. Op basis van 19 publicaties over 12 diersoorten konden 4 van de 5 factoren van de *Big Five* ook bij dieren onderscheiden worden (tabel 6, Gosling en John 1999). Maar het domein zorgvuldigheid werd alleen bij chimpansees gevonden, en niet bij gorilla's, orang-oetangs of andere dieren (Weiss e.a. 2000, 2006, 2007, Pederson e.a. 2005, King e.a. 2008).

### De *Big Five* plus dominantie

Om eigenschappen van mensapen, apen, hyena's en honden adequaat te beschrijven was nog een extra dimensie nodig: dominantie. Sommige sociale dieren leven in groepen met een rangorde, een 'pikorde', bijvoorbeeld kippen, apen, herten en zee-olifanten (hoofdstuk 4.3.). Als dieren in een rangorde leven, heeft het dier bovenin de rangorde de meeste toegang tot voedsel en sekspartners (King en Figue-redo 1997). Onder andere bij primaten, herten en runderen vechten vooral de mannetjes onderling waarna de winnaar een hoge positie in de rangorde krijgt of behoudt, en de beste toegang tot de vrouwtjes krijgt. Bij de chimpansees in Gombe "*investeren sommige mannen veel meer tijd en energie om hun sociale positie te verbeteren of te behouden dan anderen.*" (Goodall 1986, p. 424). Speciaal bij honden is er veel aandacht voor dominantie, omdat dit gepaard kan gaan met problematische agressie. Er is wel voorgesteld dat we bij honden andere dimensies van persoonlijkheid moeten onderscheiden dan bij mensen (Svartberg en Forkman 2002, Ley e.a. 2008). Vooral reuen geven problemen met agressie tegen andere honden en tegen mensen (Borchelt 1983). In het algemeen zijn honden minder agressief dan wolven (Gacsi e.a. 2005), die toch de voorouders van honden zijn.

Tabel 6. De aanwezigheid van afzonderlijke persoonsdimensies bij allerlei dieren, gebaseerd op gegevens van Gosling en John (1999), aangepast door Bouchard en Loehlin (2001). Als de aanwezigheid van een bepaalde dimensie niet vermeld is, dient men niet te concluderen dat deze afwezig is; is veel gevallen is deze onvoldoende onderzocht.

soort	Domeinen van de <i>Big Five</i>					Extra factoren	
	emotionele stabiliteit	vriendelijkheid	extraversie	openstaan voor nieuwe ideeën	zorgvuldigheid	dominantie	activiteit
Chimpansee	+	+	+	+	+	+	+
Gorilla	+	+	+			+	
Orang-oetan	+	+	+	+		+	
Resusaap	+	+	+	+		+	
Groene meerkat		+		+		+	
Hyena	+	+		+		+	
Hond	+	+	+		+	+	
Kat	+	+	+		+		
Ezel		+	+				
Varken		+	+	+			
Rat	+	+					
Guppy	+		+				
Octopus	+		+				+

Bij de domesticatie van honden zijn er individuen met minder agressie gekweekt. Er is verschil in dominantie-agressie tussen hondenrassen. Bastaardhonden vertonen minder dominantie-agressie dan rashonden (Borchelt 1983). Dit alles wijst erop dat dominantie-agressie in belangrijke mate erfelijk is. De mate waarin honden en chimpansees naar macht streven<sup>3</sup>, is deels erfelijk, maar de positie die ze uiteindelijk verwerven, hangt af van hun sociale vaardigheden en hun kracht – en die van hun concurrenten. De alfa-status vergt veel van een dier. Slechts weinig individuen bereiken de alfa-status, en dan nog meestal voor betrekkelijk korte tijd (Goodall 1986).

### Hechting bij dieren

De etholoog Konrad Lorenz (1935) merkte dat gansjes die pas uit het ei gekomen waren het eerste bewegende voorwerp volgden dat ze zagen. Dat leerproces noemde hij inprenten. Als het gansje het ingeprente voorwerp tijdelijk niet waarnam, ging hij ernaar op zoek, en maakte hij speciale geluiden (*separation calls*). Baby-aapjes zijn letterlijk continu op de moeder. Er zijn 3 pasgeboren chimpansees continu (dag en nacht) gevolgd gedurende een periode van 4 maanden. *“We hebben geen enkel geval gevonden van [...] huilen bij onze diertjes. Baby-chimpansees huilen niet zoals mensen-baby's.”* (Mizuno e.a. 2006). Het is riskant als baby-aapjes huilen – roofdieren en moordende

soortgenoten dreigen de baby te doden (hoofdstuk 6.2.). Door de nabijheid van de moeder huilen baby-aapjes uiterst zelden. Als ze ouder zijn, gebruiken ze hun moeder als basis om de omgeving te verkennen.

Aanvankelijk meende men dat voor baby-zoogdieren de moeder vooral belangrijk was voor voedsel. De psycholoog Harry Harlow bestudeerde het opgroeien van geïsoleerde resusaapjes<sup>4</sup> (Harlow e.a. 1965). De aapjes hadden de keuze uit twee poppen: (1) een pop van hard ijzeren gaas met een zuigfles, en (2) een pop die zacht bekleed was, zonder voedsel. De aapjes prefereerden de zachte pop: zacht contact was belangrijker dan voedsel. De verregaande sociale isolatie in deze experimenten leidt later tot gedragsproblemen als de apen volwassen zijn (Harlow e.a. 1965).

### 3.3. Dieren: zelfbeheersing

Bij dieren is een equivalent van de marshmallow-test getest. Er zijn verschillen tussen soorten, maar primaten, ratten en sommige vogels kunnen wachten op een grotere beloning (Ainslie 1974, Stevens 2014, Vandervelt e.a. 2016). Roberts (2002) meende dat uitstel van beloning en zelfbeheersing unieke eigenschappen van mensen zouden zijn, maar nu blijkt dat ook allerlei dieren, waaronder vogels, gedrag kunnen uitstellen in afwachting van een grotere beloning (Paglieri e.a. 2013, Beran e.a. 2014).

<sup>3</sup> Zie hoofdstuk 10.2. hoe fysieke processen een oorzaak kunnen zijn doelgericht gedrag.

<sup>4</sup> Aanvankelijk produceerden die aapjes voortdurend *separation calls* (= huilen).

Tabel 7. De vermoede voor- en nadelen van een hoge score op de afzonderlijke dimensies van de *Big Five* op overleven of voortplanten van mensen (uit Nettle 2006). Overigens: (1) zou ik graag de voor- en nadelen van de uiterste waarden van iedere dimensie willen zien, en (2) zou ik graag empirische gegevens willens zien over de evolutionaire waarde van de verschillende variaties.

dimensie	voordelen	nadelen
Extravert	Voortplantingssucces, verwerft vrienden en bondgenoten, verkent de omgeving	Neemt fysieke risico's, riskeert gezinsstabiliteit
Neurotisch	Let op gevaar en concurrentie	Stress en depressie met nadelige gevolgen
Open	Aantrekkelijk door creativiteit	Bizarre ideeën, psychose.
Gewetensvol	Let op lange-termijns gevolgen voor eigen levensverwachting en sociale contacten	Mist snelle voordeeltjes, obsessief, star.
Meegaand	Let op de gevoelens van anderen, heeft harmonieuze relaties; is waardevolle coalitiepartner	Wordt gemakkelijk bedrogen, behaalt geen zelfzuchtig voordeel

## 4. De evolutie van persoonlijkheidsverschillen

### 4.1. Theorie: de evolutie van persoonlijkheidsverschillen

#### Persoonlijkheid en natuurlijke selectie

Verscheidene aspecten van persoonlijkheid hebben gevolgen voor overleven of voortplanten, dus voor evolutionair succes (zie tekstkader 'Evolutionair voordelig – situaties'). Buss (1999) benadrukte aspecten van persoonlijkheid die aan voortplantingssucces gekoppeld zijn, zoals het streven naar status, de motivatie om te paren, jaloezie en ouderzorg. Nettle (2006) heeft gespeculeerd hoe de afzonderlijke domeinen van de *Big Five* bijdragen tot overleven of voortplanten (tabel 7). Ashton en Lee (2008) kwamen uit op 6 factoren van persoonlijkheid, het Hexaco-model. Zij suggereren evolutionaire voor- en nadelen van deze 6 factoren. Voorlopig zijn deze suggesties nogal vrijblijvende speculaties. Empirisch onderzoek naar het verband tussen persoonlijkheid en voortplantingssucces is gewenst; enkele voorbeelden daarvan toon ik hieronder.

#### Empirische criteria

Als we claimen dat persoonlijkheid een product van natuurlijke selectie is, moeten we de volgende uitspraken empirisch bevestigen:

- persoonlijkheid is (voldoende) erfelijk,
- persoonlijkheid is (voldoende) gecorreleerd met gedrag,
- persoonlijkheid is (voldoende) gecorreleerd met voortplantingssucces.

Natuurlijke selectie is geen moralist die goed gedrag beloont, en geen hedonist die beloont wat prettig voelt, en geen opvoeder die goede bedoelingen beloont, en ook geen controleur

van ingevulde vragenlijsten. Natuurlijke selectie is een strenge boekhouder die van allelen bijhoudt in welke frequentie zij voorkomen in opeenvolgende generaties.

#### Persoonlijkheid is erfelijk

De algemene conclusie bij mensen is dat persoonlijkheid in middelgrote mate erfelijk is, ongeacht hoe die persoonlijkheid wordt ingedeeld en gemeten. Bij dieren is persoonlijkheid in zekere mate erfelijk, want het is gelukt om honden, paarden en koolmeesjes te kweken met verschillen in persoonlijkheid. Pogingen om de heritabiliteit van persoonlijkheidstrekken bij verschillende soorten te meten, leidden tot inconsistente gegevens.

#### Persoonlijkheid en gedrag

Ethologen en sommige psychologen hoopten dat ze gedrag causaal konden verklaren en dus voldoende betrouwbaar konden voorspellen. Het was al snel duidelijk dat er verschillen tussen individuen zijn. Maar bij mensapen en mensen is er geen beschrijving van persoonskenmerken die een goede voorspelling geeft voor gedrag in verschillende situaties. In dat opzicht trekken Mischel (1968) en Uher e.a. (2008) dezelfde conclusie: het gedrag van mensen en mensapen is weinig voorspelbaar. In het algemeen geeft 'persoonlijkheid' een geringe bijdrage aan het voorspellen van gedrag. Het is evolutionair voordelig dat gedrag deels onvoorspelbaar is. Als het gedrag van mensen en mensapen voorspelbaar zou zijn, zouden hun concurrenten, prooi en vijanden daar misbruik van maken.

Tabel 8. Eigenschappen die samenhangen met de tweedeling schuw/moedig.

	<b>schuw</b>	<b>moedig</b>
Activiteit	stil	druk
toekomstverwachting	pessimistisch	optimistisch
Politieke voorkeur	conservatief	progressief
Sensatie-zoeken	weinig	veel
Introvert/extravert	introvert	extravert
Neurotisch/extravert	neurotisch	extravert
Gewelddadig	niet agressief	agressief
Goal	ellende vermijden	geluk nastreven
Metatrek	stabiel	plastisch
Reacties baby's (Kagan)	reactief	weinig reactief

#### 4.2. Empirie: persoonlijkheid en voortplantingssucces

In twee aspecten van persoonlijkheid is het direct gevolg op voortplantingssucces gemeten: moedig/schuw bij dieren, en dominantie bij dieren en mensen. Verder is er wel een verband tussen persoonlijkheid en seksueel gedrag.

##### Moedig versus schuw

De verschillen tussen de meest primitieve organismen waren biochemische verschillen; gunstige varianten bleven bewaard door natuurlijke selectie. De eerste organismen konden niet actief bewegen, dus ze konden ook geen gedrag vertonen. Pas toen organismen zich gericht konden bewegen, konden individuen verschillen in gedrag. Pas toen organismen konden leren, konden ze 'bekende stimuli' onderscheiden.

Bij veel dieren viel de persoonlijkheidsdimensie moedig versus schuw op. Het onderscheid tussen moedige en schuwe dieren is evolutionair kennelijk een zeer oud onderscheid. Het ligt vooral aan de omgeving (en aan de capaciteiten van het individu) of moed of voorzichtigheid bijdragen tot overleven of voortplanten. Afhankelijk van de omgeving is het evolutionair voordelig of dieren zich vooral moedig of vooral schuw gedragen (Dugatkin 1992, O'Steen e.a. 2002).

Hier ligt ook een verband met de twee basale metatrekken in de persoonlijkheid van mensen te weten plasticiteit en stabiliteit (DeYoung e.a. 2007). Ik speculeer dat de tweedeling plasticiteit/stabiliteit bij mensen samenvalt met de tweedeling moedig/schuw bij dieren. Het is eraan gekoppeld of individuen primair ellende vermijden of primair geluk nastreven. Sommige personen reageren sterker (met huidweerstand) op positieve stimuli, en andere juist sterker op negatieve stimuli (Dodd e.a. 2012).

Tabel 8 geeft een overzicht van eigenschappen die met moedig of schuw gepaard gaan. Op de dimensie moeding/schuw zijn beide uitersten dus evolutionair voordelig, afhankelijk van de situatie.

##### Dominantie

Bij mannetjes apen is er groot verschil in de mate waarin ze zich inspannen een hogere positie in de rangorde te verwerven. Het voortplantingssucces van mannetjes hangt sterk af van hun positie op de rangorde (hoofdstuk 4.3.). Bij vrouwtjes apen daarentegen is er geen verband tussen hun voortplantingssucces en de positie in de rangorde.

Bij de meeste niet-westerse volken hebben de mannelijke leiders meerdere vrouwen, en daarmee gemiddeld meer nakomelingen dan de gemiddelde man van de stam (hoofdstuk 4.3.). Bij mensen die in culturen leven waarin polygynie is toegestaan, krijgen de mannelijke leiders en de goede jagers meer nakomelingen. Voor het voortplantingssucces van vrouwen spelen andere principes. Het meest succesvol zijn: (1) de eerste vrouw van een leider te worden, of (2) één man alleen voor zichzelf te houden (hoofdstuk 4.3.).

Op de dimensie dominant/submissief is alleen dominant evolutionair voordelig. Sommige mensen en dieren hebben de sociale en fysieke capaciteiten tot dominantie, en dat leidt bij mannen tot extra voortplantingssucces. De ondergeschikte mannetjes zijn er niet in geslaagd een betere positie te verwerven, en zij krijgen gemiddeld minder nakomelingen.

##### Persoonlijkheid en seksuele selectie.

Seksueel gedrag hangt samen met de persoonlijkheid. Extraverte mensen hebben meer seksuele partners en proberen vaker iemand te verleiden die al een relatie heeft (Schmitt 2004, Nettle en Glegg 2008). Vrouwen die meer open staan voor nieuwe ideeën/ervaringen, hebben meer seksuele partners; dat geldt

niet voor mannen. Aan de andere kant: vriendelijke en gewetensvolle mensen hebben minder seksuele partners en verleiden minder vaak iemand met een relatie. Deze correlaties zijn klein (van 0,10 tot 0,29), maar wel statistisch significant. Hier is dus het verband tussen persoonlijkheid en seksueel gedrag gemeten. Er is gespeculeerd (maar niet gemeten) dat mannen met positieve eigenschappen zoals vriendelijkheid, empathie, geweldloosheid, eerlijkheid en heldhaftigheid<sup>5</sup>, aantrekkelijke partners voor vrouwen zijn, en dat ze door seksuele selectie meer kinderen zouden krijgen (Miller 2007). Deze eigenschappen zijn deels erfelijk. Als mannen met deze eigenschappen inderdaad meer kinderen krijgen, worden erfelijke eigenschappen voor positief sociaal gedrag steeds frequenter. Dan wordt positief sociaal gedrag in de populatie steeds frequenter. Dat is een mooie, maar speculatieve toekomst-

droom. Maar het verband tussen persoonskenmerken en het aantal overlevende nakomelingen dient nog te worden onderzocht.

## 5. Besluit

Er zijn grote overeenkomsten tussen mensen en veel andere dieren in allerlei aspecten van persoonlijkheid. Het meest plausibel is dat kort na het ontstaan van dieren er verschillen in persoonlijkheid ontstonden, doordat de ene variant optimaal was in één omgeving, en de andere in een andere omgeving. Daarmee zouden persoonlijkheidsverschillen ongeveer 695 kya ontstaan zijn. In onderlinge competitie moesten dieren steeds dezelfde sociale en fysieke problemen oplossen; daarom mogen we verwachten dat er overeenkomstige verschillen in persoons-eigenschappen zijn.

---

<sup>5</sup> Het is merkwaardig dat geweldloosheid en heldhaftigheid samen kunnen gaan.

## 3.5. Intelligenties van dieren en mensen

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Op enkele cognitieve taken overtreffen sommige dieren de mensen, op onderdelen die voor die dieren evolutionair voordelig zijn.*

### Samenvatting

In het algemeen betreft intelligentie het ontdekken en onthouden van verbanden (= leren), en het oplossen van problemen. Bij mensen meten we intelligentie met IQ-testen. De Amerikaanse psycholoog Howard Gardner (1983, 1993) onderscheidde verscheidene intelligenties bij de mens. Dit zijn 'intelligenties', omdat het niet alleen het verwerven van domein-gebonden leerinhouden betreft, maar ook het flexibel doelgericht oplossen van nieuwe problemen. Ik gebruik de intelligenties van de mens volgens Gardner als uitgangspunt om de intelligenties van dieren te beschrijven.

Bij dieren kunnen we geen IQ-testen gebruiken, maar wel allerlei testen die aansluiten op natuurlijke situaties. Dat betreft onder andere technische, natuurgerichte en sociale intelligentie. Op veel gebieden zijn dieren intelligent: zij ontdekken biologisch relevante verbanden, en ze gebruiken die kennis flexibel in allerlei nieuwe situaties. Ook vogels en apen gebruiken allerlei gereedschappen, en ze maken zelf gereedschappen. Vogels en apen zijn handig in het gebruik van signalen om voordeel te behalen, en zij gebruiken bedrieglijke signalen waarmee ze soortgenoten, concurrenten en natuurlijke vijanden misleiden in hun eigen voordeel. Op enkele taken overtreffen sommige diersoorten de mensen. Dit wordt verklaard vanuit de leefwijze van die dieren.

0.	Samenvatting	5.	Technische intelligentie
1.	Inleiding	5.1.	Gebruik van gereedschap
1.1.	Algemene intelligentie	5.2.	Nesten
1.1.1.	Algemene intelligentie bij mensen	6.	Omgevingsintelligentie
1.1.1.1.	Vormen van intelligentie	6.1.	Habitat-selectie
1.1.1.2.	Intelligentie en hersengrootte	6.2.	Oriëntatie
1.1.1.3.	Intelligentie en erfelijkheid	6.3.	Hamsteren
1.2.	Algemene intelligentie bij dieren	7	Natuurgerichte intelligentie
1.2.1.	Factor-analyse bij dieren	7.1.	Voedsel
1.2.2.	Intelligentie bij sluipwespen	7.2.	Natuurlijke vijanden
1.2.3.	Intelligentie bij vogels	8.	Sociale intelligentie
1.2.4.	Intelligentie bij primaten	8.1.	Individuele herkenning
1.2.5.	'Inzicht'	8.2.	Leren door observeren
1.3.	Afzonderlijke intelligenties	8.3.	De sociale positie
2.	Bewegingsintelligentie	8.4.	Weten wat een ander weet
3.	Abstracte intelligentie	8.5.	Toeschrijven van intenties
3.1.	Categorisatie en hetzelfde/verschillend	8.6.	Onderscheid werkelijkheid en spel
3.2.	Aantallen	8.7.	Paringsintelligentie
3.3.	Vooruitzien	8.8.	Sociale intelligentie, besluit
3.4.	Abstracte intelligentie	9.	Signaal-intelligentie
4.	Fysische intelligentie	9.1.	Eerlijke communicatie
4.1.	De eigenschappen van dingen	9.2.	Misleiding
4.2.	Causaliteit	10.	Verbanden tussen de intelligenties
		11.	De evolutie van intelligentie

## 0. Inleiding

Intelligent gedrag is gedrag dat 'een doel dichterbij brengt'. Mensen en dieren hebben allerlei doelen (goals), en de meeste daarvan bereiken ze min of meer vanzelf, of met wat ze eerder geleerd hebben. Alleen bij uitzondering komen mensen en dieren met een echt creatieve, innovatieve oplossing die het doel dichterbij brengt. Er is een geleidelijke overgang of gedrag automatisch of intelligent is (figuur 1). Mensen of dieren die relatief vaak met innovatieve oplossingen komen, noemen we 'intelligent'.

Ik start dit stuk over intelligenties bij dieren met een korte bespreking van intelligentie bij mensen om enkele kernbegrippen toe te lichten. Op basis van de literatuur over de intelligenties van mensen selecteer ik enkele intelligenties die volgens mij inzicht geven in leren en probleemoplossen bij dieren, en in de evolutie van intelligent gedrag.

### 1. Algemene intelligentie

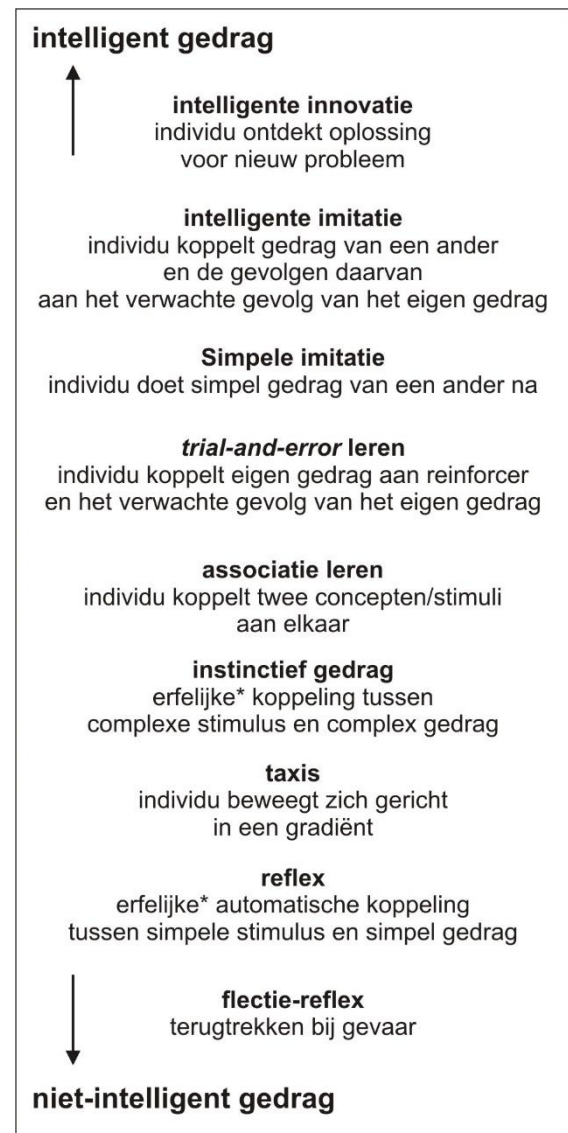
Mensen hebben een vóórwetenschappelijk idee van slimheid of intelligentie. Maar "*Geen ander woord in psychologie bleek lastiger te definiëren dan 'intelligentie'.*" (Jensen 1998, p. 46). In symposia in 1921 en 1986 slaagden de toonaangevende psychologen er niet in tot redelijke overeenstemming te komen (Spearman 1927, Jensen 1998). Aanvankelijk schreef Jensen (1972, p. 76) "*Intelligence, by definition, is what intelligence tests measure.*", maar later stelde hij voor om het woord 'intelligentie' niet meer te gebruiken in wetenschappelijke teksten en uitsluitend te spreken over IQ of *g* (Jensen 1998, p. 45 - 49). Het begrip 'intelligentie' omvat leren en het oplossen van problemen. Daardoor is het begrip 'intelligentie' ruimer dan 'vaardigheid', 'bekwaamheid' of 'talent'.

#### 1.1. Algemene intelligentie bij mensen

##### 1.1.1. Vormen van intelligentie

###### Algemene intelligentie: *g*

De Britse psycholoog Charles Spearman (1904) verzamelde de cijfers van schoolrapporten van 24 schoolkinderen van 11 tot 14 jaar voor klasieke talen, Frans, Engels, rekenen en muziek, en bovendien onderzocht hij toonhoogte-discriminatie. Als kinderen op één onderdeel goed scoorden was de kans groot dat ze ook op andere vakken goed scoorden, ook als die vakken niets met elkaar leken te hebben.



Figuur 1. Gedragingen gerangschikt van automatisch naar intelligent

De correlaties tussen de cijfers voor de talen en rekenen waren groot tot zeer groot (0,64 – 0,93). De correlaties tussen muziek-scores en toonhoogte-discriminatie enerzijds en taal en rekenen waren kleiner (0,40 – 0,66). Spearman concludeerde dat er één factor is die maakt dat mensen goed of zwak scoren voor allerlei schoolvakken. Hij noemde dat de algemene factor van verstandelijke vaardigheid (*general factor of mental ability*) of *g*. De afzonderlijke onderdelen kunnen sterker of zwakker correleren met *g*; dat noemt men de 'g-lading' van die onderdelen. De factor *g* kan alleen precies beschreven worden in technisch-statistische termen, maar niet in gewone-mensentaal. Factor *g* is nu de best onderbouwde psychometrische parameter (Jensen 1998).



**Factor-analyses – of: wat had je eigenlijk willen weten?**

Zowel bij persoonlijkheid als bij intelligenties zijn er veel factor-analyses uitgevoerd aan grote bestanden van data, ontleend aan onderzoek van mensen. De onderzoekers gaan ervan uit dat ze met factor-analyse een 'verborgen structuur' in die gegevens kunnen ontdekken, zonder een hypothese wat dan die structuur veroorzaakt zou hebben. De uitkomsten zijn steeds anders wanneer andere aantallen factoren of andere aantallen niveaus worden toegelaten. En niemand heeft een onbevooroordeeld oordeel welk aantal de voorkeur verdient.

Ik benader dit anders. Ik speculeer liever waardoor uit een primitieve cel dieren ontstaan zijn met intelligent gedrag. Ik speculeer dat het meest primitieve begin van intelligentie was dat organismen onderscheid konden maken of stimuli hetzelfde of verschillend waren, en daarop verschillend konden reageren.

En ik speculeer liever waardoor primitieve dieren ontstaan zijn die verschillend reageerden op dezelfde situatie d.i. verschillende persoonlijkheden. Ik speculeer dat het meest primitieve begin van persoonlijkheid was dat dieren op nieuwe stimuli reageerden hetzij met naderen of met vermijden.

Factor *g* heeft groot prestige gekregen in de psychometrie van intelligentie bij mensen. De factor *g* is de meetlat geworden in hoeverre een parameter of een meetinstrument 'echte intelligentie' meet. Soms vindt men kleine, en soms grote waardes van *g* (vergelijk hieronder de tabellen 1 en 3).

Spearman had de algemene factor *g* ontdekt, maar in zijn onderzoek verklaarde *g* slechts 63% van de variantie. Wat is dan de bron van de overige 37%? Voor iedere variabele onderscheidde Spearman een variantie door meetfouten en een variantie die alleen voor die variabele geldt: de 'specifieke factor'. Dit was de twee-factortheorie.

**'Groepsfactoren'**

Toen men allerlei intellectuele vaardigheden vergeleek, bleek al snel dat sommige factoren meer samenhangen dan andere: er zijn clusters (Burt 1909). Voor afzonderlijke personen kunnen de scores op verbale en niet-verbale intelligentie (performale) fors verschillen. Er ontstonden vele factoren van intelligentie, met daaraan gekoppeld de vragen:

- hoeveel factoren zijn er,
- hoe afhankelijk zijn deze factoren van elkaar,
- hoeveel dimensies van intelligentie zijn er,
- zijn de factoren en de dimensies überhaupt zo verschillend, dat ze geteld kunnen worden?

In factor-analyse kan men het aantal factoren en niveaus van factoren kiezen. Zo zijn er uitgewerkte hiërarchische intelligentiemodellen ('theorieën') opgesteld (Jensen 1980, Carroll 1993).

**Intelligentie - IQ**

Sinds Galton (1883) hebben psychologen geprobeerd de intelligentie van mensen te meten. De meest gebruikte intelligentie-testen zijn de Binet, WAIS, WISC en Raven. De totaal-scores op deze testen correleren zeer sterk

met *g* ( $> 0,8$ ). IQ is een eigenschap van personen, dat die personen een bepaalde intellectuele prestatie kunnen leveren. Algemeen worden IQ en *g* nu geaccepteerd als de belangrijkste universele maat voor intellectueel functioneren van mensen (Jensen 1972, 1998, Neisser e.a. 1996, Gottfredson 1997). Het IQ correleert sterker met schoolsucces en maatschappelijk succes dan enige andere psychometrische parameter.

**Leren en probleem-oplossen**

Om intelligent functioneren te begrijpen is het essentieel om leren (gekrystalliseerde intelligentie) en het oplossen van nieuwe problemen (fluïde intelligentie), en te onderscheiden (Cattell (1941, 1971, Horn 1965, 1967).

- Gekristalliseerde intelligentie staat voor leren. Leren toont een rol van het geheugen; dit is meer afhankelijk van de cultuur waarin men opgegroeid is, dan probleem-oplossen.
- Fluïde intelligentie is probleem-oplossen. Dit heeft te maken met inductie en deductie, ofwel het afleiden van verbanden en correlaties; dit is minder afhankelijk van de cultuur en de situatie waarin men opgroeit, dan leren.

**Meervoudige intelligenties**

De Amerikaanse psycholoog Howard Gardner (1983, 1993) vond het traditionele begrip 'intelligentie' of IQ te beperkt. In zijn *Theory of Multiple Intelligences* onderscheidde hij 8 verschillende intellectuele vaardigheden. *"Ieder van de grote intelligenties (waarvan er waarschijnlijk 8 of 9 zijn) bestaat op zich weer uit subintelligenties; het is een empirische vraag in hoeverre deze subcomponenten met elkaar gecorreleerd zijn."* (Gardner 2006, p. 503).

Tabel 1. De *g*-lading van de intelligenties volgens Gardner met 'algemene intelligentie' (gemeten met de *Wonderlic Personnel Test*, Visser e.a. 2006).

Gardner	<i>g</i> -lading
Naturalistisch	0,57 - 0,75
Logisch/wiskundig	0,24 - 0,70
Spatieel	0,50 - 0,55
Linguïstisch	0,50 - 0,54
Interpersoonlijk	0,37 - 0,53
Intrapersoonlijk (introspectie)	0,17 - 0,27
Muzikaal	0,10 - 0,18
Bewegingsintelligentie	0,03 - 0,06

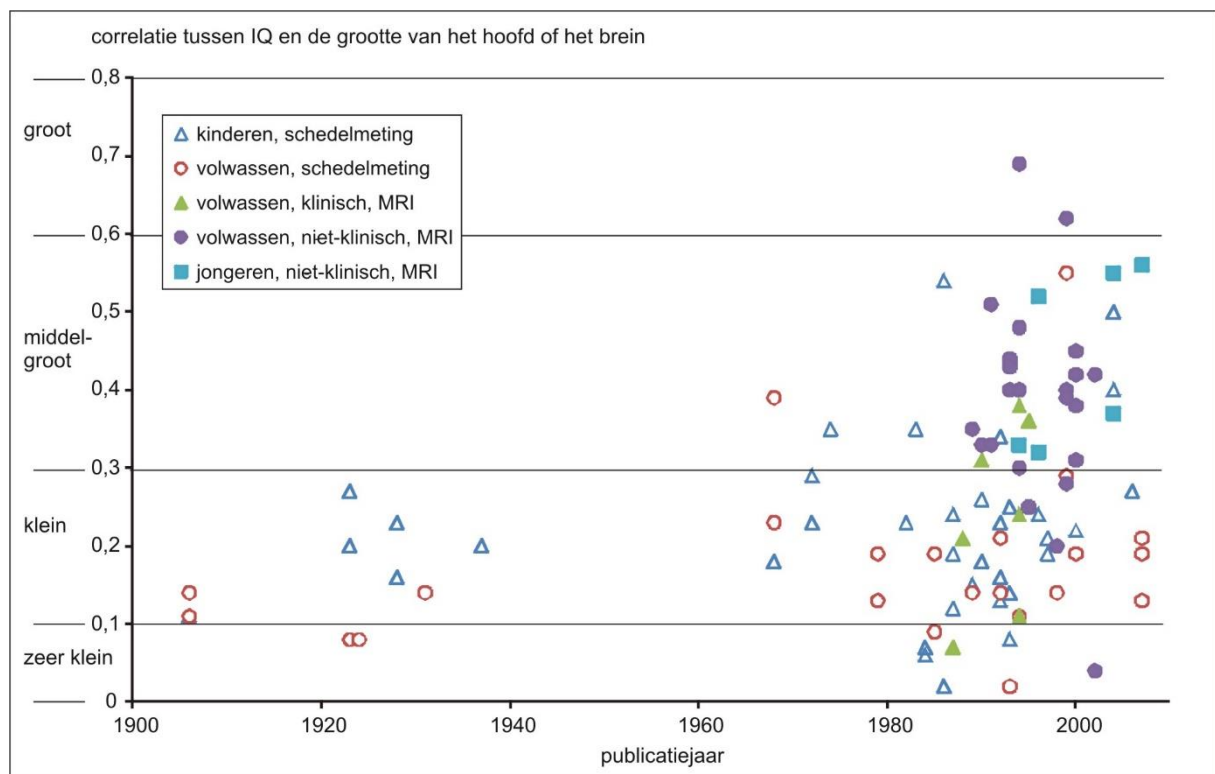
Als je andere vormen van intelligentie wil onderzoeken, dan is het niet bij voorbaat duidelijk hoe men *g*-ladingen moet interpreteren. Moeten deze andere intelligenties een kleine *g*-lading hebben om voldoende verschillend te zijn van IQ, of moeten ze een grote *g*-lading hebben om nog 'intelligentie' genoemd te worden?

De *g*-lading van ieder van de Gardner-intelligenties is gemeten met twee testen (tabel 1, Visser e.a. 2006). Zowel tussen de intelligenties als binnen één intelligentie zijn er grote verschillen.

Spatieële, naturalistische en linguïstische intelligentie hebben een hoge *g*-lading (0,50 – 0,75). Muzikaal en emotioneel IQ hebben een vrij lage *g*-lading (0,10 - 0,27), en bewegingsintelligentie nagenoeg niet (0,03 - 0,06).

### 1.1.2. Intelligentie en hersengrootte

De hersenen van de mens zijn een factor 3 groter dan de hersenen van onze naaste verwanten, chimpansee en bonobo. Er is een groot verschil in de intelligenties van mensen en chimpansees. "Onze intelligentie is ontstaan door ons grote brein. Niemand betwijfelt dat als mens en chimpansee vergeleken worden." (van Dongen 1998, p. 2127). Ook tussen mensen correleren verschillen in hersengrootte met verschillen in IQ. Als men voor 1990 het verband tussen IQ en hersengrootte wilde bepalen, gebruikte men hoofdomtrek als maat voor hersengrootte; daarmee vond men lage correlaties (tussen 0,1 en 0,3). Maar hoofdomtrek is een slechte maat voor hersengrootte. Na 1990 kon men de hersengrootte bij levende mensen bepalen met *magnetic resonance imaging* (MRI).



Figuur 2. De correlatiecoëfficiënt tussen IQ en schedel/hersengrootte, zoals bepaald met schedelmeting of MRI. Deze figuur is gebaseerd op gegevens van Rushton en Ankney (1996, 2009).

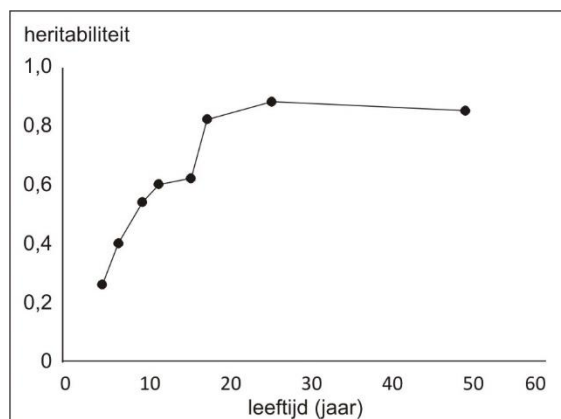
Met MRI vond men ook grote correlaties (tot 0,7) tussen hersengrootte en IQ, zowel bij jongeren als bij volwassenen, en zowel bij patiënten als bij gezonde proefpersonen (figuur 2, Rushton en Ankney 1996, 2009).

### 1.1.3. Intelligentie en erfelijkheid

In een bespreking in 1931 zei Spearman: *“In een normale situatie is G erfelijk bepaald; iemand kan evenmin getraind worden om meer ervan te verwerven, dan hij getraind kan worden om langer te zijn.”* (Deary e.a. 2008). Elders toon ik dat in westerse landen de laatste decennia de gemiddelde lichaamslengte en het gemiddelde IQ sterk zijn toegenomen door langdurige voorspoed (hoofdstuk 2.3.).

### Leeftijdsverschillen in heritabiliteit

Er is een leeftijdseffect in de heritabiliteit van IQ. Bij jonge kinderen heeft het gezin waarin ze opgroeien, relatief veel invloed op het gemeten IQ. Als tweelingen ouder worden, hebben ze meer gezamenlijke en meer individuele ervaringen. Daarom zou men kunnen vermoeden dat de relatieve invloed van die ervaringen (= omgeving) toeneemt met de leeftijd, en dus dat de heritabiliteit van het IQ afneemt, maar het is juist omgekeerd. Figuur 3 toont de heritabiliteit van het IQ voor verschillende leeftijden bij tweelingen in Nederland (Posthuma e.a. 2003). De heritabiliteit van het IQ stijgt van klein (0,25) bij peuters tot zeer groot (0,86) bij volwassenen. Tussen de leeftijd van 20 en 80 jaar is de heritabiliteit van het IQ in het westen zeer groot, en de invloeden van een gemeen-



Figuur 3. Het verband tussen leeftijd en de heritabiliteit van IQ voor Nederlandse tweelingen, datapunten van Posthuma (2008). (Zie ook Bouchard 2009 en Haworth e.a. 2010).

schappelijke en individuele omgeving zijn klein (Bouchard 2009, Haworth e.a. 2010, hoofdstuk 2.3.).

### Populatieverschillen in heritabiliteit

Over het verband tussen intelligentie en erfelijkheid is een bittere strijd geleverd, maar dit was geen wetenschappelijke, maar een politieke strijd (hoofdstuk 6.3.). De gemeten heritabiliteit van een eigenschap (zoals IQ) hangt af van de omgevings- en erfelijke variatie in de onderzochte populatie (Plomin en Deary 2015). Tussen populaties zijn er vaak verschillen in de omgevingsvariatie. Bijvoorbeeld: in India was er een kasten-samenleving waarin de lage kasten in alle opzichten achtergesteld waren: financieel, sociaal, voeding, scholing en gezondheidszorg. De lage kasten scoorden lager op IQ-testen, en men neemt algemeen aan dat die lage score ook veroorzaakt werd door achterstelling op allerlei gebieden. Maatschappelijke ongelijkheid leidt tot verschillen in IQ tussen sociale klassen. Bij grote sociale ongelijkheid is de omgevingsvariatie in IQ groot. Bij een gelijkblijvende erfelijke variatie, leidt grotere sociale ongelijkheid tot een lagere heritabiliteit van IQ. Bij mensen die tussen 1900 en 1970/1980 geboren zijn in de USA, Europa en Japan nam het IQ geleidelijk toe (hoofdstuk 2.3.). Juist zoals bij lichaamslengte nam het IQ vooral toe door biologisch/historische factoren, zoals betere voeding, betere gezondheid, meer materiële welvaart en een meer gelijke verdeling van de welvaart. De omstandigheden in NW-Europa zijn nu optimaal, zodat de meeste mensen nu het maximale IQ voor hun erfelijke aanleg bereiken. Een hoge heritabiliteit van IQ is een teken voor een meer gelijke samenleving (hoofdstuk 2.3). Bij vermindering van de ongelijkheid zal de heritabiliteit van het IQ toenemen.

## 1.2. Algemene intelligentie bij dieren

### 1.2.1. Vóórwetenschappelijk observaties

#### Slimme dieren

Niet alleen bij de mens, maar ook bij allerlei diersoorten zijn er grote verschillen tussen individuen in intelligentie, en zijn de scores van afzonderlijke individuen op afzonderlijke testen positief gecorreleerd, juist zoals factor *g* bij mensen (zie boven). Bij vogels, knaagdieren, apen en mensapen waren er begaafde en minder begaafde individuen (tabel 2, Anderson 1993, 2000, Matzel e.a. 2003, Galsworthy e.a. 2005, Thornton en Lukas 2012, Shaw e.a.

Tabel 2. Individuen van verscheidene soorten die intelligenter gedrag vertoonden dan hun soortgenoten.

Diersoort	Naam van individu	Referenties
chimpansees	Sultan, Mike, Figan, Pom, Gremlin, Ayumu, Natasha	Köhler 1921, Goodall 1986 (p. 591), Inoue en Matsuzawa 2007, Herrmann en Call 2012
bonobo	Kanzi	Savage-Rumbaugh en Lewin 1994
Japanse makaak	Imo	Kawai 1965
roodstaartpapegaai	Alex	Pepperberg 2000
wipsnavelkraai	Betty	Weir e.a. 2002

2015, Burkart e.a. 2017). Onderzoekers die met verscheidene chimpansees werken, merken verschillen in intelligentie op, en melden dat sommige individuen uitzonderlijk slim zijn (Köhler 1921, Goodall 1986, p. 591, Herrmann en Call 2012).

### 'Domme' dieren

Meestal spreekt men over de intelligentie van dieren, maar sommige gedragingen van dieren lijken ronduit dom. "... de meeste handboeken beschrijven niet zozeer de psychologie van dieren, maar eerder de **lofrede** op dieren. Alles gaat over **intelligentie** van dieren, en niets over hun **stompzinnigheid**." (Thorndike 1911, p. 22).

- Vrouwtjes van de sluipwespen blijven hun nest bevoorraden, ook als ze gezien hadden dat er geen ei of jong aanwezig was (Fabre en Texeira de Mattos 1915, 1919, Baerends 1941).
- Zwartkoppen zijn kleine zangvogels die dode nakomelingen uit hun nest verwijderden, maar daarna toch voedsel naar het lege nest brengen (Leniowski e.a. 2013). Overigens is dit geen dommer gedrag dan mensen die hun doden grafgiften meegeven.
- Honden konden normaal een hek met verticale spijlen passeren, maar niet met een stok in hun bek; dat verbeterde niet na veel pogingen (Morgan 1900).
- "*Lemuren en sifaka's zijn sociaal intelligent en sociaal afhankelijk. Maar ze zijn hopeeloos dom als het gaat om levenloze voorwerpen.*" (Jolly 1966, p. 165).
- Thorndike (1911) noemde zijn katten dom omdat ze niet leerden hoe uit een kist te ontsnappen. Köhler (1921) vond deze kwalificatie onterecht, want Thorndike had de problemen zo gepresenteerd dat de katten het probleem en de oplossing niet konden overzien.
- Köhler zorgde er zelf voor dat zijn chimpansees het probleem en de oplossing wel konden overzien. Toch was hij verrast dat zijn chimpansees sommige schijnbaar simpele problemen niet oplosten. Bijvoorbeeld

ze konden voedsel buiten hun kooi achter een kist niet bemachtigden, terwijl ze alleen maar de kist opzij hoefden te schuiven.

### 1.2.2. Factor-analyse bij dieren

Geïnspireerd door het succes van factor g in de psychometrie bij mensen is men de overeenkomsten in uitslagen van 'intelligentietesten' bij dieren gaan onderzoeken (Burkart e.a. 2017). Er werden middelgrote tot zeer grote overeenkomsten gemeten. Helaas. Deze overeenkomsten zeggen meer of de onderzoekers testen gebruikt hebben die iets gelijkaardigs meten, dan of er zoiets als 'intelligentie' bij dieren 'bestaat'.

### 1.2.3. Intelligentie bij sluipwespen?

#### Het voortplantingsgedrag van sluipwespen

De Franse amateur-entomoloog Jean-Henri Fabre (1823-1915) heeft het voortplantingsgedrag van sluipwespen als eerste grondig onderzocht. Het ongestoorde gedrag van sluipwespen lijkt een wonder van doelgerichtheid en diep inzicht in de gevolgen van het gedrag. Maar als Fabre op het juiste moment het eitje uit een nest van een zandwesp of van de urntjeswesp weggenomen had, gingen deze wespen door alsof het nest een eitje bevatte, terwijl zij hadden kunnen waarnemen dat het nest leeg was. Als een urntjeswesp verscheidene urntjes gevuld had met eitjes en spinnen, verborg zij die urntjes door er een laag modder over te strijken. Maar als Fabre de afgewerkte urntjes verwijderde, bedekte de wesp de lege plaats ook met een laag modder. Fabre geeft meer voorbeelden van voortzetting van instinctief gedrag in een gemanipuleerde omgeving, terwijl dat geen biologisch nut meer had, en het dier de verstoring had kunnen waarnemen. Soms gebruiken sluipwespen gereedschap (sectie 5.1.1.). Baerends (1941) heeft nuttig en nutteloos gedrag van rupsdoders wetenschappelijk bevestigd (zie ook hoofdstuk 3.1.).

**Vergelijkend intelligentie-onderzoek**

Hieronder staan verwijzingen naar wetenschappelijk vergelijkend intelligentie-onderzoek.

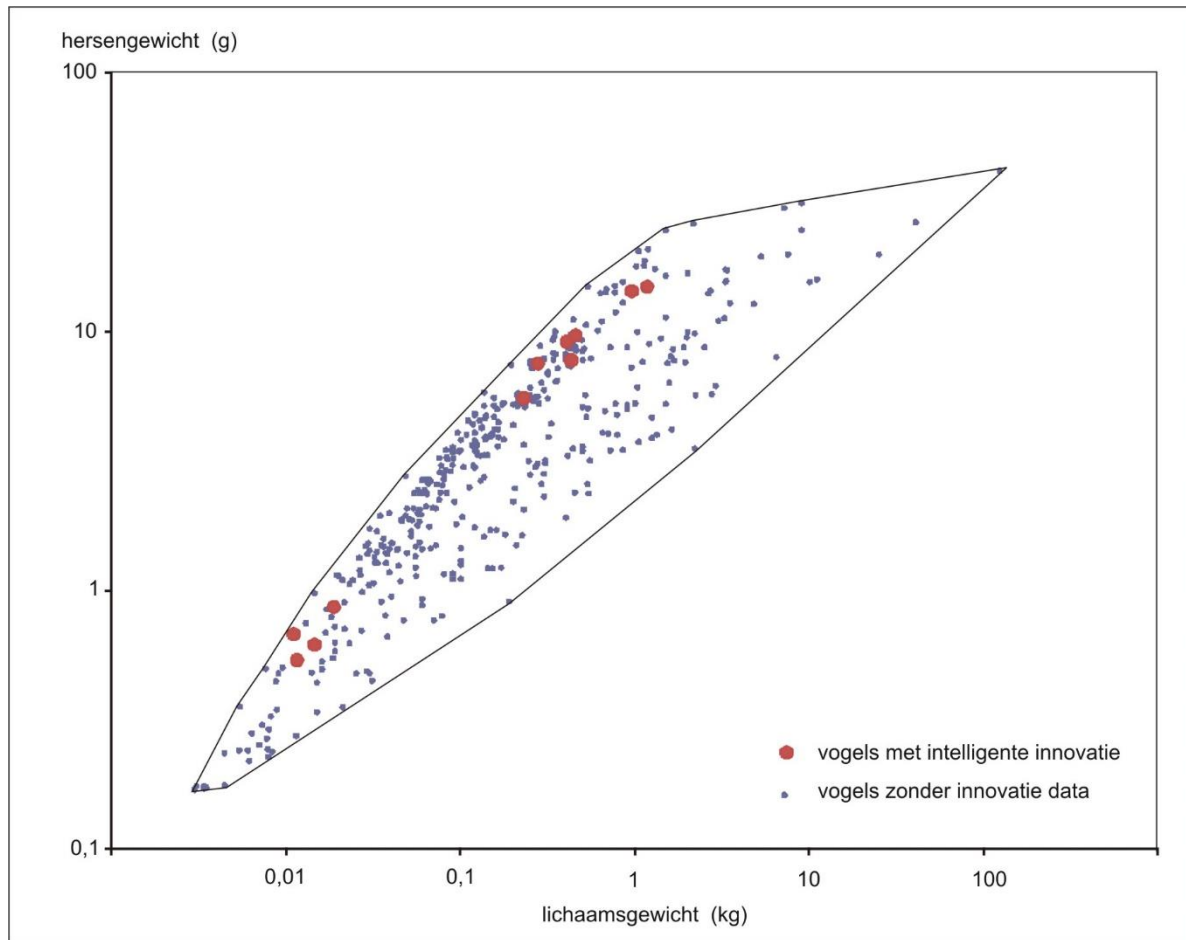
Darwin 1859, 1871	<i>"enig oordeelsvermogen of rede speelt een rol, zelfs bij dieren laag op de ladder der natuur."</i> (Darwin 1859, p. 266).
Romanes (1882, 1883)	50 stadia van emotioneel/intellectueel functioneren
Thorndike (1898, 1911)	Katten lossen problemen op
Myers (1910)	Review instinct en intelligentie
Fabre en Texeira de Mattos (1919)	Instinct en onderscheidingsvermogen bij sluipwespen. <i>"Ik durf dit rudimentair vermogen geen intelligentie te noemen, want dat zou een te verheven term zijn. Ik noem het onderscheidingsvermogen."</i> (p. 158).
Köhler (1921)	Chimpansees, lossen problemen op
McDougall en McDougall (1931)	Inzicht en vooruit-zien
Bierens de Haan (1940)	Review instinct en intelligentie
Barnett (1956)	Voedselgedrag
Jolly (1966)	Lemuren zijn sociaal intelligent, maar verder niet
Bitterman (1975)	Vooraf leren
Kummer en Goodall (1985)	Innovatief gedrag
Weiskrantz (1985)	categorisatie
Menzel (1986)	Algemene bespreking
Doré en Dumas (1987)	Development bij dieren, Piaget's stadia
Parker en Baars (1990)	Bespreking relevante definities
Schull (1990)	Algemene discussie
Zentall (2000)	Vormen van intelligent gedrag
De Waal (2016)	Zijn mensen slim genoeg om te weten hoe slim dieren zijn?

Dit zijn dus voorbeelden van complex gedrag van insecten, dat zonder verstoring doelmatig zou zijn, maar experimenten tonen dat dit automatisch (niet-intelligent) gedrag is.

**'Onderscheidingsvermogen' bij sluipwespen?**

Fabre beschrijft veel voorbeelden van star instinctief gedrag van sluipwespen dat door ingrepen van de onderzoeker nutteloos geworden is, maar toch voortgezet wordt (Fabre 1855, Fabre en Texeira de Mattos 1915, 1919). Na sommige interventies *"gaan zij onvermoeibaar door in de normale volgorde, hoewel een interventie dit nutteloos heeft gemaakt. [...] Zijn dit dan machines? Nee, zo iets dwaas zou ik nooit denken."* (Fabre en Texeira de Mattos 1919, p. 155). *"Bij het mentaal functioneren van insecten moeten we twee totaal verschillende domeinen onderscheiden. Het eerste is **instinct**, in de juiste betekenis, een onbewuste impuls die heerst over het prachtigste deel wat het schepsel met inspanning tot stand brengt."* (Fabre en Texeira de Mattos 1919, p. 156). En het tweede domein is 'onderscheidingsvermogen': *"Ik durf dit rudimentair vermogen geen intelligentie te noemen, want intelligentie zou een te verheven term zijn voor dit rudimentair*

*vermogen. Daarom noem ik het **onderscheidingsvermogen**."* (Fabre en Texeira de Mattos 1919, p. 158). Naast starre instinctieve handelingen vertonen insecten ook flexibele handelingen in een variabele, onvoorspelbare omgeving. Ook Darwin was van mening dat *"enig oordeelsvermogen of redelijkheid soms een rol speelt, zelfs bij dieren laag op de ladder van de natuur."* (Darwin 1859, p. 266). Ook insecten spelen soms flexibel en doelmatig in op hun variabele omgeving. Fabre geeft voorbeelden van wat hij 'onderscheidingsvermogen' noemt. De urtjeswesp bouwt haar urtjes op plaatsen die beschermd zijn tegen regen; daartoe selecteert ze een geschikt beschut plaatsje. In het algemeen selecteren insecten een verblijfplaats voor zichzelf en voor hun larven, op basis van erfelijke\* voorkeur. Maar wat doet een insect als echte voorkeursplaatsen niet beschikbaar zijn? Dan kiezen insecten toch een locatie die min of meer aan de vereisten voldoet. De vraag wordt dan: op basis van welke stimuli selecteren de urtjeswespen een tweede- en derde-keuze locatie? De urtjeswesp voedt haar larve bij voorkeur met verlamde spinnen van het geslacht *Epeira*.



**Figuur 4.** Het verband tussen lichaamsgewicht en hersengewicht voor vogels. Vogels die opvielen door intelligente innovatie hadden voor hun lichaamsgewicht grote hersenen.

Maar als er geen *Epeira*-spinnen voorhanden zijn, zal ze andere spinnen aanbieden, maar bijvoorbeeld geen verlamde krekels. Dus ze heeft een zekere, flexibele voorkeur. De vraag wordt dan: op basis van welke stimuli selecteren de urtjeswespen een prooi? Er kan nog veel onderzocht worden aan het keuzegedrag van sluipwespen.

#### 1.2.4. Intelligentie bij vogels

##### Hersengroote en intelligentie bij vogels

Hebben intelligente vogels relatief grote hersenen? In een poging om de intelligentie van allerlei vogels te vergelijken heeft Lefebvre met zijn groep aspecten van het gedrag van vogels vergeleken (Lefebvre e.a. 1997, 1998, 2002).

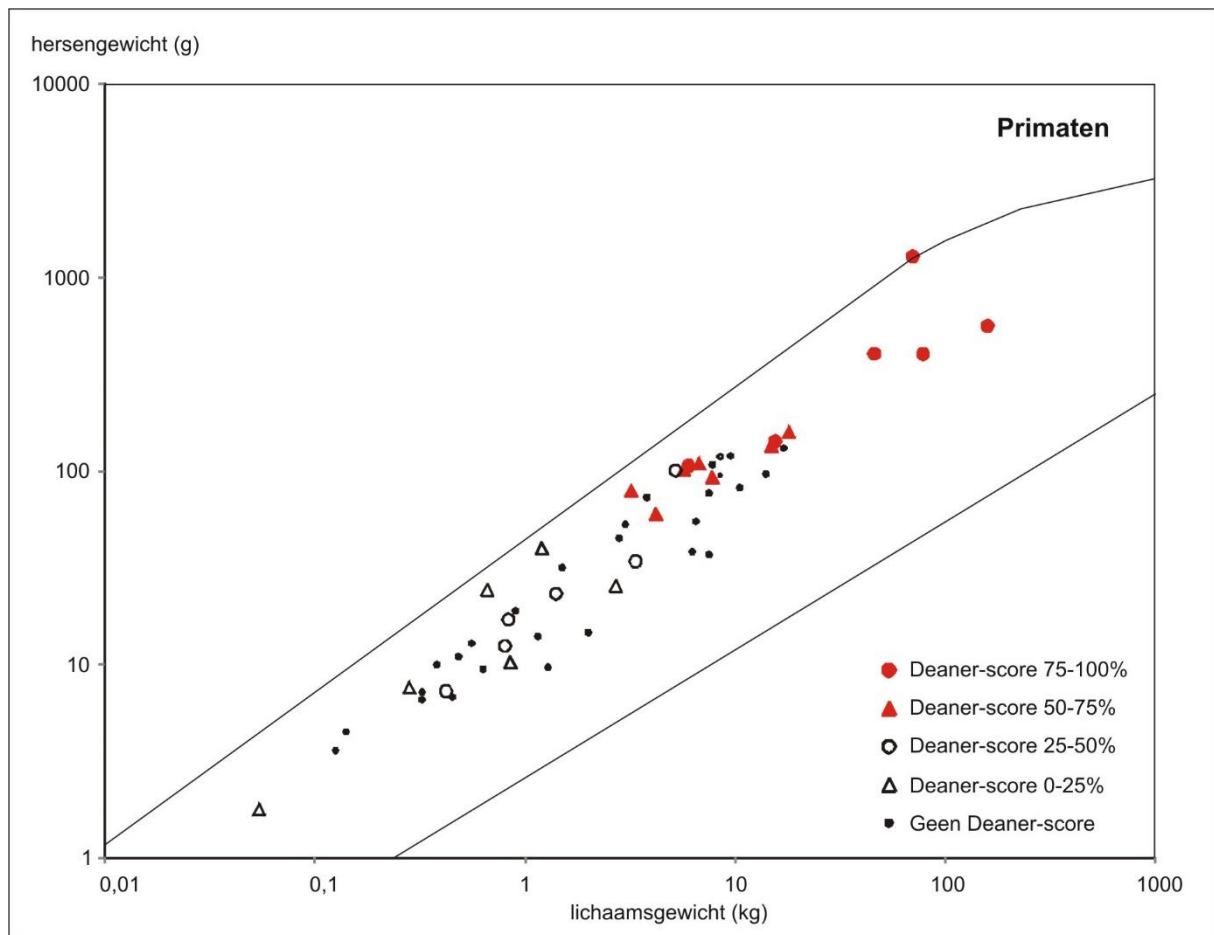
- 'Voedselinnovatie' werd beschouwd als teken van intelligentie, maar het overgaan op nieuw voedsel is volgens mij geen teken van intelligente innovatie. Het is eerder erfelijk\* *trial-and-error* leren, of leren door observeren (hoofdstuk 3.2.).
- Gereedschap. Het gebruik van gereedschap is soms erfelijk, soms een product

van *trial-and-error* leren, of van imitatie en soms echte innovatie (zie sectie 5.1.).

Lefebvre e.a. (1997, 1998, 2002) onderzochten het verband tussen innovatie en de grootte van de voorhersenen voor de ordes van vogels. Echter, binnen ordes is er grote variatie in intelligentie of innovatie, en ook in hersengroote. Daarom presenter ik liever datapunten voor soorten (van Dongen 1998). In sectie 3.4.3. presenter ik empirische gegevens dat sommige gedragsveranderingen bij bepaalde soorten inderdaad intelligente innovatie of intelligente imitatie zijn. Een complicatie is dat er van de 9000 vogelsoorten zeer weinig soorten voldoende onderzocht zijn.

Voor 11 soorten vogels<sup>1</sup> zijn er (volgens mijn criteria) voldoende aanwijzingen voor intelligente innovatie. Figuur 4 toont dat deze 11

<sup>1</sup> Pimpelmees, koolmees, putter, sijs, kauw, wipspanvelkraai, zwarte kraai, roek, raaf, kea en grijze roodstaartpapegaai.



Figuur 5. Het verband tussen lichaamsgewicht en hersengewicht voor primaten. De 'algemene intelligentie' van 24 soorten primaten is gemeten met 9 verschillende testen (Deaner e.a. 2006). Soorten met een hoge Deaner-score waren relatief groot en hadden zwaardere hersenen (> 100g).

soorten steeds grote hersenen hebben, hetzij absoluut grote hersenen voor grote vogels, of relatief grote hersenen voor hun lichaams-grootte bij kleine vogeltjes.

### 1.2.5. Intelligentie bij primaten

#### Hersengrootte en intelligentie bij primaten

Op basis van 9 verschillende testen scoorden Deaner e.a. (2006) de algemene intelligentie van 24 geslachten (genera) van primaten. Figuur 5 geeft het verband tussen lichaamsgewicht en hersengewicht voor primatensoorten met daarbij een code voor intelligentie volgens Deaner (van de genera heb ik de meest voor de hand liggende soort gekozen). Hoge Deaner-scores komen vooral voor bij soorten met een groot lichaamsgewicht, en een groot absolute hersengewicht (> 50 g). In het algemeen correleert bij primaten de 'intelligentie' vooral met het absolute hersengewicht (Deaner e.a. 2007). Het construeren van de algemene intelligentie van dieren is pas een jonge wetenschap. Daarom is het nog ondui-

delijk wat de 'beste' score is, als überhaupt de 'beste score' gedefinieerd kan worden. We kunnen hooguit zeggen dat de Deaner-score beter met hersengewicht correleert dan de Reader-score.

#### Een aanpak van intelligenties bij chimpansees: factor-analyse

Bij factor-analyses van de scores op 13 taken van 99 chimpansees kwam er een algemene factor  $g$  tevoorschijn met een middelgrote heritabiliteit (0,53, Hopkins e.a. 2014). Bij die factor-analyse werden er enkele componenten onderscheiden:

1. component 1 met ruimtelijk geheugen, objectpermanentie, rotatie en transpositie - wat ik hier globaal fysische intelligentie over objecten en omgevingsintelligentie noem; de heritabiliteit hiervan was middelgroot (0,54);
2. component 2 met causaal-visueel en gereedschapsgebruik - wat ik hier fysische intelligentie en technische intelligentie noem; de heritabiliteit hiervan was klein (0,26, ns);

3. component 3 met communicatie-productie, attentie en blik-volgen - wat ik hier signaal-intelligentie en sociale intelligentie noem; de heritabiliteit hiervan was middelgroot (0,34).

Overigens is het nogal eigenwijs van mij dat ik mijn vooroordelen over intelligenties (afgeleid van Gardner) laat prevaleren boven de resultaten van factor-analyse.

### In hoeverre meten de afzonderlijke taken 'intelligentie van chimpansees'?

De 'intelligentie' van chimpansees werd afgeleid van de score op 13 verschillende taken (van Herrman zie onder). De *g*-lading van de score op deze taken door chimpansees werd gemeten juist zoals bij de scores van mensen. Sommige scores hebben een hoge *g*-lading (tabel 3); dan is er een grote overeenstemming met algemene intelligentie. Andere scores hebben een lage *g*-lading, en deze meten dus iets anders dan algemene intelligentie.

#### 1.2.6. 'Inzicht'

##### Inzicht bij chimpansees

Wolfgang Köhler heeft jarenlang onderzocht of chimpansees concrete problemen konden oplossen, om voedsel te bemachtigen. Het probleem kon in principe opgelost worden door bijvoorbeeld dozen op elkaar te stapelen of stokken in elkaar te schuiven. Er kwamen verschillende gedragingen voor.

Tabel 3. De *g*-lading van de scores op 13 taken waarmee de 'intelligentie' van chimpansees gemeten wordt (gegevens van Woodley de Menie e.a. 2015).

taak	<i>g</i> -lading
object-permanentie	0,66
productie van signalen	0,61
verschuiving	0,54
gebruik van gereedschap	0,52
manipuleren van aandacht	0,52
rotatie	0,47
relatieve aantallen	0,47
begrip van signalen	0,47
ruimtelijk geheugen	0,27
causaliteit - visueel	0,24
causaliteit - geluid	0,20
eigenschap van gereedschap	0,19
blik volgen	0,05

- ongeorganiseerd proberen, ofwel *trial-and-error*.
- eerst het probleem overzien en dan, op eens, efficiënt de oplossing uitvoeren. In dit geval sprak Köhler van 'inzicht'.

Er waren grote verschillen tussen individuele chimpansees: De slimste chimp in de groep, Sultan, loste problemen met inzicht op, die andere chimpansees niet konden oplossen. Köhler concludeerde dat chimpansees wat betreft 'inzicht' dichter bij mensen staan dan bij de 'lagere' apen. "[Chimpansees] vertonen gedrag dat als specifiek menselijk gerekend wordt. Voorlopig weten we nog weinig over onze dierenburen aan de andere kant, maar met het beetje dat we weten - inclusief de bevindingen van dit verslag - is het niet onmogelijk dat de mensaap **ook in inzicht** dichter bij de mens staat dan menige lagere apensoort."<sup>2</sup> (Köhler en Winter 1925, p. 226-227). Toen Köhler eenmaal het woord 'inzicht' gebruikt had voor het oplossen van problemen door chimpansees, kreeg het begrip 'inzicht' mythische proporties (Wallas 1926, Hartmann 1931, McDougall en McDougall 1931).

##### Gedragcriteria voor inzicht

Men heeft gedragcriteria verwoord om het begrip 'inzicht' op basis van gedrag van dieren of mensen te operationaliseren (Frank en Frank 1982, Epstein e.a. 1985). Essentieel daarbij is dat het individu met een concreet probleem geconfronteerd wordt, enige tijd pauzeert, en daarna plots, zonder *trial and error*, de complete oplossing uitvoert. Empirisch herenonderzoek bij het oplossen van inzichtsproblemen is gewenst (Bowden e.a. 2005).

##### Inzicht bij mensen

Uit introspectie melden mensen de fases waarin ze een oplossing voor een inzichtprobleem vonden (Wallas 1926):

1. 'mentale voorbereiding'; ik zou liever zeggen: presentatie/waarneming van het probleem, met daarbij vorming van de neurale representatie van het probleem;
2. 'broeden'; deze fase kan variëren van enkele milliseconden tot enkele jaren; naarmate een probleem meer een inzichtsprobleem is, duurt de incubatieperiode langer;
3. 'verlichting'; in een flits dient de oplossing zich aan;
4. 'verificatie'.

<sup>2</sup> In de Engelse vertaling van het boek van Köhler wordt 'Einsicht' soms vertaald door 'insight' en soms door 'intelligence' (Köhler en Winter 1925).



Er zijn de volgende verschillen tussen oplossingen van een inzichtsprobleem van een niet-inzichtsprobleem door mensen (Bowden e.a. 2005).

1. Oplossers van een inzichtsprobleem melden dat ze plotseling tot een oplossing komen die ze spontaan als de juiste oplossing beleven (*Aha-Erlebnis*).
2. Oplossers van een inzichtsprobleem zijn vaak enige tijd in een impasse, waarin ze niet dichterbij de oplossing komen.
3. Oplossers van een inzichtsprobleem kunnen in de regel niet zeggen waardoor de impasse doorbroken werd en een oplossing helder werd. Dat beschreef Poincaré (Seifert e.a. 1995, p. 75 – 76). Wetenschappers, zoals Faraday, Maxwell, Tesla, Kekulé, Watson, Crick en Einstein, hebben hun ontdekkingen gedaan doordat zij plots de oplossing in beelden zagen (Pinker 1994, p. 61-62).

Een eenvoudig voorbeeld van inzicht is dat we proberen ons de naam van een persoon te herinneren. Het bijzondere is dat we weten dat die naam in ons geheugen zit, maar dat we op dat moment de naam niet kunnen produceren. En dan, ineens, weten we die naam, en we weten zeker dat we de juiste naam weten. Ook bij items van IQ-testen zien mensen plots de oplossing (of niet).

### 1.2.7. Visuele zelfherkenning

#### Visuele zelfherkenning bij mensen

De intellectuele ontwikkeling van baby's verloopt in een aantal stadia (Piaget 1937). Het eerste stadium is de sensori-motorische fase gedurende de eerste 2 levensjaren; deze fase is in 6 substadia verdeeld. Vanaf de 3e subfase (ongeveer 8 maanden) reageert de baby op wat hij in een spiegel ziet (Bertenthal en Fischer 1978). Één van de testen is dat het kind een rode vlek op de neus krijgt, en daarna voor een spiegel wordt geplaatst; in stadium 6 raakt het kind de eigen neus aan of zegt hij dat hij iets raars ziet. Dat noemt men spiegel-zelfherkenning. Rond een leeftijd van 18 maanden toont de helft van de kinderen spiegel-zelfherkenning (Nielsen en Dissanayake 2004)<sup>3</sup>. Varianten hierop zijn zelfherkenning op video (op hetzelfde moment getoond, of later afgespeeld) en op foto's of schilderijen (Suddendorf en Butler 2013).

#### Visuele zelfherkenning door dieren

Als een chimpansee voor het eerst met een spiegel wordt geconfronteerd, reageert hij aanvankelijk alsof het spiegelbeeld een andere chimpansee is. Maar na 2 - 3 dagen ontdekt hij dat het spiegelbeeld hemzelf 'weerspiegelt' (Gallup 1970). Voor een experiment werden deze dieren verdoofd, en er werd met rode verf een stip gezet die ze alleen op het spiegelbeeld konden zien. Als ze die stip op hun spiegelbeeld zagen, raakten ze voor de spiegel de plek op hun lichaam aan. Gallup noemde dit zelfherkenning. Ongeveer 75% van de jongvolwassen chimpansees vertoont spiegel-zelfherkenning (Povinelli e.a. 1993). Ook orang-oetangs, Indische olifanten, dolfijnen en eksters en misschien gibbons vertonen spiegel-zelfherkenning, resus-ape na veel training, maar niet gorilla's (Prior e.a. 2008, Toda en Platt 2015). Ook een robot kan zo geprogrammeerd worden dat hij 'spiegel-zelfherkenningsgedrag' vertoont (Takeno 2005).

Overigens ben ik van mening dat het belang van de spiegel-zelfherkenning door dieren overschat wordt. Primaten zijn echt visuele dieren, maar de meeste zoogdieren niet. Spiegels spelen in het natuurlijk leven van dieren in het wild geen rol. De spiegel-zelfherkenning door dieren werd in mentale termen verwoord als een teken van zelfbewustzijn (*self-awareness*). En zelfbewustzijn zou uniek voor de mens zijn. Daarom trok spiegel-zelfherkenning te veel belangstelling van psychologen en filosofen. Maar ik ben van mening dat het belang van zelfbewustzijn overschat wordt.

### 1.3. Afzonderlijke intelligenties

Geïnspireerd door de intelligenties van Gardner (1983, 1993) stel ik hier 8 intelligenties voor. Dit noem ik 'intelligenties' en niet 'vaardigheden', 'bekwaamheden' of 'talenten', omdat het niet alleen het verwerven van domein-gebonden leerinhouden betreft, maar ook het flexibel doelgericht oplossen van nieuwe problemen. In tabel 4 toon ik het verband tussen de intelligenties van Gardner en de 8 intelligenties die ik hier bespreek, zoals hieronder toegelicht.

<sup>3</sup> In mentale termen: spiegel-zelfherkenning veronderstelt dat het kind 'door heeft' dat het zichzelf ziet in de spiegel.

Tabel 4. De verschillende intelligenties volgens verscheidene auteurs, en de indeling die ik hier gebruik.

Thorndike (1920)	Gardner (1983, 1993)	Anderen over de mens	Huidig voorstel
	(Bodily-kinesthetic)		1. Bewegingsintelligentie
Mechanische intelligentie	(Visual-spatial)	Praktische intelligentie	3. Fysische intelligentie
	(Bodily-kinesthetic)		4. Technische intelligentie
	(Visual-spatial)		5. Omgevings-intelligentie
	Naturalistic		6. Natuur-intelligentie
Sociale intelligentie	Interpersonal	Sociale intelligentie	7. Sociale intelligentie
	Intrapersonal	Emotionele intelligentie	(niet hier besproken)
	Moral		(niet hier besproken)
Abstracte intelligentie	Logical-mathematical	Performaal IQ (WAIS)	2. Abstracte intelligentie
	Verbal-linguistic	Verbaal IQ (WAIS)	8. Signaal-intelligentie
	Musical-rhythmic		(niet hier besproken)
	Existential	Spiritueel	(niet hier besproken)

1. *Bodily-kinesthetic* intelligentie splits ik in de grove motoriek (bewegingsintelligentie) en de fijne motoriek (technische intelligentie).
2. *Visual-spatial* intelligentie splits ik in het omgaan met levenloze objecten (fysische intelligentie) en het omgaan met de landschappen in de omgeving (omgevingsintelligentie).
3. *Intrapersonal* intelligentie bespreek ik hier niet omdat dit over mentale processen gaat, en die zijn niet toetsbaar.
4. *Moral* intelligentie bespreek ik hier niet omdat dit niet toetsbaar is.
5. *Musical-rhythmic* intelligentie speelt zeker bij mensen een rol. Wellicht speelt dit ook een rol bij de liedjes van zangvogels, walvissen en gibbons.
6. *Existential* intelligentie speelt zeker voor mensen een rol. In de hoofdstukken 8.1. en 8.2. presenteer ik een hypothese over het ontstaan van religie.

Tabel 5 toont dat de resterende 8 intelligenties verschillende objecten hebben.

## 2. Bewegingsintelligentie

Bewegingsintelligentie is een intelligentie van Gardner die men het minst met intelligent functioneren associeert. Bewegingsintelligentie is het bijsturen van de bewegingen op een bepaald doel. Bij vogels kan men denken aan een slechtvalk die zich op een vliegende prooi stort, aan vleermuizen die vliegende insecten vangen met echolocatie, aan klimbokken die over steile hellingen rennen, en aan apen die in de bomen slingeren. Bij mensen kan men basale motorische vaardigheid meten met testen voor reactietijd, handigheid en precieze motoriek. Veel complexere snelle bewegingen komen voor bij het bespelen van een muziekinstrument, bij tennissen, bij dansen en acrobatiek. De toekomst zal leren of bewegingsintelligentie als een intelligentie geaccepteerd wordt. De heritabiliteit van fijne motorische beheersing was 0,68, van het aanleren van een motorische taak 0,70 (Missitzi e.a. 2013), en voor balanceren op een stabilometer na training 0,65 (Williams en Gross 1980).

Tabel 5. De afzonderlijke intelligenties en hun objecten.

Soort intelligentie	Object
1. Bewegingsintelligentie	Eigen lichaam
2. Abstracte intelligentie	Abstracte concepten
3. Fysische intelligentie	Levenloze dingen begrijpen
4. Technische intelligentie	Levenloze dingen bewerken
5. Omgevingsintelligentie	Eigen leefomgeving
6. Natuurintelligentie	Planten en dieren
7. Sociale intelligentie	Soortgenoten
8. Signaal-intelligentie	Soortgenoten (via signalen)

### 3. Abstracte intelligentie

Abstracte intelligentie betreft “*het vermogen om ideeën en symbolen te begrijpen en te gebruiken*” (Thorndike 1920). Abstracte intelligentie betreft het maken van het onderscheid gelijk/verschillend, het omgaan met aantallen, en categorisatie.

Bij mensen valt hieronder categorisatie, het afleiden van logische verbanden, wiskunde en logica.

#### 3.1. Categorisatie en hetzelfde/verschillend

##### 3.1.1. Vogels

###### Vergelijking

Op basis van allerlei visuele stimuli zijn duiven in staat om het onderscheid hetzelfde/verschillend te maken (Cumming en Berryman 1961, Cook e.a. 1997). Als zij dit eenmaal geleerd hebben, is de overdracht naar andere stimuli enigszins verbeterd. Kraaiachtigen, zoals kauwen en roeken, hebben een betere overdracht naar andere stimuli dan duiven (Wilson e.a. 1985). Bonte kraaien<sup>4</sup> kunnen gelijktijdig de categorieën kleur, vorm en gelijk/verschillend hanteren (Smirnova e.a. 2015). Pas-uitgekomen jonge nestvliegender vogels vertonen inprenting op allerlei stimuli. Wilde eendjes van minder dan één dag oud maken onderscheid tussen hetzelfde/verschillend (Martinho en Karel'nik 2016).

##### 2.1.2. Primaten

Primaten delen dingen in volgens allerlei principes (Spinozzi 1996). Hiervoor zijn vooral kapucijnerapen en chimpansees onderzocht, groepen die beiden in de natuur gereedschap gebruiken. Als chimpansees objecten krijgen, gaan ze die uit zichzelf rangschikken bijvoorbeeld op basis van vorm of kleur (Oden e.a. 1990, Spinozzi 1993, Spinozzi e.a. 1999). Kapucijnerapen en chimpansees kunnen allerlei andere indelingsprincipes leren, op basis van eigen/andere diersoort, voedsel/niet-voedsel, zoogdier/meubel/voertuig, persoon/niet-persoon, onder/boven, bekend/nieuw, artefact/niet-artefact, of gezichten/vocalisaties van mensen en apen (Yoshikubo 1985, D'Amato e.a. 1985, D'Amato en Van Sant 1988, Wright e.a. 1990, Deputte e.a. 2001, Spinozzi e.a. 2004, Murai e.a. 2005, Adachi e.a. 2006,

Borgo e.a. 2013). Kapucijnerapen en chimpansees kunnen leren elementen uit dezelfde categorie bij elkaar te plaatsen, of juist elementen uit verschillende categorieën. Chimpansees van gemiddeld 5,5 jaar scoren voor classificatie even goed als kinderen rond 6 jaar (Braggio e.a. 1979). Maar door alle categorieën heen hadden sommige chimpansees of resusapen soms vooral een voorkeur voor nieuwe (onbekende) stimuli (Thompson en Oden 1996, Murai e.a. 2005). Chimpansees die een symbooltaal geleerd hebben, uiten in die symbooltaal hun principes voor categorisatie (Premack 1976).

##### 3.1.3 Mensen

Aanvankelijk meende men dat het maken van het onderscheid hetzelfde/verschillend het meest basale onderscheid is. Maar dan rijst meteen de vraag: hetzelfde of verschillend van welke dingen of stimuli? Men meende dat kinderen de overgang moesten maken van identificeren welke dingen hetzelfde zijn naar het categoriseren van dingen. “*Maar niemand heeft ooit bevredigend beschreven over hoe zo'n overgang plaats zou vinden. [...] we kunnen zo'n overgang niet documenteren door het feit dat hij niet voorkomt.*” (Mandler 2000, p. 6). Het identificeren van categorieën en objecten in die categorie verloopt gelijktijdig en in één proces (Mandler 1988, 1991). Objecten worden in het brein meteen in categorieën gerangschikt (hoofdstuk 3.5.).

- **Kleur.** Het kleurenspectrum is continu, maar het onderscheiden en benoemen van kleuren is discontinu. Het was de vraag of de kleuren die onderscheiden worden en benoemd worden, afhangen van de cultuur en de taal, of van de dieper liggende biologische categorisatie van kleuren. Baby's van 4 – 6 maanden met 4 verschillende moedertalen bekeken 40 verschillende kleuren van hetzelfde helderheidsniveau. Daarbij onderscheidde ze 5 kleurcategorieën: rood, geel, groen, blauw en paars. De conclusie was dat kleurcategorieën vooral biologisch zijn, en niet zozeer afhangen van cultuur of taal (Skelton e.a. 2017).
- **Welke objecten zijn basaal?** Of concreet: is het uitgangspunt bijvoorbeeld 'hond', of een subcategorie (zoals teckel), of een hogere categorie, zoals viervoeters? Daar is geen algemeen antwoord op: het hangt af van de ervaringen van de kinderen, en de complexiteit van de vraag (Mervis en Crisafi 1982).

Het oordeel dat objecten uit een categorie voldoende hetzelfde zijn, noemt men 'koppelen aan een voorbeeld' of 'equivalentie-oordelen'

<sup>4</sup> Uit de publicatie was niet duidelijk of dit de bonte kraai (*hooded crow, Corvus cornix*), of de zwarte kraai (*carrion crow, Corvus corone*) betrof, maar het was de bonte kraai (persoonlijke mededeling, Zoya Zorina).

*matching to sample of equivalence judgements.* Kinderen van 20 - 32 maanden oud slagen daar al goed in bij simpele stimuli (Daehler e.a. 1979). Er is een vorm van leren (*oddy learning*) waarbij mensen en dieren afwisselend de opdracht krijgen gelijkende of juist niet-gelijkende objecten/stimuli te kiezen (figuur 6). De resultaten daarvan tonen of men de concepten 'gelijk' en 'verschillend' onderscheidt

### 3.1.4. Besluit categorisatie

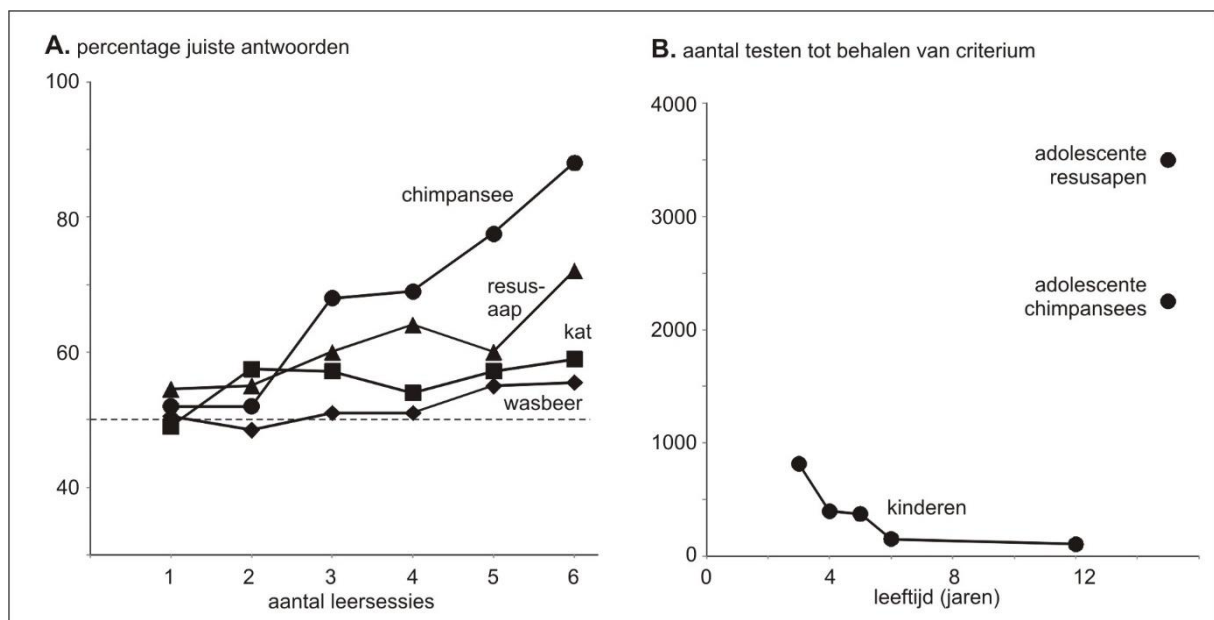
#### Gelijk versus verschillend

Beoordelen of een huidig ding gelijk is aan een eerder waargenomen ding, is een fundamenteel onderscheid; het is belangrijk voor het identificeren en classificeren van voedsel en gevaar. Zo ordenen mensen en dieren dingen. Dit wordt ook wel hetzelfde/verschillend of stimulus-generalisatie genoemd. Aristoteles heeft voorgesteld hoe mensen de eerste enkelvoudige concepten hebben ontdekt/-ontwikkeld (hoofdstuk 3.2.). Die eerste enkelvoudige concepten zijn aangeleerde constructen. Men kan complexere concepten aanleren, wanneer men de eigenschappen van meerdere enkelvoudige concepten gelijktijdig waarneemt. Ook dieren vormen dergelijke com-

plexe concepten. Dat is ontstaan toen de eerste zenuwstelsels ontstaan waren, zo'n 695 Mya. Uiteraard waren dit bij dieren woordloze concepten. Stimulus-differentiatie is aangetoond bij duiven, resusapen, chimpansee-baby's en mensenbaby's (Young en Harlow 1943, Cumming en Berryman 1961, Daehler e.a. 1979, Oden e.a. 1990). Mensen en dieren kunnen leren soms gelijkaardige stimuli te selecteren, en soms niet-gelijkaardige stimuli. Dat noemt men *oddy* leren. Chimpansees en resusapen leren dit veel beter dan katten of wasberen (figuur 6A), maar kinderen doen dit beter dan chimpansees of resusapen (figuur 6B). Veel dieren onderscheiden stimuli; daarom concludeer ik dat dieren al zeer vroeg in de evolutie (550 Mya) het onderscheid gelijkaardig versus verschillend maakten.

#### Categorisatie

Concepten worden in het geheugen gerangschikt in categorieën. Dieren leerden niet zomaar alles van allerlei dingen, maar vooral relevante eigenschappen van biologisch relevante dingen. De eerste concepten hadden te maken met voedsel, natuurlijke vijanden en de eigenschappen van de eigen locatie.



Figuur 6. Oddity-leren bij kinderen en enkele dieren. A. Wasberen leren het niet, resusapen beter, en chimpansees het best (gegevens van Strong en Hedges 1966). B. Hoe ouder kinderen worden van 3 tot 12 jaar hoe sneller ze leren. Adolescente resusapen en chimpansees leren dit veel trager dan mensenkinderen (gegevens van Strong 1966).

Concepten zijn biologisch relevant binnen bepaalde categorieën. Er zijn argumenten dat concepten en categorieën gelijktijdig in de hersenen worden vastgelegd (sectie 3.1.3.). *"Categorisatie is een zeer basale cognitieve activiteit. Het speelt een rol bij iedere taak die verschillende reacties vereist, van operant conditioneren, tot patroon herkennen, en tot het benoemen en beschrijven van dingen of toestanden."* (Harnad 1987, p. 535). Er werd gesuggereerd dat de vaardigheid om dingen te categoriseren uniek voor de mens is, en het begin van de logica (Langer 1980, 1986). Ik deel echter de mening van Lenneberg (1967). *"Alle gewervelde dieren hebben het vermogen om stimulus-configuraties te ordenen in functionele categorieën, dat is objecten zodanig te classificeren dat één soort reactie gegeven wordt op ieder lid van een afzonderlijke stimulus categorie. [...] Samengevat, alle dieren organiseren de waargenomen wereld in een proces van **categorisatie**. Van deze basisvorm van organisatie worden twee verdere processen afgeleid: **differentiatie** of **discriminatie**, en het onderling relateren van de categorieën of het waarnemen en tolereren van **transformaties**. [...] Bij de mens wordt dit organiseren meestal concept-vorming genoemd, maar het is duidelijk dat er geen formeel verschil is tussen concept-vorming van de mens, en de neiging van dieren om op categorieën van stimuli te reageren. Er is echter een groot verschil. De mogelijkheden tot categorie-vorming zijn duidelijk niet hetzelfde voor de afzonderlijke soorten."* (Lenneberg 1967, p. 331-332). Ik veronderstel dat categorisatie een zeer oude vaardigheid was in de evolutie van dieren. Al vroeg in de evolutie moesten dieren reageren op verschillende klassen van relevante stimuli zoals eetbaar/niet-eetbaar, gevaarlijk/ongevaarlijk, verwant/niet-verwant, enz. Toen dieren in groepen gingen leven, werd voor hen het onderscheid *in-group/out-group* relevant. Categorisatie van stimuli is empirisch aangetoond bij krekels, vissen, kikkers, vogels, muizen, schapen en primaten (Bornstein 1987, Ehret 1987, Snowdon 1987, Mackintosh 2000, Ginane en Dumont 2006, Schluessel e.a. 2012). Categorisatie is zo snel en automatisch, dat men ook wel spreekt van 'perceptie in categorieën'. Categorisatie betreft de sensorische systemen zien, horen, aanraken en kinesthesie (Wilson e.a. 1985). Categorisatie is een vaardigheid die de meeste van de bovenstaande categorieën betreft: dingen, planten, dieren, soortgenoten en groepsgenoten worden geassocieerd. Mensen en dieren delen dingen in in relevante categorieën, en niet noodzakelijk in logische categorieën: *"de ontologie van het mensengebrein is filosofisch onjuist."*

(Boyer en Barrett 2005, p. 98). De categorieën die mensen en dieren onderscheiden, hebben alles te maken met overleven, voortplanten en het verzorgen van de nakomelingen (dus het verbreiden van de eigen allelen). Die categorieën stemmen niet noodzakelijk overeen met de categorieën die men in de empirische wetenschap, in de logica of in de filosofie onderscheidt.

## 3.2. Aantallen

### 3.2.1. Ongewervelde dieren

Inktvissen vallen op door hun grote hersenen en intelligentie. Zeekatten leven onder andere van garnaaltjes. Een zeekat kon kiezen tussen twee bakjes met verschillende aantallen garnaaltjes. Zeekatten maken onderscheid tussen 1 en 2, tussen 2 en 3, tussen 3 en 4, en tussen 4 en 5 (Yang en Chiao 2016). Zeekatten maken boven het aantal 3 beter onderscheid tussen aantallen dan gewervelde dieren (zie onder).

Zeemuggen zijn kleine vleugellose zee-insecten. Bij volle en bij nieuwe maan ontpoppen de larven van de zeemug en komen naar het zee-oppervlak, ook wanneer zij het maanlicht niet kunnen zien. Zij hebben een halfmaans-cyclus. Op een of andere manier 'tellen' zij de dagen (of licht/donker-periodes, of circadiane cycli) tot 15 om deze halfmaans-cyclus te maken (Soong en Chang 2012).

### 3.2.2. Vissen

Guppies zijn populaire aquariumvissen; guppies van één dag oud maken onderscheid tussen 2 en 3 visjes. Maar bij grotere aantallen faalden ze, zelfs als het relatieve verschil groter was zoals tussen 4 en 8, of tussen 4 en 12 (Bisazza e.a. 2010). Guppies maakten het onderscheid tussen grotere aantallen pas op de leeftijd van 20 of 40 dagen, afhankelijk van hun ervaring met grotere aantallen vissen (Bisazza e.a. 2010).

Maanvissen (*Pterophyllum scalare*) verkiezen het om in scholen te zwemmen, waarbij ze een voorkeur hebben voor grotere scholen. Dit principe is gebruikt om te bezien welke aantallen maanvissen kunnen onderscheiden. Maanvissen maken onderscheid tussen 4 en 1, tussen 3 en 1, tussen 2 en 1, en tussen 3 en 2, maar niet tussen 4 en 3, tussen 5 en 4, en tussen 6 en 5 (Gomez-Laplaza en Gerlai 2011).

### 3.2.3. Vogels

#### Kleine aantallen

In het laboratorium maakten kuikentjes van 9 dagen oud onderscheid tussen 1 en 2 stippen en tussen 2 en 3 stippen, maar niet tussen 3 en 4, 4 en 5, en 4 en 6 (Rugani e.a. 2015). Met kleine aantallen kunnen vogels zelfs rekenen. Het kwam voor dat boeren kraaien van hun akkers wilden verjagen; die dieren vluchtten weg voor mensen, maar kwamen terug als de mensen verdwenen waren. Als 3 mensen een schuilhut ingingen, en 2 gingen er weer uit, dan bleven de kraaien weg. Maar als 4 of 5 mensen de hut in gingen, en eentje bleef achter, dan kwamen de kraaien terug en konden bejaagd worden (Davis en Memmott 1982). Kraaien verwerken aantallen lager dan 4, inclusief aftrekkingen.

#### Grotere aantallen

Bij het verwerken van aantallen van 1 – 10 scoorden duiven even goed als resusapen (Scarf e.a. 2011). Er zijn veel vogelsoorten waarbij de vrouwtjes eieren leggen in het nest van een andere vogel. Dit zijn broedparasieten. Carolina-eenden leggen de meeste eieren in hun eigen nest, maar sommige in de nesten van soortgenoten. Voor broedparasieten is er een optimaal aantal eitjes die al in het nest liggen, voordat zij hun ei erbij leggen. Daar selecteren zij hun nesten op (Odell en Eadie 2010). Carolina-eenden prefereren nesten met vrij weinig eieren (5 – 10) boven nesten met veel (15 – 20) eieren; waarschijnlijk betreft dit inschatten van hoeveelheden.

Het is zelfs mogelijk om vogels te leren tellen. Koehler (1941) heeft onderzocht welke aantallen vogels konden onderscheiden. Er was een verschil tussen soorten: duiven en grasparkieten tot 5, kauwen tot 6, en raven en papegaaien tot 7.

### 3.2.4. Zoogdieren (niet primaten)

#### Kleine aantallen

Er zijn voorbeelden dat het biologisch relevant is dat dieren in het wild aantallen verwerken. Zo zijn er regelmatig conflicten tussen groepen leeuwinnen. De individuen van een groep brullen vaak samen; andere groepen kunnen dan horen hoe groot deze groep is, en inschatten of een gevecht hiermee opportuun is (McComb e.a. 1994). Leeuwinnen maken onderscheid tussen het geluid van één leeuw of van 3 leeuwinnen. Verder komt bij leeuwen regelmatig kindermoord voor. Als een mannetjesleeuw bij een groep leeuwinnen met hun welpen komt, doodt het mannetje de welpen, en verwekt bij de moeder eigen nakomelingen. Als een

groepje van 3 leeuwinnen samen brult, houdt dat meestal solitaire mannetjes op afstand (Grinnell en McComb 1996). Het gebrul van een groep leeuwinnen is een code voor de groepsgrootte.

#### Grotere aantallen

Voor een experiment moesten ratten een aantal malen op een pedaal drukken, voordat ze een beloning kregen. Dat aantal liep op van 4 tot 20 en de ratten moesten dit met *trial and error* ontdekken. Ratten leerden dit met een zekere variatie: ze drukten meestal iets meer dan het juiste aantal (Platt en Johnson 1971, Whalen e.a. 1999). De conclusie was dat ratten aantallen van 4 tot 20 schatten en daarin redelijk succesvol zijn.

Bij veel diersoorten krijgen de moeders meer dan 3 jongen tegelijkertijd. Er zijn anekdotische observaties dat vrouwtjes ratten en eekhoorns hun jongen niet precies tellen (Davis en Memmott 1982).

Een mannetjes huismuis doodt meestal de pups in zijn territorium, maar 18 – 20 dagen na de laatste copulatie met ejaculatie stopt hij met kinderen doden voor een periode van ongeveer 30 dagen. Daarmee voorkomt hij dat hij zijn eigen nageslacht doodt. Nadat kunstmatig de licht/donker-periodeduur gemanipuleerd was, bleek dat dit 18 – 20 licht/donker-periodes betrof en geen 24-uurs dagen (Perrigo e.a. 1990). Huismuizen schatten dus een tijdsverloop van 18 – 20 licht/donker-periodes. Hoe ze dit doen is nog onbekend, maar er is een erfelijke component, want er zijn verschillen tussen muizenstammen (Perrigo e.a. 1993).

### 3.2.5. Primaten

#### Aantallen bij apen

Zonder training verwerkten resusapen de volgende operaties, waarbij de cijfers staan voor concrete dingen:  $1+1=2$ ,  $2+1=3$ ,  $2-1=1$  en  $3-1=2$ , maar bij precieze vergelijkingen met aantallen van 4 of groter faalden ze. Hetzelfde geldt voor pinché-aapjes of lemuren (Reznikova en Ryabko 2011).

Apes kunnen leren om met aantallen om te gaan. Resusapen kregen op een *touch screen monitor* vier velden te zien met op ieder veld een verschillend aantal (1 – 4) objecten van verschillende vorm, kleur en grootte. De opdracht was om de velden aan te raken in opklimmende volgorde van de aantallen. Daar slaagden die apes in. Toen ze dit eenmaal geleerd hadden, kregen ze nieuwe velden met daarop 5 – 9 objecten. Na enige training leerden ze ook deze in juiste volgorde aan te raken (Brannon en Terrace 1998).

Bavianen kunnen een beetje optellen en aftrekken. Het kwam voor dat boeren bavianen van hun akkers wilden verjagen; die dieren vluchtten weg voor mensen, maar kwamen terug als de mens verdwenen was. Als 3 mensen een schuilhut ingingen, en 2 gingen er weer uit, dan bleven de bavianen weg. Maar als 4 of 5 mensen de hut in gingen, en eentje bleef achter, dan kwamen de bavianen terug en konden bejaagd worden (Davis en Memmott 1982). Bavianen verwerken aantallen lager dan 4, inclusief aftrekkingen.

#### Kleine aantallen bij apen

Chimpanseegemeenschappen hebben een leefgebied, waarin ze in kleinere of grotere groepjes (*parties*) rondtrekken. Voor een experiment werden in het leefgebied van een groep chimpansees met luidsprekers het geroep (*pant hoots*) van één onbekende volwassen mannetjeschimpansee afgespeeld (Wilson e.a. 2001). Een groep van drie of meer volwassen mannen beantwoordde meestal in koor de roep met *pant hoots*, en ging meestal naar de luidspreker toe. Kennelijk beoordelen de mannetjes of hun aantal groot genoeg is voor een confrontatie.

Het verwerken van aantallen tot maximaal 6 is onderzocht bij 105 Duitse kinderen van 2,5 jaar, 106 chimpansees (3 – 21 jaar) en 32 orang-oetangs (3 – 10 jaar) met dezelfde testen (Herrmann e.a. 2007). Voor de test van aantallen moeten de proefpersonen kiezen uit twee bakjes met maximaal 6 dingen. Voor de test van optellen zagen de proefpersonen twee bakjes met een aantal dingen (maximaal 6); vervolgens werd aan één bakje een zichtbaar aantal dingen toegevoegd, en vervolgens moesten de proefpersonen proberen het bakje met de meeste dingen te kiezen. Het omgekeerde gebeurde bij aftrekken. De mensapen scoorden hetzelfde als de kinderen van 2,5 jaar op beide testen.

#### Grotere aantallen bij apen

Voor een experiment konden Java-apen of chimpansees kiezen uit aangeboden voedsel. Zij hebben een duidelijke voorkeur voor twee bananen boven één banaan, maar ze hebben geen voorkeur voor 10 bananen boven 5 bananen (Silberberg e.a. 1998). Dat is opmerkelijk. Volgens de wet van Weber zouden we verwachten dat primaten een verschil van een factor 2 waarnemen en daarnaar handelen. Wijst dit op een cognitief verschil tussen mensen en andere primaten, of is niet het juiste experiment gebruikt om de cognitieve vermogens van primaten aan te tonen?

#### Chimpansees: symbolen voor aantallen

Het is gelukt om een chimpansee te trainen, zodat zij leerde dat de cijfers 0 – 4 voor een aantal objecten staan (Boysen en Berntson 1989). Deze chimp heeft dus de betekenis van de cijfers 0 – 4 geleerd. Voor een ander experiment kregen chimpansees de keuze uit twee schaaltes met daarop 0 – 6 snoepjes. Het schaalte dat ze aanwezen, kregen ze juist niet; het was dus in hun belang om het schaalte met de minste snoepjes aan te wijzen. Dat leerden ze niet: het schaalte met de meeste snoepjes was kennelijk onweerstaanbaar (Boysen e.a. 1996). Deze chimpansees hadden ook geleerd waar cijfers voor staan. Zij kregen de keuze tussen twee schaaltes met daarin een cijfer. Het schaalte dat zij aanwezen werd verwijderd, en ze kregen het aantal snoepjes als het cijfer in het andere schaalte. Dan leerden zij wel om het laagste cijfer aan te wijzen.

Chimpansees hadden geleerd om op een computerscherm de cijfers 1 t/m 9 in de juiste volgorde aan te raken. Die cijfers werden maar korte tijd op wisselende posities getoond, en daarna moesten de chimpansees de posities in de juiste volgorde aanraken. Dat leren chimpansees goed: ze doen dit sneller en beter dan studenten. Als die cijfers zeer kort (210 ms) getoond worden, scoorde een jonge chimpansee 80% goed, en studenten slechts 40% (Inoue en Matsuzawa 2007). Dit is een bijzondere prestatie: de chimpansees moesten niet alleen de positie van de symbolen onthouden, maar ook de waarde verwerken waar die symbolen naar verwijzen. Het is goed denkbaar dat chimpansees dit beter doen dankzij hun kleinere brein met kortere verbindingen, en doordat zij minder symbolische data moesten vergelijken, omdat zij minder symbolische data in hun geheugen hadden. Dit doet ook denken aan de bevinding dat kinderen beter presteren dan volwassenen in taken voor het fotografisch geheugen, zoals bij het spel 'Memory'.

#### 3.2.6 Mensen

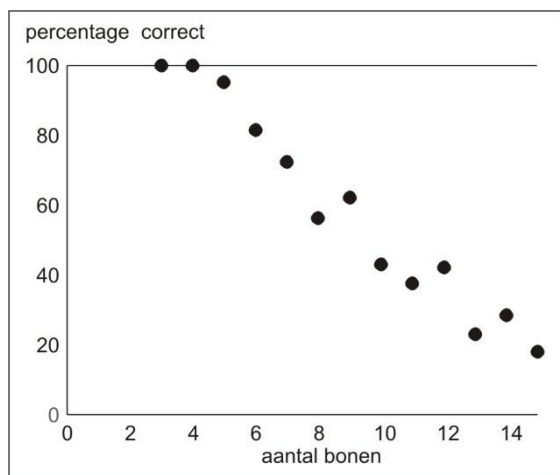
'Aantalvaardigheid' (*numerosity*) is de vaardigheid waarmee mensen met aantallen en getallen kunnen omgaan. Er zijn drie varianten (Anobile e.a. 2016).

- Kleine aantallen (< 4) er is directe, foutloze waarneming van het aantal (*subitizing*).
- Middelgrote aantallen (ongeveer 4 – 30) worden verwerkt door tellen of schatten; hier is de wet van Weber van toepassing.
- Grotere aantallen worden als een 'weefsel' waargenomen; hier is de wortel-wet van toepassing.

### Verwerken van kleine aantallen

*“Hoeveel dingen kan [het verstand van de mens] ineens vatten? [...] Charles Bonnet meent dat het verstand meteen een scherp begrip van zes dingen kan hebben, terwijl Abraham Tucker dit verlaagt naar vier, en Destutt Tracey vergroot het weer naar zes. [...] Ik concludeer dat het aantal vijf de grens van perfect onderscheid overschrijdt.”* (Jevons 1871, p. 281 – 282). Voor proefpersonen werd in een wit rond bakje met een diameter van 11 cm een random aantal van 3 - 15 zwarte bonen gestrooid. Zodra de bonen stillagen moest de proefpersoon meteen schatten hoeveel er lagen. Dat lukt bij 3 en 4 foutloos, maar bij 5 is 95% correct, en bij 8 is slechts de helft correct (figuur 7, Jevons 1871). Jevons concludeerde dat 4 de grens voor directe juiste waarneming is. Jevons ondersteunt dit met muziek: bijna alle muziek is in 3-kwarts of 4-kwarts maat, terwijl 5-kwarts muziek bijna niet te spelen is. Volwassen mensen verwerken gemakkelijk aantallen van 4 en lager (Cowan 2000. Gross 2011a). In allerlei verschillende taken bleek dat volwassenen maximaal 4 dingen ineens goed kunnen verwerken (Cowan 2000).

Baby's van 1 – 7 dagen oud onderscheiden 2 van 3 ronde stippen, maar niet 4 van 6 stippen, hoewel in het laatste geval het relatieve verschil even groot was (Antell en Keating 1983). Baby's van 10 – 12 maanden maken onderscheid tussen 1 en 2, en tussen 2 en 3. Deze baby's maken rekenkundige operaties met kleine aantallen: ze verwachten  $1+1=2$ ,  $1+1+1=3$  en  $2-1=1$  (Wynn 1992).



Figuur 7. Proefpersonen kregen zeer kort 3 – 15 bonen te zien, en ze moesten snel het aantal benoemen. Boven een aantal van 4 bonen kwamen er steeds meer incorrecte schattingen (gegevens van Jevons 1871).

Kinderen van 3½ jaar kunnen de aantallen 1, 2, en 3 uitstekend verwerken, maar 4 slechter en grotere aantallen veel slechter (Descoueu-dres 1921). De onderzoekster stelde dat deze kinderen “een, twee, drie, veel” verwerken. Hier lijkt 3 een abrupte bovengrens voor wat baby's kunnen verwerken. Verrassend genoeg maken baby's geen onderscheid meer tussen 2 en 4, 3 en 6, en zelfs 1 en 4, terwijl daarbij de relatieve verschillen groter zijn dan bij taken die ze wel goed uitvoeren (Feigenson en Carey 2005). De onderzoekers stelden dat deze baby's niet “een, twee, drie, veel” verwerken, maar “een, twee, drie, iets”. Bij het verwerken van aantallen door kinderen van 3 jaar is er een cesuur bij het aantal 3: aantallen 3 en lager worden goed verwerkt, en hoger dan 3 slecht (Bocéréan e.a. 2003) <sup>5</sup>.

Er is een andere aanwijzing voor het belang van lage getallen. In de loop van honderden tot duizenden jaren veranderen allerlei woorden in een taal. Maar in allerlei wereldtalen blijven de woorden voor de aantallen van 1 – 5 over een periode langer dan 10.000 jaar een factor 3 – 20 maal langer stabiel dan de gemiddelde woorden (Pagel 2018).

### Middelgrote aantallen: tellen en schatten

Proefpersonen zagen een nummer tussen 7 en 25, en ze kregen de instructie om zo snel mogelijk een knop hetzelfde aantal malen in te drukken ‘op het gevoel’, zonder te tellen; dat is mogelijk, doordat mensen sneller kunnen drukken dan in gedachten tellen. De variatie was 15% - 30% van het richtaantal <sup>6</sup>. Dit is een sterke aanwijzing voor non-verbaal schatten bij motorische uitvoering bij mensen. Dit werd versterkt door een experiment waarbij proefpersonen 7 – 25 korte flitsen zagen met een snelheid dat tellen onmogelijk was. Vervolgens moesten ze zeggen hoeveel flitsen ze ongeveer gezien hadden. Ook dit lukte vrij goed met een ongeveer dezelfde variatie (Whalen e.a. 1999). Zowel sensorisch als motorisch kunnen mensen non-verbaal getallen schatten. Als mensen puntenwolken met meer dan 3 punten moeten vergelijken (zonder te tellen), schatten ze de aantallen. Het succes hangt af van de leeftijd en het relatieve verschil (Feigenson e.a. 2004). Baby's van 6 maanden onderscheiden wel verschillen van 1 op 2 (100%, zoals 8 en 16, en 16 en 32), maar niet 2 op 3 (50%, zoals 8 en 12, of 16 en 24). Verschillen van 50% worden wel correct onder-

<sup>5</sup> Alleen savants zouden veel grotere aantallen (> 100) meteen precies kunnen overzien (Sacks 1986).

<sup>6</sup> Ongeveer hetzelfde als bij ratten (sectie 3.5.1.).



scheiden door baby's van 10 maanden. Volwassenen onderscheiden ratio's van 7 op 8 (d.i. 14%) (Feigenson e.a. 2004).

Aantalvaardigheid is een algemene eigenschap van mensen; het onderliggende systeem wordt het *approximate number system* genoemd (Anobile e.a. 2016, 2018). Dit geldt voor visuele en auditieve stimuli. De heritabiliteit van visuele aantalvaardigheid is middelgroot (0,47, Butterworth 2018). Bij kinderen is aantalvaardigheid positief gecorreleerd met wiskundevaardigheid ( $r = 0,29 - 0,34$ , Anobile e.a. 2018). Een selectieve stoornis in de aantalvaardigheid komt voor bij overigens intelligente personen.

Er is in Zuid-Afrika een hyenabot gevonden van 42 kya, met daarop regelmatige strepen; de onderzoekers gaan ervan uit dat dit gebruikt is om getal-informatie over te dragen (d'Errico en Vandermeersch 2018).

### Tellen

Tellen is het vaststellen van het precieze aantal van een hoeveelheid dingen. Dieren en jonge kinderen kunnen kleine aantallen ( $< 4$ ) non-verbaal vaststellen. Het getal 5 (het aantal vingers van een hand) is speciaal: het woord voor 5 is in veel talen gelijk aan het woord voor hand (Harris 1990). Als westerse kinderen kunnen spreken, leren ze snel de telwoorden op te zeggen als een versje, voordat ze die woorden gebruiken als labels voor aantallen van dingen. "*In de taal van de theoreticus van sociaal leren: een kind wordt gestimuleerd om een reeks getallen correct te reciteren, lang voordat hij probeert om dingen echt te tellen.*" (Davis en Memmott 1982, p. 548). Tellen is een cognitieve, verbale activiteit die cultureel wordt overgedragen: kinderen krijgen telinstructies. Expliciet tellen kon pas ontstaan nadat mensen gesproken taal ontwikkeld hadden (het ontstaan van gesproken taal wordt in hoofdstuk 7.2. besproken).

### Volken die nauwelijks tellen

Er zijn grote verschillen tussen volken in het aantal verschillende telwoorden. Veel jager/verzamelaar-volken hebben geen behoefte aan precieze woorden voor grote aantallen, en ze hebben daar ook weinig verschillende woorden voor.

1. In het Amazone-gebied leeft de Pirahã-stam, die slechts aparte woorden heeft voor een, twee en veel, maar door een combinatie van woorden en vingers drukten ze min of meer aantallen tot 10 uit (Gordon 2004). In allerlei tel-taken en optel-taken presteerden Pirahã-mensen betrekkelijk slecht.
2. De Mundurukú in het Amazonegebied hebben geen aparte woorden voor aantallen

groter dan 5 (Pica e.a. 2004). Mensen uit het westen, die systematisch hebben leren tellen, kunnen niet alleen beter exacte af-trekoperaties in puntenwolken maken dan Mundurukú, maar ze zijn ook beter in het vergelijken van puntenwolken.

3. Vaak werd het bericht herhaald dat de *native Australians* niet verder dan 2 zouden kunnen tellen. Dat is onjuist (Harris 1990). Op allerlei nummer-taken presteerden kinderen van 4 – 7 jaar uit twee volken van *native Australians* met weinig woorden voor aantallen, hetzelfde als Engelstalige kinderen uit Melbourne; dat gold voor kleine ( $\leq 4$ ) en grote ( $> 4$ ) aantallen (Butterworth e.a. 2008).

### Zeer grote aantallen

Bij het waarnemen van zeer grote aantallen speelt een ander principe. Voor de precisie van het waarnemen geldt hier niet langer de wet van Weber, maar eerder de wortelwet (Burr e.a. 2018).

### 3.2.7. Besluit: aantalvaardigheid

#### Kleine aantallen ( $\leq 3$ )

De hersenen van gewervelde dieren (inclusief mensen) en insecten verwerken kleine aantallen ( $\leq 3$ ) anders dan grote aantallen (Trick en Pylyshyn 1994, Xu 2003, Agrillo e.a. 2012). Mensenbaby's en dieren verwerken automatisch aantallen kleiner dan 4 precies: ze onderscheiden die aantallen en kunnen binnen dit bereik optellen en aftrekken. Bij dieren in het wild en in het laboratorium zien we vaak de grens van 3 (zie boven) en ook bij baby's is er een merkwaardige grens van  $< 4$  (Feigenson en Carey 2005). Het proces dat mensen of dieren meteen het juiste aantal zien zonder te tellen, wordt *subitizing* genoemd (Engels van het Latijn '*subitus*' = plotseling, Kaufman e.a. 1949). Dit werkt alleen voor aantallen kleiner dan 4<sup>7</sup>. Dit systeem is actief bij vogels, zoogdieren en bij honingbijen (Gross 2011b). Deze gegevens kunnen het beste verklaard worden door de hypothese van een erfelijk\* (*innate, a priori*) systeem om aantallen lager dan 4 snel te beoordelen en te verwerken. Het is waarschijnlijk fylogenetisch een oud systeem van meer dan 500 miljoen jaar (Bisazza e.a. 2010, Agrillo e.a. 2012).

<sup>7</sup> Of inktvissen (zeekatten) grotere aantallen kunnen verwerken moet nog gerepliceerd worden.

Miller (1956) propageerde “*the magical number seven*”, maar **het enige echte magische getal is 3**. In de retorica is de drieslag (tricolon) het meest effectieve principe: vat je redevoering samen in 3 punten. Ook allerlei principes in het leven worden in 3 woorden vervat (tabel 6).

Tabel 6. Voorbeelden van gevleugelde 3-tallen.

vrijheid	gelijkheid	broederschap
moed	beleid	trouw
geloof	hoop	liefde
Vader	Zoon	Heilige Geest
Brahma	Vishnu	Krishna
kalmte	moed	wijsheid
<i>blood</i>	<i>sweat</i>	<i>tears</i> <sup>8</sup>
<i>veni</i>	<i>vidi</i>	<i>vici</i>

### Grote aantallen (> 3)

Bij het verwerken van aantallen groter dan 3 werken dieren en kinderen niet meer precies, maar ze schatten volgens de wet van Weber-Fechner uit de zintuigfysiologie (Weber 1851, Fechner 1860). Schatten is bij benadering een aantal beoordelen. Dit werkt voor aantallen groter dan 4 tot zeer groot, en is snel. Schatten van aantallen is gevonden bij vissen, vogels, zoogdieren en mensen. “*Steeds meer gegevens steunen de conclusie dat mensen en dieren het concept ‘aantal’ op dezelfde manier representeren. Bijvoorbeeld als proefpersonen of proefdieren moeten bepalen welke van twee numerieke waardes groter (of kleiner) is, worden hun precisie en reactietijd systematisch beïnvloed zowel door de numerieke afstand tussen de twee waardes (het afstandseffect), en hun numerieke grootte (het grootte-effect).*” (Brannon en Van de Walle 2001). Om grotere aantallen te onderscheiden hebben mensen en dieren een relatieve detectiegrens (Jordan en Brannon 2006). In het algemeen “*surprising similarities have been reported among the numerical performance of mammals, birds and fish, raising the question as to whether vertebrates’ numerical systems have been inherited from a common ancestor.*” (Agrillo 2018).

### 3.3. Vooruitzien

#### Algemeen

Doris Bischof-Köhler (1985) claimde (in mentale termen) dat mensen wel en dieren niet in de

<sup>8</sup> Het origineel van Churchill was een 4-slag: “*Blood, toil, tears and sweat*”. Mensen hebben zo’n voorkeur voor 3 dat ze hier een 3-slag van maken, en dat bijna iedereen de tekst van Churchill vergeten is.

tijd kunnen vooruitzien (*mental time travel*). Dieren voeren verscheidene gedragingen uit waarvan het biologisch nuttig gevolg pas na lange tijd optreedt. Een voorbeeld is dat vogels in het voorjaar een nest bouwen. Nestbouwen is instinctief gedrag, waarvoor we geen vooruitzien hoeven te postulieren. Een ander voorbeeld is dat trekvogels in het najaar naar warmere gebieden trekken. Het eerste jaar dat ze trekken, is dit vooral instinctief gedrag, terwijl in latere jaren ook eerdere ervaringen met de route of de bestemming een rol kunnen spelen. “*It is obvious that every instinctive act, in an animal with memory, must cease to be ‘blind’ after being once repeated*” (James 1890, p. 390).

#### Primaten

Niet alleen in de natuur (sectie 3.6.3.), maar ook in het laboratorium selecteren en bewaren chimpansees, bonobo's en orang-oetangs gereedschappen die later van pas kunnen komen (Mulcahy en Call 2006). Als ze de keuze hadden tussen een stukje fruit of een gereedschap waarmee ze een grotere beloning in de toekomst konden bemachtigen, kozen ze meestal het gereedschap (Osvath en Osvath 2008). Een vrouwtjes chimpansee in gevangenschap kon uit een doorzichtige doos een van twee sleutels kiezen. Met die ene sleutel kon zij een andere doorzichtige doos openen met daarin weer een sleutel. Enzovoort. Tot de laatste doos waarin iets lekkers zat - tenminste als zij de juiste sleutel gekozen had. Als ze als eerste een foute sleutel gekozen had, kon ze een serie dozen openen, waarvan de laatste doos leeg was. Er waren in totaal 10 dozen: een 'goede' rij van 5 dozen en een 'foute' rij van 5. De chimpansee leerde wat de juiste sleutel was die aan het begin van een langere keten stond (Döhl 1968, 1970). In het wild transporteren kapucijnerapen en chimpansees zware stenen over grote afstand om extra harde noten te kunnen kraken (Boesch en Boesch 1984, Fragaszy e.a. 2004). Kapucijnerapen en chimpansees plannen en zien vooruit.

### 3.4. Abstracte intelligentie, logica en analyseren

Er zijn verscheidene aspecten van abstracte intelligentie, die in hoofdstuk 3.6. over rationaliteit besproken worden:

- logisch nadenken of syllogismen, met aparte items om het strikte logische denken te onderscheiden van vooroordeel of wereldwijsheid;
- testen om karakteristieke denkfouten van mensen te detecteren,

- een test voor het analytische denkvermogen (abstracte intelligentie werd ook wel analytische intelligentie genoemd, maar dat betreurt ik).

## 4. Fysische intelligentie

Fysische intelligentie is de vaardigheid om de eigenschappen van levenloze dingen te leren kennen, en deze kennis te gebruiken. Die eigenschappen betreffen 3-dimensionale bouw, substantie en invariantie. Het gaat erover dat objecten blijven bestaan, als je ze niet meer ziet, en dat ze vallen zonder steun. Ook vallen hieronder causaliteit en omgaan met tijd en ruimte, en het afleiden van fysische verbanden (deductie).

### 4.1. De eigenschappen van dingen

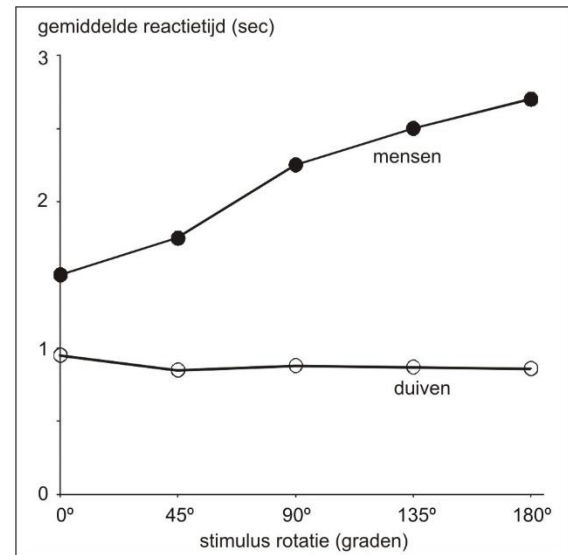
#### 4.1.1. Vogels

##### Rotatie-invariantie

Een onderdeel van sommige intelligentietesten is kiezen welke figuren na rotatie hetzelfde zijn als een testfiguur. Mensen kunnen dit redelijk uitvoeren, en naarmate hun IQ hoger is, doen ze dit beter. Naarmate de stimulus meer gedraaid is, duurt het langer voordat mensen de keuze maken. Duiven voeren deze opdracht beter en sneller uit dan mensen (figuur 8, Hollard en Delius 1982, Delius en Hollard 1995). In eerste instantie lijkt het opmerkelijk dat een duif met een breintje van 2,5 gram deze taak beter uitvoert dan een mens met een brein van zo'n 1400 gram. Maar in het normale leven van de mens komt rotatie van visuele beelden weinig voor. Terwijl een duif zijn nest vanuit alle richtingen kan aanvliegen, dan moet hij de omgeving van zijn nest visueel herkennen, ongeacht de aanvliegrichting. Dat duiven gerooteerde visuele stimuli beter herkennen dan mensen, is in overeenstemming met de leefwijze van duiven. Dat is intelligent\* gedrag.

#### 4.1.2. Objectpermanentie bij primaten

Voor een experiment zagen kinderen en chimpansees twee ondoorzichtige bakjes. Terwijl zij toekeken, plaatste een onderzoeker twee verschillende lekkernijen in de bakjes: een appel en banaan voor de chimpansees, en een doughnut en een koekje voor de kinderen. Gedurende 2 minuten was er een scherm voor de bakjes. Na 2 minuten zagen de kinderen en



Figuur 8. De gemiddelde tijd voor het identificeren van gerooteerde stimuli. Naarmate de stimulus meer gedraaid is, wordt hij trager herkend door mensen. Duiven doen dit beter dan mensen (data van Hollard en Delius 1982).

de chimpansees dat de onderzoeker een van de 2 dingen opat. Vervolgens werd het scherm weggenomen. Als ze het bakje met de overgebleven lekkernij aanwezen, mochten ze die opeten. Kinderen rond 4 jaar deden dit meteen goed, maar van de 5 chimpansees wees er slechts één als regel het juiste bakje aan (Premack en Premack 1994). Dit is ook een voorbeeld van causaliteit: de kinderen leiden af uit welke bakje de onderzoeker de lekkernij genomen had, zonder dat ze dit gezien hadden (Herrmann e.a. 2007).

#### 4.1.3. Mensen

##### 3D ruimtelijke visualisatie

Er zijn verscheidene testen waarmee men ruimtelijke vaardigheid meet<sup>9</sup> (Osborne en Gregor 1966, 1968, Vandenberg 1969). Na factor-analyse van de resultaten van duizenden personeelsleden van de luchtmacht in de USA, vond men twee subfactoren van ruimtelijke vaardigheid: ruimtelijke visualisatie en oriëntatie in de ruimte (Guilford en Zimmerman 1947, McGee 1979). Ruimtelijke visualisatie gaat er vooral over of men vaardigheid heeft om 3-dimensionale voorwerpen te overzien. In de praktijk meet men vooral de vaardigheid om

<sup>9</sup> Onder andere *Cube Comparison*, *Surface Development Test*, *Paper Form Board Test*, *Object Aperture Test*, *Paper Folding Test*, *Newcastle Spatial Test*, *Maze Test* en *Identical Picture Test*.

rotatie van afgebeelde voorwerpen voor te stellen. Ruimtelijke visualisatie is in redelijke tot sterke mate erfelijk met heritabiliteitscoëfficiënten tussen 0,30 en 0,69, afhankelijk van de test (Osborne en Gregor 1966, 1968, Vandenberg 1969, McGee 1978, Bratko 1996, Rimpfald e.a. 2017). Oriëntatie in de ruimte bespreek ik hier onder 'Omgevingsintelligentie' (sectie 6.).

### De eigenschappen van dingen

Kinderen ontdekken dat sommige dingen star zijn zoals stenen, andere zijn buigbaar zoals grassprietjes, draden en touwtjes, en weer andere zijn vormloos zoals water en zand. Objectpermanentie is onderdeel van kennis<sup>10</sup> van de dingen en de natuur. Piaget (1926) meende dat mensenbaby's op basis van waarnemingen geleidelijk 'een beeld van de wereld construeren'. Volgens hem ontdekken ze pas tussen 6 en 12 maanden dat een mens of voorwerp blijft bestaan, ook als ze die niet meer waarnemen. Als een voorwerp op plaats A wordt verstopt, terwijl een baby van 6 – 12 maanden dat ziet, zoekt de baby dat voorwerp op plaats A. Maar als een voorwerp onder de ogen van een baby eerst op plaats A wordt verstopt, en daarna onder de ogen van de baby naar plaats B wordt verplaatst, zoeken jonge baby's toch vooral op plaats A (de 'A not B error'). Pas tussen de leeftijd van 1 - 2 jaar gaan ze op plaats B zoeken. Door het werk van Piaget werd de opvatting dominant dat kennis over de wereld door ervaring verworven is. Op basis van experimenten concludeerde Elizabeth Spelke (1992, 1994) dat jonge kinderen kennis hebben over de continuïteit en vastheid (*solidity*) van objecten: (1) objecten bestaan en bewegen in de tijd en kunnen niet opeens verschijnen of verdwijnen, en (2) objecten kunnen niet spontaan uiteenvallen of fuseren met andere objecten. Op basis van indirecte gegevens speculeerde zij dat deze kennis aangeboren is. Later is het idee van aangeboren objectpermanentie door anderen overgenomen (Baillargeon e.a. 1995, Baillargeon 2008). Helaas is hiernaar nog geen erfelijkheidsonderzoek gedaan. Het is niet duidelijk of we hier te maken hebben met (1) een erfelijk leersysteem ("ontdek de eigenschappen van dingen"), of (2) met erfelijke kennis ("dingen zijn permanent").

<sup>10</sup> In dit boek gebruik ik het woord 'kennis' als synoniem voor 'leerinhoud' bij mensen en dieren, en dus expliciet niet als iets mentaals.

## 4.2. Causaliteit

### 4.2.1. Vogels

Wipspanvelkraaien zijn bijzondere vogels met relatief grote hersens en bijzonder gedrag. Voor een experiment zag een wipspanvelkraai dat een voorwerp verplaatst werd met een stok vanuit een schuilhut. In een aantal gevallen had de kraai een mens de schuilhut in zien gaan, en in andere gevallen niet. Als een voorwerp bewogen werd vanuit een schijnbaar lege schuilhut, keken de kraaien langer naar de opstelling dan wanneer de kraaien gezien hadden dat een mens in de schuilhut was gegaan (Taylor e.a. 2012).

### 4.2.2. Zoogdieren (niet primaten)

Als een rat geleerd heeft dat er voedsel komt als hij een pedaal indrukt, heeft hij een causaal verband ontdekt. Als een rat geleerd heeft dat hij ziek wordt als hij bepaald voedsel gegeten heeft, heeft hij een causaal verband ontdekt. Dit alles kan automatisch leren zijn, dat niet hoeft te wijzen op intelligentie.

Ratten leerden eerst dat een toon en de aanwezigheid van voedsel vaak aan elkaar gekoppeld waren, zodat ze bij het horen van de toon controleerden of er voedsel was, en dat dan eventueel opaten. Vervolgens waren er twee opties: de rat zelf kon de toon aanzetten, of de experimentator deed dat (stiekem). Als de rat zelf de toon aangezet had, controleerde hij drie maal minder vaak voor voedsel dan wanneer de experimentator dat gedaan had (Blaisdell e.a. 2006). Ratten maken dus onderscheid tussen waarnemingen die het gevolg van hun eigen acties zijn, en waarnemingen die een andere oorzaak hebben. Dat lijkt intelligent gedrag.

### 4.2.3. Primaten

Bij een groot onderzoek uit de groep van Tomasello naar intelligentie van mensen en mensapen (sectie 3.6.6.) werden de prestaties van jonge kinderen op testen voor causaliteit vergeleken met de prestaties van chimpansees en orang-oetangs (Herrmann e.a. 2007).

1. De experimentator schudde met ondoorzichtige kopjes; door het geluid moesten ze beoordelen in welke kopje een beloning zat.
2. Een beloning zat onder een bord dat daarvoor scheef stond, of onder een doek, wat zichtbaar was als een bobbel; op de vorm moesten ze beoordelen waar de beloning zat.
3. Binnen een minuut moesten ze een beloning met een stokje naar zich toe halen.

4. Er waren twee stukjes stof; een beloning lag op het ene stukje, en een andere beloning naast het andere stukje; ze moesten het juiste stukje naar zich toe halen.
5. Er waren twee stukjes stof met een doorzichtige brug over het verre uiteinde; een beloning lag op de brug bij het ene stukje stof en onder de brug bij het andere; alleen door aan het tweede stukje stof te trekken konden ze de beloning pakken.

De kinderen van 2,5 jaar scoorden op al deze testen gemiddeld iets beter dan de mensapen.

#### Causale kennis bij chimpansees

Premack (1976) had een chimpansee geleerd om met symbolen te communiceren. Die chimpansee verwoordde allerlei causale verbanden (p. 236 – 261). *“Stel: we zeggen dat de visuele testen niet aantonen dat het dier een causale analyse maakt, maar alleen – zoals een student opmerkte – dat de chimpansee weet “dat schrijven met potloden gaat”, of dat water dingen nat maakt, of dat messen snijden. Maar wat is het verschil tussen het weten wat een instrument doet, en een causale conclusie trekken? [...] Al deze informatie kan samengevat worden door op te merken dat kennis van snijden de aanname inhoudt dat als men een geschikt instrument toepast op een geschikt voorwerp, dat dan een voorspelbare uitkomst resulteert. Ik zie nauwelijks verschil tussen deze functionele kennis en een causale gevolgtrekking, behalve dat de laatste term algemener is.”* (Premack 1976, p. 258).

#### Causale intelligentie getoetst

Een onderzoeker had kisten gemaakt waarin chimpansees of kinderen 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 chimpansees minder irrelevante handelingen (Hornor en Whiten 2005), wat wijst op causale intelligentie. Kinderen van 3 - 4 jaar gebruikten even vaak de irrelevante handeling bij doorzichtige en ondoorzichtige kisten. In deze test leken de chimpansees slimmer dan de kinderen.

### 4.2.4 Mensen

#### Causale kennis bij kinderen

Jonge kinderen ontdekken steeds meer regelmaat in de fysieke wereld. Kinderen ontdekken *“als ik A doe, gebeurt B”*, of *“als ik A doe, is B waarschijnlijk”*<sup>11</sup>. Dit is het begin van causale kennis (Piaget 1927, 1930)<sup>12</sup>. Ook los van hun eigen handelen ontdekken kinderen *“als A gebeurt, is B waarschijnlijk”*. Ze ontdekken dat voorwerpen vallen als ze niet ondersteund worden. En ze ontdekken dat de ondersteuning adequaat moet zijn (wat fysici ‘zwaartepunt’ en ‘stevigheid’ noemen). Kinderen ontdekken dat ronde dingen (knikkers en ballen) van een licht hellend vlak afrollen, maar vierkanten dingen niet. Ze ontdekken dat levenloze dingen niet uit zichzelf bewegen, maar dieren en mensen wel. Ze ontdekken ook de opmerkelijke eigenschappen van magneten: dat deze aan een verticaal ijzeren vlak ‘plakken’, terwijl andere dingen naar beneden vallen. Ook vinden baby’s van 5 – 9 maanden het merkwaardig als een hand een pop ‘verplaatst’ zonder deze aan te raken (Leslie 1982).

De experimenten met de schijnbare botsingen (‘lancering’) van Michotte (1946) zijn de klassieke experimenten over het waarnemen van mechanische causaliteit (hoofdstuk 10.2.). Kinderen van 6 maanden oud merkten op wanneer in dergelijke experimenten de gebruikelijke causale regelmaat overtreden werd (Leslie 1982, Leslie en Keeble 1987). Er zit ook een leerelement in het waarnemen van mechanische causaliteit: in experimenten waarbij bijna alle volwassenen een botsingseffect zagen, rapporteerde meer dan de helft van kinderen van 7 jaar andere effecten (Olum 1956).

Kinderen van 3 – 4 jaar slagen erin oorzaken te vinden door logische analyse. Door enkele testjes uit te voeren detecteren zij een relevant, causaal verband in fysische, biologische en psychologische domeinen (Gopnik e.a. 2001, 2004, Schulz en Gopnik 2004).

Naast wetenschappelijk geaccepteerde oorzaken, geloven veel kinderen in magische oorzaken, vooral in magische actoren (zoals Sinterklaas) die door de ouders en cadeaus worden bevestigd (Rosengren e.a. 1994). Met hun eigen ogen zien kinderen ook dat goochelaars onmogelijke dingen doen.

<sup>11</sup> In mentale termen: kinderen ontdekken dan voor het eerst hun eigen macht.

<sup>12</sup> In sectie 2.3. van hoofdstuk 10.2. bespreek ik dat causale kennis al vroeg aanwezig is.

### Causaliteit in taal

In de dagelijkse taal van volwassenen en kinderen zien we verscheidene causale uitdrukkingen. De essentie van veroorzaking is: A is een oorzaak van B, als (1) A en B tezamen voorkomen, (2) A voorafgaat aan B, en (3) A op een of andere manier B 'produceert' (hoofdstuk 10.2.). Kinderen verwoorden deze drie elementen consistent (Hood en Bloom 1979, Bloom e.a. 1980).

- Het voegwoord 'en' drukt uit dat dingen samen gaan; kinderen gebruiken dat rond 26 maanden consistent.
- Temporele verbanden worden uitgedrukt door de woorden 'toen' of 'en toen'; die gebruiken kinderen rond 28 maanden.
- De woorden 'daarom' en 'dus' drukken 'productie' uit; en kinderen beginnen die woorden gemiddeld rond 29 maanden te gebruiken.

#### 4.2.5. Besluit causaliteit

Het leggen van een causaal verband is het leren (of toekennen) van een speciale associatie tussen twee opeenvolgende gebeurtenissen (hoofdstuk 10.2.). Mensen identificeren causale verbanden zo snel en automatisch, dat men spreekt van 'causale waarneming'. Vaak is de eerste gebeurtenis de eigen handeling; daarop volgen latere gebeurtenissen. Als sommige handelingen min of meer voorspelbare uitkomsten hebben, leren dieren en mensen de verbinding tussen handeling en gevolg. Dat is de essentie van het leggen van een causaal verband. Vermoedelijk ontdekken jonge dieren en jonge mensen zo causale verbanden (Piaget 1927). Dit is niet beperkt tot de mens: het brein van dieren is zo geëvolueerd dat het relevante causale verbanden vastlegt, en deze leerinhouden voor eigen voordeel gebruikt.

Het is opmerkelijk hoe snel en automatisch kinderen, volwassenen en dieren opeenvolgende gebeurtenissen als causaal interpreteren. Dit staat in scherp contrast met de grote moeite die onderzoekers in kunstmatige intelligentie hebben om causale verbanden te detecteren (Sachs e.a. 2005, Sugihara e.a. 2012). Ik vermoed dat het in de evolutie van dieren belangrijk was causale verbanden te detecteren en deze tot eigen voordeel te gebruiken. Dat zou dan de oorzaak zijn dat mensen en dieren laag-drempelig (en soms voorbarig en ten onrechte) causale attributies maken.

## 5. Technische intelligentie

Technische intelligentie is de vaardigheid om objecten te manipuleren en werktuigen te gebruiken. Dieren maken nesten, ze gebruiken gereedschappen en ze maken gereedschappen.

### 5.1. Gebruik van gereedschap

#### 5.1.1. Insecten

##### Gereedschap bij graafwespen?

Graafwespen maken een holletje in de grond voor hun ei met prooi. Als zij dit holletje verlaten, sluiten ze het af met zand of steentjes. Het was al lang bekend dat sommige graafwespen een steentje in hun kaken nemen, en daarmee het materiaal op het holletje hameren, en stevig aandrukken. Zo'n steen kan wel 10 maal zo zwaar zijn als de wesp zelf: zonder de steen hadden ze de grond niet zo kunnen aandrukken. De graafwesp "*improviseerde een gereedschap en gebruikte dat intelligent*" volgens Peckham en Peckham (1898). Maar is dit intelligent of instinctief gedrag? Na een vergelijking van 39 soorten graafwespen van verschillende genera, bleek dat hameren met een steen alleen bij het genus *Ammophila* voorkomt, en dan nog alleen bij sommige soorten (Brockmann 1985). De meest waarschijnlijk verklaring is dat het erfelijk\* is dat sommige soorten *Ammophila*-sluipwespen hun holletje afsluiten door met een steen te hameren; dus dat het instinctief (niet-intelligent) gedrag is. De gevolgen van het hameren voor het overleven van het nageslacht zijn nog niet onderzocht.

#### 5.1.2. Vogels

##### Gebruik van gereedschap in het wild

De spechtvink is een van de Darwin-vinken op de Galapagoseilanden. Spechtvinken gebruiken in het wild twijgjes of doorns waarmee zij insecten uit holletjes in bomen peuteren (Gifford 1919). Het is niet waargenomen dat andere soorten Darwin-vinken insecten bemachtigen met twijgjes of doorns (Tebich e.a. 2004). Spechtvinken doen dit vooral in het droge seizoen als ze niet eenvoudiger insecten kunnen bemachtigen. Bij jonge spechtvinken is onderzocht hoe dit gedrag tot stand komt (Tebich e.a. 2001). Zonder een eerder voorbeeld steken alle jonge spechtvinken stokjes in holletjes in bomen, meestal zonder dat daar insecten zitten; dat gedrag heeft een erfelijke\* basis. Het is geen leren door observeren, maar eerder *trial-and-error* leren. Sommige volwassen spechtvinken blijven gereedschap gebruiken, maar andere niet. Dat sommige spechtvinken

gereedschap blijven gebruiken, is mogelijk een teken van relatief hoge intelligentie, of misschien het voorzetten van instinctief jeugdgedrag, gecombineerd met *trial-and-error* leren. In de natuur maken wipspanvelkraaien gereedschappen waarmee ze keverlarven uit hout peuteren (Hunt en Gray 2003, 2007). Er zijn twee typen gereedschappen: (1) takjes, of (2) reepjes van het blad van een schroefpalm met weerhaakjes. Individuele kraaien gebruiken bijna uitsluitend één van beide types, ongeacht het seizoen of het type boom. Als wipspanvelkraaien takjes gebruiken, bewerken ze die takjes uitgebreid. Oudere, ervaren kraaien maken de meest efficiënte takjes (Sugasawa e.a. 2017, van Casteren 2017): er is dus een leerelement.

### Het openen van melkflessen

Lange tijd werden melkflessen in Europa met metaalfolie afgedekt. In 1921 werd in Southampton (Engelse zuidkust) voor het eerst waargenomen dat mezen melkflessen voor huizen openpikten en de melk dronken. Geleidelijk vertoonden mezen verspreid over Engeland, Wales, Schotland en Ierland dit gedrag (Fisher en Hinde 1949). Vooral mezen vertoonden dit gedrag, maar ook andere vogels<sup>13</sup>. Verschillende zuivelproducten hebben doppen met andere kleuren. In het algemeen hebben meesjes geen voorkeur voor een bepaalde kleur, maar afzonderlijke meesjes beperkten zich vooral tot één kleur. Het lijkt erop dat meesjes blijven bij de kleur die ze toevallig het eerste geopend hebben (Fisher en Hinde 1949). Ook in andere landen hebben mezen en andere vogels melkflessen opengemaakt (Hinde en Fisher 1951). Meesjes zijn nogal honkvast: een migratie van meer dan 20 km is uitzonderlijk. De meest waarschijnlijke verklaring is dat één mees in een regio het gedrag uitgevonden heeft, en dat andere mezen dit op een of andere manier geleerd hebben (Fisher en Hinde 1949).

Later bleek dat de kans groter is dat mezen melkflessen openen (1) als zij waargenomen hebben dat een andere mees een fles opent, of (2) als zij uit een reeds geopende fles gedronken hebben, of (3) als zij een soortgenoot bij een open fles gezien hebben (Sherry en Galef 1984, 1990). Voor de 'uitvinders' was dit intelligente innovatie, voor de volgers is het intelligente imitatie.

### Kea's openen vuilnisbakken

Kea's zijn papegaaai-achtige vogels op Nieuw-Zeeland. Sommige kea's openen uit zichzelf vuilnisbakken en eten voedselresten. Bij een experiment met kea's in het wild, ontdekten 5 van de 36 individuen zelf hoe ze een vuilnisbak konden openen. Als kea's gezien hadden dat een andere kea een vuilnisbak geopend hadden, imiteerde ongeveer de helft van de kijkers dit gedrag (Gajdon e.a. 2006). In dit experiment vertoonde 14% van de kea's intelligente innovatie, en 50% intelligente imitatie. Sommige individuen leerden door observeren, en andere niet.

### Binnenhalen van touwtjes ('putten')

In voliëres en in onderzoekinstellingen halen vogels van allerlei soorten voedsel en water binnen door aan touwtjes te trekken ('putten', Altevogt 1954, Thorpe 1956, Seibt en Wickler 2006). Binnen de afzonderlijke soorten zijn er grote verschillen tussen individuen: er zijn dieren die bij de eerste aanblik meteen efficiënt putten, terwijl andere individuen het nooit doen, ook niet nadat ze gezien hebben dat een soortgenoot succesvol putte (Bierens de Haan 1933, Heinrich 1995, Seibt en Wickler 2006).

- Sommige onderzoekers menen dat het putten intelligent gedrag is, omdat zij waargenomen hebben dat een individu snel efficiënt gaat putten zonder *trial-and-error*, zonder voorbeeld, en omdat het complex gedrag is dat niet zomaar in de natuur voorkomt (Bierens de Haan 1933, Thorpe 1956, Heinrich 1995, Pepperberg 2004, Heinrich en Bugnyar 2005, Werdenich en Huber 2006, Huber en Gajdon 2006, Schuck-Paim e.a. 2009).
- Andere onderzoekers zagen geen aanleiding om intelligentie te veronderstellen, omdat zij vooral *trial-and-error* leren waargenomen hadden, omdat vogeltjes ook lege draadjes binnenhaalden, of het voedsel binnenhaalden maar niet opaten (Erhardt 1933, Altevogt 1954, Vince 1956, 1958, 1961, Taylor e.a. 2010, 2012).

Bij raven van 1 jaar oud: "voerden vijf of zes vogels plotseling een samenhangende reeks uit van het touw optrekken en op het lusje touw stappen, wat het probleem oplost." (Heinrich en Bugnyar 2005). Details van het gedrag wijzen erop dat het putten door raven een intelligente innovatie is. Er is een opmerkelijk experiment gepubliceerd met 4 grijze roodstaartpapegaaien: 2 van deze dieren konden praten, en 2 niet (Pepperberg 2004). De opdracht was een noot aan een draadje van 60 cm binnen te halen. De niet-pratende papegaaien haalden meteen de noot binnen, maar de pratende papegaaien deden niets met de draad, maar

<sup>13</sup> 246 pimpelmezen, 142 koolmezen, 11 zwarte mezen, 19 huismussen, 13 lijsters, 12 merels, 8 roodborstjes (Fisher en Hinde 1949).

zeiden alleen maar "*want nut*". Het succesvol putten lijkt te wijzen op intelligent gedrag, maar het vergeefs blijven vragen zonder zelf te putten, juist niet. Een replicatie met meer dieren is gewenst. Details van het gedrag van papegaaien wijzen erop dat het putten van papegaaien een intelligente innovatie is.

### **Gereedschap in het laboratorium**

In het algemeen zijn allerlei kraaien handig in het gebruiken van gereedschappen (Rutz e.a. 2016). In het laboratorium zagen wipspanvelkraaien rechte stukjes ijzerdraad en een verticaal buisje met onderin voedsel waar ze niet bij konden. De kraaien maakten van een recht stukje ijzerdraad een haakje waarmee ze het voedsel uit het buisje haalden; zij maakten dit gereedschap zonder voorbeeld en in één keer goed (Weir e.a. 2002, Bird en Emery 2009b). Ook roeken maken dergelijk gereedschap, hoewel zij in de natuur zover bekend geen gereedschap gebruiken (Bird en Emery 2009). Het maken van haakjes is een intelligente innovatie.

Wipspanvelkraaien maken ook gereedschappen van takjes. Zij trekken takjes af, zodanig dat er aan het uiteinde een haakje ontstaat, en vervolgens bewerken zij dit takje verder. Vergeleken met jongere wipspanvelkraaien hebben oudere kraaien geleerd\* takjes met haakjes te produceren die efficiënter gebruikt kunnen worden (Sugasawa e.a. 2017).

Roeken zagen een vastzittend verticaal buisjes met daarin water waarop een worm dreef, het buisje was zo smal en hoog dat ze de worm niet meteen konden pakken. Alle onderzochte roeken losten dit probleem meteen op door stenen in het buisje te gooien waardoor het waterniveau steeg en ze de drijvende worm konden pakken (Bird en Emery 2009a). Dat roeken stenen gebruiken, waarmee ze het water laten stijgen, is een intelligente innovatie. Roeken lieten een plateau met stenen of stokken kantelen, zodat ze voedsel bemachtigden; daartoe selecteerden ze de optimale stenen of stokken. Als ze alleen grote stenen hadden, en een probleem dat alleen met kleine stenen opgelost kon worden; dan gebruikten ze de grote stenen om kleine stenen te pakken te krijgen (Bird en Emery 2009b). Ze braken ook de zijtakken van een twijg af om effectief gereedschap te maken. Ook dit is intelligente innovatie.

Voor een test was er een apparaat gemaakt met een doorzichtige horizontale buis die aan beide zijden open was, en onderaan de buis zat aan één kant een gat met een bakje eronder. In de buis lag een beloning. Dieren en mensen konden die beloning bemachtigen door deze met een stok uit de doorzichtige

buis te duwen. Ze konden in principe van beide kanten duwen, maar als ze vanuit de verkeerde kant duwden, viel de beloning in het gat, en kon niet meer bemachtigd worden. Dus de beloning kon alleen bemachtigd worden door vanaf de juiste kant met de stok de beloning voort te duwen - en dat was zichtbaar. De meeste wipspanvelkraaien en roeken losten dit probleem op, maar pas na enkele pogingen (Seed e.a. 2006, Taylor e.a. 2009).

Wipspanvelkraaien hadden ervaring met 3 taken: het putten van voorwerpen, en voedsel bemachtigen met een lange stok, en een lange stok bemachtigen met een korte stok. Vervolgens konden ze alleen voedsel bemachtigen als ze deze handelingen in de juiste volgorde uitvoerden. Bij een nieuw probleem gebruikten de vogels eerder geleerde of eerder ontdekte oplossingen. Daar slaagden ze in, wat wijst op intelligentie (Taylor e.a. 2010)

Sommige kraaien en papegaaien lossen problemen op, waarvan men tot voor kort dacht dat alleen primaten deze konden oplossen (Emery en Clayton 2004).

### **5.1.3. Primaten**

#### **Kapucijnerapen gebruiken gereedschappen**

Kapucijnerapen leven in Midden- en Zuid-Amerika. Het gebruik van gereedschap in het wild is nu bij 4 soorten waargenomen. In het wild gebruiken kapucijnerapen stenen en takjes als gereedschap. Met de stenen kraken ze noten of graven ze voedsel uit (Mannu en Ottoni 2009). Kapucijnerapen kraken noten door ze op een grote steen ('aambeeld') te leggen en met een harde steen (de 'hamer') op de noten te slaan. Kapucijnerapen kraken verschillende noten, waarbij ze voor grotere, hardere noten zwaardere hamers selecteerden (Visalberghi e.a. 2009, Ferreira e.a. 2010). Geschiede 'hamers' hebben ze vaak over grotere afstand naar het 'aambeeld' gebracht (Fragaszy e.a. 2004). De meest efficiënte aap kraakte een noot met gemiddeld 7 slagen, terwijl de minst efficiënte er gemiddeld 75 slagen voor nodig had (Fragaszy e.a. 2010). Als er binnen een gemeenschap noten gekraakt worden, dan kraken alle individuen noten. Oudere dieren kraken noten efficiënter dan jonge dieren (Ottoni en Mannu 2001). Jonge dieren kijken vooral naar het noten kraken door de meest efficiënte individuen (Ottoni e.a. 2005). Het lijkt erop dat noten kraken door leren van generatie op generatie wordt overgedragen (Ottoni en Izar 2008). Kapucijnerapen graven ook wortels en insecten uit, en maken de grond losser met stenen. Daarnaast gebruiken kapucijnerapen takken en takjes waarmee ze insecten uit holen halen, of honing, was en bijen uit bijennes-



ten (Mannu en Ottoni 2009). Vaak breken ze van een tak zijtakken af of maken ze de top spits. Afhankelijk van de situatie selecteren ze stijve of juist flexibele takjes (Manrique e.a. 2011). Kapucijnerapen selecteren en gebruiken gereedschap aangepast aan de situatie. Het is flexibel, doeltreffend gedrag. Het is intelligent\* gedrag.

#### **Java-apen selecteren gereedschappen**

Java-apen gebruiken stenen in verschillende situaties. Met kleine stenen maken ze kleine (< 3 cm) vastzittende oesters los, en met grotere stenen kraken ze noten en grotere schaaldieren (Gumert en Malaivijitnond 2013). Ze selecteren de juiste stenen voor de verschillende klussen; dat is intelligent\* gedrag.

#### **Gereedschap-gebruik en cultuur bij chimpansees**

In het wild gebruiken chimpansees stenen en takken als wapen tegen luipaarden, bavianen, mensen en andere chimpansees (Goodall 1964, Kortlandt 1965).

In 1964 bleek dat chimpansees in het wild in Gombe takjes prepareerden, waarmee ze mieren en termieten uit hun nest hengelden en daarna opaten - dus die chimpansees maakten gereedschappen (Goodall 1964). Jonge chimpansees leren termieten hengelen door observatie van oudere. Alleen in Gombe hengelen chimpansees mieren en termieten met lange sprietten (Whiten e.a. 2001). In andere gemeenschappen hengelen minder chimpansees naar mieren of termieten, en als ze dat doen, dan met kortere sprietjes.

In Tai, West-Afrika, zijn er verscheidene chimpansee-gemeenschappen waarin vooral de vrouwtjes noten kraken; dat doen ze door de noten op een grote steen te leggen en ze met een kleine steen of een dikke tak te kraken (Boesch en Boesch 1984, Whiten e.a. 2001). De chimpansees kunnen coula-noten gemakkelijk kraken met knuppels, maar voor de hardere panda-noten hebben ze stenen nodig, bij voorkeur granieten stenen. Als de coula-noten rijp waren gingen ze met knuppels naar de boom; die knuppels vonden ze steeds in de buurt (meestal binnen 20 m). Maar als de panda-noten rijp waren droegen ze granieten stenen van meer dan 3 kg naar de boom, die soms meer dan 200 m ver stond (Boesch en Boesch 1984). Chimpansees kraakten de noten soms efficiënter dan mensen (Boesch e.a. 2017). Dus de chimpansees selecteerden het meest geschikte gereedschap en droegen het over aanzienlijke afstanden. Volgens de hypothese van Bischof-Köhler (1985) zou vooruit plannen in de tijd uniek voor mensen zijn, maar ook chimpansees plannen vooruit in de tijd.

Jonge chimpansees observeren langere tijd hoe bedreven oudere chimpansees naar termieten hengelen of noten kraken met stenen. Alles wijst erop dat het gebruiken van deze gereedschappen met leren door observeren overgedragen wordt, maar het is niet geobserveerd hoe dit gedrag ontstaan is. Men speculeert dat deze nieuwe gedragingen door toeval ontdekt zijn (*trial-and-error*, en dus niet intelligent), maar daarna wel intelligent geïmiteerd zijn.

#### **Apen in gevangenschap**

Er zijn veel experimenten gedaan of chimpansees in gevangenschap problemen oplossen met gereedschap. Sommige, maar niet alle, chimpansees van Köhler<sup>14</sup> (1921) gebruikten stokken waarmee ze appels naar binnen schoven. Java-apen doen dit ook, maar slechter dan chimpansees (Kummer 1995). Als er geen stok was, maakten chimpansees een stok door een tak af te breken en de zijtakken en blaadjes ervan af te trekken. Een chimpansee van Köhler schoof stokken in elkaar zodat hij een langere stok kreeg. Ook stapelden ze kisten op elkaar zodat ze hoger konden reiken. Andere chimpansees zagen een vastzittend verticaal buisje met daarin water en een drijvend apenootje; het buisje was zo smal en hoog dat ze de buit niet meteen konden pakken. Chimpansees hebben meer moeite met dit probleem dan roeken: 10% - 20% van de chimpansees bemachtigde een drijvend apenootje door genoeg water in het buisje te spuwen (Hanus e.a. 2011). Als een andere chimpansee of een mens de oplossing voordoet, leerde 20% van de overige chimpansees dit door imitatie (Tennie e.a. 2010). Mensenkinderen deden dit aanzienlijk beter dan chimpansees: van de 4-jarigen ontdekten 8% de oplossing, van de 6-jarigen 42% en van de 8-jarigen 58% (Hanus e.a. 2011).

Voor een test was er een apparaat gemaakt met een doorzichtige buis die aan beide zijden open was, en onderaan de buis zat een gat met een bakje eronder. In de buis lag voedsel. Dieren en mensen konden die beloning bemachtigen door deze met een stok door de doorzichtige buis te verplaatsen. Soms moesten ze het voedsel naar zich toe halen, en soms moesten ze het juist van zich afduwen. Voedsel bemachtigen door het naar zich toe te trekken, is intuïtief simpel, en veel dieren slaagden daarin, maar voor veel dieren was het een onoplosbaar probleem voedsel te bemachtigen door het van zich af te duwen. De helft van de wipsnavelkraaien loste dit pro-

<sup>14</sup> Hij is ook een van de voormannen van de Gestaltpsychologie.

bleem op, maar na meerdere pogingen (Taylor e.a. 2009). Kapucijnerapen hadden dit niet door en leerden het ook niet (Visalberghi en Tomasello 1998). Twee van de 5 chimpansees kregen dit probleem door, maar pas na veel pogingen. Mensenkinderen jonger dan 3 jaar kregen dit niet door, maar boven 3 jaar wel, en vaak erg snel. Kinderen boven 3 jaar waren duidelijk het beste (Herrmann e.a. 2007). De wipspanelkraaien en de chimpansees losten dit op, maar vooral door *trial-and-error*, terwijl kinderen boven 3 jaar een intelligente innovatie toepasten. Dit lijkt een erfelijk verschil in intelligentie tussen chimpansees en mensen.

#### 5.1.4. Mensen

Voor technische beroepen zijn verscheidene vaardigheden vereist (Tiffin 1952, McCormick en Ilgen 1980): motorische vaardigheid (sectie 2.2.), ruimtelijk visualisatie over dingen (sectie 2.3.), vaardigheid in manipuleren en veranderen van dingen (sectie 2.4.), oriëntatie in de ruimte (sectie 2.5.) en causaal begrip (sectie 2.3.). Deze vaardigheden worden afzonderlijk kort besproken. Technische intelligentie gaat over het maken van dingen, en het gebruik van gereedschappen. In de 1920s en 1930s zijn er verscheidene testen ontwikkeld om het mechanische begrip en de mechanische handigheid van mensen te meten<sup>15</sup>. Dit zijn papierpen testen, maar om de technische vaardigheid beter te meten zou men proefpersonen echte dingen moeten laten maken, al dan niet met gebruik van gereedschap.

Een oud voorbeeld van technische intelligentie is het maken, beheersen en onderhouden van vuur. Bij mensen betreft technische intelligentie bovendien onder andere het maken en gebruiken van geavanceerde gereedschappen, het maken en gebruiken van wapens, architectuur en instrumentmakerij, het maken en gebruiken van computers, het maken van computerprogramma's, en de opleidingen om dit alles goed te leren. Zie Gigerenzer (1991), Davidson (2003), Howard e.a. (2008) en Klein en Jarosz (2011) voor technische innovatie bij mensen.

#### 5.1.4. Besluit: gereedschap

##### Dieren gebruiken 'gereedschap'

Dieren en mensen lossen problemen ook op door dingen te gebruiken. Die dingen noemen we 'gereedschappen' (Van Lawick-Goodall 1970). Het maken en gebruiken van gereedschappen werd lang opgevat als een speciaal teken van intelligentie. Lange tijd meenden filosofen dat de mens uniek is omdat de mens gereedschap maakt en gebruikt, en dieren niet. Maar eigenlijk was al in de Romeinse oudheid bekend dat allerlei vogeltjes water en voedsel 'putten', en sinds 1919 dat spechtvinken in het wild naalden of takjes gebruikten waarmee ze insecten uit spleten bemachtigen. In het wild gebruiken en maken verscheidene dieren allerlei dingen die we als gereedschap beschouwen. Ik heb voorbeelden getoond dat kraaiachtigen met stenen het waterniveau in een buisje lieten stijgen of een plateau lieten kantelen (sectie 3.4.3.). Alles wijst erop dat dit intelligente innovatie was. Dan vind ik de vraag irrelevant of stenen 'echt gereedschap' vormen. Dieren gebruiken gereedschappen op basis van verschillende onderliggende processen:

1. als onderdeel van een instinctief gedrag; bijvoorbeeld: sommige graafwespen sluiten hun holletje af door er met een steentje op te hameren;
2. als gevolg van individueel *trial-and-error* leren, voortbouwend op erfelijke gedragselementen, zoals bij de spechtvink;
3. als gevolg van leren door observeren (imitatie); imitatie van complex gedrag noem ik hier een intelligente imitatie;
4. door een eigen, individuele ontdekking; dat noem ik hier een intelligente innovatie.

Alleen met experimenteel onderzoek kan men intelligent gedrag van niet-intelligent gedrag onderscheiden. Er is een verschil tussen het zelf ontdekken van gereedschapsgebruik en het imiteren van gereedschapsgebruik. In het wild is het nagenoeg onmogelijk om het eerste gebruik van gereedschappen te observeren en te bestuderen. Om het eerste gebruik van gereedschappen vast te stellen zijn experimenten met dieren in gevangenschap onmisbaar.

<sup>15</sup> Onder andere *Bennett Test of Mechanical Comprehension*, *Purdue Mechanical Adaptability Test*, en *Minnesota Paper Form Board Test*. De testresultaten werden 'mechanical ability', 'mechanical aptitude' of 'mechanical comprehension' genoemd.

## 5.2. Nesten

### Verstoorde insectennesten

Verscheidene soorten sluipwespen bouwen complexe nesten. De vraag was nu: wat doen die wespen als een deel van hun nest tijdens de bouw verstoord wordt? Bij de drie onderzochte soorten repareert het vrouwtje het vernielde nest. Is dit intelligent gedrag of een reflexmatige reactie op een kapot nest? Velen interpreteerden dit als blijk van 'inzicht' (McDougall en McDougall 1931, Thorpe 1943b), maar het kan ook onderdeel zijn van een instinctief gedrag met terugkoppeling. Als de meeste individuen van een soort verstoorde nesten repareren, is het waarschijnlijk instinctief gedrag met terugkoppeling en geen intelligent gedrag.

### Vogels maken nesten

Er is een enorme variatie tussen vogelnesten (hoofdstuk 3.3.). Er zijn soorteigen patronen in de nesten die vogels bouwen: nestbouw is vooral een erfelijke\* eigenschap van vogels. Maar ook bouwervaring en de omgeving spelen een rol. Veel vogels bouwen het eerste broedjaar gebrekkige nesten, waardoor eieren of jongen verloren gaan. Dat geldt voor verschillende vogelsoorten, vooral naarmate het nest complexer is. De broedjaren erna maken vogels betere nesten: rijping en training spelen hier een rol (Craig 1918, Lorenz 1935, Hinde en Matthews 1958, Bailey e.a. 2014). Vogels hebben een erfelijke\* 'template' met de eigenschappen van een soorteigen 'goed nest', en een erfelijk\* leersysteem waarmee ze de eerste jaren hun nesten verbeteren. Het bouwen van complexere nesten is intelligent gedrag. Die erfelijke\* 'template' met de eigenschappen van een 'goed nest' is zo vaag dat sommige vogels kiezen voor nestkastjes of brievenbussen.

## 6. Omgevingsintelligentie

Omgevings-intelligentie is de vaardigheid om de eigen leefomgeving te leren kennen, en zich efficiënt en flexibel te verplaatsen in die leefomgeving. Dit betreft verblijfplaatsen, en plaatsen waar vaak voedsel, prooi of natuurlijke vijanden zijn. Het is voor soorten verschillend welke zintuigen en welke strategieën een rol spelen in ruimtelijke oriëntatie en navigatie. Dieren die in ondergrondse holen leven, maken zelf hun omgeving. Bij dieren die migreren, betreft dit een erg groot gebied. Omgevingsintelligentie bestaat uit de volgende onderdelen:

1. het selecteren van de juiste leefplaats (habitat selectie),

2. het leren van de relevante dingen in deze leefplaats (zoals routes, schuilplaatsen en voedsel),
3. het leren van de weg naar deze leefplaats (navigeren).

Individueel selecteren soorteigen leefplaatsen; daarom neemt men aan dat er een erfelijke component is in habitat selectie, maar ook leren speelt een rol.

### 6.1. Habitat-selectie

Dieren selecteren een leefruimte met voldoende voedsel voor hun soort, water en veiligheid. Ze hebben enige voorkeur voor de habitat waarin ze opgegroeid zijn; dat is een leeraspect (Davis en Stamps 2004). Dat geldt voor insecten, vissen, reptielen, vogels en zoogdieren. Veel diersoorten hebben een territorium. De grootte van het territorium varieert tussen soorten en tussen individuen binnen een soort. Binnen een soort is er concurrentie om de territoria. Het varieert voor soorten over welke afstand de individuen zich verplaatsen. Sommige individuen blijven vlak bij hun nest, of ze hebben een individueel of groepsterritorium. Trekvogels en gnoes migreren over grote afstanden. Tijdens het verblijf en tijdens de trektochten leren dieren de eigenschappen van hun omgeving.

### Vogels

Vogels leven in een soorteigen omgeving, zoals bossen, velden, weilanden, water enz. Men neemt algemeen aan dat de keuze van omgeving vooral erfelijk is. Bij veel soorten maken de individuen of paartjes territoria binnen deze leefomgeving. Maar verscheidene individuen bleken te leven in een habitat die niet optimaal is voor voortplantingssucces (Chalfoun en Schmidt 2012). Aanvankelijk meende men dat deze individuen geen optimale habitat konden veroveren in de concurrentiestrijd om territoria. Dat is onderzocht bij ijsduikers. Ijsduikers zijn vogels die broeden aan meren; zij hebben meer voortplantingssucces als zij broeden aan een groot meer met een hoge pH-waarde. Maar ijsduikers selecteerden meren als broedplaats die in grootte en zuurgraad overeenkwamen met hun geboortenest, ook als dit niet optimaal was (Piper e.a. 2013). Zij verkiezen een vertrouwd type nest boven het optimale type. Ze hebben een erfelijke\* voorkeur voor een vertrouwde pH, en niet voor de optimale pH. Hierin zit een leereffect. Er zijn meer voorbeelden van niet-optimale habitat selectie (Artl en Pärt 2007, Chalfoun en Schmidt 2012).

### Mensen

Mensen hebben een voorkeur voor open savanne-achtige (of parkachtige) landschappen met water en voldoende vrij uitzicht (Orians 1980). Er is een theorie dat de evolutielijnen van mensen en chimpansees uiteen gingen, toen de voorouders van de mens naar de savannes trokken, terwijl de voorouders van de chimpansees in de bossen bleven. Dat zou dan samengaan met een voorkeur van mensen voor savanne-achtige landschappen.

### Habitat-modificatie

Dieren wijzigen hun habitat soms veel, soms weinig (Donohue 2009). Als dieren eten is dat een kleine wijziging in hun leefomgeving. Verder maken ze holen en nesten. Mieren en mollen maken uitgebreide ondergrondse gangen met nesten. Termieten, sommige wespen en honingbijen maken zorgvuldig geconstrueerde nesten. Overigens doen ze dit alles vooral instinctief. Geen ander dier heeft zijn leefomgeving zo sterk veranderd als de mens, die op grote schaal huizen en wegen bouwt.

## 6.2. Navigatie

Er zijn verschillende principes dat dieren navigeren in hun leefruimte. Sommige volgen padjes, andere oriënteren zich aan de hand van grotere en kleinere objecten, en weer andere navigeren op basis van geur of de positie van de zon, de sterren of het aardmagnetisme. Als er in een bekende leefruimte verscheidene wegen naar een doel zijn, en als de kortste weg is afgesloten, dan nemen sommige dieren meteen een omweg. Dat is een teken van intelligentie.

### Zoogdieren (niet primaten)

Als ratten in een nieuwe omgeving geplaatst worden, gaan ze die omgeving verkennen: ze lopen rond en snuffelen overal. Ratten leren de structuur van complexe doolhoven, zodat ze efficiënte omwegen maken als er barrières geplaatst zijn. Ratten leren details van hun omgeving, ook zonder beloning (Tolman en Honzik 1930).

### Ruimtelijke oriëntatie bij chimpansees

In het wild leven chimpansees in groepen van 20 - 150 individuen met een groepsterritorium van 10 - 40 km<sup>2</sup>. In dat gebied moeten ze hun voedsel, beschutting, en eventueel gereedschappen vinden. Jane Goodall was onder de indruk van hun geheugen voor locaties: "*chimpansees ... may do better than humans in tests of place memory.*" (Goodall 1986, p. 18). Later werd bevestigd dat chimpansees en bonobo's goede ruimtelijke oriëntatie hebben en een

goed geheugen voor locaties (Menzel e.a. 2002, Normand en Boesch 2009). Dit is in overeenstemming met anekdotes van Köhler (1921) en Savage-Rumbaugh en Lewin (1994). Als een chimpansee voedsel heeft gezien, maar de directe toegang is geblokkeerd, dan gaat die chimpansee via een omweg snel naar het voedsel. Dit is intelligent gedrag. Dat doen chimpansees beter dan kippen of honden. In een ander experiment werden chimpansees (een voor een) vrijgelaten in een ruimte van 0,4 ha (Menzel 1978). De chimpansees verkenden geleidelijk de hele ruimte; dat deden ze meer systematisch dan makaken.

### Mensen

Jonge jagers en zeelieden worden getraind in navigatie door meer ervaren jagers en zeelieden. Mensen vinden de weg in hun omgeving vooral door het herkennen van visuele elementen (Taylor en Tversky 1992, Montello e.a. 1999). Op basis van nog onbekende stimuli vinden mensen toch de juiste richting. In mentale termen noemt men dit 'richtingsgevoel', wat gescoord wordt met de *self-reported Santa Barbara Sense of Direction Scale* (Hegarty e.a. 2002). Ruimtelijke oriëntatie is in middelgrote mate erfelijk met heritabiliteiten tussen 0,49 en 0,56, afhankelijk van de test (Osborne en Gregor 1966, Bratko 1996). In ruimtelijke vaardigheden scoren mannen gemiddeld hoger dan vrouwen, maar het is onduidelijk of dit een erfelijk of een omgevingseffect is; er is geen koppeling met het X-chromosoom gevonden (McGee 1979). Voor navigatie gebruiken mensen gereedschappen zoals een kompas en een sextant, kaarten en elektronische navigatiesystemen.

## 6.3. Hamsteren

### 6.3.1. Vogels

#### Hamsteren bij vogels

In veel gebieden is er in het ene seizoen veel meer voedsel dan in het andere. Vogels van verscheidene soorten hamsteren in het overvloedige seizoen zodat ze voedsel in het schrale seizoen hebben (Vander Wall 1990). Er zijn twee hoofdvormen van hamsteren:

- grote voorraden: het dier maakt één of een paar grotere hamstervoorraden, en verdeelt die;
- verspreide voorraden: het dier verstopt afzonderlijke stukjes voedsel (noten, zaden) in een groot gebied. Voor het huidige onderwerp zijn deze verspreide voorraden relevant.

Sommige vogels hamsteren in een seizoen duizenden of zelfs tienduizenden voedselen-

heden (Broding 2010). Hoe vinden dieren hun voorraden terug? Moerasmezen konden gelabelde zonnebloempitten uit een voedingsbak halen; ze verborgen afzonderlijke zonnebloempitten in een bos. De gemiddelde afstand was 43 m, en soms meer dan 100 m. In de buurt van de gelabelde pitten had een onderzoeker andere zonnebloempitten verstopt. Toen bleek dat moerasmezen hun eigen pitten terugvonden met een nauwkeurigheid van bijna 10 cm (Cowie e.a. 1981). Dit toont aan dat moerasmezen hun voorraden vooral terugvinden door het onthouden van de plaats, maar dit kan instinctief leergedrag zijn.

### Het plunderen van voorraden

Een deel van de voorraden wordt door soortgenoten geplunderd. Maar als te veel voorraden worden geplunderd, is het aanleggen van voorraden geen goede strategie om de winter door te komen (Vander Wall en Jenkins 2003). Verwanteselectie zou een mogelijke verklaring kunnen zijn: binnen een groep zijn individuen min of meer verwant, en als een familielid mijn voedsel pikt, komt dat toch mijn allelen een beetje ten goede. Er is wel wederkerig inpikken voorgesteld: 'Ik pik iets van jou en jij pik iets van mij. Dat tolereren we, wat beter is dan voortdurend bakkeleien' (Vander Wall en Jenkins 2003). Echter, Gambel's mezen verstoppen hun voorraden heimelijk en verder weg als er soortgenoten in de buurt zijn (Pravosudov en Smulders 2010). De westelijke struikgaai legt verspreide voorraden aan, en bij deze soort is plunderen gebruikelijk. Westelijke struikgaaien onthouden welke individuele soortgenoten hebben waargenomen waar zij voedsel verborgen. Als dan die toeschouwer verdwenen is, gaan ervaren vogels dat voedsel op een andere plaats verbergen (Clayton e.a. 2007). Als een eerdere toeschouwer weer toekijkt, gaan ze vooral die voorraden gebruiken die door die vogel waargenomen zijn (Daly e.a. 2006). Dit is intelligent\* gedrag.

### Hamsteren en intelligentie

Reeds in 1720 werd hamsteren met verspreide voorraden eerder beschouwd als een teken van verstand dan van instinct. *“Als iemand op zoek is naar verstand bij dieren, zou hij een moerasmees in een ruimte moeten brengen ... een boom in die ruimte zetten... de vogel een halve dag laten hongeren en daarna hennepzaad geven ... dan zal de vogel steeds weer drie of vier zaadjes meenemen ... en deze verbergen... en daarmee doorgaan tot er geen zaadjes zijn... bij het terughalen, bekijken de vogels efficiënt de verstopplaatsen zodat dit niet door instinct verklaard kan worden.”* (Johan Adam Friedrich von Pernau, geciteerd uit

Broding 2010). Hamsteren lijkt het uitvoeren van een erfelijk\* soorteigen gedragsprogramma; dat is op zich niet intelligent. Het grote aantal locaties dat sommige hamsteraars onthouden, wijst op goed plaatsgeheugen. Dat sommige vogels echter in de aanwezigheid van individueel herkenbare soortgenoten hun voorraad zo opslaan dat de kans op plunderen kleiner is, wijst op flexibele sociale intelligentie.

### 6.3.2. Zoogdieren

#### Hamsteren bij knaagdieren

Verscheidene soorten knaagdieren hamsteren in het de zomer en herfst, zodat ze voedsel in de winter hebben (Vander Wall 1990). Er zijn twee hoofdvormen van hamsteren (sectie 3.4.4.): grote voorraden en verspreide voorraden. Dertienstreep-grondeekhoorns verstopten 44 zonnebloempitten op afzonderlijke plaatsen in hun territorium (van 1/4 - 1/2 ha). Binnen 5 dagen vonden ze alle 44 pitten terug. Als een zonnebloempit werd vervangen door gravel, zochten ze toch op die plaats, dus ze gingen niet op de geur af. Als de onderzoeker op 40 cm van een begraven pit een andere zonnebloempit verstopt had, vonden de dieren wel hun eigen pit terug, en slechts één van de 44 pitten die de onderzoeker verstopt had (Devenport e.a. 2000). Dus alles wijst erop dat dertienstreep-grondeekhoorns hun voorraden terug vinden door hun geheugen voor plaatsen. Hamsteren lijkt het uitvoeren van een erfelijk\* soorteigen gedragsprogramma; dat is op zich niet intelligent. Wel is het verrassend hoeveel locaties sommige hamsteraars onthouden; men kan dat omgevingsintelligentie noemen.

#### Hamsteren en intelligentie

Ook de voorraden van knaagdieren worden door soortgenoten of andere dieren geplunderd. Binnen 10 m van hun nest leggen Merriam's kangaroo-goffers vooral grotere voorraden aan, en verder weg verspreide kleine voorraden (Daly e.a. 1992). Als een verspreide voorraad van een Merriam's kangaroo-goffer door een soortgenoot geplunderd was, ging het slachtoffer over tot verdedigde, grotere voorraden vlak bij zijn nest (Preston en Jacobs 2001). Dat deze dieren hun hamstergedrag aanpassen door eerdere plunderingen, wijst op flexibele sociale intelligentie.

## 7. Natuurgerichte intelligentie

Het onderkennen, vinden en bemachtigen van goed voedsel is voor planten- en diereneters noodzakelijk voor het overleven. Ook het onderkennen van natuurlijke vijanden, en adequaat reageren op die natuurlijke vijanden is

essentieel voor overleven. In de evolutie hebben we te maken met veranderingen over miljoenen jaren, en met migraties over duizenden kilometers. Daardoor krijgen dieren te maken met nieuw voedsel en nieuwe bedreigingen. Daardoor is het systeem ontstaan dat ieder individu de eigenschappen van het goed voedsel en de nieuwe vijanden in zijn leefgebied verwerft door leren (zie hoofdstuk 3.2.). Om te overleven moeten dieren en veel niet-westerse mensen voldoende kennis van de natuur verwerven: over voedsel, roofdieren en prooidieren (hoofdstuk 3.2.). Ze moeten onderkennen of objecten dieren zijn, planten of levenloze dingen. Ze moeten gevaarlijke van ongevaarlijke dieren onderscheiden, en eetbare van oneetbare planten.

## 7.1. Voedsel

### Vogels vissen met lokaas

Tot nu toe is voor 12 vogelsoorten beschreven dat ze met lokaas vissen, vooral door reiger-soorten (Ruxton en Hansell 2011). Dit is het meest onderzocht bij de mangrove-reiger (Higuchi 1986, 1988). Ze gooien kleine voorwerpen in het water en staan te wachten aan de oever of in het water. Als een vis op het lokaas afkomt, grijpt de reiger de vis met zijn snavel. Alleen sommige individuen vissen met lokaas, maar de vogels die dit doen, doen het herhaaldelijk, maar soms ook zonder lokaas. Als lokaas gebruiken ze insecten of twijgjes, blaadjes en veertjes. Met insecten hadden ze het meest succes (Higuchi 1986). Niet alle pogingen slagen om met lokaas een vis te vangen, maar de meeste vogels vangen met lokaas sneller een vis dan zonder lokaas. Vissen reageren soms verrassend snel (soms binnen 1 sec) op de aanwezigheid van lokaas. Het kwam voor dat een mens brood in het water gooide om vissen te voederen, en dat een kwak (een reigerachtige) stond te wachten op de vissen die op het brood afkwamen (passief lokaas, Gavin en Solomon 2009). Bij andere gelegenheden vond de kwak een stuk brood, gooide stukjes brood in het water en ving daar vissen mee (actief lokaas). Men neemt aan dat reigers eerst visten met passief lokaas, en dat de vogels ontdekten dat ze ook zelf voorwerpen in het water konden gooien. Binnen afzonderlijke soorten reigers vissen slechts enkele individuen met lokaas, wat kan wijzen op erfelijke verschillen in intelligentie, erfelijke gedragsverschillen, of op wat vogels toevallig geleerd hebben.

### Goed voedsel voor lammetjes

In hoofdstuk 3.2. is beschreven hoe dieren leren wat goed voedsel is. Eigenlijk is dit een probleem van categorisatie: welke stimuluseigenschappen karakteriseren goed voedsel? Lammetjes hadden eerst zonder problemen gegeten van lang uitgegroeid raaigras. Na het eten van lang raaigras werden ze ziek gemaakt met lithiumchloride. Daarna kregen ze de keuze uit lang en kort raaigras, en lang en kort zwenkgras. Het bleek dat ze raaigras (lang of kort) vermeden (Ginane en Dumont 2006), op geur of smaak. Dus de lammetjes generaliseerden naar het soort gras en niet naar de lengte. Kennelijk vermijden lammetjes eerder geuren/smaken dan het uiterlijk van voedsel. Dat lijkt misschien intelligent, maar waarschijnlijk is het voedselherkenningssysteem van lammetjes (en andere zoogdieren voor wie geur een belangrijk zintuig is) vastgelegd in het zenuwstelsel zodat het uitgaat van geuren/smaken – dus niet intelligent.

### Primaten

Er is voorgesteld dat een positieve selectiedruk voor het vinden van voedsel een belangrijke factor was voor de toename van intelligentie bij primaten (Milton 1981, King 1986). Primaten leren wat goed voedsel is, vooral door leren door observeren (hoofdstuk 3.2.). Primaten bemachtigen ook voedsel dat ze niet direct kunnen zien: ze graven wortels of insecten uit, ze hengelen naar insecten, of ze kraken harde noten (King 1986). Dit vergt extra intelligentie.

## 7.2. Natuurlijke vijanden

### Vogels

In hoofdstuk 3.2. is beschreven hoe dieren leren hoe hun natuurlijke vijanden eruit zien. Dit is een probleem van categorisatie: welke stimuluseigenschappen karakteriseren een natuurlijke vijand? Door experimenten van Lorenz (1939) en Tinbergen (1951) meende men dat het 'roofvogelprofiel' de erfelijke tekenstimulus was voor het erfelijke vaste gedragspatroon "*fixeren, alarmroepen, en naar een verstopplaats gaan*" (Schleidt e.a. 2011). Later werd duidelijk dat (1) er niet één simpele tekenstimulus voor 'roofvogel' is, (2) dat vogels wennen (habitueren) aan een stimulus die bij herhaalde presentatie ongevaarlijk blijkt te zijn, en (3) dat de reacties van oudere groepsleden ook een rol spelen (Curio 1975, Schleidt e.a. 2011). Vogels vertonen ook schrikreacties voor nieuwe overvliegende stimuli, zoals een luchtballon. Het leren onderscheiden van stimuli die op gevaar wijzen, is intelligent gedrag.

### Zoogdieren

In hoofdstuk 3.2. is beschreven hoe dieren leren wat hun natuurlijke vijanden zijn, en wat de adequate reactie op de verschillende groepen roofdieren. Eigenlijk is dit een probleem van categorisatie: welke stimulseigenschappen karakteriseren de verschillende groepen roofdieren? Als in een gebied roofdieren worden geïntroduceerd, of als mensen gaan jagen, veroorzaakt dat een langdurige gedragsverandering bij de prooidieren: prooidieren gedragen zich meer terughoudend en voorzichtiger. Er is een angst-landschap of een angst-zeeschap (*landscape of fear* of een *seascape of fear*) ontstaan (Laundré e.a. 2001, Wirsing e.a. 2008, Ciuiti e.a. 2012, Otsuki en Yano 2014). De aanwezigheid van roofdieren heeft gevolgen voor het gedrag van prooidieren. In een gebied zonder leeuwen verwerven zebra's een rijker dieet dan in gebieden met leeuwen (Barnier e.a. 2014).

## 8 Sociale intelligentie

Sociale intelligentie is de vaardigheid om soortgenoten te begrijpen, en met die soortgenoten om te gaan. Verscheidene onderzoekers claimen dat sociale vaardigheden minstens zo belangrijk zijn voor evolutionair en maatschappelijk succes als IQ. Volgens de 'sociale brein hypothese' is in de evolutie van de apen het brein vooral door sociale competitie zo groot geworden (Dunbar 2009). In hoofdstuk 4.3. worden veel voorbeelden getoond dat samenwerking in het voordeel is van de samenwerkende partners. *"Samenwerking is een manier om in de concurrentiestrijd van anderen te winnen."*

### 8.1. Individuele herkenning

Sociale intelligentie of interpersoonlijke intelligentie veronderstelt dat dieren geleerd hebben om soortgenoten te onderscheiden, verwanten, hun eigen nageslacht, en dat ze groepsgenoten met hun eigenschappen individueel onderscheiden. 'Inprenting' is een algemene leerstrategie waarmee jonge dieren de stimulseigenschappen van hun moeder, hun verwanten en hun soortgenoten leren onderscheiden (zie hoofdstuk 3.2.). Dieren leren niet alleen het uiterlijk, maar ook de eigenschappen van hun individuele groepsgenoten. Dieren hebben allerlei gevarieerde relaties met hun groepsgenoten, zoals verwantschappen, vriendschappen, bondgenootschappen en vijandschappen (hoofdstuk 4.3.).

### Individuele herkenning, primaten

Sociale intelligentie begint met individuele herkenning, en dat is altijd individueel leren (hoofdstuk 3.2.). Het bleek dat resusapen goed onderscheid kunnen maken tussen afbeeldingen van resusapen en van Japanse makaken (Yoshikubo 1985). Apen onderscheiden eerst hun moeder van andere groepsgenoten, en vervolgens soortgenoten van elkaar, en daarna soortgenoten van niet-soortgenoten. Op een indirecte manier (hoofdstuk 4.3.) leren apen verwante en niet-verwante groepsgenoten te onderscheiden. Bovendien onderscheiden apen groepsgenoten die zich vooral positief of vooral negatief gedragen.

### 8.2. Leren door observeren

#### Vogels

Bij vogels zijn verscheidene aspecten van leren door observeren ontdekt: voor het onderscheiden van goed voedsel en van natuurlijke vijanden (hoofdstuk 3.2.). Zangvogels verwerven hun karakteristieke liedje door een combinatie van een erfelijk\* leersysteem en een erfelijke\* *template* (hoofdstuk 7.2.). Veel zangvogels leren hun definitieve lied in het gebied waar ze als volwassen vogel leven. Veel soorten zangvogels vormen regionale varianten van hun liedje; deze varianten worden dialecten genoemd. Het verwerven van een dialect is erfelijke\*, niet-intelligente imitatie, die leidt tot culturele variatie.

#### Zoogdieren (niet primaten)

Leren door observeren is leren van soortgenoten, meestal door imitatie. Maar 'onderwijzen' is een stap verder. We spreken van onderwijzen als aan de volgende voorwaarden is voldaan: (1) volwassen dieren gedragen zich anders als er jonge individuen aanwezig zijn, (2) de jongen reageren op dit afwijkende gedrag, en (3) door die reacties verwerven de jongen nieuw gedrag<sup>16</sup>. Het dient empirisch bevestigd te worden dat het gedrag van de volwassene inderdaad een oorzaak is van de gedragsverandering van de jongen (hoofdstuk 10.2.). Bij dieren in het wild is onderwijzen lastig te onderzoeken, maar het lijkt zeldzaam (Thornton en Raihani 2010). Katten vangen hun prooien en eten deze efficiënt op. Behalve als een vrouwtjeskat jongen heeft. Dan brengt zij de levende pool naar haar jongen die er dan mee gaan 'spelen'. Als katten in hun vroege jeugd met prooien hebben 'gespeeld', vertonen zij later beter volwassen

<sup>16</sup> Veel beschrijvingen van onderwijzen zijn in termen van de bedoeling van de leraar, d.i. antropomorf en mentaal (Hoppitt e.a. 2008).

jachtgedrag (Caro 1980). Andere katachtigen vertonen gelijkaardig gedrag (Caro en Hauser 1992).

Ook bij stokstaartjes (een roofdier) is gedrag aangetoond dat lijkt op onderwijs. Stokstaartjes leven in groepen met een dominante man en vrouw, die de ouders van de meeste groepsleden zijn. Tussen de leeftijd van 1 - 3 maanden krijgen de jongen voedsel van oudere groepsleden. Stokstaartjes eten ook schorpioenen, wat op zich gevaarlijk is, want schorpioenen hebben een giftige stekel aan hun achterlijf. In het begin krijgen jonge stokstaartjes vooral dode schorpioenen, of schorpioenen waarvan de stekel is afgebeten. Naarmate jonge stokstaartjes ouder worden, krijgen ze vaker levende en intacte schorpioenen (Thornton en McAuliffe 2006). De jonge stokstaartjes manipuleerden de schorpioenen en aten ze uiteindelijk op. Onervaren pups verloren nogal eens hun prooi, maar ze werden steeds handiger. Als de pups ouder dan 3 maanden waren, bemachtigden ze de meeste prooien zelf. Pups die levende prooi hadden gemanipuleerd, verloren later hun levende prooi minder vaak en werden minder vaak gestoken dan pups die eerder alleen dode schorpioenen gehad hadden. Dus door het aanbieden van levende prooi werd het later jachtgedrag efficiënter. Eigenlijk is het gedrag van de volwassen katten en stokstaartjes geen onderwijzen, maar de volwassen dieren geven de jonge dieren extra gelegenheid om ervaring op te doen. Overigens moet nog experimenteel onderzocht worden in hoeverre bij dit gedrag erfelijkheid, eigen jeugdervaringen, ervaringen met voedsel verstrekken, en intelligentie een rol spelen. Verrassend genoeg, is er bij chimpansees geen onderwijsgedrag gevonden, maar wel leren door observatie (Hoppitt e.a. 2008).

### **Leren door observeren en cultuur bij Japanse makaken**

Dieren leren ook van soortgenoten, d.i. leren door observeren. Primaten zijn bij uitstek sociale dieren; ik denk dat voor primaten de sociale-brein-hypothese geldt. Bij primaten zouden dan extra sociale vaardigheden een selectiedruk vormen die leidde tot grotere hersenen. Een beroemd voorbeeld van culturele transmissie door apen vormen de Japanse makaken op het Koshima eiland (Kawai 1965). Op dit eiland van 32 ha leefde een kolonie makaken, eerst van 20 individuen, maar deze groeide uit in 10 jaar tot 59 individuen. Deze groep

werd bijgevoerd doordat de onderzoekers onder andere zoete aardappels en tarwe op het zand strooiden.

In 1953 begon Imo, een jong vrouwtje van 1,5 jaar, het zand van de aardappels af te wassen in een beek. Uiteindelijk namen de meeste jonge apen dit gedrag over. Slechts 2 van de 11 volwassen apen gingen over op dit nieuwe gedrag. Voor Imo was dit een intelligente innovatie, en voor de andere een intelligente imitatie. Na 4 jaar begonnen sommige apen de aardappels in zeewater te wassen, waarna zout water de voorkeur kreeg boven zoet water. Aanvankelijk pikten de apen de tarwekorrels een voor een uit het zand. In 1956 ontdekte dezelfde Imo (toen 4 jaar oud) dat zij een hand zand met tarwe in het water kon gooien, en dat dan de schone tarwekorrels op het water bleven drijven. Ook dit gedrag werd overgenomen door andere apen, vooral door jonge apen. Voor Imo was dit een intelligente innovatie, en voor de andere een intelligente imitatie. Alles wijst erop dat Imo een uitzonderlijk intelligente Japanse makaak was. Het komt vaker voor dat oudere mannetjes het conservatiefst zijn, en het minst innovaties overnemen.

### **Mensen**

We spreken van leren door observeren als mensen leren door het gedrag van andere mensen te observeren en de gevolgen van dat gedrag. Soms gaat dit leren ongemerkt, zoals mensen het dialect van hun omgeving overnemen. Dan is er vooral sprake van imitatie. Kinderen zien ook de gevolgen van handelingen van andere kinderen of volwassenen. Als die gevolgen gunstig zijn, zullen sommige kinderen die handelingen imiteren, zodat ze het gevolg bereiken. Soms is er ook sprake van expliciete instructie door andere mensen (onderwijs); taal speelt daar een belangrijke rol. Er zijn verschillen tussen volken in allerlei gewoontes en gedragingen. Door leren door observeren kunnen gedragingen binnen een volk generaties lang worden overgedragen, en dat noemt men 'cultuur'. Als baby's van 10 - 15 maanden zien dat een volwassene meer moeite doet om een doel te bereiken, doen zij ook meer moeite dat doel te bereiken (Liu e.a. 2017, Leonard e.a. 2017).



**Vergelijking van sociale vaardigheden tussen mensen en mensapen**

In de Duitse groep van Michael Tomasello is een groot onderzoek uitgevoerd om de vaardigheden van mensen en mensapen te vergelijken (Herrmann e.a. 2007). Daarvoor werden de prestaties vergeleken van 105 Duitse kinderen van 2,5 jaar met die van 106 chimpansees (3 – 21 jaar) en 32 orang-oetangs (3 – 10 jaar) met dezelfde testen. In dit onderzoek werden jonge kinderen vergeleken met jonge, adolescente en volwassen mensapen. Voor sociale vaardigheden werden de reacties van kinderen en mensapen op een mens bestudeerd. De conclusie van dit onderzoek was dat de kinderen in het sociale domein superieur waren aan de mensapen. Maar in dit onderzoek werd geen eerlijke vergelijking gemaakt.

- De mensenkinderen waren normaal opgegroeid, maar de chimpansees en de orang-oetangs verbleven in opvangcentra. Mensapen komen meestal in opvangcentra als hun moeder gedood is. Zij zijn gescheiden van hun moeder. Veel van deze mensapen hadden een traumatische jeugd gehad.
- Voor de test moesten de mensapen en de kinderen reageren op een bekende mens. Maar die vergelijking is oneerlijk voor de mensapen, want mensen en dieren reageren nu eenmaal het beste op het gedrag van soortgenoten (De Waal 2009). *“Naarmate men de intelligentie van soorten vergelijkt met een meer faire test, wordt de relatieve score van mensapen hoger.”* (Boesch 2008, p. 453).

Chimpansees zijn sociale manipulators, zoals dat blijkt in het wild en in een dierentuin (De Waal 1982, Goodall 1986). De chimpansee Nim Chimpsky, die door mensen opgevoed was, manipuleerde zijn omgeving en was vaak mensen te slim af (Project Nim, documentaire van James Marsh 2011). De resultaten van Herrmann e.a. (2007) overtuigen mij niet dat de sociale vaardigheden van mensapen inferieur zouden zijn aan die van kinderen van 2,5 jaar, of veel ouder.

### 8.3. De sociale positie

#### 8.3.1. Primaten

**Sociale interacties bij mantelbavianen**

In de natuur leven mantelbavianen in grote sociale groepen. Conflicten tussen mantelbavianen zijn vaak complexer dan ruzie tussen twee individuen. Een moeder zal haar jonge kind beschermen, hetzij tegen een ander opdringend vrouwtje, of tegen een agressief speelmakertje. Soms nemen volwassen of halfvolwassen mannetjes die rol van de moeder over. In een eenmanshareem is er concurrentie tussen de vrouwtjes om bescherming door het mannetje. Het heeft voordelen om dicht bij het mannetje te zijn *“the female closer to the male now tries to threaten her opponent away from the male, staying as much as possible between the two, presenting to the male. [...] This whole pattern of so-called protective threat in front of the group leader is the fundamental form of aggressive encounter between adult hamadryads females.”* (Kummer 1967). Het is de vraag of dit instinctief of intelligent gedrag is.

**Leiderschap en dominantie**

Bij apengemeenschappen is er één baas, de 'alfa-aap'. Bij de chimpansees in Gombe *“investeren sommige mannen veel meer tijd en energie om hun sociale positie te verbeteren of te behouden dan anderen.”* (Goodall 1986, p.

424<sup>17</sup>). Afzonderlijke individuen bekleden hooguit enkele jaren de positie van alfa-aap (de Waal 1982, Goodall 1986). Voor het bereiken van de alfa-positie zijn sociale contacten belangrijker dan brute kracht. Mannetjes-apeen hoog in de rangorde krijgen meer nakomelingen dan mannetjes laag in de rangorde, terwijl voor vrouwtjes de verschillen kleiner zijn (hoofdstuk 4.3.). In een gemeenschap van chimpansees zijn er allerlei coalities en vriendschappen. *“Het vermogen van een mannetjes-chimpansee om bij conflicten steun te verwerven, is misschien de belangrijkste factor om een hoge rang te behalen en behouden.”* (Goodall 1986, p. 418).

In het boek 'chimpansee politiek' beschrijft Frans de Waal (1982) de sociale gedragingen binnen een groep chimpansees in Arnhem, die begon met 23 individuen in een afgesloten terrein van 0,75 ha. Hier blijkt dat chimpansees hun gedrag afstemmen op hun relaties met andere aanwezige chimpansees, en op de onderlinge relaties tussen de andere chimpansees. Chimpansees hebben geleerd wat de meest waarschijnlijke reacties van andere chimpansees zijn<sup>18</sup>.

<sup>17</sup> Jane Goodall ontkomt hier niet aan een teleologische formulering.

<sup>18</sup> In mentale termen: chimpansees proberen hun groepsleden te manipuleren voor hun eigen doelstellingen. Chimpansees kennen de andere chimpansees uit hun gemeenschap, en ze proberen daarop in te spelen om hun eigen doelstellingen te bereiken.

Ook hier hing de machtspositie van een man vooral af van zijn relaties met andere mannen en de vrouwen, en niet primair van fysieke kracht (de Waal 1982). Verder zijn er verschillen in de leiderschapsstijl van individuen en soorten (hoofdstuk 4.3.).

### **Sociale positie en voortplantingssucces**

Gedurende 52 miljoen jaar leven primaten in overwegend promiscue groepen (Shultz e.a. 2011). Gedurende die 52 miljoen jaar was een hoge positie in de rangorde voor mannen belangrijk voor voortplantingssucces, en dat leidde tot een sterke selectiedruk ten gunste van een hoge positie van mannen. Voor vrouwen bij mensen en apen hangt het voortplantingssucces minder af van de sociale positie dan voor mannen (hoofdstuk 4.3.).

### **8.3.2. Mensen**

#### **Sociale positie en voortplantingssucces**

In veel samenlevingen hangt het voortplantingssucces ook af van de sociale positie. In samenlevingen waar polygynie is toegestaan, hebben mannen hoog in de rangorde relatief veel kinderen. In obligaate monogame samenlevingen is er voor mannen nauwelijks of geen verband tussen maatschappelijke positie en voortplantingssucces (hoofdstuk 4.3.).

#### **Het ontstaan van een rangorde**

Kinderen in crèches en speelgroepen nemen de rol van leider of volger aan, afhankelijk van leeftijd, ervaringen, persoonlijkheid en de andere groepsleden (Hold 1977, Savin-Williams 1979). Kinderen van 3 – 5 jaar werden gedurende 9 maanden geobserveerd in een kinderdagverblijf. Kinderen die volgens de leerkrachten dominantier waren, wonnen vaker in conflicten (Pellegrini e.a. 2007). In de periode van 9 maanden nam het fysiek en verbaal geweld door de dominante kleuters eerst toe, en daarna weer af, terwijl het geweld door ondergeschikte kleuters meteen afnam. Nadat er een rangorde gevestigd was, nam het geweld af. Pubers in jongens- of meisjesvakantiekampen vormden spontaan verticale hiërarchieën (Martin 2009). Bij de jongens was die hiërarchie stabielere dan bij de meisjes. Uit deze observaties vermoedde men dat dominantie bij mensen een erfelijke component heeft, wat door erfelijkheidsonderzoek bevestigd werd (hoofdstuk 4.3.).

#### **Leiderschap en andere eigenschappen**

Er is een complex verband tussen **leiderschap en intelligentie**. In het algemeen denken navolgers dat hun leider intelligenter is dan zichzelf. Maar als IQ gemeten wordt, is de conclusie dat

het verschil tussen leiders en volgers niet te groot mag zijn: als een persoon veel intelligenter is dan de groep, wordt de afstand zo groot dat deze persoon niet meer als leider geaccepteerd wordt (Bass 1990). Zeer intelligente personen kunnen wel intelligente mensen leiden, maar niet mensen met gemiddelde intelligentie. In het algemeen moet men wel voldoende intelligent zijn om leider te worden. In het meeste onderzoek wordt een middelgrote positieve correlatie gevonden tussen leiderschap en IQ (correlatiecoëfficiënten 0,28 - 0,50, Lord e.a. 1986, Bass 1990). Van de afzonderlijke IQ-componenten is verbale vaardigheid het sterkst gekoppeld aan leiderschap, en dat was verwacht, want een leider moet goed kunnen communiceren. De correlatie tussen leiderschap en IQ was veel groter wanneer het leiderschap door groepsleden gescoord werd (0,65), dan wanneer mensen zelf hun leiderschap met een pen-en-papier-test scoorden (0,25, Judge e.a. 2004).

Ook het verband tussen **leiderschap en sociale intelligentie** is complex. In 7 onderzoeken zijn de verbanden tussen leiderschap enerzijds en sociale vaardigheden, zoals 'prettig in de omgang' (*sociability*) en vriendelijkheid anderzijds onderzocht (Bass 1990): daar waren de correlaties 0,33 - 0,74. In één onderzoek is het verband tussen sociale intelligentie en leiderschap expliciet onderzocht, en daar was de correlatie kleiner (0,10).

## **8.4. Weten wat een ander weet**

### **8.4.1. Primaten**

Er is voorgesteld dat een positieve selectiedruk voor sociale vaardigheden een belangrijke factor was voor de toename van de hersenen bij primaten: de sociale-brein-hypothese (Chance en Mead 1953, Jolly 1966, Humphrey 1976). Daar ben ik het mee eens voor apen, maar niet voor mensen. Voor het extra grote mensenbrein prefereer ik de talige-brein-hypothese (hoofdstuk 7.2.).

#### **De verplaatsingstest**

Door de Sally-Anne test (zie onder) aan te passen kan men onderzoeken of mensapen het gedrag van een ander kunnen voorspellen als ze gezien hebben dat die ander over onjuiste informatie beschikt. Een acteur in mensenkleding verstopte een voorwerp, en verdween. Daarna verplaatste een acteur in een apenpak het voorwerp – dus zonder dat de acteur in mensenkleding dit kon zien. Vervolgens probeerde de acteur in mensenkleding het voorwerp te vinden. Aan de oogbewe-

**De verplaatsingstest / de false-belief test / de Sally-Anne test**

Er is een test bedacht om te onderzoeken wat een individu denkt wat een ander individu gaat doen (of in mentale termen: wat de ander – al dan niet terecht – gelooft). De essentie van deze test is er twee actoren zijn, A en B, waarbij A onjuiste informatie heeft en B juiste informatie. De proefpersoon heeft waargenomen dat A onjuiste informatie heeft en B juiste informatie. Vervolgens moet de proefpersoon het gedrag van actor A voorspellen. De vraag is: voorspelt de proefpersoon dat A handelt op basis van juiste informatie (die A niet heeft) of op basis van onjuiste informatie (die A wel heeft)?

De algemene opzet is:

1. De proefpersoon neemt alles waar.
2. Actor A verstopt een voorwerp op plaats X.
3. Actor B verplaatst het voorwerp naar plaats Y, zonder dat A dit waarneemt.
4. Daarna gaat actor A het voorwerp zoeken.
5. De proefpersoon voorspelt waar A gaat zoeken.

Er zijn allerlei variaties op deze test, zoals een poppenspel met de poppen Sally en Anne (sectie 8.4.2.). De voorspelling van de proefpersonen wordt hier getoetst door deze mensen naar hun voorspellen te vragen

Door de test aan te passen kan men onderzoeken of mensapen het gedrag van een andere kunnen voorspellen als ze gezien hebben dat die ander over onjuiste informatie beschikt. In de regel kunnen mensapen niet zeggen wat ze voorspellen, maar met hun oogbewegingen 'verraden' ze wat ze verwachten (sectie 8.4.1.).

wegingen van 19 chimpansees, 14 bonobo's en 7 orangoetangs kon men zien dat ze verwachtten dat de acteur in mensenkleding op de verkeerde plaats ging zoeken (Krupenye e.a. 2016). Lange tijd meende men dat alleen mensen konden voorspellen dat een ander foutief zal reageren op basis van foutieve informatie (de zogenaamde *theory of mind*). Als de resultaten van Krupenye e.a. (2016) gerepliceerd worden, moeten we concluderen dat ook mensapen dit kunnen.

**8.4.2. Mensen**

Als iemand informatie heeft wat een ander weet en wil, kan hij diens gedrag voorspellen - met enige onzekerheid. Er zijn testen ontwikkeld om te zien of kinderen weten dat een ander over foutieve informatie beschikt, terwijl zijzelf wel de juiste informatie hebben<sup>19</sup> (Wimmer en Perner 1983, Baron-Cohen e.a. 1985, zie tekstkader "De verplaatsingstest / de false-belief test / de Sally-Anne test"). De testen en de resultaten ervan worden meestal in mentale termen beschreven, maar hier beschrijf ik ze in gedragstermen. Om te onderzoeken of kinderen kunnen voorspellen wat een ander zal kiezen, gebruikt men vooral de 'stiekeme verplaatsingstest', of de 'Sally-Anne test'. Het kind ziet twee poppen, Sally en Anne, die een mandje en een doosje hebben. Sally heeft een knikker die ze in het mandje doet, en daarna verlaat ze de ruimte. Als Sally weg is, haalt Anne de knikker uit het mandje en doet

hem in het doosje. Sally komt terug, en de onderzoeker vraagt aan het kind waar Sally de knikker zal zoeken. Als het kind zegt 'in het mandje', slaagt het kind voor de test<sup>20</sup>. Kinderen van 3 - 4 jaar gaven zelden het juiste antwoord. Kinderen van 4 - 5 jaar geven in de helft van de testen het goede antwoord, maar kinderen van 6 jaar of ouder geven meestal het juiste antwoord<sup>21</sup>. Dit wordt ook wel een *false-belief* test genoemd, omdat de situatie zo gemanipuleerd is dat een van de poppen iets 'geloofd', wat niet klopt. Als de onderzoeker expliciet aan de kinderen vraagt waar ze zich herinneren waar Sally de knikker gelaten heeft, en waar Sally denkt dat de knikker is en waarom, dan verwoorden oudere kinderen situatie zoals volwassenen die geconstrueerd hebben. Ook kinderen met het Down-syndroom geven meestal (86%) het juiste antwoord, maar kinderen met autisme slechts in 20% (Baron-Cohen e.a. 1985).

In een variatie op de verplaatsingstest bleek dat peuters van 25 maanden met hun oogbewegingen al voorspelden dat een ander foutief reageerde op basis van foutieve informatie (Southgate e.a. 2007).

<sup>19</sup> Dit is volkspychologie, en het wordt wel *theory of mind* genoemd.

<sup>20</sup> In mentale termen: "het kind weet waar de knikker is, maar het weet dat Sally dat niet weet".

<sup>21</sup> Overigens is er grote spreiding in de uitkomsten van afzonderlijke onderzoeken (Wellman e.a. 2001).

### Het meten van sociale intelligentie bij mensen

Thorndike (1920) onderscheidde sociale intelligentie als *"the ability to understand and manage people"*. Thorndike realiseerde zich dat het meten van sociale intelligentie lastiger is dan het meten van abstracte intelligentie. Abstracte intelligentie kan men met een pen-en-papier-test meten. Maar het meten hoe vaardig iemand omgaat met andere mensen *"vereist echte mensen om op te reageren, tijd om de reactie aan te passen, waarbij gezicht, stem, gebaar en houding als gereedschap worden gebruikt."* (Thorndike 1920, p. 231). Er zijn verscheidene instrumenten ontwikkeld om sociale intelligentie van mensen te meten. Er zijn 5 groepen testen:

#### 1. Testen voor het begrijpen van andermans gedrag

- De *George Washington (University) Social Intelligence Test* (Moss e.a. 1927) voor volwassenen. Deze test bevat subtesten zoals het beoordelen van sociale situaties, geheugen voor namen en gezichten, en observeren van gedrag van mensen.
- *Six Factors Test of Social Intelligence*. Guilford (1967) heeft een theorie ontwikkeld over de *Structure of Intelligence*. Op basis van deze theorie hebben O'Sullivan e.a. (1965, in de groep van Guilford) een test ontwikkeld in welke mate men het gedrag van anderen begrijpt.

#### 2. Testen voor het reageren op andermans gedrag

Sociale vaardigheid betreft niet alleen of men het gedrag van een ander begrijpt, maar ook of men daar adequaat op kan reageren (*divergent production*). Daarvoor hebben Hendricks e.a. (1969, in de groep van Guilford) een test ontwikkeld. Terwijl er bij testen voor het begrijpen van het gedrag van een ander altijd één goed antwoord is, is er niet één beste sociale reactie op andermans gedrag - een ander kan altijd een betere truc bedenken.

#### 3. Gedragsobservaties

- De *Vineland Social Maturity Test* (Doll 1935) is eigenlijk een algemene ontwikkelingstest voor kinderen van 0 - 15 jaar met verscheidene sociale items.
- De subtest *interpersonal intelligence* van de *multiple intelligences* van Gardner (1983) is vooral een gedragstest voor sociale intelligentie.

#### 4. Een test voor machiavellisme.

Christie (1970) heeft een vragenlijst geconstrueerd, waarmee mensen zelf konden scoren hoe machiavellistisch ze zijn, maar ik denk dat mensen niet betrouwbaar willen scoren hoe manipulatief ze zelf zijn. Als ze erg manipulatief zijn, zullen ze de uitslag manipuleren.

**5. Inschatten van de eigen en andermans gevoelens** wordt hier niet besproken, omdat ik hier zo weinig mogelijk spreek over mentale gebeurtenissen.

Het *'het vermogen om met mensen om te gaan'* kan nog niet bevredigend gemeten worden.

## 8.5. Toeschrijven van intenties

Het is opmerkelijk hoe snel en automatisch kinderen, volwassenen en dieren intenties toeschrijven aan *agents* (Baldwin en Baird 2001). Dit staat in scherp contrast met de grote moeite die onderzoekers in kunstmatige intelligentie hebben om intenties van *agents* te detecteren (Doirado en Martinho 2010, Lefevre e.a. 2012). Ik vermoed dat het in de evolutie van dieren belangrijk was het gedrag van andere *agents* te voorspellen, en dat deed men op basis van hypothesen over hun intenties. Dat zou dan de oorzaak zijn dat mensen en dieren laag-drempelig intenties toeschrijven aan *agents*. Als dingen 'uit zichzelf' gaan bewegen of flexibel gedrag vertonen, schrijven kinderen en volwassenen die dingen 'dierachtigheid' (of '*animacy*') toe (Scholl en Tremoulet 2000, Csibra 2007). De bewegingen worden dan beschreven in termen van intentie (*"he is trying to get over here"* of *"he is wanting to get over here"*, hoofdstuk 10.2. en 10.3.).

## 8.6. Onderscheid werkelijkheid en spel

Bij 'doen-alsof' (*appearance/reality*) testen doet de onderzoeker een spel met een kind. De onderzoeker toont een voorwerp, bijvoorbeeld een appel of een touw, en zegt tegen het kind dat "we doen alsof het respectievelijk een bal of een slang is". Vervolgens vraagt de onderzoeker aan het kind wat het voorwerp echt is, en hoe we het voorwerp hier benoemen: de kinderen moeten dus werkelijkheid en doen-alsof onderscheiden. Kinderen van 3 jaar scoorden gemiddeld 25% goed, en kinderen van 5 jaar 75% (Frye e.a. 1995).

## 8.7. Paringsintelligentie

Paringsintelligentie (*mating intelligence*) is een maat voor seksuele of verleidingsvaardigheid; dit komt niet in de traditionele instrumenten voor sociale intelligentie voor (Geher e.a. 2008, Buss 2008). Paringsintelligentie bouwt voort op het idee van seksuele selectie (Darwin 1871, Kokko e.a. 2002). Er zijn verschillende maten

voor paringsintelligentie voorgesteld, zoals het aantal kinderen, de huwelijksstatus en het aantal sekspartners gedurende het leven of de laatste tijd. Miller (2008) hoopte dat bepaalde aspecten van intelligentie zouden bijdragen tot aantrekkelijkheid en verleidingsvaardigheid; zoals taalvaardigheid, humor, kunstzinnigheid en morele deugden.

### 8.8. Sociale intelligentie, besluit

Individuele mensen hebben een sociale groep van 50 - 150 andere mensen. Maar bij mensen komen veel grotere eenheden voor, zoals dorpen, steden, landen en coalities van landen. Dan zijn de meeste groepsgenoten onbekenden. Voor het overleven van groepen is het belangrijk dat de groep met zijn bondgenoten groot genoeg is. Mensen hebben wetenschappen ontwikkeld over de gedragingen tussen mensen en tussen groepen mensen: psychologie, sociologie en antropologie. Mensen zijn bij uitstek communicatie-dieren; ik prefereer voor mensen de talige-brein-hypothese. Er zijn verscheidene instrumenten ontwikkeld om sociale intelligentie te meten (sectie 8.4.2., zie Kihlstrom en Cantor (2000) voor een overzicht). Bij IQ-testen is de doelstelling zoveel mogelijk items goed oplossen. Maar bij sociale intelligentie is het doel van de proefpersoon niet eenduidig. Gechargeerd geformuleerd: wil men geliefd zijn, of de baas zijn? Wil men met misleiding sociale, seksuele of materiële winst behalen? Wil men een sociale relatie starten of beëindigen? Wil men zijn partner trouw blijven, of seks hebben met een ander? Kortom: men kan geen reëel meetinstrument voor sociale intelligentie formuleren, zolang de sociale doelen onduidelijk zijn.

## 9. Signaal-intelligentie

Alles wat een dier is of doet, kan geëvolueerd zijn als 'signaal', of kan door zijn vrienden of vijanden opgevat worden als 'signaal' (zie hoofdstuk 7.1. voor een omschrijving van 'signaal'). Hier beperk ik me tot signalen van het uiterlijk of gedrag van dieren. Beide typen signalen kunnen eerlijk of oneerlijk zijn. Voor veel signalen geldt dat de productie ervan en de reactie erop erfelijk en niet-intelligent zijn; denk daarbij aan het uiterlijk van dieren. Daarnaast leren dieren van soortgenoten en door imitatie de juiste reacties op signalen. Dieren zenden signalen uit, waarbij de reactie op die signalen meestal evolutionair voordelig is voor de zender en de ontvanger. Vaak hebben zender en ontvanger een positieve onderlinge relatie, of hebben ze gemeenschappelijke belangen.

### 9.1. Eerlijke communicatie

Signaal-intelligentie is het adequaat produceren van signalen en het adequaat reageren op signalen. Ik benoem signaal-intelligentie als aparte intelligentie. De communicatie tussen dieren verloopt via signalen. Voor sommige signalen zijn de productie en de reactie erop vooral erfelijk; dit betreft onder andere het uiterlijk, geuren en sommige vocalisaties; dit is geen intelligentie. Sommige signalen en de reacties erop zijn flexibel en deels aangeleerd; dit wijst op intelligentie. Vaak behoren zender en ontvanger tot dezelfde soort, maar niet altijd. Sommige vocalisaties en de reacties erop zijn vooral aangeleerd, zoals de liedjes van veel zangvogels en de taal van mensen. Sommige individuen bedriegen soortgenoten of andere dieren met signalen.

Mensen en dieren communiceren met signalen. Omdat mensen bij uitstek taaldieren zijn, formuleren mensen de tweedeling verbale/non-verbale communicatie. In de WAIS-III onderscheidt men een *verbaal IQ* en een *performaal IQ* (non-verbaal). Het verbaal IQ is meer afhankelijk van de omgeving waarin men opgroeit. Taal is op een complexe manier verworven, waarbij leren een rol speelt (hoofdstuk 7.2.). Talige aspecten van intelligentietesten verwijzen ook naar aangeleerde aspecten.

#### Taal bij mensen

Er is een enorm verschil tussen mensen en andere dieren in signaal-intelligentie: mensen hebben taal. Onze voorouders hadden ongeveer 400 kya de hersenen en spraakorganen voor gesproken, grammaticaal complexe taal ontwikkeld (hoofdstuk 7.2.). Taal is een uniek middel voor het verspreiden van gedetailleerde informatie over afwezige personen en dingen of over andere tijden, voor het beïnvloeden van andere mensen door het verstrekken van informatie, en voor geraffineerde misleiding. Voor de evolutie van de hersenen van de Hominiden prefereer ik de 'Talige-brein-hypothese' boven de sociale-brein-hypothese, die op apen van toepassing is. In de evolutie vanaf de gemeenschappelijke voorouders van chimpansee/bonobo en mens, is in de lijn naar de mens het brein veel groter geworden, vermoedelijk doordat taal grote voordelen gaf (hoofdstuk 7.2.). Taal maakte het ontstaan van grotere groepen bij de mens mogelijk, en het ontstaan van diverse culturen. Met taal kunnen mensen meer gedetailleerde informatie overdragen dan dieren met hun vocalisaties.

### Is sociale intelligentie hetzelfde als bedrog en machiavellisme?

In 1982 beschreef Frans de Waal het gedrag tussen chimpansees in een groep zoals ook Machiavelli (1532) intriges tussen mensen beschreef. Machiavelli geeft een prins raad over hoe succesvol te zijn. Het machiavellisme wordt gekarakteriseerd door de spreuk "*het doel heiligt de middelen*" ("*the ends justify the means*"; deze spreuk komt niet voor in werken van Machiavelli, maar wel in Elektra van Sophocles, 409 BCE en in Horoides van Ovidius, 10 BCE). We noemen een handeling machiavellistisch als de actor hierdoor zichzelf bevoordeelt, en een ander benadeelt. Byrne en Whiten (1988) introduceerden het begrip 'machiavellistische intelligentie' als synoniem voor 'sociale intelligentie'. Daar ben ik niet gelukkig mee. De term machiavellistische intelligentie benadrukt vooral negatieve gevolgen voor anderen. Samenwerken of het werven van vrienden of bondgenoten is vaak meer evolutionair voordelig dan het benadelen van anderen. Bovendien kan sociaal gedrag tussen actoren alleen door natuurlijke selectie ontstaan als het gedrag in eerste instantie ten voordele is van beide actoren.

## 9.2. Misleiding

Dieren misleiden soms met signalen. Misleiding is algemeen in de natuur. Bij misleiding hebben zender en ontvanger tegengestelde belangen. Bekende varianten zijn schutkleuren, zodat natuurlijke vijanden bepaalde dieren niet opmerken, en mimicry, zodat natuurlijke vijanden individuen van een bepaalde soort aanzien voor individuen van een andere soort. Dit heeft niet met intelligentie te maken. Misleiding door gedrag is een aparte categorie (Cheney en Seyfarth 1991, Fitch en Hauser 2003). Als die misleiding lukt, maakt de zender winst, en lijdt de ontvanger verlies. Misleiding door gedrag getuigt niet altijd van intelligentie: het kan ook automatisch (instinctief) gedrag zijn. Er zijn veel anekdotes dat dieren soortgenoten misleiden, en in het voorbeeld van Mentzel (1974, sectie 9.2.4.) is die misleiding enigszins systematisch onderzocht, en was het intelligente misleiding. Veel anekdotes lijken te wijzen op intelligente misleiding, maar het is lastig dit experimenteel te onderzoeken, omdat herhaald voorkomende misleiding niet meer werkt.

### 9.2.1. Misleiding bij insecten

Het misleiden van soortgenoten door gedrag is bij de schorpioenvlieg beschreven (Thornhill 1979). Het normale voortplantingsgedrag gaat als volgt. Het mannetje vangt een insect, gaat met zijn voorpoten aan een plant hangen, en zendt een feromoon uit waar de vrouwtjes op af komen. Na aankomst neemt het vrouwtje een karakteristieke houding aan, waarna het mannetje haar het insect overhandigt. Zij gaat eten en het mannetje paart met haar. Na de paring neemt het mannetje het insect meestal mee. Het kan echter ook voorkomen dat een mannetje met prooi benaderd wordt door een ander mannetje. Het nieuwe mannetje probeert dan hetzij de prooi af te pakken, of hij neemt de karakteristieke houding van een vrouwtje aan en krijgt de prooi overhandigd. Is dit sluwe

misleiding, of blind reflexmatig gedrag? En wat veroorzaakt dan dit misleidend gedrag? Dat is helaas nog niet onderzocht.

### 9.2.2. Vogels

#### Misleiden van soortgenoten

Er zijn allerlei verschillende vocalisaties die vogels in verschillende situaties uiten, en waarop andere vogels verschillend reageren. Hiervan zijn alarmkreten het meest bestudeerd. Tijdens het foerageren in groepen slaakt incidenteel een vogel een alarmkreet zonder dat er gevaar is; de andere vogels reageren daarop met wegvliegen, zodat de vogel die geroepen heeft, extra voedsel kan bemachtigen. Dit is waargenomen bij merels, zanglijsters en mezen, drongo's en andere insecten-etende vogels. Vogels verjagen daarmee soortgenoten en individuen van een andere soort (Munn 1986, Moller 1988). Als koolmees hoger in de rangorde bij voedsel aantreffen, uiten ze incidenteel een alarmkreet, zodat die dominante koolmees vertrekt. Als ze een koolmees lager in de rangorde aantreffen, jagen ze die gewoon weg (Moller 1988). Als een huismus een hoeveelheid voedsel ziet die gedeeld kan worden, slaakt hij vaak een *chirrup*-kreet waardoor ook andere huismussen naderen; maar als het voedsel niet deelbaar is, slaakt hij geen kreet (Elgar 1986). Australische slijkeksters leven in paartjes met een territorium. Het mannetje en vrouwtje zingen in duetten, waarbij ieder een eigen partij zingt. Maar het komt ook voor dat het mannetje of het vrouwtje de partij van hun partner imiteert (een pseudoduet), zodat toehoorders menen dat er twee vogels aanwezig zijn. De toehoorders vertrekken dan eerder (Rek 2017). Er moet nog nader onderzocht worden wat deze pseudoduetten veroorzaakt.

### Misleiden van andere vogels

Drongo's zijn Afrikaanse zangvogels. Zij slaken alarmkreten waardoor ze spreeuwen of babbelaars weggagen en voedsel bemachtigen. Het bijzondere is dat ze de alarmroep van spreeuwen of babbelaars efficiënt imiteren, afhankelijk van de soort die in de weg zit (Flower e.a. 2014).

Koekoeken zijn broedparasieten. Het koekoeksvrouwtje legt haar ei in het nest van andere soorten. Als het koekoeksjong uit het ei gekomen is, werkt hij de andere eieren en jongen uit het nest, zodat zijn pleegouders al hun eigen kinderen verliezen en een parasiet grootbrengen. Het koekoeksvrouwtje legt haar ei stiekem in een ander nest, maar op het einde daarvan slaakt ze soms een opmerkelijke kreet (de '*chuckle call*'). Deze kreet lijkt op de kreet van een sperwer. Dit is onderzocht bij koekoeken die hun ei legden in het nest van kleine karekieten. De kleine karekieten zijn extra alert na dergelijke kreten. Als kleine karekieten een nieuw ei in hun nest waarnamen zonder *chuckle call*, verwierpen ze in 66% van de testen dit ei. Maar na de *chuckle call* van een vrouwtjeskoekoek verwierpen ze het ei in slechts 26% van de testen (York en Davies 2017). Dus met deze kreet verbeteren de koekoeksvrouwtjes de kansen van hun jongen. Overigens moet het gedrag van de koekoeksvrouwtjes nog verder onderzocht worden: hoeveel vogels vertonen dit gedrag, en is het instinctief of ook intelligent?

Er komen speciale gevallen van misleiding voor. De bruine doornsnavel is een klein zangvogeltje dat veel verschillende geluiden kan imiteren. De bonte klauwierkraai is de belangrijkste nestpredator van bruine doornsnavels. Maar sperwers zijn toppredators die zowel bruine doornsnavels als bonte klauwieren vangen. Als er nu een sperwer in de buurt komt, slaan allerlei vogels karakteristieke alarmkreten uit: het 'sperweralarm'. Als een bruine doornsnavel een klauwierkraai ziet naderen, imiteert de doornsnavel een koor van vogels met sperweralarm, waardoor de klauwierkraai soms vlucht (Ilgic e.a. 2015).

Andere vogels met alarmkreten weggagen is intelligent\* gedrag: het hangt af van de situatie, van de relatie tussen zender en ontvanger, en de aard van het voedsel, terwijl de kreet soms afhangt van de ontvanger. Misleiding door alarmkreten moet nog verder onderzocht worden: welke individuen misleiden vooral, en wat veroorzaakt vooral deze misleiding? Maar vooralsnog lijkt dit intelligent gedrag.

### Misleiden van natuurlijke vijanden

Verscheidene vogels die op de grond broeden, vertonen speciaal gedrag als een roofdier na-

dert (Gochfeld 1984, Montgomerie en Weatherhead 1988). Een karakteristiek gedrag is dat de vogel onder beschutting enige afstand van het nest wegloopt, dan een vleugel laat hangen en opvallend zichtbaar en vocaliserend wegloopt. In veel gevallen volgt de binnendringer de 'gewonde' vogel, zodat de binnendringer zich van het nest of de jongen verwijdert. Dit wordt de gebroken-vleugel show *broken-wing display* genoemd of letsel-veinzen<sup>22</sup>. De gebroken-vleugel show is vooral onderzocht bij de dwergplevier (Ristau 1991). Dwergplevierieren leren gevaarlijke van ongevaarlijke binnendringers te onderscheiden. Ze bewegen zich van het nest weg, ze houden de indringer in de gaten, en ze letten vooral op indringers die in de richting van hun nest of jongen kijken. Als de indringer hen niet volgt, maken ze meer geluid of fellere bewegingen, of ze naderen de indringer en herhalen de gebroken-vleugel show. De dwergplevier gedraagt zich als een terugkoppelsysteem, waarvan de doelstelling is de indringer bij eieren of jongen weg te leiden. De gebroken-vleugel show is flexibel, evolutionair voordelig gedrag, en dus intelligent\* gedrag. Het zou mooi zijn als de gevolgen van nestverdedigings-gedrag op de overleving van eieren, jongen en ouders worden onderzocht, maar dat is gemakkelijker gezegd dan gedaan.

### 9.2.3. Misleiding bij primaten

#### Misleiden bij primaten

Wetenschappelijk onderzoek aan misleiding bij primaten is moeizaam omdat evidente misleiding zeldzaam en onvoorspelbaar is. Als misleiding frequent of voorspelbaar zou zijn, zouden ook andere apen dit voorspellen, zodat de misleiding niet meer werkt. Vooralsnog moeten we ons beperken tot anekdotes (Cheney en Seyfarth 1991).

Een volwassen vrouwtjes-mantelbaviaan was voedsel aan het uitgraven. Een jonge, niet-verwante mantelbaviaan van een moeder hoger in de rangorde gaat bij haar zitten en schreeuwt zonder duidelijke oorzaak. Op deze kreet nadert de moeder van de jonge baviaan en jaagt het andere vrouwtje weg. De jonge mantelbaviaan gaat vervolgens op dezelfde plaats voedsel uitgraven (Byrne en Whiten 1988).

<sup>22</sup> In mentale termen werd het *broken-wing display* beschouwd als gestoord gedrag door een innerlijk conflict tussen de neiging om te vluchten en de neiging om eieren en jongen te verdedigen (Friedmann 1934).

### 9.2.4. Misleiding bij chimpansees

#### Herhaalde poging tot misleiding

Er was een groep jonge chimpansees in een gebied van 0,4 ha. In dit gebied was voedsel verstopt, en één chimpansee, Belle, had gezien waar dit verstopt was (Menzel 1974). *“Uit interacties tussen Rock (de meest dominante chimpansee maar ook een relatieve buitenstaander) en Belle over een periode van enkele maanden bleek het duidelijkst dat chimpansees wisten welke gevolgen hun gedrag had op andere chimpansees, en dat zij daarop hun gedrag aanpasten. Bij testen zonder Rock, wees Belle de groep steeds de weg naar voedsel, waarna bijna iedereen wat kreeg. Maar als het onderzoek werd uitgevoerd met Rock bij de groep, liep Belle steeds trager naar het voedsel. De reden was niet zo moeilijk te ontdekken. Zodra Belle het voedsel uitgroef, rende Rock naar haar, sloeg of beet haar, en pakte al het voedsel.*

*Dus staakte Belle het opgraven van voedsel als Rock in de buurt was. Ze bleef erop zitten tot Rock was vertrokken. Rock leerde echter snel en als Belle langer dan een paar seconden op één plaats bleef zitten, ging hij naar haar toe, duwde haar weg, onderzocht haar zitplaats, en bemachtigde het voedsel. Vervolgens stopte Belle onderweg. Maar Rock reageerde daarop door een steeds groter grasgebied rond Belle te onderzoeken. Uiteindelijk ging Belle steeds verder weg zitten, en wachtte totdat Rock van het voedsel wegkeek, voordat ze naar het voedsel ging - en Rock leek op zijn beurt weg te kijken tot Belle zich ging verplaatsen. Soms begon Rock weg te wandelen, om zich plotseling om te draaien juist als Belle op het punt stond het voedsel uit te graven.*

*Vaak vond Rock zelfs goed verborgen voedsel 10 m of meer bij Belle vandaan; hij keek herhaaldelijk naar Belle en hij koos een zoekplaats aan de hand van haar reacties. Als Rock te dicht bij het voedsel kwam, verklapte Belle de plaats door 'zenuwachtige' bewegingen. Een paar keer begon Belle ermee de groep precies de verkeerde kant uit te leiden; als Rock dan bezig was met zoeken, rende ze terug en bemachtigde wat voedsel.*

*In andere experimenten hadden we wat extra voedsel verstopt op ongeveer drie meter van de grote hoop; dan bracht Belle Rock naar de kleine hoeveelheid en rende naar de grote hoop terwijl Rock het ging oprapen. Toen Rock het beetje voedsel naast zich legde om Belle in de gaten te houden, kreeg Belle een 'woede-uitbarsting'.” (Menzel 1974).*

Belle en Rock vertoonden nieuw, flexibel, gericht gedrag waarbij ze beiden inspeelden op

wat ze geleerd hadden van het gedrag van de ander. Belle en Rock vertoonden intelligent gedrag <sup>23</sup>.

#### Seksuele misleiding

Een jonge vrouwtjes-chimpansee slaakte in de regel een luide kreet op het einde van de copulatie. Later deed ze dat alleen als ze paarde met de alfa-man, en niet als ze stiekem paarde met andere mannen, wat anders door de alfa-man afgestraft zou worden (de Waal 1982).

#### Machtsmisleiding

Yeroen, een volwassen mannetjes chimpansee, had in een gevecht met Nikki zijn hand geblesseerd. De dagen na dat gevecht liep Yeroen mank als Nikki hem kon zien, maar verder liep hij normaal. Door eerdere gevechten had Yeroen geleerd dat Nikki enige consideratie met hem had als Nikki hem verwond had in een gevecht (de Waal 1982).

#### Mensapen met symbolentaal

Een aparte categorie vormen mensapen die geleerd hebben te communiceren met symbolen (Gardner en Gardner 1969, Savage-Rumbaugh e.a. 1985). Mensapen gebruiken symbolentaal zodat ze hun belangen realiseren, maar ze produceren geen nieuwe, grammaticaal correcte, complexe zinnen (Terrace e.a. 1979). Mensapen reageren wel juist op complexe gesproken Engelse zinnen (Savage-Rumbaugh en Lewin 1994). Chimpansees gebruiken één symbool voor verschillende dingen uit één categorie, wat wijst op abstracte intelligentie (Gardner en Gardner 1985). Er zijn voorbeelden dat die dieren in symbolentaal een dierenverzorger de schuld gaven van hun eigen misdrijvingen (Patterson 1978, p. 459-460, Goodall 1986, p. 581). Ook de bonobo Kanzi misleidde zijn verzorgers af en toe in symbolentaal (Savage-Rumbaugh en Lewin 1994). Deze anekdotes van misleiding wijzen op intelligent gedrag door mensapen.

<sup>23</sup> Het is tegen de spelregels van de ethologie om te spreken over 'kennis' en 'bedoelingen' van dieren. Maar de meest directe en begrijpelijk beschrijving van dit voorval in mentale termen is: *“Rock wist dat Belle wist waar het voedsel verstopt was. Belle wist dat Rock wist dat zij dat wist, Belle wist dat Rock al het voedsel probeert af te pakken, en Belle probeerde desondanks toch wat voedsel te bemachtigen.”*



Tabel 7. Bedrog door mensenkinderen van verschillende leeftijden.

19 maanden	een kind biedt speelgoed aan, als de moeder het wil pakken, trekt hij het terug en lacht
2 jaar	een kind morst melk en geeft zijn broertje de schuld. Jonge kinderen moeten nog leren dat het wel effectief kan zijn om een broertje de schuld te geven, maar niet de knuffelbeer. Ze kunnen ook zeggen: <i>"Ik heb de lamp niet gebroken, en ik zal het nooit meer doen..."</i>
2,5 jaar	een kind bijt in zijn eigen hand, toont de afdruk daarvan aan de verzorgster en geeft een ander kind de schuld
4 jaar	een kind speelt vals bij een spelletje en wint daardoor
8 jaar	een kind glimlacht naar een volwassene nadat hij een teleurstellend cadeautje heeft gekregen

### 9.2.4 Misleiding bij mensen

#### Misleiding door kinderen in testen

Er is voorgesteld dat misleiden een belangrijk aspect is van sociale intelligentie (zie boven). Er zijn twee hoofdvormen van misleiden: (1) passief, d.i. de eigen kennis of eigen doelstelling verborgen houden, of (2) actief: foute informatie verspreiden over de eigen kennis of eigen doelstelling. Misleiding en bedrog is vooral bij kinderen empirisch onderzocht. Ik bespreek hier twee experimenten waarin complexiteiten blijken,

Kinderen van 3 - 6 jaar verstopten een speelgoedbeertje op één van drie plaatsen. Ze kregen de opdracht om een volwassene voor de gek te houden die aan het kind vroeg waar het beertje verstopt was. Kinderen van 3 - 4 jaar verraadden meestal (72%) de verstopplaats door ernaar te kijken, en sommigen waren verheugd dat ze een volwassene een geheim konden verklappen. Oudere kinderen misleiden beter: hetzij door niets te laten merken (gedrags-inhibitie) of door foutieve informatie te geven. Maar ook de kinderen van 5 - 6 jaar verklapten in 20% de verstopplaats door ernaar te kijken. Dat jongere kinderen slechter misleidden, was een combinatie van motivatie om tegen de opdracht in het geheim toch te onthullen en minder vaardigheid om te misleiden (LaFrenière 1988).

In een ander experiment stopten kinderen van 3 - 6 jaar een gouden ster in één van twee dozen. Vervolgens kwam er één van twee poppen: een koning of een dief. De koning was aardig: als hij de ster vond, gaf hij die aan het kind. De dief daarentegen was onaardig: als hij de ster vond, hield hij die zelf. De opdracht voor het kind was zoveel mogelijk sterren te winnen, dus door de koning de juiste informatie te geven, en de dief de verkeerde. De kinderen gaven de 'koning' bijna altijd de juiste informatie. Maar kinderen van 3 - 3,5 jaar verklapten de plaats van de ster aan de 'dief' in 89% van de testen, terwijl kinderen van 5 - 6 jaar dit

slechts in 8% verklapten (Sodian 1991). De 3 - 4 jarigen logen slecht tegen de dief, maar als ze de kans hadden de doos met ster op slot te doen, sloten ze bijna altijd de doos voor de dief, en niet voor de koning. Autistische kinderen logen slechter dan andere kinderen, maar zij deden wel de doos op slot, dus ze begrepen de situatie wel (Sodian en Frith 1992). Dus terwijl de jonge kinderen hun doel niet bereikten met misleiding met woorden of door te wijzen, bereikten ze dat wel door in de juiste context de doos af te sluiten.

#### Voorspellen van misleiding

Er zijn andere varianten van de stiekeme verplaatsingstest, waarbij samenwerking of competitie een rol speelt. Een beroemd voorbeeld is een poppenspel met Maxi en chocolade (Wimmer en Perner 1983). De moeder van Maxi (een jongetjespop) komt thuis met boodschappen; ze heeft onder andere chocolade voor een cake gekocht. Maxi helpt met opruimen van de gekochte spullen en vraagt waar hij de chocolade zal laten. Moeder zegt "in het blauwe kastje" en dat doet Maxi. Maxi gaat buiten spelen. Moeder gaat de cake maken, en neemt daarvoor een deel van de chocolade en legt de rest in het groene kasje (en dus niet in het blauwe). Maxi komt binnen. De onderzoeker vraagt aan het kind "Waar zal Maxi de chocolade zoeken?" Oudere kinderen zeggen dan "In het blauwe kastje". Daarna zijn er twee varianten.

- Opa komt en wil Maxi chocolade geven (samenwerken); hij vraagt Maxi "In welke kastje?" Oudere kinderen zeggen dan dat Maxi zal zeggen: "In het blauwe kastje".
- Grote broer komt, die bij eerdere gelegenheden alle chocolade voor zichzelf hield (competitie). Maxi wil hem misleiden. Oudere kinderen zeggen dan dat Maxi zal zeggen: "In het groene kastje", waarmee Maxi, het kastje met de chocolade noemt.

**Waarom zou je intelligentie of hersengrootte in één getal willen uitdrukken?**

Communicatie verloopt het beste als het simpel is. Het simpelst is één woord te gebruiken voor intelligentie en voor hersengrootte, zonder je onderwerp van onderzoek te zeer te simplificeren.

**Intelligentie.** De algemene factor van verstandelijke vaardigheid of  $g$  is ontdekt in analyses van schoolcijfers van kinderen (Spearman 1904). Sindsdien heeft dit begrip een grote status gekregen. Toch was al snel duidelijk dat er bij afzonderlijke mensen discrepantie tussen de vaardigheden was, en dat IQ-testen verscheidene subvaardigheden meten. Er zijn grote verschillen tussen diersoorten in hun leren en probleem-oplossen.

**Hersengrootte.** Ik heb me ingespannen om een simpele vergelijkende analyse te maken van hersengrootte bij gewervelde dieren (Van Dongen 1998). Daartoe heb ik zoveel mogelijk de oorspronkelijke, onbewerkte gegevens gepresenteerd in één getal voor het totale hersengewicht, zoals ik dat ook hier gedaan heb in de figuren 4 en 5. Toch was bekend dat het relatieve gewicht van de afzonderlijke hersendelen sterk varieerde tussen diersoorten.

Om een eerste indruk te krijgen van intelligentie en hersengewicht kan men deze parameters in één getal uitdrukken, maar het totale plaatje is complexer.

Ook in andere situaties voorspellen kinderen van 5 - 6 jaar hoe poppen in een poppenspel andere poppen misleiden voor hun eigen doelstellingen.

**Bedrog door kinderen in het echte leven**

Met deze stiekeme verplaatsingstesten kan men bedrog bij jonge kinderen experimenteel onderzoeken. Maar de vraag is hoe relevant dit is voor misleiding en bedrog in het echte leven. In het echte leven misleiden kinderen op jongere leeftijd dan in stiekeme verplaatsingstesten (Newton e.a. 2000, Reddy 2007). Terwijl jonge kinderen wel zelf anderen misleiden, lukt het ze niet om voor de leeftijd van 6 jaar misleiding door anderen te onderkennen (Lillard 2002, Mitchell en Neal 2005).

Naarmate kinderen ouder worden, vertonen ze meer geraffineerd misleidend gedrag (LaFrenière 1988). Soms is dat speels, soms om straf te vermijden, soms om eigen winst te behalen, en soms om een sociaal onaangename situatie vermijden (tabel 7). Succesvol bedriegen is een intelligente prestatie.

**10. Verbanden tussen intelligenties****Verscheidene intelligenties**

Er is discussie of we te maken hebben met één algemene intelligentie of met verschillende intelligenties (*domain-general* vs. *domain-specific*, Burkart e.a. 2017 en commentaren). Sommige van de scores bij mensen of chimpansees correleren sterk met  $g$ , en andere correleren zwak met  $g$  (tabellen 1 en 3). Dus  $g$  is niet een universele maat voor ieder intelligent functioneren. Hieronder toon ik dat allerlei intelligenties niet onafhankelijk van elkaar zijn.

**Mechanische intelligentie**

Het begrip 'mechanische intelligentie' wordt in de praktijk zeer breed gebruikt, en wel voor wat ik hier bewegingsintelligentie, fysische

intelligentie, technische intelligentie en omgevingsintelligentie noem. De correlaties tussen mechanische intelligentie en IQ hangen af van de testen: er is een grote correlatie (0,62) gevonden tussen mechanische vaardigheid volgens MacQuarrie en intelligentie volgens Terman (Babcock en Emerson 1938). Er is geen verband gevonden tussen mechanische vaardigheid en het verbaal IQ (0,088), en een zwak verband met het non-verbale IQ (0,269, Murphy 1936). Mechanische intelligentie correleert zwak (0,22) met sociale intelligentie (Hunt 1928). Mechanische vaardigheid correleert middelgroot (0,34) met artistieke vaardigheid, en niet (0,04) met muzikale vaardigheid (Morrow 1938)

**Sociale intelligentie**

Al tijdens de ontwikkeling van de eerste IQ-testen, wist men dat sommige individuen met sociale handigheid en charme maatschappelijk succes hadden, terwijl ze een laag IQ hadden voor hun succes. Dus ook sociale intelligentie is belangrijk voor maatschappelijk succes. Sociale intelligentie (Washington test) correleert vrij sterk met IQ:  $r = 0,42 - 0,57$ , afhankelijk van de test (Hunt 1928). Dus men slaagde er toen niet in om sociale intelligentie empirisch te scheiden van IQ (Kihlstrom en Cantor 2000). Er is verder een zwak verband tussen IQ en leiderschap: correlaties van 0,21 - 0,27 (Judge e.a. 2004).

**'Abstracte' of 'schoolse' intelligentie?**

Thorndike (1920) gebruikte de term 'abstracte intelligentie' voor intelligentie afwijkend van mechanisch en sociaal. In de praktijk werd 'abstracte intelligentie' ongeveer hetzelfde als wat men met testen van Binet, Wechsler en Raven meet. Ik prefereer het om de term 'abstracte intelligentie' te gebruiken voor kennis over echt abstracte zaken, zoals concepten,

**Waar is intelligentie goed voor?**

De vraag waar 'iets' goed voor is, kan alleen beantwoord worden als een doel gespecificeerd is. Volgens **Darwin** worden die eigenschappen van levende organismen bevorderd die bijdragen tot het overleven en voortplanten van die individuen. Het geniale van Darwin is dat hij een toetsbare, natuurwetenschappelijk oplossing heeft gegeven voor 'waarde' bij levende organismen.

Volgens het **gen-centrisch neodarwinisme** worden in de evolutie die eigenschappen bevorderd die bijdragen tot verbreiding van de allelen die deze eigenschappen mede veroorzaken. Dit betekent in de praktijk: overleven, voortplanten of bevoordelen van verwanten. "Wat zijn de voordelen van het verwerven van een grote intelligentie?" Ernst Mayr verwoordt het uitgangspunt van adaptie: "Iedere eigenschap van ieder levend organisme is ontstaan door natuurlijke selectie. Als een eigenschap gepaard gaat met een groot voordeel – zoals bijvoorbeeld zien – dan wordt deze herhaaldelijk verworven. Ogen of goed-ontwikkelde zintuigorganen voor licht zijn minstens 40 maal onafhankelijk van elkaar ontstaan in organismen." (Mayr 1994, p. 337). Mayr meende dat grote intelligentie en grote hersenen maar zelden bij dieren ontstaan zijn, terwijl bijvoorbeeld organen die op licht reageren ('ogen') onafhankelijk van elkaar ontstaan zijn bij veel verschillende groepen dieren. "Er zijn vele mechanismen en hulpmiddelen anders dan intelligentie voor overleven en succesvolle voortplanting, mechanismen die kennelijk gemakkelijker ontstonden in de evolutie dan een hoge intelligentie." (Mayr 1994, p. 338). De combinatie van grote hersenen en intelligentie is weliswaar ontstaan bij twee groepen ongewervelden (sociale insecten en octopussen), bij twee groepen vogels (papegaaien en kraaien) en bij drie groepen zoogdieren (primaten, olifanten en walvissen). Maar dat is bij minder groepen dan het ontstaan van zintuigen gevoelig voor licht.

categorisatie, logica en wiskunde. Behalve abstracte vaardigheid bevat de WAIS ook items voor ruimtelijk, linguïstisch, naturalistisch en begrip tussen mensen. De score op testen zoals de Binet, WAIS, WISC en Raven's noemt men IQ.

Voor IQ of *g* gebruikt men wel in gewone-mensentaal de termen 'intelligentie', 'algemene intelligentie', 'algemene cognitieve vaardigheid', of 'algemene mentale vaardigheid'. Maar dit zijn erg algemene termen. Er zijn goede argumenten om voor IQ de term 'schoolse intelligentie' te gebruiken. "According to my analysis, the kind of intelligence typically measured in IQ tests is scholastic intelligence – the bundle of skills needed to succeed in modern secular schools. In my terms, success on such instruments depends on a combination of linguistic and logical-mathematical intelligences, with spatial intelligence sometimes tapped as well." (Gardner 2017, p. 30).

**11. De evolutie van intelligentie****Selectiedrukken**

Volgens mij is het allereerste begin van intelligentie het onderscheid hetzelfde vs. verschillend. Om dit onderscheid te maken moeten organismen enig geheugen of werkgeheugen hebben. Dieren kunnen alleen soortgenoten, voedsel of natuurlijke vijanden differentiëren als ze het onderscheid hetzelfde/verschillend kunnen maken. Voortbouwend op het onderscheid hetzelfde/verschillend kunnen erfelijke leersystemen ontstaan voor het herkennen van goed voedsel, natuurlijke vijanden en soortgenoten (tabel 8).

**Vergelijkend intelligentie-onderzoek**

Er was grote behoefte aan een referentiekader waarin het gevarieerde intelligent gedrag van dieren en mensen fair beschreven kan worden. De gemodificeerde intelligenties van Gardner bieden zo'n referentiekader – hoop ik. "More generally, we may be better able to trace the similarities and differences between human beings and particular species (be they birds, bats, or dolphins) if we think of them in terms of each species' own dominant and less salient intelligences, rather than their having more or less of *g*." (Gardner 2017, p. 31).

Het vergelijkend onderzoek naar intelligentie van dieren staat nog steeds in de kinderschoenen (Kummer en Goodall 1985), maar ik hoop dat dit hoofdstuk het denken over intelligenties van dieren een stap verder brengt. De intelligenties van mensen hebben hun oorsprong bij dieren<sup>24</sup>, maar door taal en culturele evolutie is het verschil in intelligenties tussen mensen en andere dieren enorm geworden.

<sup>24</sup> Vroeg in de evolutie van dieren waren er waarschijnlijk wel gespecialiseerde intelligenties, maar geen 'algemene intelligentie'.

Tabel 8. Intelligentie bij dieren. De volgende factoren hebben (volgens auteurs) bijgedragen aan de intelligentie bij dieren.

Onderwerp	Auteurs
<b>Selectiedrukken op</b>	
Leren	Strong en Hedges 1966, Bitterman 1975, Riddell en Corl 1977, Mackintosh e.a. 1985, Moore 2004
Voedingsstrategieën	Milton 1981, King 1986
Innovaties	Köhler 1921, Kummer en Goodall 1985, Lefebvre e.a. 1997, 1998, 2002
Sociale vaardigheden	Chance en Mead 1953, Jolly 1966, Humphrey 1976, Cheney en Seyfarth 1985, Byrne en Corp 2004
<b>Blijken van intelligentie</b>	
Gebruik van gereedschap	Köhler 1921, Goodall 1964, 1970
Ontwikkeling volgens Piaget	Braggio e.a. 1979, Doré en Dumas 1987, Manger 2013
Spiegel-zelfherkenning	Gallup 1970, 1983, Suddendorf en Butler 2013
Symbolische taal door mensapen	Gardner en Gardner 1969, Premack 1971, Patterson 1978, Terrace e.a. 1979, Savage-Rumbaugh e.a. 1985, Miles 1993
<b>Correlaties met intelligentie</b>	
Hersengrootte	Jerison 1973, Lefebvre e.a. 1997, 1998, 2002, van Dongen 1998, Emery e.a. 2007, Deaner e.a. 2007, Reader e.a. 2011

### Chimpansees en mensen

De verschillen in intelligentie tussen mensen en chimpansees zijn zo groot dat het kwalitatieve verschillen lijken. Maar als we de prestaties van mensen en chimpansees vergelijken, moeten we bedenken dat de prestaties van mensen enorm toegenomen zijn door culturele evolutie. Door taal hebben mensen sinds 400 kya een veel complexere cultuur ontwikkeld dan enige andere diersoort. Door taal, cultuur en opvoeding hebben mensen in enkele tienduizenden jaren een verdere intellectuele voorsprong op alle andere dieren bereikt. In het dagelijks leven zijn chimpansees omringd door natuur, terwijl alle mensenvolken voortdurend leven te midden van cultuurproducten, zoals kleding, voedsel, huisvesting e.d.

### Als dieren mensen overtreffen

Naarmate men de vaardigheden van dieren meer onbevooroordeeld onderzoekt, ontdekt men dat allerlei dieren slimmer zijn dan filosofen behalve David Hume voor mogelijk hadden gehouden (de Waal 2016). In het voorgaande zijn voorbeelden genoemd dat dieren mensen overtreffen in bepaald intelligent gedrag.

- Duiven overtreffen mensen in testen of een figuur na rotatie hetzelfde is als een testfiguur. Dat is in overeenstemming met hun leefwijze.
- Vogels en knaagdieren die voedsel hamsteren, hebben een beter ruimtelijk geheugen voor hun hamsterplaatsen dan mensen. Dat is in overeenstemming met hun leefwijze.
- Chimpansees onthouden de positie van cijfers, nadat deze zeer kort getoond zijn, beter dan studenten.

Mensen en andere dieren blinken uit in verschillende intellectuele vaardigheden. Op veel intellectuele vaardigheden overtreffen mensen de andere dieren. Maar het is bizar chauvinisme te denken dat mensen alle dieren in alle intelligenties zouden overtreffen.

### 3.6. Rationaliteit. Sociale wezens winnen de strijd om het bestaan vaak van rationele wezens

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Rationele gedragskeuzes zijn keuzes met de maximale winstverwachting. Vaak is snel gedrag of sociaal gedrag evolutionair voordeliger dan rationeel gedrag.*

#### Samenvatting

Algemeen denkt men dat mensen zich van dieren onderscheiden, doordat mensen rationele keuzes maken: 'de mens is het Rationele Dier'. Veel economische theorieën waren gebaseerd op het uitgangspunt dat mensen rationele keuzes maken. Maar de laatste decennia hebben sociaal psychologen en economen getoond dat mensen zich in allerlei situaties ook systematisch irrationeel gedragen. Bijvoorbeeld waar het gaat om financiële keuzes, om zelfkennis, intuïtieve keuzes, en om het testen van hypothesen. Sommige psychologen denken dat we in een betere wereld zouden leven, als mensen vaker rationele keuzes maken. Ik benader dit anders. Vroeg in de evolutie maakten dieren snelle gedragskeuzes die goed genoeg waren om over te blijven in de strijd om het bestaan. Zowel dieren als kinderen en volwassenen maken intuïtieve gedragskeuzes. We noemen intuïtieve gedragskeuzes 'intelligent' als de keuzes flexibel zijn, en als ze de kans op overleven of voortplanten vergroten. Dat doen dieren ook. We noemen gedragskeuzes 'rationeel', als alle opties overwogen zijn, en de keuze gaat voor de maximale opbrengst. Dat is uniek voor mensen. Onze verre voorouders konden zo'n 400 kya rationeel redeneren, doordat ze grote hersenen en taalvermogen ontwikkeld hadden. Soms maken mensen inderdaad rationele keuzes, maar de meeste keuzes zijn toch intuïtief en irrationeel. Mensen vertonen ook hardnekkig systematisch irrationeel gedrag, ook na lang nadenken. Dit is niet zo maar het gevolg van een falend brein. Ik presenteer *just-so-stories* dat deze irrationele gedragingen de sociale samenhang en het maken van snelle beslissingen bevorderen; daardoor kan irrationeel gedrag een product van natuurlijke selectie zijn.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Irrationele gedragingen en illusies
  - 2.1. Vooroordeel bij logisch redeneren
  - 2.2. Statistische gegevens
  - 2.3. Financiële keuzes
  - 2.4. Groepsvooroordelen
  - 2.5. Cognitieve vooroordelen
  - 2.6. Ethische dilemma's
  - 2.7. Het geheugen
- 3. Rationaliteit bij mensen
  - 3.1. Testen voor logica, rationaliteit e.d.
  - 3.2. De rationaliteitsdiscussie
- 4. Twee cognitieve systemen
  - 4.1. Systeem 1 en systeem 2 - en systeem 0
  - 4.2. Mensen: intelligent versus rationeel
- 5. Evolutie van irrationeel keuzegedrag
  - 5.1. Irrationeel gedrag van dieren
  - 5.2. Irrationele gedragingen van mensen
- 6. Besluit

## 1. Inleiding

### Rationeel

Volgens Aristoteles (*Nicomachean Ethics* I.13) onderscheidt de mens zich van de dieren doordat de mens beschikt over een logisch principe. Daardoor zijn mensen in staat om rationele gedachten en rationeel gedrag te produceren. Voor filosofen was de Rede uniek voor de mens: de mens onderscheidde zich van 'de dieren' door de Rede. *"In de rationalistische traditie van de Verlichting werd de Rede van de mens opgevat als het unieke en definiërende vermogen dat ons verhief boven het rijk van de natuur, en dat mensen radicaal van dieren onderscheidde. [...] Volgens de Verlichtingsdenkers waren logica en wiskundige waarschijnlijkheidsleer de canons van rationaliteit."* (Boudry e.a. 2016, p. 85 – 86). In de economische wetenschap en in de speltheorie is dit uitgewerkt tot de rationele-keuzetheorie (Von Neumann en Morgenstern 1944). In de rationele-keuzetheorie is rationeel gedrag gedefinieerd als de gedragskeuze die naar verwachting leidt tot de grootste opbrengst voor degene die kiest. Ik noem een keuze 'rationeel', als voldaan is aan de wetmatigheden van logica en statistiek<sup>1</sup>. Voor veel onderzoekers is rationaliteit de norm geworden voor het keuzegedrag van mensen.

### Irrationeel

*"De Verlichtingsdenkers wisten ook wel dat de gemiddelde mens tekort schiet voor dit ideaal. In de praktijk - gaven zij toe – wordt de Rede vaak overschaduwed door vooroordeel, emotie en magisch denken. Verlichtingsdenkers dachten graag in dualiteiten: de rationaliteit stond in sterk contrast tot de donkere en irrationele krachten van de aard van de mens. Ja, irrationaliteit werd beschouwd als een totaal andere manier van denken, een [unieke] vorm van fout redeneren."* (Boudry e.a. 2016, p. 86.). Inmiddels zijn er verscheidene voorbeelden gepubliceerd van situaties waarbij mensen zich systematisch, voorspelbaar niet-rationeel gedragen. Dat betreft onder andere economische keuzes, het oordeel over zichzelf, intuïtieve keuzes, en het testen van hypothesen. Dit heeft geleid tot grote wetenschappelijke belangstelling voor irrationaliteit. Maar: *"in tegenstelling tot de gebruikelijke opvatting, zijn onderzoekers op het gebied van intuïtieve keuzes (heuristics) en vooroordelen (biases), niet zo zeer geïnteresseerd om aan te tonen hoe irra-*

*oneel mensen zijn, maar wel om de psychologie van intuïtieve oordelen en keuzes te begrijpen."* (Kahneman 2000, p.682).

### Onzekere gedragskeuzes

Mensen leven in een veranderlijke en deels onzekere omgeving. Bovendien is er altijd te weinig informatie. Mensen kunnen nu eenmaal niet alle aspecten van de situatie, en niet alle keuze-alternatieven overzien. Ook de kosten en opbrengsten van die alternatieven zijn onzeker (Kahneman en Tversky 1973). *"Rationele keuzes betreffen twee gokken: een gok over de onzekere gevolgen in de toekomst, en een gok over onzeker voorkeuren in de toekomst."* (March 1978, p.587). Eerst presenteer ik veel voorbeelden van irrationeel keuzegedrag van mensen, en daarna bespreek ik de implicaties daarvan voor de 'aard van de mens'.

## 2. Irrationele gedragingen en illusies

Hier beschrijf ik gedragskeuzes en illusies van mensen die ik 'irrationeel' noem, omdat het onlogische of inconsequente keuzes of illusies zijn. Overigens zijn er veel meer voorbeelden van irrationele keuzes die aan deze voorwaarden voldoen.

### 2.1. Vooroordeel bij logisch redeneren

#### Formeel logisch redeneren - syllogismen

Aristoteles (*Analytica priora*) heeft principes geformuleerd voor correct logisch redeneren. Dat worden syllogismen genoemd. Een redenering bestaat uit 3 uitspraken:

1. Major premisse, bijvoorbeeld alle A is B (alle mensen zijn sterfelijk),
2. Minor premisse, bijvoorbeeld C is een A (Socrates is een mens),
3. Conclusie: dus C is B (dus: Socrates is sterfelijk).

Dit is een voorbeeld van een geldige (logische) redenering; de conclusie is geloofwaardig. Zolang de syllogismen inhouds-onafhankelijk zijn, is het toepassen van logica vrij simpel, maar als ze inhouds-afhankelijk zijn, redeneren mensen niet uitsluitend logisch, maar laten ze hun vooroordelen meespelen.

Hier worden de conclusies van redeneringen steeds vanuit rationele beslissingsregels beoordeeld. Bij het beoordelen van conclusies van syllogismen krijgen de beoordeelaars de instructies (1) ervan uit te gaan dat de premissen waar zijn, en (2) uitsluitend te beoordelen of de conclusies noodzakelijk uit de premissen

<sup>1</sup> Mijn begrip 'rationeel' is identiek aan 'logically rational' van Todd en Gigerenzer (2012, p. 15).

**De begrippen 'rationaliteit' en 'rationeel'.**

**Zelfstandig vs. bijvoeglijk naamwoord.** Mijn keuze is om de zelfstandige naamwoorden rationaliteit en irrationaliteit te vermijden, want deze begrippen kunnen niet gedefinieerd worden, en leiden niet tot toetsbare zinnen. Ik gebruik uitsluitend de bijvoeglijke naamwoorden 'rationeel' en 'Sirrationaliteit'; deze begrippen kunnen geoperationaliseerd worden.

**Gedrag of personen.** Ik spreek wel over 'rationele of irrationele keuzes (of gedragingen)', maar niet over 'rationele of irrationele personen' want dat zou inhouden dat al hun gedragingen rationeel of irrationeel zouden zijn – en dat kan niet empirisch worden vastgesteld.

**Abstract ideaal of feitelijk gedrag.** De vraag is: hoe hanteren we het begrip 'rationeel': (1) als het abstracte ideaal uit de rationele-keuzetheorie, of (2) als een of andere afgezwakte versie? Een expliciete keuze tussen deze begrippen is noodzakelijk om toetsbare uitspraken te formuleren. Ik kies ervoor om eerst expliciet een doel te formuleren, en vervolgens wiskundig of statistisch te onderzoeken welke gedragskeuze de grootste kans geeft op het behalen van dat doel, gegeven de bekende feiten. Voor die gedragskeuze gebruik ik het woord 'rationeel'.

volgen, en niet of de conclusies geloofwaardig zijn.

Er zijn veel andere voorbeelden.

- (1) alle mensen zijn sterfelijk, (2) Socrates is dood, dus (3) Socrates was een mens. Dit is een voorbeeld van een ongeldige redenering, maar de conclusie is wel geloofwaardig.
- (1) alle zoogdieren kunnen lopen, (2) walvissen zijn zoogdieren, dus (3) walvissen kunnen lopen. Dit is een voorbeeld van een geldige redenering, maar de conclusie is ongeloofwaardig. (De major premisse stemde niet overeen met de feiten.)

Er zijn veel voorbeelden van juiste en onjuiste redeneringen ( <https://en.wikipedia.org/wiki/Syllogism> ).

**Een *belief-bias* bij syllogismen**

Het is voor mensen moeilijker om syllogismen te beoordelen als zij emotioneel bij de premissen betrokken zijn, of als zij de conclusie beoordelen op basis van eerdere informatie. Een voorbeeld hiervan is (Revlin e.a. 1980):

- Premissen: Alle Russen zijn Bolsjewieken. Sommige Bolsjewieken zijn ondemocratische mensen.
- Welke van de volgende conclusies is logisch noodzakelijk waar:
  - a) Alle ondemocratische mensen zijn Russen.
  - b) Geen democratisch mens is Rus.
  - c) Sommige ondemocratische mensen zijn Rus.
  - d) Sommige ondemocratische mensen zijn geen Rus.
  - e) Geen van bovenstaande uitspraken is bewezen.

In dit voorbeeld is antwoord [e] de enige dwingend logische (= rationele) conclusie, maar de meeste proefpersonen kiezen [c]. Dat is geen logische, maar wel een geloofwaardige keuze. Revlin e.a. (1980) presenteren andere voor-

beelden; bij sommige daarvan stemmen de logische en geloofwaardige conclusies overeen, en bij andere juist niet. Sommige proefpersonen oordelen strikt logisch ('koel rationeel'), maar anderen verwerpen conclusies die strijdig zijn met hun eerdere informatie of overtuiging. Er is een conflict tussen logica en geloof (Evans e.a. 1983) of tussen rationele en intuïtieve conclusies als een proefpersoon een logische conclusie verwerpt. Dat laatste noemt men een geloof-voordeel (*belief-bias*) in het logisch redeneren (Revlin e.a. 1980, Evans e.a. 1983, Markovits en Nantel 1989). Religieus-gelovige proefpersonen vertoonden meer geloof-voordeel dan religieus-skeptische personen, ook op syllogismen die niet religieus betroffen (Pennycook e.a. 2013). Skeptische personen namen meer bedenktijd om een keuze te maken, die dan vaker rationeel uitviel dan bij niet-skeptische personen.

**2.2. Statistische gegevens****De denkfout van gokkers**

Een hardnekkige statistische denkfout is de 'denkfout van gokkers': na een aantal malen munt is de kans (veel) groter dat de volgende worp kop is. Dat is een misvatting: de kans op een reeks van 10 munt is even groot als de kans op een reeks 9 munt en daarna 1 kop. Veel gebeurtenissen in het leven zijn onafhankelijk van elkaar, en dan is de kans op een nieuwe gebeurtenis onafhankelijk van eerdere gebeurtenissen.

Een variant van de denkfout van gokkers vermeldde Laplace (1814). Veel aanstaande vaders hoopten op een zoon. Ze meenden dat in iedere maand ongeveer evenveel meisjes als jongens geboren zouden worden. Die mannen zagen met lede ogen dat er in de uitgerekende maand al verscheidene jongens geboren waren, voordat hun kind geboren werd, omdat ze (ten onrechte) meenden dat daardoor hun kans op een zoon afnam.

Op een roulettetafel aan het Casino van Monte Carlo was er op 18 augustus 1913 een uitzonderlijke reeks van 26 maal 'zwart'. Lang voordat de 26e maal bereikt was, werden de gokkers helemaal gek. Zij verloren miljoenen Franse franken met het gokken op 'rood'. Bij onderzoek in het laboratorium en in het casino bleek dat gokkers inderdaad volgens de denkfout van gokkers speelden, al was dit een klein effect (Croson en Sundali 2005). Ook als gokkers instructies krijgen over onafhankelijke kansen en over de denkfout van gokkers, bleven ze de denkfout van gokkers bedrijven (Beach en Swensson 1967).

#### Het 4-kaarten raadsel

Er zijn simpele raadsels die toch minder dan 10% van de mensen meteen oplost. Een beroemd experiment waarmee beperkingen in het logisch redeneren van mensen wordt aangetoond, is de Wason's selectie-taak, of het 4-kaarten raadsel (Wason 1968). We zien vier kaarten: een 3, een 8, een rode kaart en een bruine kaart. Boven de kaarten staat de claim: „Iedere kaart heeft een cijfer op één kant, en een kleur op de andere kant. Als een kaart een even getal heeft op één kant, dan is de andere kant van die kaart rood. Welke kaarten moet je omdraaien om te controleren of die claim juist is?” Dit lijkt een simpel probleem, maar als dit als een logisch raadsel wordt gepresenteerd (zoals hierboven), geeft minder dan 10% van de proefpersonen meteen het juiste antwoord. Dit experiment is vele malen gerepliceerd. De score werd niet verbeterd als de proefpersonen gestimuleerd werden 'alle tijd te nemen', of nadat ze ervaring hadden met de logische structuur van dit raadsel.

- Bij de zuiver abstracte presentatie geven de minste mensen (bijv. 10%) meteen het juiste antwoord.
- Als het probleem thematisch was, bijvoorbeeld steden en transportmethodes, gaf ongeveer 60% het juiste antwoord (Wason en Shapiro 1971).
- Het raadsel kon ook gepresenteerd worden als een moreel-thematisch raadsel. "Als iemand bier drinkt, moet hij minstens 18 jaar zijn." En vervolgens kaarten met op één kant een leeftijd, en op de andere kant drankjes. Dan scoort 75% meteen juist (Griggs en Cox 1982, Cosmides en Tooby 1992).

De conclusies hieruit waren dat het mensengebrein minder geschikt is om abstracte logische raadsels op te lossen, maar meer geschikt voor alledaagse raadsels met een morele of sociale lading.

#### Monty Hall: het 3-deuren-dilemma

In een life spelshow heeft één deelnemer gewonnen. Nu moet alleen nog zijn prijs bepaald worden. Hij heeft de keuze uit 3 deuren: achter één deur zit een auto, en achter de andere twee deuren zit een geit. Hij kiest één deur, bijvoorbeeld nummer 1. De spelleider (Monty Hall) vraagt hem of hij bij zijn keuze blijft, waarop de winnaar zegt bij zijn keuze te blijven. Vervolgens opent de spelleider, die weet achter welke deur de auto zit, één van de twee overblijvende deuren, waarachter (...) een geit blijkt te zitten. Vervolgens vraagt de spelleider hem nogmaals of hij bij zijn keuze blijft. Het is uit te rekenen dat de kans op de auto precies 1/3 is als hij bij zijn keuze blijft, en 2/3 als hij switcht naar de enige overblijvende deur. Bij switchen verdubbelt hij dus zijn kans. De enige rationele keuze is dus 'switchen'. Maar dit blijkt een contra-intuïtieve keuze te zijn, zelfs voor statistici, ook na lang nadenken (Selvin 1975a,b, vos Savant 1996, de Regt en Dooremalen 2015). Verreweg de meeste mensen blijven bij hun eerste (toevallige) keuze. Dat is een diepgewortelde neiging. Meer dan 1000 personen, waaronder gepromoveerde wiskundigen en professoren, waren het niet eens met de conclusie dat switchen de enige rationele keuze is, en zij waren daar emotioneel over (vos Savant 1996). Zelfs de wiskundige Paul Erdős (1913 – 1996) verwierp die conclusie, ook nadat hij het wiskundige bewijs ervoor gezien had. Hij gaf pas toe dat switchen de enige rationele keuze was na een computer-simulatie (wat raar is voor een wiskundige, Vazsonyi 2002).

#### Linda: de conjunctie denkfout

Voor een experiment kregen proefpersonen een korte beschrijving van Linda, en daarna 8 korte zinnen over Linda.

*Linda is een zeer slimme alleenstaande vrouw van 31 jaar, met een uitgesproken mening. Ze heeft een master in filosofie. Als student was ze diep betrokken bij discriminatie en sociale onrechtvaardigheid, en naam deel aan demonstraties tegen kern-energie.*

Welke van de volgende uitspraken is het meest waarschijnlijk?

1. Linda is onderwijzeres op een basisschool.
2. Linda werkt in een boekwinkel en gaat naar yogales.
3. Linda is betrokken bij de feministische beweging.
4. Linda is maatschappelijk werkster in de psychiatrie.
5. Linda is lid van de Bond van Vrouwen Stemmers.
6. Linda is kassière bij een bank.



7. *Linda is vertegenwoordiger bij een verzekeringsmaatschappij.*
8. *Linda is kassière bij een bank en actief in de feministische beweging.*

De proefpersonen moesten daarna die 8 zinnen rangschikken in opklimmende waarschijnlijkheid. Speciaal de zinnen [6] en [8] zijn interessant. Logisch noodzakelijk is [6] waarschijnlijker dan [8], maar 85 - 90% van de proefpersonen vond [8] meer waarschijnlijk dan [6]. Dat is een echte denkfout (Tversky en Kahneman 1983). Tversky en Kahneman hadden de korte beschrijving zó geconstrueerd dat de meeste proefpersonen op het verkeerde been gezet werden, en zij hadden de korte zinnen zó gekozen dat die denkfout zou blijken; dat was inderdaad gelukt. Hertwig en Gigerenzer (1999) gebruikten retorische trucs, zodat ze dit niet een denkfout maar een andere intelligente conclusie noemden, maar ik ben het niet met hen eens. Men kan alleen helder en toetsbaar over rationeel gedrag spreken, als men 'rationeel' helder omschrijft, en aan die heldere omschrijving vasthoudt. Ik ben het eens met Kahneman (2011, p. 164) dat we hier te maken hebben met flagrante schendingen van de waarschijnlijkheidslogica. Retorische trucs zijn gebruikelijk in juridische en politieke discussies. *"Ik vind de politieke stijl van debatteren niet gepast voor wetenschappelijke discussies, maar ik heb geleerd te accepteren dat de debatnormen in de sociale wetenschappen die politieke stijl niet verbieden. Vooral niet als grote kwesties aan de orde zijn, en het optreden van vooroordelen bij besluiten van de mens is een grote kwestie."* (Kahneman 2011, p. 164).

#### **Bevestigingsvooroordelen**

In het algemeen willen mensen liever hun vooroordeel bevestigd zien dan dat ze hun vooroordeel kritisch willen toetsen (Nickerson 1998). In een onderzoek naar het testen van hypothesen, formuleerden de meeste (80%) studenten uiteindelijk een foute hypothese, zij hadden de strategie gevolgd om hun hypothese steeds te bevestigen en niet te ontkrachten. Slechts 20% van de studenten formuleerden uiteindelijk de juiste hypothese; zij kwamen daarop door te proberen hun tussentijdse hypothesen te ontkrachten (Wason 1960). Dat leidde tot succes. Pogingen om een hypothese te bevestigen in plaats van te ontkrachten, wijzen op bevestigingsvooroordeel. De meeste mensen zoeken aanwijzingen om hun hypothese te bevestigen en maar zelden aanwijzingen die hun hypothese verwerpen.

#### **Misperceptie van random**

Mensen zijn onverbeterlijk: ze zien orde, ook waar geen orde is. Mensen menen dat voorvallen in clusters optreden – ook als dat niet het geval is. Tijdens de Tweede Wereldoorlog werd Londen bestookt met V1 en V2 'vliegende bommen'. De Londenaren meenden dat de bommen vooral in bepaalde gebieden vielen, maar dat werd niet bevestigd door latere statistische analyse van alle inslagen (Blanco 2017). Bij basketbal geloven veel spelers en toeschouwers in de 'hot hand', d.i. dat spelers episodes hebben dat onevenredig veel worpen raak zijn. Dat houdt in dat na een succesvolle worp de kans op een volgende succesvolle worp groter is. Dat blijkt niet het geval te zijn (Gilovich e.a. 1985). Mensen zien nu eenmaal regelmaat – ook als die er niet is.

#### **Diagnostische test voor zeldzame ziekte**

In het algemeen hechten artsen en patiënten veel waarde aan de uitslag van diagnostische testen voor ziektes. Maar diagnostische testen zijn niet 100% betrouwbaar. Doordat testuitslagen niet 100% juist zijn, geeft dit een probleem bij zeldzamen ziektes (Tu e.a. 1995). Stel: men heeft een test voor een ziekte die bij 1% van de bevolking voorkomt. Stel: die test geeft 10% vals-positief en 10% vals-negatief. Als men 1000 personen onderzoekt:

1. hebben 10 daarvan de ziekte en 9 van deze 10 krijgen een uitslag dat ze de ziekte hebben,
2. maar de overige 990 mensen hebben de ziekte niet, en van hen krijgt 10% (= 99) de uitslag dat ze de ziekte hebben.

Dus 108 mensen krijgen te horen dat ze de ziekte hebben, maar slechts 9 van hen (= 8,3%) hebben de ziekte in werkelijkheid. Vooral bij zeldzame ziektes krijgen te veel mensen de uitslag dat 'ze de ziekte hebben'. Diagnostische testen voor zeldzame ziektes hebben een beperkte waarde.

#### **Zijn mensen intuïtieve statistici?**

In een experiment konden proefpersonen 1 \$ winnen als ze zonder te kijken uit een pot met rode en witte snoepjes een rood snoepje pakt. Ze konden steeds kiezen tussen een kleine pot met 10 snoepjes en een grote pot met 100 snoepjes. De kleine pot bevatte één rood snoepje (= 10%), terwijl de grote pot tussen 5 en 9 snoepjes (= 5% - 9%) bevatte. Dit alles was bij de deelnemers bekend. De enige rationele keus was dus steeds de kleine pot. Toch maakte 82% van de proefpersonen één of enkele malen een niet-optimale keuze (Denes-Raj en Epstein 1994). De proefpersonen wisten dat ze niet-optimaal kozen, maar ze deden het toch.

Er is wel voorgesteld dat mensen zich gedragen als intuïtieve statistici (Peterson en Beach 1967, Cosmides en Tooby 1996). *“Als mensen voorspellingen doen of oordelen uitspreken over onzekere onderwerpen, volgen ze niet de waarschijnlijkheidsrekening of een statistische voorspellingstheorie. In plaats daarvan vertrouwen ze op een klein aantal intuïtieve keuzes, die soms leiden tot een redelijk oordeel en soms tot ernstige en systematische fouten.”* (Kahneman en Tversky 1973, p. 237). Rekenende statistici presteren beter dan intuïtieve statistici.

### Zelfs bij wiskunde-onderwijs

Ook wiskunde-studenten die een test voor wiskundige formules uitvoerden, maakten systematische fouten. Op de afzonderlijke vraagstukken formuleerde slechts 12% - 42% van de studenten het correcte antwoord, en veel studenten maakten dezelfde fouten (Clement e.a. 1981). *“Deze fouten zijn niet het gevolg van onzorgvuldigheid, maar eerder van zelf-gemaakte, stabiele en hardnekkige misvattingen over de betekenis van ‘variabele’ en ‘vergelijking’. Maar de begrippen ‘variabele’ en ‘vergelijking’ zijn zo fundamenteel dat ervaren wiskundigen zich nauwelijks kunnen voorstellen hoe zulke misvattingen kunnen blijven bestaan. [...] Zelfs na een semester of meer lessen in analyse, hebben veel studenten problemen om relaties in algebraïsche termen uit te drukken.”* (Clement e.a. 1981, p. 289).

## 2.3. Financiële keuzes

Economische modellen gaan uit van de rationele-keuzetheorie (zie hoofdstuk 4.2.). Deze modellen gaan uit van de Hypothese van een Goed-werkende Markt (Fama 1970): door de werking van de markt komt er ‘vanzelf’ een dynamisch evenwicht tussen vraag en aanbod, waardoor de ‘juiste’ prijs wordt bepaald.

### Verdelingsspelen

Er is een spelsituatie waarbij proefpersonen een keuze maken tussen een aantal alternatieven voor verdeling van geld tussen zichzelf en een ander (Messick en McClintock 1968, McClintock 1972, 1978). Er zijn systematische verschillen tussen mensen in de verdelingskeuzes die ze maken. Maar bij de onderzochte groepen koos ongeveer 60% van de proefpersonen voor een ongeveer gelijke verdeling, terwijl ze zelf meer hadden kunnen nemen dan de ander. Dit wordt een prosociale keuze genoemd (**sociale waarde oriëntatie** wordt verder besproken in hoofdstuk 4.2.). Volgens de rationele-keuzetheorie is dit irrationeel gedrag.

Er zijn allerlei spelsituaties waarin de deelnemers geld kunnen verdelen tussen zichzelf en anderen (hoofdstuk 4.2.). Het meest frequente patroon is dat men bereid is wat geld op te geven voor een faire verdeling. Dat gold onder andere in het Ultimatum-spel, het Dictator-spel en openbare-voorzieningspelen (Güth e.a. 1982, Kahneman e.a. 1986). Dit patroon is ook gevonden bij 15 kleinschalige niet-westerse volken, maar met grote variatie tussen de volken (Henrich e.a. 2005). Ook waren spelers bereid geld op te geven om een speler af te straffen die unfair voordeel nam in het *third party punishment game* (Fehr en Fischbacher 2004). Maar volgens de rationele-keuzetheorie is dit alles irrationeel gedrag.

### Afkeer van verlies

Mensen hechten aan hun bezit, en zij balen onevenredig als zij bezit kwijtraken. Als mensen iets van een bepaalde geldwaarde verloren hadden, moesten zij zeggen hoeveel geld dat verlies zou compenseren. In veel onderzoek werd het verlies gecompenseerd door ongeveer tweemaal de geldwaarde (Kahneman e.a. 1990, 1991).

In speciale situaties voelt verlies extra pijnlijk. In Duke University (Noord-Carolina, USA) is er jaarlijks een grote basketbal-wedstrijd. Er zijn veel meer belangstellende supporters dan plaatsen in de sporthal. Daarom worden de beschikbare plaatsen onder de belangstellenden verloot. Na die loting komt er ieder jaar spontaan een veiling van entree-tickets. Maar de gelukkige winnaars van die loterij willen hun ticket helemaal niet verkopen: de gemiddelde vraagprijs was 14 maal de aankoopprijs (Carmon en Ariely 2000).

Mensen hebben asymmetrische gevoelens bij verlies en winst. Volgens de rationele-keuzetheorie zou er geen verschil zijn tussen deze keuzes, maar toch kiezen mensen anders. Dit geldt algemeen: voor opbrengsten van geld (fictief of echt), voor de prijs van lotjes, en voor de keuze van interventies bij een dreigende epidemie van een dodelijke ziekte. De heritabiliteit voor de score op testen voor het afkeer van verlies is 0,49 – 0,69 (dus middelgroot tot groot), en voor testen met winst is deze 0,33 (middelgroot, Simonson en Sela 2011).

## 2.4. Groepsvooroordelen

### Conformeren aan de groep

Solomon Asch (1951, 1956) heeft beroemde experimenten gedaan over het conformeren aan het groepsoordeel. De proefpersonen zaten in een groep waarvan de andere leden stiekem geïnstrueerd waren een evident fout oordeel uit te spreken over een waarneming

(hoofdstuk 6.3.). Dan ging in 37% van de testen de proefpersoon mee met het foute groepsoordeel. Van de proefpersonen ging 5% altijd mee met het groepsoordeel, en 25% nooit. In het algemeen passen veel proefpersonen hun mening aan aan de mening van anderen in hun omgeving, zodat de meningen meer overeenstemmen; dat heet *'attitude alignment'* (Davis en Rusbult 2001). Mensen passen hun mening sterker aan, naarmate er een betere onderlinge verstandhouding is.

### Impliciet vooroordeel

Discriminatie is het maken van onderscheid tussen mensen op basis van criteria die volgens de heersende opinie geen rol spelen of mogen spelen voor het relevante onderwerp. De meeste mensen vinden nu discriminatie op basis van ras, geslacht of seksuele voorkeur verwerpelijk, en ze hebben er een hekel aan om van dergelijke discriminatie beticht te worden. Als we rustig de tijd voor onze keuzes hebben, zijn die goed-doordachte keuzes behoorlijk politiek-correct. Maar sociale keuzes worden ook beïnvloed door onbewuste voorkeuren. Ook mensen die expliciet discriminatie afkeuren, discrimineren toch in hun feitelijke gedrag (Greenwald en Banaji 1995). Greenwald e.a. (1998) hebben een test ontwikkeld om onbewuste voorkeuren meetbaar te maken. Daarbij moeten proefpersonen snel keuzes maken tussen combinaties van begrippen. Soms stemt die combinatie overeen met een eerdere voorkeur (bijvoorbeeld 'bloem' en 'prettig') of juist niet (bijvoorbeeld 'spin' en 'prettig'); dat zijn respectievelijk compatibele en niet-compatibele combinaties. Bij incompatibele combinaties is de gemiddelde reactietijd 100 - 230 ms (milliseconden) langer. Deze test heet de Impliciete-associatietest (*implicit association test*, IAT). Er bestaan verscheidene varianten van deze test waarmee allerlei vooroordelen getest kunnen worden, zoals over etniciteit ('ras'), land, geslacht, leeftijd en seksuele voorkeur. De uitkomsten van de IAT zijn voor veel mensen confronterend: deze mensen verwerpen discriminatie, en toch worden ze met de IAT betrappt op onbewuste discriminatie. Soms oordeelt men ten gunste van de eigen groep (blanken steeds gunstig over blanken) en soms ten gunste van een sociaal bovenliggende groep (dat Afro-Amerikanen en hispanics gunstig oordelen over blanken). Mahzarin Banaji erkent dat ook zijzelf deze onbewuste vooroordelen heeft. *"Wij hebben ontdekt dat gewone mensen, inclusief wijzelf, negatieve associaties koesteren tegen bepaalde groepen op "impliciete" meetschalen van vooroordeel, zelfs als zij naar eer en geweten zeggen dat ze niet bewust dergelijke vooroordelen hebben."*

(Potier 2004). Hiermee is aangetoond dat we (= ongeveer iedereen) tegen onze expliciete bedoeling in, onderhuids discriminerende vooroordelen hebben.

### "Feiten schieten terug"

Het is niet alleen dat mensen vasthouden aan eigen of groepsideeën. Het is zelfs zo dat veel mensen juist sterker in hun oorspronkelijke idee gaan geloven als er contra-evidentie komt. Dat is onderzocht rond de berichtgeving in de Irak-oorlog tegen Saddam Hoessein (hoofdstuk 6.3., Nyhan en Reifler 2010). Dit noemden Nyhan en Reifler het *'backfire effect'*. Later bleek dat het *backfire effect* zwakker was en minder reproduceerbaar dan Nyhan en Reifler claimden (Wood en Porter 2019, Swiren-Thompson e.a. 2020).

### Sociale projectie - illusie van consensus

Mensen denken niet alleen dat hun eigen opvattingen superieur zijn, maar ze denken zelfs dat de meeste mensen het 'eigenlijk' met hen eens zijn; dat noemt men sociale projectie of de illusie van consensus (Allport 1924, Wallen 1943, Krueger 1998). Studenten die toegaven fraude te plegen bij examens, verwachtten dat ook veel anderen zouden frauderen (Katz en Allport 1931). Veel mensen denken dat de meeste anderen dezelfde keuzes zouden maken en dezelfde attitudes zouden hebben als zijzelf (Ross e.a. 1977, Marks 1984). Of mensen nu lid zijn van de meerderheidsgroep of een minderheidsgroep, ze blijven geloven dat de meerderheid hun mening deelt (Krueger en Clement 1997). Ook als proefpersonen expliciet informatie krijgen over de illusie van consensus, blijven ze die illusie toch vertonen (Krueger en Clement 1974, geciteerd in Mullen e.a. 1985). Mensen vertonen meer sociale projectie naar de *in-group* dan naar de *out-group*, maar dit effect is groter in het laboratorium dan in het echte leven (Robbins en Krueger 2005). Het treedt ook op bij financieel analisten (Williams 2013). In een groot overzicht van 115 publicaties over de illusie van consensus vond men gemiddeld een klein tot middelgroot effect ( $r = 0,31$ , Mullen e.a. 1985).

Mensen zoeken samenhang in de mening van zichzelf en groepsleden, en als die samenhang er niet is, maken ze hem in gedachte. De illusie van consensus wordt gekarakteriseerd door de uitspraak *"Eigenlijk zijn alle wel-denkende mensen het met me eens."* De illusie van consensus wordt ook verwoord in het lied 'Imagine' van John Lennon: *"You may say I'm a dreamer / But I'm not the only one / I hope someday you'll join us / And the world will be as one."*

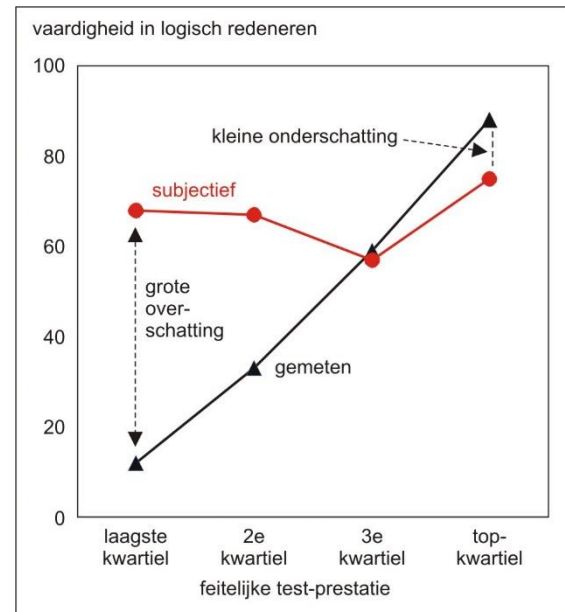
Eeuwenlang werd de illusie van consensus versterkt doordat men alleen informatie vernam van personen of organisaties die hetzelfde geloof of dezelfde politieke opvatting als men zelf had. Via 'sociale media' vernemen veel mensen nu vooral meningen en berichten die met hun eigen vooroordelen overeenstemmen. "Sociale media zoals Facebook [...] werken op het uitgangspunt om mensen te geven wat ze willen [...] en zo hun vooroordelen te versterken." (Gross 2017, p. R1091).

## 2.5. Cognitieve vooroordelen

### 2.5.1. Illusie van superioriteit

#### Illusie van superioriteit

In het algemeen denken mensen dat ze in veel opzichten superieur zijn aan andere mensen (Hoorens 1995). Dat geldt bijvoorbeeld voor intelligentie, rijvaardigheid en mensenkennis. Mensen menen dat zij een hogere positie in de sociale rangorde hebben dan hun werkelijke positie. Dat gold al voor jongens en meisjes van 8 - 11 jaar (Boulton en Smith 1990). In de USA oordeelden meer dan 800.000 leerlingen van de middelbare school (subjectief) over hun leiderschapscapaciteiten (College Board Survey 1976-1977). Van hen meende 70% dat ze bovengemiddelde kwaliteiten hadden, terwijl slechts 2% meende dat hun leiderschapskwaliteiten onder gemiddeld waren. Op de vraag of ze goed met anderen konden opschieten, antwoordde 80% bovengemiddeld, en slechts 0,5% beneden gemiddeld; zelfs 25% meende in het hoogste percentiel te zitten. Dat is een overschatting. De illusie van superioriteit wordt gekarakteriseerd door de zin "Iedereen is beter dan het gemiddelde van zijn groep." ... (Heine en Hamamura 2007). De illusie van superioriteit is in detail onderzocht. De vaardigheid van proefpersonen in gevoel voor humor, logisch redeneren en grammaticale vaardigheden is gescoord met een test. Vervolgens werd de proefpersonen gevraagd welke score zij verwachtten, en hoe goed zij zich op dat onderdeel beoordeelden. Steeds was het patroon hetzelfde: proefpersonen in het laagste kwartiel hadden een grote overschatting van hun capaciteiten, en proefpersonen in het hoogste kwartiel hadden een kleine onderschatting van hun capaciteiten <sup>2</sup> (figuur 1, Marks 1984, Kruger en Dunning 1999). De zwakste proefpersonen hadden dus geen idee hoe zwak ze eigenlijk waren. De zwakste proefpersonen hadden een sterke illusie van superioriteit, en de beste proefper-



Figuur 1. De score voor logisch redeneren: het percentage juiste items voor de kwartielgroepen. Getoond worden de gemeten score en de **subjectieve inschatting** (gegevens van Kruger en Dunning 1999). De zwakste groepen geven een grote overschatting van hun prestaties. De beste groep geeft een kleine onderschatting van zijn prestaties. Andere onderwerpen en andere publicaties vertonen een gelijkaardig beeld.

sonen niet. Dit is vaak gerepliceerd. Dat gold ook voor examenresultaten (Ehrlinger e.a. 2008). De zwakste proefpersonen misten de competentie om hun zwakte in te zien. Dat treedt ook op bij artsen in opleiding, waar dit reden voor ongerustheid is (Hodges e.a. 2001).

### 2.5.2. Self-enhancement

In allerlei situaties claimen mensen dat ze meer weten en meer kunnen dan ze in feite weten en kunnen. Mensen schrijven hun successen toe aan de eigen vaardigheden en inspanningen, en ze schrijven hun mislukkingen toe aan externe factoren: dat is *self-enhancement* (of de *self-enhancing bias* (Heider 1958). *Self-enhancement* is inmiddels in honderden publicaties beschreven.

#### Invloeden op self-enhancement

Om te onderzoeken wat de waarde van *self-enhancement* veroorzaakt, is de score op dit vooroordeel verder onderzocht.

<sup>2</sup> Dat noemt men het Dunning-Kruger effect (Kruger en Dunning 1999, Dunning 2011).

Tabel 1. De grootte van de *self-enhancement* bij allerlei volken (gegevens van Mezulis e.a. 2004, Heine en Hamamura 2007). (hiertoe is Cohen's *d* (pag. 15) omgerekend tot een correlatiecoëfficiënt)

volk	<i>self-enhancement</i>
Afro-Amerikanen	0,54
Oost-Europa en Rusland	0,53
Afrikanen	0,52
Indianen	0,48
Euro-Amerikanen	0,47
China en Korea	0,46
Canada	0,44
Australië en Nieuw Zeeland	0,43
Asian Amerikanen	0,39
Hispanic Amerikanen	0,35
UK	0,30
India	0,26
West-Europa (niet UK)	0,15
Polynesië	0,09
Japan ( <b>negatief</b> )	- 0,15

**Volken.** Er zijn grote verschillen tussen volken (tabel 1). Bij de meeste volken wordt een grote *self-enhancement* gevonden ( $r > 0,4$ , Mezulis e.a. 2004, Heine en Hamamura 2007). De hoogste waarden worden gevonden bij Afrikanen, Afro-Amerikanen en Oost-Europeanen. Ook hoge waardes komen voor bij Euro-Amerikanen en indianen. Matige waarden vinden we bij West-Europeanen. Bij Japanners vinden we negatieve waarden (*self-critical bias*, Heine en Hamamura 2007).

**Leeftijd.** De *self-enhancement* is in het westen het grootst bij kinderen van 8 – 11 jaar (de jongste onderzochte groep) en bij mensen boven de 55 jaar (Mezulis e.a. 2004).

**Eerdere ervaringen.** Als proefpersonen eerdere opdrachten succesvol hadden uitgevoerd, ging dat gepaard met een toename in *self-enhancement* (Miller en Ross 1975).

**Het probleem.** Bij gemakkelijke of alledaagse problemen denken de meeste mensen dat ze beter dan het gemiddelde zijn, maar bij lastige of uitzonderlijke opdrachten denken veel mensen dat ze slechter dan het gemiddelde scoren (Moore 2007).

**Medische condities.** Mensen met depressie vertonen lage waarden van *self-enhancement* en mensen met ADHD juist hoge waardes (tabel 2).

Er is voorgesteld dat de *self-enhancement* een *human universal* zou zijn (Heine e.a. 1999, Mezulis e.a. 2004), maar dat is onjuist, want de waarde van *self-enhancement* varieert tussen volken en met de medische toestand.

Tabel 2. De grootte van de *self-enhancement* bij westerlingen met psychiatrische aandoeningen (gegevens van Mezulis e.a. 2004). (hiertoe is Cohen's *d* omgerekend tot een correlatiecoëfficiënt)

Aandoening bij Westerlingen	<i>self-enhancement</i> (r)
Depressie	0,10
Angststoornis	0,22
ADHD	0,27

Er is nog geen erfelijkheidsonderzoek naar *self-enhancement* gedaan. Daardoor is het nog onbekend in welke mate erfelijkheid of de omgeving bijdraagt tot *self-enhancement*. Wel is opmerkelijk dat in het westen jonge kinderen hoog scoren op *self-enhancement*.

### Correlaties met *self-enhancement*

Op basis van een literatuur-onderzoek concludeerden Taylor en Brown (1988) dat *self-enhancement* gepaard gaat met geestelijke gezondheid, maar een latere analyse van dit materiaal kon deze conclusie niet bevestigen (Colvin en Block 1994). Integendeel, bij longitudinaal onderzoek aan studenten bleek dat grotere *self-enhancement* gepaard ging met slechtere sociale vaardigheden en slechtere psychische aanpassing 5 jaar voor, en 5 jaar na de test voor *self-enhancement* (Colvin e.a. 1995). *Self-enhancement* ging gepaard met narcisme, en met minder welzijn, en niet met betere studieresultaten (Robins en Beer 2001).

### 2.5.3. Niet-realistisch optimisme

#### Niet-realistisch optimisme

Proefpersonen hebben geschat hoe groot de kans was op prettige of vervelende voorvallen voor zichzelf en voor de bevolking. De meeste proefpersonen menen dat zij een grotere kans hebben op prettige voorvallen dan de totale bevolking, en een kleinere kans op vervelende voorvallen (Marks 1951, Irwin 1953, Kirscht e.a. 1966). "*Zij verwachten dat anderen, maar niet zichzelf, het slachtoffer van pech worden. Dergelijke ideeën geven niet alleen een hoopvolle visie op het leven, maar zij zijn ook een oordeelsfout, die we niet-realistisch optimisme noemen.*" (Weinstein 1980, p. 806). Dit is meer in detail onderzocht (Weinstein 1984). Van 10 medische aandoeningen (zoals een hartaanval, suikerziekte, alcoholisme of zelfmoord) en 2 ongewenste voorvallen (auto-ongeluk en beroofd worden) schatten mensen de kans dat dit hen zal overkomen. Voor alle voorvallen meenden de mensen dat voor henzelf

die kans kleiner was dan voor de totale samenleving. Dit is niet-realistisch optimisme. Men is ook gevraagd waarom zij dat meenden: door hun gedrag, erfelijkheid, ziektegeschiedenis of omgevingsfactoren. Zij gaven geen afdoende verklaringen voor hun optimisme. Individuele *bungee jumpers* menen dat zij minder gevaar lopen dan de gemiddelde  *jumper* (Middleton e.a. 1996). Niet-realistisch optimisme gaat gepaard met een grote illusie van invloed (*illusion of control*, Langer 1975, Weinstein 1980, Harris 1996, sectie 2.5.6.).

**Oorzaken van optimisme.** Optimisme en pessimisme zijn besproken bij persoonlijkheid (hoofdstuk 3.4.). De heritabiliteit van optimisme en pessimisme varieert tussen 0,25 en 0,36, en is dus middelgroot (Plomin e.a. 1992, Mosing e.a. 2009). In hoeverre eerdere ervaringen invloed hebben op optimisme, is onbekend.

**De gevolgen van optimisme.** Er is veel gespeculeerd en weinig gemeten over de gevolgen van optimisme/pessimisme. Kahneman (2011) suggereerde dat optimisme de 'motor van het kapitalisme' is. Zuckerman (2001, p. 184) speculeerde dat optimisme evolutionair voordelig was, en pessimisme nadelig. In het algemeen rapporteren optimistische mensen minder lichamelijke en psychische ziektes dan pessimistische mensen, en verlopen hun aandoeeningen gunstiger, maar het is de vraag wat hier oorzaak en gevolg is. In biologische evolutie is het aantal overlevende nakomelingen relevant. Empirisch onderzoek is nodig om te bepalen of optimisten dan wel pessimisten meer overlevende nakomeling krijgen, en waardoor dit veroorzaakt wordt.

#### 2.5.4. Illusie van samenhang

##### Het *halo-effect*

Als iemand een eerste indruk over een ander heeft, heeft hij de neiging latere indrukken aan te passen aan de eerste indruk. Mensen hebben de neiging om prettige personen gunstige eigenschappen toe te schrijven, zoals schoonheid, competentie en goedheid. En omgekeerd schrijven ze minder prettige mensen minder gunstige eigenschappen toe (Thorndike 1920, Dion e.a. 1972, Landy en Sigall 1974, Nisbett en Wilson 1977). "Mooi, goed en waar gaan samen." Dit wordt het '*halo-effect*' genoemd, omdat de voorkeurs-persoon als het ware een stralenkrans (een *halo*) om zijn hoofd krijgt. Dit is een variant op het bevestigings-oordeel. Mensen maken een consistent positief of consistent negatief oordeel over een ander. Als men eigenschappen van mensen leest, hecht men meer waarde aan de eigenschappen die het eerst genoemd zijn (Kahneman 2011, p.

82). Het *halo-effect* uit zich ook in voorkeuren voor, of afkeren van bepaalde politieke of religieuze opvattingen (hoofdstuk 6.3.). Een extreme variant hiervan is het zwart/wit-denken of '*splitting*'. *Splitting* is een van de diagnostische criteria voor het borderline syndroom (DSM-IV 1994). Mensen zoeken samenhang in eigenschappen van anderen, en als die samenhang er niet is, maken ze hem in gedachte.

##### Het coherentie-effect

Het blijkt dat mensen hun herinnering van voorvallen zo aanpassen dat een coherent geheel ontstaat. De besluitvorming tijdens en na rechtszittingen is bestudeerd. Daar hebben we te maken met de tegengestelde opvattingen van de aanklager en van de advocaat van de verdachte, en uiteindelijk met de uitspraak van de rechter. Om te beginnen bleek dat in gespeelde rechtszittingen het vooroordeel van de spelers afhing van de rol (aanklager of advocaat) die ze toevallig gekregen hadden. Dat vooroordeel bleef bestaan als de spelers de uiteindelijke uitspraak moesten voorspellen, en ook als ze geld kregen voor een juiste voorspelling (Engel en Glöckner 2013). Maar het bleek dat tijdens en na de rechtszitting de betrokkenen hun mening bijstelden, zodat deze dichter bij de uiteindelijke uitspraak kwam; dat is het coherentie-effect (Holyoak en Simon 1999, Simon e.a. 2001, Simon 2004). De deelnemers hadden geen correcte herinnering over hun aanvankelijke standpunt, dus ze hadden hun geheugen aangepast, zonder het te weten. Mensen zoeken samenhang in gebeurtenissen, en als die samenhang er niet is, maken ze hem in gedachte.

#### 2.5.5. Illusie van validiteit

##### Illusie van validiteit

De eerste cognitieve illusie die Daniel Kahneman ontdekte, was de illusie van validiteit. Als dienstplichtige in het leger van Israël had hij de taak om met een collega de leiderschapskwaliteiten van kadetten te beoordelen op basis van gedragsobservaties terwijl die kadetten een lastige groepsopdracht uitvoerden. Hij kwam met zijn collega tot een eenduidig samenhangend oordeel over de leiderschapskwaliteit van de afzonderlijke kadetten. Dat oordeel was een voorspelling over het toekomstig functioneren van die kadetten, en dat oordeel bepaalde de carrière van de kadetten. Om de paar maanden kregen ze feedback over het verband tussen hun oordeel en het functioneren van de kadetten verder in hun opleiding. Het bleek dat hun 'deskundige voorspelling' nauwelijks beter

was dan toeval (Kahneman 1973). *“Toen gebeurde er iets opmerkelijks. Het overzicht van ons eerder falen zou ons vertrouwen in ons oordeel over de kandidaten hebben moeten schokken, maar dat deed het niet. [...] Ik verzor een term voor onze ervaring: de illusie van validiteit.”* (Kahneman 2011, p. 211).

### **Deskundigen: intuïtie versus berekening**

Hier geeft ik voorbeelden dat de intuïtie van deskundigen faalde, waar statistische bewering wel tot relevante voorspellingen leidde.

**Eenentwintigen (*blackjack*)** is een kaartspel dat velen beschouwen als een kansspel. Bij traditioneel spel is eenentwintigen inderdaad een kansspel en is de winstverwachting voor het casino 0,5% - 1,4%. Echter: door systematisch bij te houden welke kaarten reeds gespeeld zijn ('kaartentellen') kan men 'het Casino verslaan'. Enkele wiskunde-studenten, waaronder Don Schlesinger, hadden hiermee zoveel succes, dat ze na 1975 een casino-verbod kregen, en dat kaartentellen in casino's verboden werd.

**Aandelenhandel.** Het is de vraag of aandelenhandel een kansspel is, of dat deskundigheid hier een grote rol speelt. Door valsspelen (gebruik van voorkennis) kan men wel voorspelbaar winst maken op de aandelenmarkt. Verscheidene jaren was het een jaarlijkse gebeurtenis in Nederland dat topmensen uit de banken- en zakenwereld op de nationale televisie een beleggingsadvies gaven. Het jaar daarna werd het resultaat daarvan gepresenteerd. Dat viel tegen: deze deskundigen faalden ieder jaar weer. John Maynard Keynes, de beroemdste econoom uit de 20<sup>e</sup> eeuw, heeft ook in aandelen gehandeld met ups en downs, waarbij hij bijna failliet is gegaan. Maar Don Schlesinger heeft de rekenregels die hij bij kaartentellen toepaste, ook gebruikt bij aandelenhandel. Een computer berekende de winstverwachting van afzonderlijke aandelen en kocht razendsnel de beste. Don Schlesinger werd hierdoor rijk.

### **De intuïtie van deskundigen**

Onderzoekers zoals Daniel Kahneman en Amos Tversky letten vooral op de vooroordelen (*bias*) en snelle, intuïtieve keuzes (heuristiek) van deskundigen en niet-deskundigen. Een andere onderzoeker daarentegen, Gary Klein, was overtuigd van de kwaliteit van beslissingen door deskundigen. Na veel lange discussies hebben Kahneman en Klein overeenstemming bereikt dat in voorspelbare situaties deskundigen sneller en beter kunnen beslissen (Kahneman en Klein 2009). Iemand kan voldoende vaardigheid verwerven als hij werkt in *“een omgeving die zo regelmatig is dat hij voorspelbaar is”* en als hij de gelegenheid

heeft *“om die regelmaat te ontdekken door lange praktijk ervaring”* (Kahneman 2011, p. 240). Er zijn verschillende kennisgebieden.

1. Sommige kennisgebieden zijn extreem regelmatig. Dat geldt meestal voor de werking van een digitale computer en de banen van planeten. Daardoor kan men zonsverduisteringen over veel jaren in detail voorspellen. Hier kan men het oordeel van de deskundigen vertrouwen.
2. Sommige kennisgebieden zijn regelmatig maar complex. Dat geldt bijvoorbeeld voor schaken. Door lange training kan men hierin kampioen worden, maar een goed computerprogramma verslaat de wereldkampioen.
3. In dit opzicht is de kunstwereld bijzonder. Of een schilderij authentiek is, en door welke schilder het gemaakt is, wordt op het oog beoordeeld door deskundigen met veel ervaring, een hoog prestige en een groot ego. De oordelen van de grootste 'deskundigen' worden vaak gecorrigeerd door natuurwetenschappelijk onderzoek aan schilderingen.
4. Sommige kennisgebieden zijn enigszins regelmatig. Dat geldt bijvoorbeeld voor eenentwintigen, aandelenhandel, personeelsselectie of psychiatrische diagnose. De intuïtie van deskundigen faalt in deze gebieden. Alleen als deskundigen gebruik maken van statistische evaluatie of korte vragenlijsten (en hun intuïtie onderdrukken!), kunnen zij hun voorspellingen verbeteren (Schulberg e.a. 1985, Kahneman 2011).
5. Bij sommige kennisgebieden zijn er zoveel relevante variabelen dat alleen een computer, maar niet een mens, dit kan overzien. Dan is de oplossing *'big data'*. Dat geldt bijvoorbeeld voor GWAS (*genome-wide association studies*).
6. Bij sommige kennisgebieden is er nog zoveel onbekend dat voorspellingen - hetzij door de intuïtie van deskundigen of door de rekenkracht van computers - te onzeker zijn. Dat geldt bijvoorbeeld voor het gedrag van mensen of dieren in een nieuwe situatie, oorlogsvoering, juridische procedures, verkiezingsstrijden, of lange-termijn weervoorspellingen.

### 2.5.6. De illusie van invloed (*illusion of control*)

#### Experimenten naar de illusie van invloed

Ellen Langer (1975)<sup>3</sup> heeft verscheidene experimenten uitgevoerd, waaruit zij concludeerde dat mensen in sommige situaties ten onrechte menen dat zij invloed hebben. Voor een experiment had de experimentator lotjes van een loterij verkocht voor 1 \$. Er waren twee groepen: sommige proefpersonen konden zelf een lotje uitzoeken, terwijl andere proefpersonen een lotje toegewezen kregen. Later werden de proefpersonen benaderd door dezelfde experimentator met een verhaal dat hij het lotje wilde terugkopen, en hoeveel geld de proefpersoon dan voor het lotje moest hebben. Proefpersonen uit de niet-keuze-groep vroegen gemiddeld 1,96 \$ voor hun lotje, maar proefpersonen uit de keuze-groep vroegen gemiddeld 8,67 \$. Dus zij hechtten irrationeel meer waarde aan het lotje dat ze zelf gekozen hadden.

De illusie van invloed is getest in een experiment waarbij studenten moesten proberen een geluid van de computer te beëindigen door de 'juiste' cijfercombinatie in te voeren, maar in feite had hun gedrag geen invloed op de duur van het geluid. Toch meende 77% van de proefpersonen dat ze een methode gevonden hadden om de toon te stoppen, en velen van hen waren zeker van hun zaak (Matute 1995, hoofdstuk 10.2.).

#### Causale misattributies

In een experiment kregen de proefpersonen de opdracht de toetsencombinatie te achterhalen waarmee ze een 'beloning' op een computerscherm kregen. Maar in werkelijkheid was er geen verband tussen de gekozen toetsen en de beloning. Als de computer zo geprogrammeerd was, dat beloningen frequenter waren (ongeacht de keuze van de proefpersoon), hadden meer proefpersonen de illusie van invloed (Jenkins en Ward 1965, Langer en Roth 1975). In het algemeen maken mensen causale attributies, dat wil zeggen: zij beoordelen temporele verbanden als causaal (hoofdstuk 10.2). Dan komen ook causale misattributies voor, ofwel de illusie van causaliteit. De illusie van invloed is een causale misattributie. Proefpersonen met symptomen van depressie verto-

nen minder de illusie van invloed dan proefpersonen zonder die symptomen<sup>4</sup> (Alloy en Abramson 1979).

#### Correlaties met de illusie van invloed

Er wordt wel beweerd dat een sterke illusie van invloed gunstige gevolgen zou hebben in emotioneel, cognitief en motivationeel opzicht. De illusie van invloed zou het gevoel van eigenwaarde vergroten, maar de illusie van invloed gaat ook gepaard met bijgeloof en pseudowetenschap (Matute e.a. 2011, Blanco 2017). Zoals verwacht, hebben mensen met gokverslaving vaak een grote illusie van invloed.

### 2.5.7. Irrationele invloed van de situatie

Het komt voor dat iedereen het erover eens is dat bepaalde factoren geen enkele causale invloed kunnen hebben op het resultaat van een keuze. Toch blijkt dat die factoren het feitelijk keuzegedrag wel beïnvloeden.

#### *Mind set, priming*

Stel: mensen moeten inschatten hoeveel mensen een groep bevat, of hoeveel vogels in een zwerm. Dan hangt hun schatting af van wat kort te voren gebeurd is. Voor een experiment hadden Kahneman en Tversky een speciaal Rad van Fortuin gemaakt dat alleen op de cijfers 10 en 65 kon stoppen. Ze draaiden het rad voor een groep proefpersonen, en vroegen hen het getal op te schrijven. Vervolgens vroegen ze de bijvoorbeeld hoeveel Afrikaanse landen lid van de Verenigde Naties zijn. De uitslag van het rad van fortuin had grote invloed op de schatting: na de uitslag '10' was de gemiddelde schatting 25 landen, en na de uitslag '65' wel 45 landen (Tversky en Kahneman 1971). Dit toont een bizarre eigenschap van onze hersenen, die zich ook uit in *priming* (Meyer en Schvaneveldt 1971). *Priming* is het effect dat blootstelling aan een bepaalde stimulus selectief responsies op andere stimuli bevordert. Dat kunnen zintuigelijke, semantische, conceptuele of affectieve stimuli zijn. Het is bizar dat het presenteren van een stimulus die grootte impliceert, invloed heeft op het inschatten van de grootte van iets anders dat daar niets mee te maken heeft.

#### Irrationele 'ankers'

De prijs die mensen willen betalen voor goederen of diensten, hangt mede af van factoren

hun keuze geen enkele invloed had, scoorden toch 13% – 21% van de proefpersonen met depressie dat ze invloed hadden.

<sup>3</sup> Deze Ellen Langer is de auteur van het boek *Mindfulness* (Langer 1989).

<sup>4</sup> De score van de depressieve proefpersonen werd 'verrassend nauwkeurig' *'surprisingly accurate'* genoemd, maar in experimenten waarin



die iedereen 'eigenlijk' irrelevant vindt. Studenten in de USA moesten eerst de twee laatste cijfers van hun persoonsnummer opschrijven. Vervolgens werd hun gevraagd wat ze wilden betalen voor 6 verschillende goederen (zoals een draadloos toetsenbord en wijn). Daarna werd berekend wat het verband was tussen de laatste cijfers van het persoonsnummer en de prijzen die geboden werden. Het is bizar, maar de correlaties tussen deze waarden varieerden tussen 0,32 en 0,52 (dus middelgroot tot groot, Ariely e.a. 2003). Dit is een voorbeeld van 'priming' (zie ook sectie 2.5.7.). De algemene interpretatie hiervan is dat een voorval op enig moment invloed heeft op de inschatting van latere voorvallen. Door het eerste voorval zijn mensen in een toestand gekomen die nog narwerkt. Dat noemt men 'ankers'.

#### **'Mere exposure effect'**

Bij keuzes hebben mensen vaak een voorkeur voor het bekende. Als proefpersonen moeten kiezen tussen nonsens-woorden of tussen Chinese karakters, dan kiezen ze de woorden of karakters die eerder het meest voorgekomen waren. Dat is het 'mere exposure effect' (Zajonc 1968). Als een stimulus herhaaldelijk voorgekomen was, wordt die stimulus alleen al daardoor meer gewaardeerd (Zajonc 2001). Op zich is het mere exposure effect verstandig. Immers, als men de keuze heeft tussen een bekende en een onbekende stimulus, dan is het een goede gok om de bekende stimulus te kiezen als men daar tenminste geen negatieve ervaringen mee gehad heeft. Al is het wat bizar dat dit ook optreedt bij nonsens-woorden. Het exposure effect is ook onderzocht in een gesimuleerd prisoner's dilemma (hoofdstuk 4.2.). De proefpersoon speelde herhaaldelijk het prisoner's dilemma, maar – zonder dat de proefpersoon het wist – bepaalde de experimentator en niet de opponent het bod. Als een opponent herhaaldelijk coöperatief leek, was er een sterk positief exposure effect, maar als de opponent de proefpersoon herhaaldelijk leek te verraden, was er geen of een zwak exposure effect (Swap 1977).

#### **Problem solving set**

Een groep proefpersonen kreeg instructies om een lastig probleem op te lossen. Voor dit lastige probleem was er een redelijk complexe oplossing die de proefpersonen aangeleerd hadden. Vervolgens kregen ze gelijksoortige problemen, die volgens de aangeleerde complexe wijze opgelost konden worden, maar ook op een simpele manier. Proefpersonen die eerst de complexe oplossing geleerd hadden, gebruikten vooral de complexe oplossing.

Maar proefpersonen die die complexe oplossing niet aangeleerd hadden, gebruikten vooral de simpele oplossing (Luchins 1942). Het gebruik van een aangeleerde complexe oplossing heet een 'problem solving set' (Luchins 1942). Er is een klein percentage proefpersonen (in de tabel 14%) die de problem solving set niet vertonen. Het optreden van de problem solving set hangt niet af van de opleiding, leeftijd of IQ (Luchins 1942). Ook bij schaakproblemen bleek het gevolg van de problem solving set. Een eerder aangeleerde oplossingsstrategie verhinderde het gebruik van een simpelere oplossing: "goede gedachten blokkeren betere gedachten" (Bilalic e.a. 2008). Overigens is het gebruik van een problem solving set op zich verstandig; want het is een plausibele gok om te beginnen met een beproefde methode, in plaats van steeds nieuwe methodes te ontwerpen en onderzoeken

#### **2.5.8. Voorspelbaar irrationeel gedrag**

Er zijn veel voorbeelden van opdrachten waarbij de meeste mensen de foute (irrationele) optie kiezen. Een beroemd voorbeeld is het volgende:

- Een setje van een tafeltennisbatje met een tafeltennisbal kost 1,10 €.
- Een tafeltennisbatje is 1 € duurder dan een tafeltennisbal.
- Hoe duur is dan een tafeltennisbal?

De meeste mensen zeggen snel dat een tafeltennisbal dan 0,10 € kost. En zonder het te controleren blijven ze daarbij. Hoewel het controleren ervan simpel is, hetzij getalsmatig of met 2 vergelijkingen met 2 onbekenden. Maar snel intuïtief beslissen en verder niet controleren is typisch iets wat de meeste mensen doen. Terwijl het evident is dat een tafeltennisbal in dit voorbeeld 0,05 € kost.

Wason (1968) heeft het 4-kaartenprobleem gemaakt, Selvin (1975) heeft het 3-deuren probleem (Monty hall) geformuleerd, en Tversky en Kahneman (1983) hebben het 'Linda-probleem' geformuleerd. Al deze onderzoekers hadden goede en foute oplossingen in gedachte. Maar zij wisten zoveel van de werkelijk bestaande mensen, dat ze het probleem zo geformuleerd hadden dat ze verwachtten dat verscheidene proefpersonen een foute keuze zouden maken. Dat deden veel proefpersonen inderdaad.

In sectie 2 zijn veel voorbeelden getoond dat veel of de meeste proefpersonen irrationele keuzes maken. Daarom noemde Dan Ariely (2009) zijn boek 'Predictably irrational'.

## 2.6. Ethische dilemma's

Er zijn verscheidene ethische gedachtenexperimenten geformuleerd. Dergelijke experimenten kunnen worden verwoord in termen van het aantal personen die sterven, of die gered worden. De keuzes van de proefpersonen hangen af van de verwoording, en minder van het aantal doden (Petrinovich en O'Neill 1996).

### Het trolley-probleem

Een beroemd ethisch dilemma is het 'trolley-probleem', dat in verscheidene varianten voorkomt.

1. De standaardversie van het probleem is het volgende (Foot 1967). Een onbemand treinstel rijdt bergaf op de rails. Als de trein rechtdoor rijdt, worden 5 mensen gedood. Je hebt de mogelijkheid om een wissel om te zetten; dan wordt slechts één persoon gedood, en niet 5. Wat doe je?
2. De dikke-man-variant (Thompson 1976). Ook hier rijdt een treinstel een berg af. Als je niets doet, rijdt de trein 5 mensen dood. Je staat met een dikke man op een brug over de rails. De enige manier om de trein te stoppen is de dikke man op de rails te duwen. Wat doe je? Varianten hierop zijn dat de dikke man een schurk is, of dat je de dikke man eerste moet doodsteken, voordat je hem op de rails kunt gooien.
3. De dikke-man-wissel-variant (Costa 1987). Ook hier rijdt een treinstel een berg af. Als je niets doet, rijdt de trein 5 mensen dood. Je staat bij een wissel naar een omleiding. Als je de wissel omzet, rijdt de trein een dikke man dood, en komt daardoor tot stilstand. Dan red je het leven van 5 personen. Wat doe je?
4. Varianten hierop zijn dat de betrokkenen verwanten of bekenden van je zijn.

De rationele keuze is altijd minder doden te kiezen boven meer doden. Maar wat mensen in feite zeggen te kiezen, hangt af van de situatie. Men zet gemakkelijker een wissel om dan dat men een mens van een brug duwt. Men duwt een mens gemakkelijker van een brug dan dat men een mens doodsteekt. Naarmate een potentieel slachtoffer dichterbij de beslissers staat (verwant of bekend), zal de beslissers eerder besluiten dit slachtoffer te sparen. De keuzes die mensen zeggen te maken, zijn eerder emotioneel en instinctief dan rationeel.

### Het transplantatie-probleem

Thompson (1985) heeft een ander ethisch dilemma geformuleerd: het transplantatie-probleem. Een transplantatiechirurg heeft 5 patiënten die ieder een verschillend orgaan nodig hebben, terwijl ze zonder transplantaties snel

zullen overlijden. Er komt een gezonde, jonge reiziger langs voor een gezondheidscontrole. Bij de controle blijkt dat de organen van deze reiziger geschikt zijn voor de 5 patiënten. De chirurg kan de organen uitnemen, en daardoor de reiziger doden, zonder juridisch risico. Vind je dat de chirurg één persoon mag doden om 5 levens te redden? De rationele keuze is één leven op te offeren om 5 levens te redden, maar dat is niet wat de meeste mensen zeggen te kiezen. Het is kennelijk de aard van de mens dat mensen moeilijker actief één mens opofferen dan 5 mensen laten sterven. Of mensen willen niet denken dat ze zelf in een situatie kunnen komen, dat ze willekeurig opgeofferd worden voor 5 onbekenden.

## 2.7. Het geheugen

### Falend geheugen

Mensen vertrouwen vanzelfsprekend op hun eigen geheugen, al blijkt bij onderzoek dat het geheugen nogal eens faalt. Proefpersonen kregen filmpjes te zien, bijvoorbeeld van auto-ongelukken. Daarna werd hen gevraagd wat ze zich herinnerden. Na suggestieve vragen rapporteerden proefpersonen voorvallen die ze niet waargenomen konden hebben, en dat foute 'feit' werd in het geheugen vastgelegd (Loftus 1975). Het was bij juridisch onderzoek al lang bekend dat ooggetuigen van voorvallen verschillende, en soms strijdige, verslagen gaven (Loftus 1979). "... *onze herinneringen worden opgevat [...] als voortdurende, steeds veranderende interacties tussen verbeelding en geschiedenis.*" (Loftus en Ketcham 1994, p. 269).

Op 28 januari 1986 ontplofte het Amerikaanse ruimteveer Challenger kort na de lancering. De dag erna vroegen onderzoekers aan 44 studenten psychologie hoe en waar zij dat nieuws vernomen hadden. Na 2,5 jaar vroegen de onderzoekers aan dezelfde studenten hoe en waar zij het nieuws vernomen hadden; toen herinnerde 40% zich andere details dan de dag na het voorval, en deels aantoonbaar foute details (Neisser en Harsch 1992). Door suggestie kan men het 'geheugen' van mensen veranderen. Dan kunnen die mensen in detail die foute 'herinnering' beschrijven (Loftus en Pickrell 1995).

### Het achteraf-oordeel (*hindsight bias*)

Mensen passen bovendien onbewust hun geheugen in hun eigen voordeel aan. Voordat president Nixon van de USA in 1972 een bezoek zou brengen aan China en Rusland, was voor een experiment aan studenten gevraagd wat zij voorspelden dat er zou gebeuren bij deze bezoeken, en hoe zeker zij waren van

deze voorspelling. Enige tijd na dit bezoek werd dezelfde studenten gevraagd welke voorspelling zij zich herinnerden en met hoeveel zekerheid. Als de voorspelling uitgekomen was, claimden zij ten onrechte grotere zekerheid. En als de voorspelling niet uitgekomen was, claimden zij ten onrechte grotere onzekerheid (Fischhoff en Beyth 1975). De proefpersonen veranderden dus hun geheugeninhoud in hun eigen voordeel. Achteraf meenden proefpersonen dat zij meer wisten dan in werkelijkheid (Fischhoff 1975). Door de *hindsight bias* krijgen mensen te veel vertrouwen in hun oordelen, en dreigt 'tunnelvisie' te ontstaan (Roese en Vohs 2012). "*Wat het achteraf-oordeel extra funest maakt, is dat wij allen het herkennen bij anderen, maar niet bij onszelf.*" (Thaler 2015, p. 22). Ook in sectie 2.7. wordt getoond dat mensen hun geheugeninhoud aanpassen in hun eigen voordeel.

### 3. Rationaliteit

#### 3.1. Testen voor rationeel denken

Er is inmiddels veel empirisch onderzoek gedaan aan allerlei irrationele gedragingen en illusies. Daarom konden er verscheidene testen ontwikkeld worden om het vermogen tot logisch, rationeel en analytisch denken te meten.

##### Syllogisme-testen

Bij syllogistische testen is correcte logische deductie de bedoeling. Voor een onderzoek naar de *belief-bias* in syllogistisch redeneren hebben Markovits en Nantel (1989) een lijst van 24 syllogismen gemaakt, en deze hebben zij zelf en ook anderen gebruikt (Sá e.a. 1999). Er is ook een andere syllogisme-test ontworpen met 8 vraagstukken: 2 waren logisch en geloofwaardig, 2 logisch en ongeloofwaardig, 2 onlogisch en geloofwaardig en 2 onlogisch en ongeloofwaardig (De Neys en Franssens 2009). Daartoe is de *Belief Bias Syllogistic Reasoning Task* met 5 syllogistische problemen ontworpen (Toplak e.a. 2011). De score op deze test correleert middelsterk met die op de CRT3 (zie onder,  $r = 0,36$ ) en met IQ (WAIS,  $r = 0,35$ ).

##### Het meten van irrationele keuzes Cognitieve Reflectie Testen

Toen er veel gegevens gekomen waren over het irrationeel gedrag van mensen, kwam er behoefte aan een meetinstrument over hoe rationeel of irrationeel mensen zijn. Van sommige vragen was inmiddels bekend dat de

meeste mensen intuïtief de foute keuze maken. Shane Frederick (2005) heeft 3 van dergelijke problemen samengevoegd tot de Cognitieve Reflectie Test (CRT3). De CRT3 is moeilijk: op deze 3 items was de gemiddelde score 16% goed (Toplak e.a. 2014). Intelligente mensen scoren hoger op de CRT3: de correlaties tussen de score of de CRT3 en de score op een intelligentietest (*Wonderlic Personnel Test*) en op een test voor schoolrijpheid (SAT) zijn middelgroot (respectievelijk 0,43 en 0,46, Frederick 2005). De scores op de CRT3 correleerden middelsterk met de scores of de *Numerical Ability Test* ( $r = 0,44$ , Welsh e.a. 2013). De heritabiliteit voor de score op de CRT3 is groot (0,61, Simonson en Sela 2011).

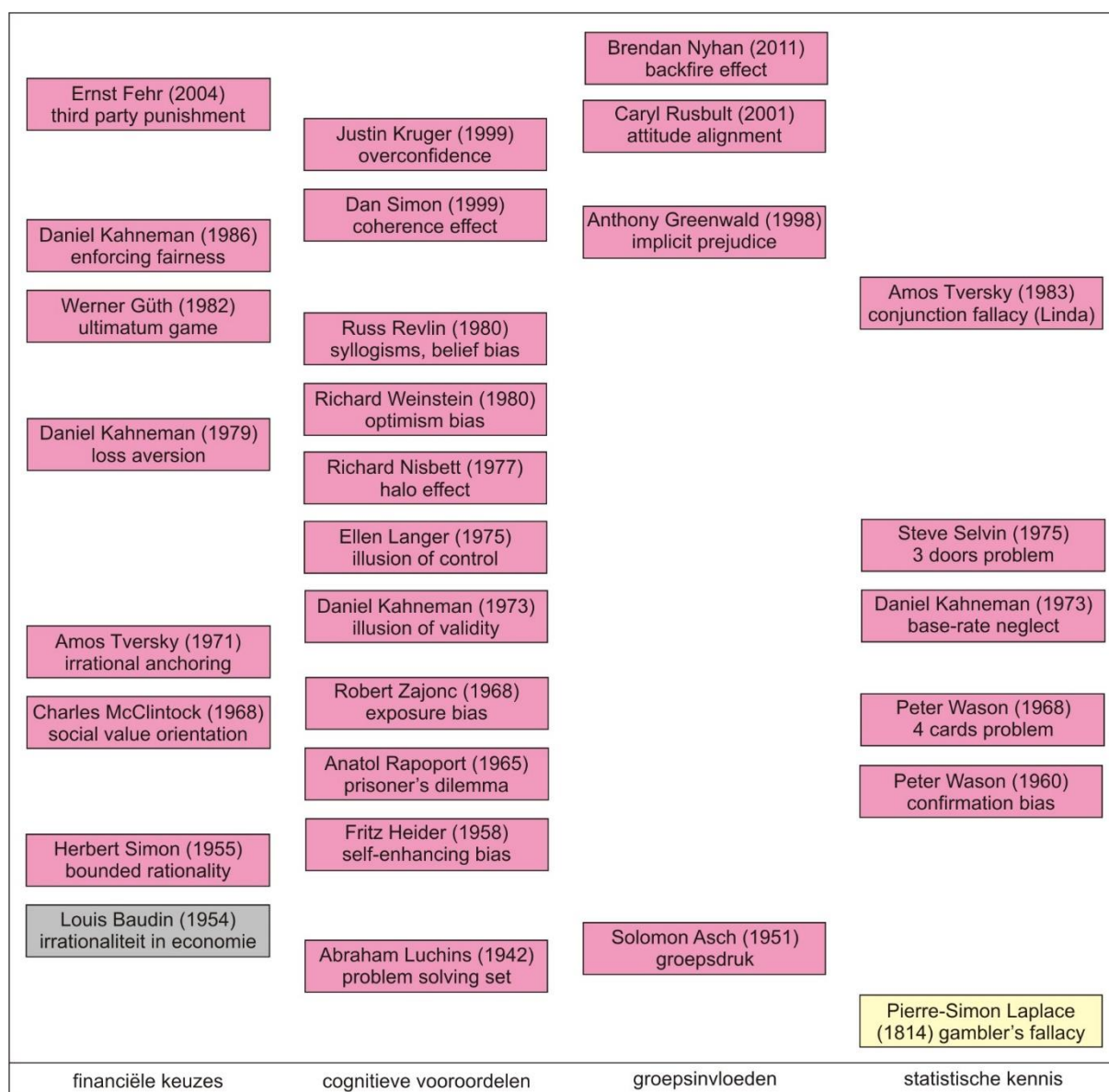
De 3 vraagstukken van de CRT3 werden op universiteiten behandeld, en door die voorkennis konden studenten op deze test goed scoren. Aan het *Massachusetts Institute of Technology* (MIT) scoorde 48% van de studenten alle 3 items goed, aan Princeton 26%, aan Harvard 20% maar aan University of Toledo (Ohio, USA) slechts 5%.

Testen om te meten hoe irrationeel mensen zijn, zijn verder ontwikkeld.

- Er is een CTR4 ontworpen met 4 nieuwe problemen. Deze is samengevoegd met de CTR3 tot een CTR7. De score op de CTR7 correleerde middelsterk met IQ (WAIS,  $r = 0,50$ ) en met *belief bias syllogistic reasoning* ( $r = 0,57$ , Toplak e.a. 2014).
- Uit allerlei publicaties over irrationele gedragingen zijn 15 issues samengevoegd tot een *Composite Heuristics-and-Biases Task* (Toplak e.a. 2011). Op sommige issues, zoals de *gambler's fallacy*, scoorden de meeste mensen (92%) correct, maar op andere issues, zoals *conjunction* (Linda) slechts 19%. Deze test correleerde middelsterk met de CRT3 ( $r = 0,42$ ).

Vervolgens is de *Belief Bias Syllogistic Reasoning Task* en de *Composite Heuristics-and-Biases Task* samengevoegd tot de *Rational-Thinking Composite Cognitive Ability Measure*, die sterker correleerde met de CRT3 ( $r = 0,49$ , Toplak e.a. 2011).

Het zou mooi zijn als de betrokken onderzoekers overeenstemming konden bereiken over één test die (1) zo goed mogelijk het vermogen tot koel analytisch redeneren meet, en ook (2) een score voor de invloed van vooroordeel op de uitkomst van een redering.



Figuur 2. Verscheidene onderzoekers en denkers over irrationeel gedrag van mensen. Geel: wiskundigen; grijs: economen; roze psychologen.

### 3.2. De rationaliteitsdiscussie

#### 'Denkfouten'?

Toen er publicaties kwamen dat mensen zich ook systematisch, voorspelbaar niet-rationeel gedragen, leidde dat tot opwinding. Veel auteurs verzetten zich tegen het idee dat de mens als het Rationele Dier onttroond zou worden. Er ontstond een fel rationaliteitsdebat (Cohen 1981, 1982, Tversky en Kahneman 1981, Gigerenzer 1991, Lopes en Oden 1991, Kahneman en Tversky 1996, Tetlock en Mellers 2002, Leron en Hazzan 2006, Ariely 2009, Thaler 2015). Sommige deelnemers aan dit debat ontkenden dat mensen zich systematisch irrationeel zouden gedragen, maar zij bevestigden dat deze afwijkende denkvarianten

andere vormen van intelligentie zouden zijn (Hertwig en Gigerenzer 1999). Proefpersonen van wie de keuzes strijdig waren met logica, wiskunde of statistiek, zouden geen denkfout maken. Integendeel: de onderzoekers die de testen ontworpen hadden, zouden een denkfout gemaakt hebben.

Critici vroegen zich af op welke gronden de onderzoekers meenden dat zij 'goed' redeneerden, en de proefpersonen 'fout'. "... we zouden willen dat onze conclusies over de toepasbare normen gebaseerd zijn op de keuzes van de cognitief meest competente mensen, en niet op de keuze van de meerderheid." (Stanovich 1999, p. 61). Er zijn goede redenen dat de onderzoekers 'goed' redeneerden, en de proefpersonen 'fout', want gedragskeuzes volgen

de regels van logica, wiskunde en statistiek worden vooral door intelligente mensen gemaakt (Stanovich 1999).

Wason, Selvin, Tversky en Kahneman wisten voldoende van de werkelijk bestaande mensen om testen te formuleren waarmee ze het gebrek aan logica en rationaliteit bij de werkelijk bestaande mensen konden ontmaskeren. Dat is gelukt.

#### Het einde van de rationaliteitsdiscussie

Inmiddels is de rationaliteitsdiscussie verstomd om de volgende redenen.

- Er zijn inmiddels veel voorbeelden voor voorspelbaar keuzegedrag gepubliceerd dat niet volgens de regels van logica, wiskunde en statistiek verloopt (figuur 2).
- De theorie dat er verschillende processen zijn voor intuïtieve en rationele beslissingen, is dominant geworden (sectie 4.).
- Gedragskeuzes volgens de regels van logica, wiskunde en statistiek worden vooral door intelligente mensen gemaakt (Stanovich 1999).
- De lijst van verschillende rationaliteiten is inmiddels ontmoedigend lang (zie tekstkader 'Rationaliteiten').

### 4. Twee denksystemen

#### 4.1. Systeem 1 en systeem 2 - en systeem 0

Er is voorgesteld dat twee processen een rol spelen in het 'denken' (Evans 2008).

1. Systeem 1 maakt snelle en 'gemakzuchtige' keuzes. Het is bij dieren en mensen werkzaam. Het is evolutionair oud en bevat eerdere leerinhouden. Het werkt grotendeels onbewust en is automatisch.
2. Systeem 2 maakt trage en beredeneerde keuzes. Het komt vooral bij mensen voor <sup>5</sup>.

Het draagt bij tot logisch redeneren en denken in hypothesen. Het wordt beperkt door de capaciteit van het werkgeheugen.

Het onderscheid tussen een snel, intuïtief cognitief systeem en een traag rationeel systeem wordt nu breed geaccepteerd (Wason en Evans 1975, Evans e.a. 1983, Epstein e.a. 1992, Stanovich 1999, Stanovich en West 2000, Kahneman 2011).

Echter, neurowetenschappers weten dat er nog snellere, onbewuste processen zijn: de reflexen. (Dat noem ik systeem 0, hoofdstuk 3.1.) Tabel 3 geeft een overzicht van deze 3 systemen.

#### 4.2. Mensen: intuïtief versus rationeel

##### Intuïtief handelen

Intuïtief handelen en analytisch oordelen hebben voor- en nadelen. *"Sommige psychologen hebben in het algemeen een positieve visie op intuïtie en zij beschouwen dit als een pure cognitieve aanwinst die leidt tot onbewuste 'sprongen' naar ontdekkingen. Dergelijke voordelen worden vaak geciteerd in de geschiedenis van wiskunde, wetenschap, kunst en de geesteswetenschappen."* (Hammond 1996, p. 85).

Maar er is ook een negatief oordeel over handelen op intuïtie. *"Volgens de negatieve visie op intuïtie, is het cognitief proces dat 'uitkomt op plausibele maar voorlopige conclusies zonder grondige analyse' meestal (zo niet altijd) niet alleen fout, maar ook misleidend overtuigend, zowel voor de producenten van de conclusies als voor de ontvangers ervan. Niemand kan de wetenschappelijke literatuur over sociale psychologie van de 60er tot en met de 80er jaren lezen, zonder de conclusie te trekken dat intuïtie een gevaar is, een proces dat niet vertrouwd kan worden. Dit proces is niet alleen inherent besmet met vooroordelen, maar de personen die het toepassen, zijn overmoedig en soms arrogant."* (Hammond 1996, p. 88).

Tabel 3. Schematisch overzicht van reflexmatig, intuïtief en analytisch oordelen en handelen, en het denken in 2 systemen (of 3).

automatisch handelen	cognitie / denken	
reflexen	intuïtief handelen (en denken)	analytisch denken (rationeel)
razendsnel (systeem 0)	snel (systeem 1)	traag (systeem 2)
vooral erfelijk	erfelijk en aangeleerd	vooral door onderwijs, cultuur
onbewust	min of meer bewust	bewust
dieren en mensen		vooral bij mensen

<sup>5</sup> Als dieren met 'inzicht' handelen (hoofdstuk 3.5.), zou dat dan volgens systeem 2 zijn.

### Rationaliteiten

**Rationeel.** In de rationele-keuzetheorie is een gedragskeuze rationeel als deze naar verwachting leidt tot de grootste opbrengst voor degene die kiest. Ik noem een keuze 'rationeel', als voldaan is aan de wetmatigheden van logica en statistiek. Voor het begrip 'rationeel' wordt hier niet gelet op de inhoud van de gedragingen of de omgeving: het is 'content-free'. Ik gebruik het woord 'rationeel' alleen in deze betekenis.

**Andere rationaliteiten.** Toen het duidelijk werd dat mensen ook gedragskeuzes maken die afwijken van de rationele keuzes, wilde men die alternatieve keuzes toch 'rationeel' noemen, omdat het woord 'irrationeel' te beledigend klonk (Moldoneanu en Langer 2002). De volgende varianten van gedrag worden in de wetenschappelijke literatuur ook 'rationeel' genoemd:

- 'begrensde rationaliteit' (Simon 1955),
- 'beperkte rationaliteit' (March en Simon 1958),
- 'situatie-afhankelijke rationaliteit' (Long 1958),
- 'proces-rationaliteit' (Edelman 1960),
- 'adaptieve rationaliteit' (Cyert en March 1963, Polonioli 2016),
- 'geselecteerde rationaliteit' (Winter 1964),
- 'posterior rationaliteit' (Hirschman 1967),
- 'spel-rationaliteit' (Farquharson 1969),
- 'minimale rationaliteit'; (Cherniak 1981),
- 'ecologische rationaliteit' (Gigerenzer en Todd 1999, Boudry e.a. 2016), dit wordt in mijn boek 'intelligentie' genoemd.
- 'sociale rationaliteit' (Chase e.a. 1998),
- '*Philosophy/psychology, Economic and Evolutionary Biology rationality*' (Kacelnik 2006),

Het is een raadsel waarom men al deze varianten per sé 'rationaliteit' wil noemen. Ik laat een analyse van deze 'rationaliteiten' graag over aan een ander.

Twee varianten van rationaliteit zijn in 2017 populair: logische rationaliteit (Kahneman) en ecologische rationaliteit (Gigerenzer). In dit hoofdstuk spreek ik uitsluitend over logische rationaliteit. Wat adaptieve of ecologische rationaliteit genoemd wordt, valt samen met de verschillende intelligenties van dieren en mensen (hoofdstuk 3.5.).

### Pascal over wiskunde en intuïtie

De eerste vermelding van een intuïtief cognitief systeem versus een rationeel wiskundig systeem vond ik bij de wiskundige Pascal (1669). In het verschil tussen de wiskundige en de intuïtieve geest.

*“Bij de ene [i.e. de wiskundige geest] zijn de principes evident, maar zij staan ver af van de dagelijkse praktijk, zodat het moeite kost je hoofd in die richting te wenden, omdat je het niet gewend bent; maar zodra je het doet, al is het maar een beetje, dan zie je de principes volledig, en je zou wel een volslagen warhoofd moeten zijn om uit principes die zo overduidelijk zijn dat ze je bijna onmogelijk kunnen ontgaan, de verkeerde conclusies te trekken. Maar bij de intuïtieve geest behoren de principes tot de dagelijkse praktijk en zijn voor alle ogen zichtbaar. Je hoeft je hoofd niet om te wenden en jezelf ook geen geweld aan te doen. Het gaat er alleen om de juiste kijk te hebben; maar dit moet je ook wel hebben, want de principes zijn zo subtiel en talrijk, dat het bijna onmogelijk is dat er niet enige aan je aandacht ontsnappen. [...]”*

*Daarom komt het zelden voor dat wiskundigen intuïtief zijn en intuïtieve geesten wiskundigen, want wiskundigen willen deze intuïtieve dingen*

*wiskundig benaderen en maken zich belachelijk omdat ze met definities gevolgd door principes willen beginnen, wat bij deze vorm van denken niet de juiste aanpak is.”* (Pascal en De Graaff 1997).

### Redeneren, analytisch oordelen

Per definitie is logisch nadenken het meest logische alternatief. Logisch nadenken heeft geleid tot het succes van de eerste filosofen, wetenschappers en uitvinders (Hammond 1996, p. 89). Als een team wetenschappers en technici astronauten naar de maan wil brengen en veilig terughalen, is rationeel, analytisch redeneren de methode om dit tot stand te brengen – en niet intuïtie. Als wetenschap of techniek desondanks incidenteel faalt, is er discussie of er sprake was van te weinig analyse (d.i. voorbarig intuïtief vertrouwen op analyse), dat iemand een denkfout gemaakt heeft, of pure pech.

De praktijk van medische diagnose toont het belang van het flexibel gebruiken van intuïtie en analytische oordelen. Als een ervaren arts een patiënt met een nieuwe klacht ziet, kan hij één van twee intuïtieve oordelen hebben: (1) het is waarschijnlijk dit-of-dat, of (2) dit moet ik verder onderzoeken. Voor een arts is het altijd de gok of hij vertrouwt op zijn eerste indruk, of

dat hij nader onderzoek doet (Eva 2004). Met hoeveel onzekerheid kan en wil een arts leven?

### Intelligent vs. rationeel

De rationaliteitsdiscussie gaat over het denken van mensen. Maar ik ben breder geïnteresseerd in processen bij dieren en mensen. Daarom is het keuzegedrag van dieren en mensen het onderwerp van mijn onderzoek. Voor een heldere bespreking is het noodzakelijk rationeel en intelligent gedrag <sup>6</sup> te onderscheiden (Baron 1985, Lopes en Oden 1991, Hurley en Nudds 2006, Kacelnik 2006, Todd e.a. 2012, Stanovich e.a. 2012). *“Wat beschouwen we als menselijke rationaliteit: redeneerprocessen die uitgaan van inhouds-vrije formele logica, of redeneerprocessen die ontworpen zijn om adaptieve problemen op te lossen?”* (Gigerenzer en Hug 1992, p. 127). Maar ik zou zeggen: *“Wat beschouwen we als rationeel gedrag: (1) gedrag op basis van denkprocessen volgens formele logica, of (2) gedrag op basis van denkprocessen die door natuurlijke selectie gevormd zijn <sup>7</sup>, doordat ze overleven en voortplanten van de actor of zijn verwanten bevorderde?”* Een verhandeling kan alleen helder zijn als de begrippen ‘intelligent’ en ‘rationeel’ consequent en goed-geoperationaliseerd gebruikt worden.

**Intelligent.** Ik heb ‘intelligent gedrag’ omschreven als gedrag dat de kans op evolutionair voordelige gevolgen waarschijnlijker maakt (hoofdstuk 3.5.). Gardner (1983, 1993) heeft 8 verschillende intelligenties of vaardigheden voorgesteld. Ik heb een variatie op de intelligenties van Gardner voorgesteld voor de intelligenties van dieren. Voor een vergelijking met rationeel gedrag is vooral abstracte intelligentie relevant. Abstracte intelligentie betreft *‘het vermogen om ideeën en abstracties te begrijpen en te gebruiken’* (Thorndike 1920). Abstracte intelligentie betreft het maken van het onderscheid gelijksoortig/verschillend, het omgaan met aantallen, en categorisatie. Bij mensen valt hieronder het afleiden van logische verbanden (deductie), logica, wiskunde en kansberekening. Er zijn testen ontwikkeld om de verschillende intelligenties van mensen te meten. De intelligenties van dieren moeten nog geoperationaliseerd worden.

**Rationeel.** Het woord ‘rationeel’ wordt in twee contexten gebruikt.

- In de logica wordt ‘rationeel’ gebruikt voor de dwingend logische keuze.

- In de rationele-keuzetheorie uit de economie is een keuze ‘rationeel’ als deze de kans op winst maximaal maakt. Strikt genomen kan men alleen een ‘rationele keuze’ definiëren als alle feiten, alle alternatieven en de kosten en opbrengsten van die alternatieven bekend zijn – en dat is nooit het geval.

Rationaliteit is een abstract logisch principe om gedragskeuzes te beoordelen. *“We zijn dit hoofdstuk gestart met het doel de verschillen tussen intelligentie en rationaliteit te onderzoeken. We eindigden met het inzicht dat intelligentie een natuurproduct is dat geslepen is op de slijpsteen van individuele en evolutionaire ervaring. We bouwen kunstmatige intelligentie met het doel [de hardware, software en ontwikkeling van menselijke intelligentie] te begrijpen. [...] Aan de andere kant is rationaliteit zozeer een artefact van de mens dat we nooit spreken over kunstmatige rationaliteit.”* (Lopes en Oden 1991, p. 220).

## 5. Evolutie van irrationeel keuzegedrag

### 5.1. Rationeel en irrationeel gedrag van dieren

#### Denken en gedragen

Gigerenzer en Goldstein (1996) meenden dat mensen ‘snel en vruchtbaar’ denken, maar ik meen dat ook dieren snel en nuttig **handelden**, voordat er wezens waren die konden redeneren. *“Als de mens dezelfde zintuigen heeft als de lagere dieren, dan moeten zijn intuïties ook hetzelfde zijn.”* (Darwin 1871, p. 36). Gigerenzer concludeerde dat mensen het principe hanteerde van ‘pak het beste’ <sup>8</sup>, maar ook veel dieren kiezen vaak wat het beste lijkt. Dit wordt ook ‘springen naar conclusies’ genoemd (Kahneman 2011).

#### Intelligent gedrag van dieren

Ook dieren maken keuzes in een onvoorspelbare en soms gevaarlijke omgeving (Real en Caraco 1986). Dieren vertonen complexe, intelligente gedragingen, waarbij ze vooruitzien en rekening houden met sociaal-complexe situaties. Dieren leren van eerdere ervaringen. Ze verwachten dat in een situatie dezelfde effecten optreden die ze eerder waargenomen hebben. Dat verloopt ‘gewoon automatisch’. In een gegeven situatie maken dieren snel een

<sup>6</sup> Voor redenen vermeld in hoofdstuk 7.1. vermijd ik de zelfstandige naamwoorden rationaliteit en intelligentie.

<sup>7</sup> Het woord ‘adaptief’ heeft al genoeg schade aangericht (hoofdstuk 3.1.).

<sup>8</sup> Strikt genomen, kan men alleen na een analyse weten welke keuze de beste is.

gedragskeuze (systeem 1). *“Rationeel redeneren is geen richtsnoer voor dieren, en ook niet voor kinderen, en ook niet voor de meeste mensen in hun dagelijkse acties en conclusies. Zelfs filosofen worden hierdoor niet geleid; zij doen in hun actieve leven hetzelfde als het gewone volk en worden door dezelfde principes beheerst.”* (Hume 1748). Ik onderscheid bij dieren wel allerlei intelligenties (hoofdstuk 3.5.), maar er zijn nog geen instrumenten om die intelligenties bij dieren te meten. We kunnen op basis van voorwetenschappelijke observaties spreken over slimheid van dieren (de Waal 2016). Soms voldoet gedrag van dieren aan criteria voor ‘inzicht’ (hoofdstuk 3.5), en dat lijkt op gedrag volgens systeem-2. Chimpansees hebben voor dergelijk gedrag geen taal nodig.

### Rationeel en irrationeel gedrag van primaten

In sommige situaties gedragen primaten zich volgens de rationele-keuzetheorie (hoofdstuk 4.2.). In het ultimatum-spel protesteerden chimpansees wel als ze onevenredig weinig voedsel ontvingen, maar ze gedroegen zich in zoverre als rationele beslissers dat zij nooit een aanbod weigerden (Jensen e.a. 2007, Proctor e.a. 2013).

Er was een apparaat gemaakt waarmee chimpansees voedsel konden bemachtigen, maar alleen als ze samenwerkten. Als je chimpansees een apparaat geeft, waarbij samenwerken loont, zijn chimpansees slim genoeg om samen te werken. Maar incidenteel kwam het voor dat een chimpansee die niet meegewerkt had, het voedsel stal (profiteren), wat tot agressie leidde. Bij zo’n ruzie intervenieerde soms een dominante chimpansee, meestal ten gunste van het slachtoffer. Dat is *third-party punishment* (hoofdstuk 4.2.), wat volgens de rationele-keuzetheorie irrationeel is (Suchak e.a. 2016). Helaas werden hier niet de relaties tussen de betrokken chimpansees vermeld (zie hoofdstuk 4.3.).

Kapucijneraapjes waren bereid een steentje te geven in ruil voor een schijfje komkommer, maar als een ander aapje zichtbaar voor dezelfde prestatie een druif kreeg (wat deze aapjes veel lekkerder vinden), gooide het eerste aapje de komkommer weg, en weigerde nog te ruilen (Brosnan en De Waal 2003). Volgens de rationele-keuzetheorie is dit irrationeel gedrag. Maar mensen kunnen zich goed inleven in dit boze aapje.

## 5.2. Irrationale gedragingen van mensen

In de praktijk vertonen mensen vaak irrationeel, maar voorspelbaar gedrag. Als verklaringen voor dit irrationeel keuzegedrag zijn voorgesteld: een falend brein, of een succesvol brein dat andere prioriteiten stelt.

### 5.2.1. Irrationeel gedrag door falend brein?

De traditionele interpretatie is dat irrationeel gedrag veroorzaakt wordt door tijdgebrek of een falend brein.

- **Te weinig tijd.** In veel situaties is een snelle reactie gewenst: er is geen tijd om alle mogelijkheden te overdenken. Irrationele beslissingen zouden het gevolg zijn van te snelle keuzes. Maar ook als men zeer veel tijd (soms vele dagen) heeft, kiezen veel mensen het foute alternatief en blijven daarbij. Dat geldt bijvoorbeeld bij de Wason’s selectie taak, het 3-deurenprobleem en het conjunctie-raadsel (Linda).
- **Te weinig rekencapaciteit van de hersenen.** De capaciteit van de hersenen van mensen is enorm, maar toch eindig. Bij mensen met het savant syndroom zien we dat het brein van mensen in principe in staat is tot ongelooflijke reken- of geheugenprestaties (Luria 1968, Sacks 1986). Maar het lijkt erop dat dit ten koste gaat van andere – vooral sociale – vaardigheden. In het toneelstuk ‘Hamlet’ doet Hamlet alsof hij gek is, maar Shakespeare schreef: *“Al is dit dwaasheid, er zit toch systeem in.”* Als het irrationeel gedrag van mensen het gevolg zou zijn van een falend brein, dan zou men verwachten dat mensen random irrationele keuzes zouden maken. Dat is juist niet het geval. Er zit zoveel regelmaat in het irrationeel gedrag van mensen dat dit voorspelbaar is.

### 5.2.2. Irrationeel gedrag door natuurlijke selectie?

#### Rationeel gedrag door natuurlijke selectie

Volgens verscheidene auteurs moesten onze voorouders wel rationeel zijn, anders waren ze uitgestorven. *“... schepsels die onverbetterlijk fout zijn in hun inducties, hebben een zielige maar prijzenswaardige neiging om uit te sterven voordat zij hun soort kunnen reproduceren.”* (Quine 1969, p. 126). *“Natuurlijke selectie garandeert dat de meeste overtuigingen van een organisme waar zijn, en de meeste van zijn strategieën rationeel.”* (Dennett 1981, p. 75). *“Darwinistische selectie garandeert dat organismen hetzij de elementen van logica kennen, of uitsterven.”* (Fodor 1981, p.121). Met



Tabel 4. Suggesties voor het vermoede evolutionair voordeel van verscheidene irrationele keuzes of gedragingen.

Irrationeel gedrag of keuze	Hypothetisch selectie-voordeel		
	bevordert snelle gedragskeuze	bevordert groeps-samenhang	bevordert reputatie
<i>Problem solving set</i> (Luchins 1942)	+		
<i>Self-enhancement</i> (Heider 1956)	+		
4 kaarten probleem (Wason 1968)	+		
<i>Irrational anchoring</i> (Tversky en Kahneman 1971)	+		
Illusie van vaardigheid/validiteit (Kahneman 1973)	+		
3-deuren dilemma (Selvin 1975)	+		
<i>Hindsight bias</i> (Fischhoff 1975)	+		
Illusie van invloed (Langer 1975)	+		
<i>Halo bias</i> (Nisbett 1977)	+		
Falend geheugen (Loftus 1979)	+		
Illusie van optimisme (Weinstein 1980)	+		
<i>Conjunction fallacy</i> (Linda) (Tversky 1983)	+		
<i>Coherence effect</i> (Simon 2001)	+		
Bevestigings-voordeel (Wason 1960)	+	+	
Illusie van consensus (Ross e.a. 1977)	+	+	
<i>Backfire effect</i> (Nyhan 2010)	+	+	
Conformereren aan groepoordeel (Asch 1951)		+	
<i>Social value orientation</i> (Messick en McClintock 1968)		+	
Ultimatum spel (Güth e.a. 1982)		+	
<i>Implicit prejudice</i> (Greenwald 1998)		+	
<i>Attitude alignment</i> (Davis en Rusbult 2001)		+	
<i>Third party punishment</i> (Fehr en Fischbacher 2004)		+	
Parochiaal altruïsme (Choi en Bowles 2007)		+	
Bevoordelen familie en vrienden (hoofdstuk 4.3.)		+	
Afkeer van verlies (Kahneman 1979)			+

deze uitspraken ben ik niet gelukkig, omdat er geen onderscheid gemaakt wordt tussen rationeel en intelligent. In mijn terminologie:

- intelligent gedrag is evolutionair voordelig (hoofdstuk 3.5.),
- rationeel gedrag is vaak niet evolutionair voordelig (zie onder).

#### **Just-so-stories over het ontstaan van irrationeel gedrag**

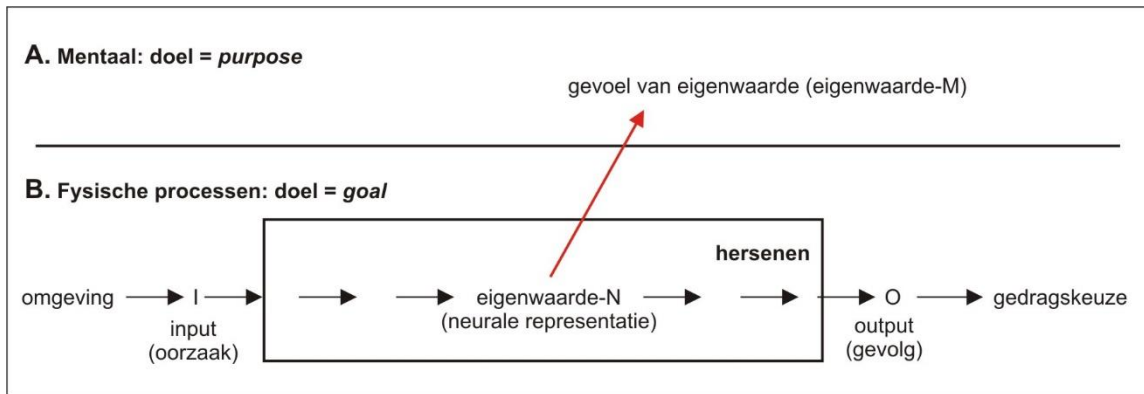
Er zijn veel verschillende varianten van irrationeel gedrag (tabel 4). Empirisch onderzoek naar selectiedrukken op irrationele gedragingen van mensen is om drie redenen moeilijk.

1. Irrationeel gedrag wordt vaak verwoord in mentale termen. Als in één uitspraak mentale en fysieke gebeurtenissen gecombineerd worden, is de kans groot dat dit een 'magische zin' is (hoofdstuk 7.3.). Dergelijk zinnen zijn niet toetsbaar.
2. Eigenschappen van mensen en dieren kunnen een product zijn van biologische evolutie als deze eigenschappen minstens ge-

deeltelijk erfelijk zijn. Helaas is er erg weinig erfelijkheidsonderzoek gedaan aan de verschillende irrationele gedragingen. Dat is tot nu toe alleen onderzocht voor afkeer van verlies, wat sterk erfelijk bleek te zijn (Simonson en Sela 2011). Optimisme/pessimisme bleek matig erfelijk te zijn (Plomin e.a. 1992, Mosing e.a. 2009), maar de erfelijkheid van irrationeel optimisme is niet onderzocht.

3. Als we de evolutie van een eigenschap van mensen onderzoeken, moeten we weten hoe deze eigenschap voorkomt bij verschillende volken en culturen. Alleen *self-enhancement* is systematisch bij verschillende volken onderzocht (tabel 1), en er blijken grote verschillen te zijn. Dit wijst op culturele invloed, maar een bijdrage van erfelijkheid kan niet worden uitgesloten.

Voor irrationeel gedrag is aan geen van deze voorwaarden voldaan. Toch zouden er selectiedrukken geweest kunnen zijn, ten gunste van deze irrationele gedragskeuzes.



Figuur 3. Schematisch beeld over hoe de neurale representatie van eigenwaarde bij kan dragen tot gedragskeuzes, en of er enig verband is met het (mentale) gevoel van eigenwaarde.

Dit wordt ook wel 'ecologische rationaliteit' of 'adaptieve rationaliteit' genoemd (Cyert en March 1963, Gigerenzer en Todd 1999, Todd e.a. 2012). Dat vind ik te algemeen. Zelf geef ik er de voorkeur aan om verschillende irrationele gedragskeuzes te onderscheiden en te bezien hoe deze een product kunnen zijn van natuurlijke selectie (tabel 4). Er zijn hooguit wat *just-so-stories* (inclusief wat ik hier formuleer). Er zijn vijf patronen: (1) snelle keuzes mogelijk maken, (2) bevorderen van groepsbinding, en (3) bevorderen van het eigen prestige, (4) blijven bij de eigen keuze, en (5) indruk maken op anderen met 'magische zinnen'.

#### Bevordert een gevoel van eigenwaarde snelle gedragskeuzes?

Al lang meenden psychologen dat een positief zelfbeeld noodzakelijk is voor psychische gezondheid (James 1890, Allport 1937, Maslow 1943, Rogers 1951). Maar bij empirisch onderzoek bleek dat een gevoel van eigenwaarde (*self-esteem*) nauwelijks gunstige gevolgen op gedrag heeft (Baumeister e.a. 2003). Wel ging gevoel van eigenwaarde gepaard met een gevoel van geluk.

Dieren en mensen moeten kiezen in situaties met weinig informatie en weinig tijd. Door lang te talmen en wachten tot alle informatie aanwezig is, zal men zeker geen voedsel, geen geliefde, en geen gevecht winnen. Snelle actie is vaak gewenst. Inzien hoe weinig we echt weten over de situatie en over de gevolgen van onze keuzes, leidt tot verlammende onzekerheid. *"Bij gevaar werkt extreme onzekerheid verlamdend, en men wil niet toegeven dat men alleen maar gokt, vooral als er veel op het spel staat. Vaak verkiest men te handelen alsof men het weet."* (Kahneman 2011, p. 263). Figuur 3 is een schematisch beeld over hoe de neurale representatie van eigenwaarde zou kunnen bijdragen tot gedragskeuzes, en of

er enig verband is met het (mentale) gevoel van eigenwaarde.

Van allerlei vooroordelen is *self-enhancement* het best onderzocht. Helaas, dat geeft geen duidelijk beeld. Er zijn grote verschillen tussen volken in *self-enhancement* (tabel 1), en het is niet duidelijk wat deze verschillen veroorzaakt. Er zijn strijdige berichten of een grote *self-enhancement* gunstige of ongunstige gevolgen heeft.

Ik formuleer de hypothese dat cognitieve illusies en vooroordelen ertoe leiden dat men sneller een gedragskeuze maakt. En de *just-so-story* dat hierdoor cognitieve illusies en vooroordelen in de evolutie ontstaan zijn

#### Cognitieve vooroordelen (*biases*) en groepssamenhang

Volgens de rationele-keuzetheorie is alleen het vergroten van de eigen opbrengst rationeel gedrag. In hoofdstuk 4.2. heb ik veel voorbeelden gepresenteerd dat mensen en andere dieren geselecteerde soortgenoten voorspelbaar bevoordelen ten koste van zichzelf. Dat betreft vaak verwanten, vrienden of bondgenoten. Dit gedrag kan tot stand komen door natuurlijke selectie.

Bij mensen is loyaliteit aan de eigen groep ontstaan in de evolutie, doordat groepssamenhang voor groepen primaten van levensbelang was, en de zelfzuchtige allelen van de actoren bevorderde (hoofdstuk 6.3.). Volgens mij zijn daardoor het bevestigingsvoordeel, impliciet vooroordeel, *attitude alignment* en verzet tegen cognitieve dissonantie ontstaan. Er zijn verscheidene cognitieve vooroordelen die de groepssamenhang bevorderen (tabel 4). Groepsleden blijven groepsideeën aanhangen, zelfs als ze kunnen waarnemen dat het groepsoordeel fout is. Sommige groepsideeën worden zelfs sterker als er contra-evidentie komt (het *backfire effect*). Bij de evolutie van

**Aangepast ('adaptief')**

Adaptatie is een begrip dat in verschillende contexten gebruikt wordt.

1. *Evolutiebiologie*. In een exacte evolutiebiologie kan geoperationaliseerd worden wanneer een eigenschap van levende organismen 'aangepast' kan worden genoemd (hoofdstuk 3.1.). En hoe empirisch kan worden aangetoond dat die eigenschap inderdaad 'aangepast' is. In dit begrip-kader is 'aangepast' een technisch, toetsbaar begrip.
2. *Evolutiepsychologie*. In de evolutiepsychologie wordt het woord 'aangepast' ('adaptive') vooral losjes gebruikt. "De adaptieve waarde van zelfbedrog" (Sackeim 1983, p. 101). "dat sommige vooroordelen [...] misschien in feite zeer adaptief kunnen zijn..." (Taylor and Brown 1988, p. 205). Gigerenzer en Hug (1992, p. 127) spraken over 'adaptive problems'. Gigerenzer noemde zijn onderzoeksgroep de 'Adaptive Behavior and Cognition Research Group' "Optimisme is adaptief omdat het pogingen bevordert om een prestatie te leveren, terwijl pessimisme non-adaptief is, omdat het die pogingen ontmoedigt, en leidt tot passiviteit bij stress en uitdaging." (Zuckerman 2001, p. 184). (Dit zou empirisch getoetst moeten worden.) 'Self-enhancement komt algemeen voor bij westerlingen en niet bij Oost-Aziaten. "...wat betreft de adaptieve waarde van self-enhancement: het is adaptief in situaties waar een positief zelfgevoel en zelfvertrouwen meer gewaardeerd worden dan een harmonieuze relatie, maar het is mal-adaptief in situaties waar de onderlinge relatie het belangrijkste is." (Heine 2011, p. 26)

Ik stel voor om het woord 'adaptief' zo te gebruiken dat zinnen met dit woord empirisch toetsbaar zijn. In dit boek gebruik ik 'aangepast/adaptief' alleen in de technische betekenis van de evolutiebiologie (hoofdstuk 3.1.). Alleen in dat begrip-kader kan men toetsbare uitspraken formuleren. Een maximale opbrengst voor de actor is per definitie rationeel, maar maximale opbrengst is niet automatisch evolutionair het meest voordelig. Hier heb ik de hypothesen geformuleerd dat bevorderen van groepsbinding, winnen van de sympathie van anderen, en snel maken van intuïtieve keuzes evolutionair nuttig zijn voor dieren en mensen. Ik vermoed dat deze eigenschappen een product zijn van natuurlijke selectie. Maar totdat dit getoetst is, is dit een *just-so-story*.

de mens is overleven en voortplanten relevanter dan rationaliteit. Mensen houden aansluiting bij de sociale groep, investeren in positieve relaties, en proberen niet onnodig vijanden te maken.

Consistent kiezen de meeste mensen voor een meer gelijke verdeling in plaats van de grootste opbrengst voor zichzelf (hoofdstuk 4.2.). Volgens de rationele-keuzetheorie is dit geen rationele keuze. Maar kiezen voor een gelijke verdeling bevordert wel de groepssamenhang.

**Afkeer van verlies en prestige**

Veel dieren leven in sociale groepen, waarvan de individuen elkaar individueel onderscheiden. Dieren hebben geleerd van welke soortgenoten zij kunnen winnen en van wie ze verliezen. De deelnemers aan een gevecht leren hun relatieve kracht, of hun relatieve 'resource holding potential' (RHP, Parker 1974). Ook groepsgenoten leren na een gevecht de RHP van de deelnemers (Arnott en Elwood 2009). Als groepsgenoten geleerd hebben dat een individu een hoge RHP heeft, zal dat individu minder hoeven te vechten. Het heeft voor individuen en groepen voordeel als ze de reputatie hebben dat ze niet zonder risico benadeeld kunnen worden (Chagnon 1968, McElreath

2003). In allerlei situaties hebben mensen afkeer van verlies. Als ze een strijd om een voorwerp verliezen, dan verliezen ze niet alleen het voorwerp, maar ook hun reputatie, want een *loser* heeft een slechte reputatie. Afkeer van verlies is in middelgrote tot grote mate erfelijk. Het is mijn *just-so-story* dat het verlies van reputatie zo schadelijk was, dat in de biologische evolutie afkeer van verlies ontstaan is. Dit alles moet nog wel empirisch onderzocht worden.

**Vasthouden aan eerdere keuzes**

We zagen hierboven dat bij het 3-deuren probleem dat de meeste mensen vasthouden aan hun eerste toevallige keuze, zelfs als je kunt uitrekenen dat ze hun winstkans in speciale situaties verdubbelen door hun eerste keuze op te geven. In het algemeen houden mensen vast aan eerdere keuzes en eerdere ideeën. Daarvoor zijn twee redenen. (1) Als men voortdurend wisselt van plan, kan geen enkele plan succesvol worden. (2) Als je gemakkelijk wisselt van keuze, zal je sociale omgeving je als een onbetrouwbare partner beoordelen. Mijn *just-so-story* is dat betrekkelijk lang vasthouden aan eerdere keuzes evolutionair voordelig is, doordat men dan een meer betrouwbare bondgenoot lijkt.

### Mensen zijn niet zo rationeel

In dit hoofdstuk hebben we veel voorbeelden gezien van voorspelbaar irrationeel gedrag van mensen. Ik heb verdedigd dat dit irrationeel gedrag in de evolutie nuttig was, doordat het snelle gedragskeuzes, de sociale samenhang en het prestige van de persoon bevorderde.

Een ander aspect van een voorkeur voor het onlogische heb ik in het hoofdstuk over magische zinnen (hoofdstuk 7.3.) besproken. Magische zinnen zijn onlogische, niet-toetsbare zinnen die mensen toch extra aantrekkelijk vinden. Mensen waarderen dergelijke magische zinnen juist zoals ze humor waarderen. Voor de spreker is het grote voordeel van magische zinnen dat niet aangetoond kan worden dat hij ongelijk heeft. Magische zinnen en humor lijken contacten tussen mensen soepeler te maken. Maar in wetenschappelijke gedachtenwisselingen doen magische zinnen meer kwaad dan goed.

### Liefdesverklaringen

Stel: iemand vermoedt dat hij of zij niet uit liefde begeerd wordt, maar bijvoorbeeld om het geld of de seks. Dan zal die persoon terughoudend zijn om een liefdesrelatie te beginnen. Woorden van liefde mogen daarom juist niet rationeel zijn. *“Als een partner jou kiest voor rationale redenen, dan zou hij of zij jou om dezelfde rationale redenen kunnen verlaten: het vinden van iemand die op deze ‘rationele’ criteria iets aantrekkelijker is. Dat schept het probleem van betrokkenheid: hoe kan je zeker zijn dat deze persoon bij jou blijft? Als je partner verblind is door oncontroleerbare liefde die niet verholpen en niet gekozen kan worden, een liefde uitsluitend voor jou en voor geen ander, dan zal de betrokkenheid niet afnemen als je ziek bent en niet gezond, als je arm bent en niet rijk. Liefde overschrijdt rationaliteit. Het is de emotie die verzekert dat jij niet vertrekt als een aantrekkelijker persoon langskomt.”* (Buss 2006, p. 71). *“Als betrokkenheid en het risico van verlating de problemen zijn, dan is liefde de oplossing, want dat is de passie die rationaliteit trotseert.”* (Buss 2000, p. 219).

## 6. Besluit

### Cognitieve vooroordelen zijn sterk

Sommige onderzoekers zijn voorstander van rationaliteit. Door rationele keuzes kunnen mensen de grootste opbrengst behalen. En irrationeel groepsdenken is een bron van ellende: van discriminatie tot oorlogen. Daarom zouden zij het liefst alle irrationaliteit uitbannen. Zij hoopten dat mensen in het algemeen rationele keuzes zouden maken, als ze meer kennis hadden over irrationeel gedrag, en als ze meer getraind waren in rationeel gedrag. Maar bij het impliciet vooroordeel, de denkfout van gokkers en het 4-kaarten raadsel bleek echter dat extra kennis en training het irrationeel gedrag nauwelijks verminderden (Wason 1968, Beach en Swensson 1967, Potier 2004, Gross 2017). Cognitieve vooroordelen zijn zo sterk als visuele illusies. Ook onderzoekers van visuele illusies blijven die illusies zelf zien.

Ook als mensen weten dat ze cognitieve vooroordelen hebben, blijven ze bevooroordeelde keuzes maken.

### Intuïtief gedrag als uitgangspunt

Volgens mij was het grote probleem met de rationaliteitsdiscussie dat men rationeel gedrag als norm of uitgangspunt nam. Een beter uitgangspunt is het gedrag dat dieren en kinderen normaal vertonen. Dat gedrag van dieren en kinderen is deels instinctief, maar ook op basis van eerdere leerinhoud. Dat gedrag wordt snel uitgevoerd, en was in de evolutie goed genoeg, gegeven de concurrentie; anders was het wel weggeselecteerd. Dieren en kinderen voeren dat gedrag ‘vanzelf’ uit. Dat wordt ook wel ‘intuïtief gedrag’ genoemd. Als het verwachte gevolg van dit gedrag evolutionair voordelig is – of in overeenstemming met de goals van de actor -, kan men dit ‘intelligent gedrag’ noemen.

### Vooroordelen en snelle gedragskeuzes

Mensen besluiten vaker op basis van intuïtie dan op basis van redeneren. Mensen vertonen ook veel irrationele gedragingen, niet zozeer door een falend brein, maar vermoedelijk als product van natuurlijke selectie.

### Ayn Rand: een utopie van rationeel eigenbelang

Het ideaal van Ayn Rand (1957) was dat alle mensen rationeel hun eigenbelang najagen. Volgens haar zou iedereen dan het rijkst worden. Zij sprak over de deugd van het egoïsme (*The virtue of selfishness*). Zij stelde dat productiviteit belangrijker was dan vriendschap en familiebanden. Verder verzet zij zich tegen staatsinvloed, liefdadigheid en het socialisme. Dit alles past in het schema van consequente rationaliteit. De meeste mensen stellen andere prioriteiten dan Ayn Rand. En ik vermoed dat die andere prioriteiten het in de evolutie winnen van rationaliteit.

Mensen maken veel intuïtieve gedragskeuzes waarvoor eigenlijk te weinig informatie aanwezig is. Allerlei cognitieve vooroordelen lijken een snelle gedragskeuze te bevorderen. Tabel 4 toont 17 dergelijke cognitieve vooroordelen.

#### **Vooroordelen en groepssamenhang**

Veel soorten zoogdieren leven in groepen. Bij chimpansees en mensen komen dodelijke conflicten tussen groepen voor. Dan wordt een groepsconflict vaak gewonnen door de grootste groep, en de kleinste groep loopt risico om geëlimineerd te worden (hoofdstuk 6.2.). Daardoor is het voor chimpansees en mensen belangrijk om in een grote, goed samenhangende groep te leven. Het is plausibel, maar niet aangetoond, dat allerlei cognitieve vooroordelen de samenhang in de *in-group* bevorderen. Tabel 4 toont 11 dergelijke cognitieve vooroordelen. Deze cognitieve vooroordelen gelden voor mensen.

#### **De oorsprong van rationaliteit**

In dit hoofdstuk heb ik de rationaliteitsdiscussie omgedraaid. Intuïtief gedrag is het uitgangspunt, en niet rationeel gedrag. Intuïtief gedrag van dieren en mensen is volgens de rationele keuzetheorie vaak 'irrationeel'. Maar intuïtieve gedragskeuzes zijn snel, ze bevorderen groepssamenhang, en ze voorkomen het verlies van reputatie. Die keuzes zijn vaak intelligent. Het is mijn *just-so-story* dat die irrationele keuzes voordelig waren en daardoor in de evolutie bewaard zijn gebleven.

Pas nadat onze verre voorouders zo'n 400 kya grote hersenen en taalvermogen hadden ontwikkeld, werd het mogelijk keuzes rationeel te analyseren, dus redeneren. Naast een goed brein, moet men voor een rationele keuze beschikken over alle relevante gegevens, inclusief de kansen op de gevolgen van keuzes, en voldoende tijd voor overweging. Een gedragskeuze is rationeel als deze de kans op het behalen van een vooraf gespecificeerd doel zo groot mogelijk maakt. Dat stelt men vast door logica, wiskunde en kansberekening. Rationaliteit is een recente verworvenheid van de mensheid bovenop het eerder bestaande vermogen van dieren tot intelligent intuïtief oordelen en intelligent sociaal gedrag. In het dierenrijk zijn mensen uniek doordat ze kunnen redeneren en analyseren. Dat gaat gepaard met een groot brein en taal.

Het grote brein gaf onze verre voorouders - naar men aanneemt - een beslissend voordeel op alle andere levende wezens. Mensen kunnen snel en intuïtief een keuze maken, of besluiten er lang en goed over na te denken. Vooralsnog is de mens hierdoor nu de meest succesvolle diersoort op aarde.



---

<b>4. De evolutie van sociaal gedrag</b>	<b>283</b>
4.1. Het aangrijpingspunt van natuurlijke selectie	287
4.2. Evolutiemodellen en verdelingsspelen	299
4.3. Relaties tussen actoren als verklarend principe voor gedrag	309

## De evolutie van sociaal gedrag

*Kan natuurlijke selectie altruïstisch gedrag veroorzaken?*

### Samenvatting

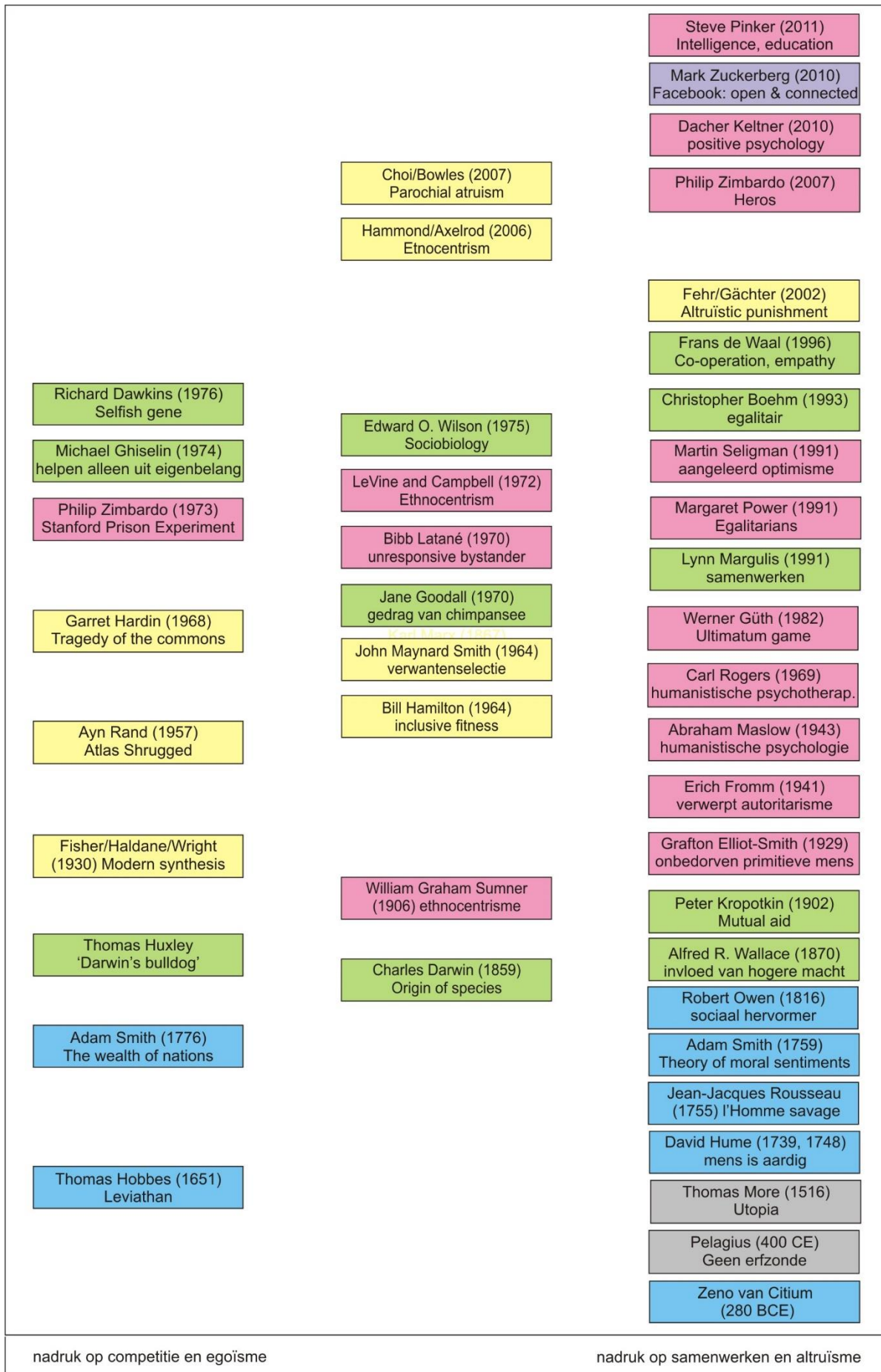
Concurrentie tussen soortgenoten is de kern van Darwins theorie van evolutie door natuurlijke selectie. In de concurrentiestrijd zijn er winnaars en verliezers. Daarmee geeft natuurlijke selectie een causale verklaring voor het ontstaan van egoïstisch gedrag. En natuurlijke selectie geeft een causale verklaring voor het ontstaan van altruïstisch gedrag ten gunste van verwanten. Maar het komt ook voor dat dieren niet-verwante soortgenoten bevoordelen. De vraag is of en hoe altruïstisch gedrag naar niet-verwanten, en samenwerken met niet-verwanten als gevolg van natuurlijke selectie kon ontstaan.

Figuur 1 (volgende pagina) geeft een schematisch overzicht welke auteurs in de loop der tijden belang hechtten aan egoïsme en altruïsme in evolutieprocessen.

In de komende hoofdstukken bespreek ik eerst theorieën over het aangrijpingspunt van natuurlijke selectie, daarna verdelingssimulaties en verdelingsspelen, en daarna bespreek ik hoe het feitelijk gedrag beïnvloed wordt door de relaties tussen de actoren.

Figuur 1. Het belang dat auteurs hechten aan egoïsme en altruïsme in de loop der tijden. Groen: biologen; blauw: filosofen; roze: sociaal wetenschappers; geel: theoretische modellen.







## 4.1. Het aangrijpingspunt voor natuurlijke selectie

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Gen-centrische evolutiemodellen zijn de enige consistente, toetsbare evolutiemodellen.*

### Samenvatting

Charles Darwin formuleerde de theorie dat natuurlijke selectie aangrijpt op individuen: het best aangepaste individu overleeft en kan zich voortplanten (*survival of the fittest*). Darwin realiseerde zich dat biologische evolutie uitsluitend over erfelijke eigenschappen ging, maar er was in zijn tijd nog geen wetenschappelijke erfelijkheidsleer. Genetici hebben later een natuurwetenschappelijke evolutietheorie geformuleerd: het neodarwinisme. Dit is een theorie over de verandering van de frequentie van allelen. Alleen de *fitness* van allelen kan geoperationaliseerd worden.

Gaat natuurlijke selectie nu over behoud van de familie of van groepen? Nog andere theorieën spraken over het behoud van de soort, het behoud van het ecosysteem en het behoud van Moeder Aarde. Maar dit zijn geen natuurwetenschappelijke, toetsbare theorieën.

De beste, natuurwetenschappelijk onderbouwde, toetsbare evolutietheorie gaat uit van de verandering van frequenties van allelen: dat is de gen-centrische benadering.

1. Inleiding
- 2.. Competitie tussen individuen
3. Competitie tussen allelen

4. Competitie tussen groepen
5. 'Het behoud van de soort'
6. Behoud van ecosystemen
7. Besluit

### 1. Inleiding

#### Concurrentie en vooruitgang

Door 'The origin of species' werd aanvankelijk strijd en concurrentie beschouwd als de belangrijkste motor van evolutie in het dierenrijk. Al snel ontstond de opvatting dat evolutie strijd was, dat de mens uit dieren door strijd geëvolueerd was, en dat evolutie vooruitgang zou betekenen. De evolutiegedachte kwam in politiek vaarwater.

- Voorstanders van een *laissez-faire* economie (politiek rechts) benadrukken het belang van concurrentie. Meedogenloze strijd (egoïsme) zou vooruitgang bevorderen. Zij vonden de invloeden van erfelijkheid belangrijker dan van de omgeving.
- Voorstanders van samenwerking tussen mensen en groepen (politiek links) vonden samenwerken een beter principe voor vooruitgang dan concurrentie en strijd. Zij meenden dat er door sociale interventies een Beter Mens zou ontstaan. Zij hadden sympathie voor de zwakkeren, en waardering voor altruïsme, en zij vonden eliminatie van de verliezers onverdraaglijk. Zij vonden de invloeden van de omgeving en leren belangrijker dan de invloeden van erfelijkheid.

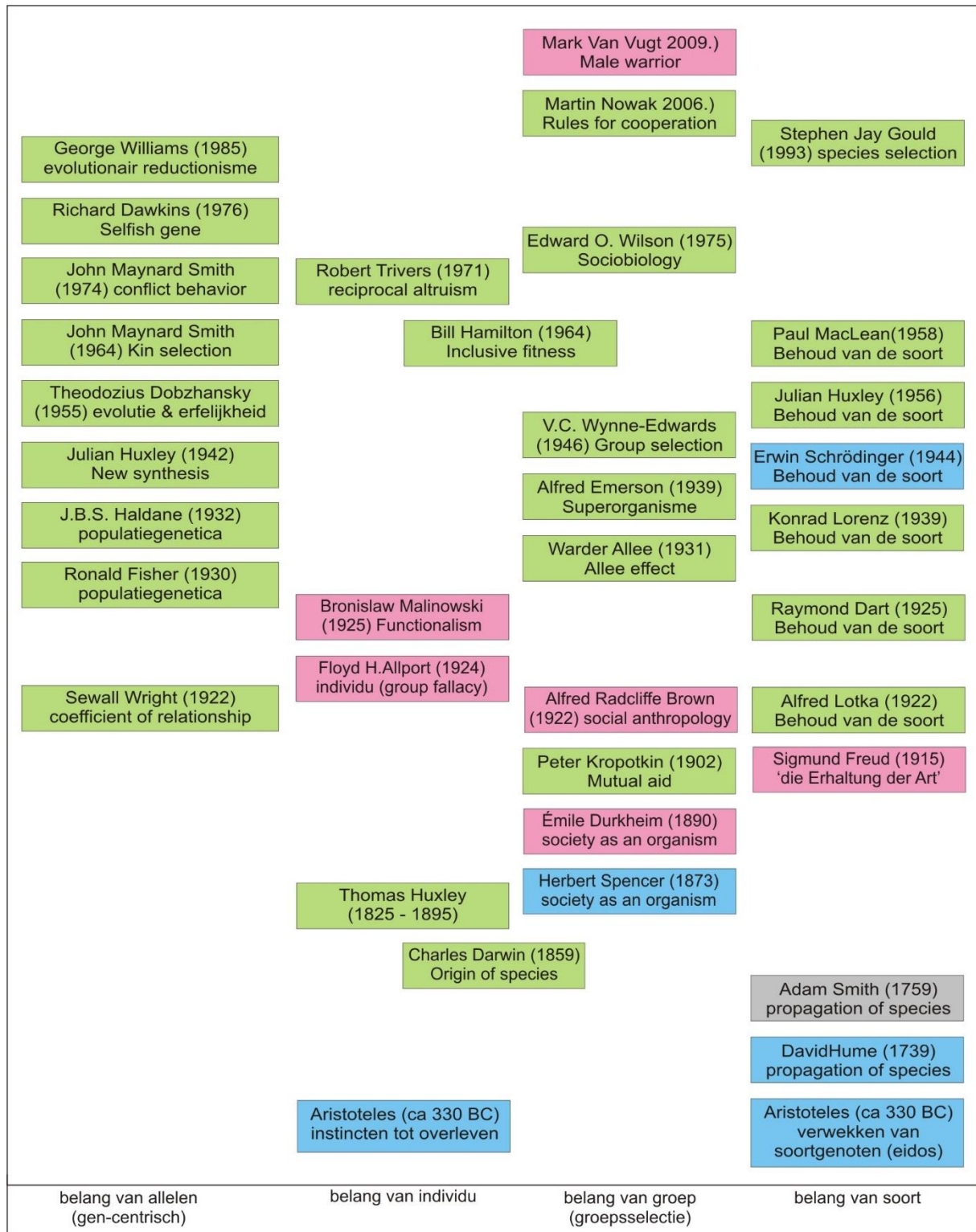
Deze politieke tegenstelling maakten overeenstemming over een evolutietheorie moeilijker (hoofdstuk 6.3.). Om te weten of en hoe natuurlijke selectie kan leiden tot altruïstische gedrag t.o.v. verwanten en niet-verwanten, moet men weten waar natuurlijke selectie op aangrijpt: op individuen, genen, populaties, soorten of ecosystemen. Hier toets ik theorieën over de aangrijpingspunten voor natuurlijke selectie. Welke theorie leidt tot consistente conclusies? Figuur 1 geeft een schematisch overzicht welke auteurs in de loop der tijden belang hechtten aan individuele selectie, groepsselectie, gen-selectie of het behoud van de soort.

### 2. Competitie tussen individuen

#### Theorie: Darwinisme en competitie

In 1859 publiceerde Charles Darwin zijn theorie van afstamming met modificaties. De theorie van Darwin heeft dwingende logica.

1. Planten en dieren krijgen meer nakomelingen dan op lange termijn kunnen overleven (Malthus 1798). "*Ieder levend wezen dat tijdens zijn natuurlijk leven verscheidene eieren of zaden voortbrengt, moet op een gegeven moment ten gronde gaan [...] anders [...] zou het aantal nakomelingen snel*



Figuur 1. De basis voor evolutiemodellen van verschillende auteurs. Blauw: theoretici; roze: sociale wetenschappers; groen: biologen, grijs: economen.

*zo buitensporig groot worden dat geen land het product zou kunnen dragen.*" (Darwin 1859, p. 63).

2. Er is enige variatie in eigenschappen tussen deze nakomelingen.
3. Een deel van deze eigenschappen wordt overgedragen op het nageslacht.
4. De kans op overleven en het krijgen van nakomelingen hangt af van deze eigenschappen.

Dan ontstaat onvermijdelijk afstamming met wijziging (= evolutie). Doordat er per generatie meer nakomelingen worden verwekt dan op termijn kunnen overleven, is er onvermijdelijk concurrentie om leefruimte, voedsel en sekspartners. Er is concurrentie met leden van de eigen soort, en met leden van andere soorten. Soms zijn individuen met elkaar in competitie zonder dat ze elkaar ooit ontmoeten: er gaan meer dieren dood door voedseltekort, ziekte en roofdieren dan door gevechten tussen soortgenoten.

### Empirische onderbouwing

De theoretische basis van Darwins leer is dwingend logisch, maar in de praktijk moet voor ieder concreet voorbeeld empirische onderbouwing gevonden worden (van Dongen en Vossen 1984). Dat houdt in (1) dat voor de betreffende eigenschap empirisch aangetoond wordt dat deze deels erfelijk is, (2) dat empirisch aangetoond wordt dat deze eigenschap gecorreleerd is met overleven of voortplanten van het individu of zijn verwanten, en (3) dat empirisch aangetoond wordt hoe deze eigenschap bijdraagt tot overleven of voortplanten (= causaal). De meest klassieke onderbouwing van het Darwinisme leek het industrieel melanisme, d.i. de opkomst van de zwarte variant van de berkenspanner (een vlindertje) in industrieel Engeland. Maar in hoofdstuk 3.1. toon ik hoe moeizaam het was zelfs dit schijnbaar evidente proces empirisch te onderbouwen.

### Competitie tussen individuen

Darwin formuleerde zijn theorie vooral als competitie tussen individuen. Hij sprak over 'de strijd om het bestaan'. Deze strijd werd beslecht door natuurlijke selectie: *"Ik heb dit principe waardoor iedere kleine variatie, mits nuttig, behouden blijft, 'Natuurlijke Selectie' genoemd."* (Darwin 1859). Daarmee geeft natuurlijke selectie een causale verklaring voor het ontstaan van egoïstisch gedrag. *"Geen enkel instinct is ontstaan uitsluitend ten voordele van andere dieren, maar ieder dier kan zijn voordeel doen met de instincten van andere dieren."* (Darwin 1859, ch. 7).

### Het begrip 'fitness'

De uitdrukking 'natuurlijke selectie' zou opgevat kunnen worden als een personificatie van 'de natuur': alsof de natuur iets (of iemand) is dat selecteert. Tot de 5<sup>e</sup> druk van *'The origin of species'* gebruikte Darwin het begrip 'natuurlijke selectie'. Vanaf de 5<sup>e</sup> druk (1869) gebruikte Darwin het begrip *'survival of the fittest'*, wat hij ontleende aan Herbert Spencer (1864). *"Het behoud van gunstige variaties, en de vernietiging van schadelijke variaties: dat noem ik Natuurlijke Selectie of de Survival of the Fittest."* Deze uitdrukking benadrukt de competitie tussen individuen.

Maar er zijn enkele bedenkingen tegen deze uitdrukking. (1) 'Fitness' is een problematisch begrip in de evolutiebiologie (zie onder). (2) En er zijn voorbeelden dat niet het individueel overleven, maar juist zelfopoffering het evolutionair succes van hun nakomelingen vergroot (zie volgende alinea). Dit is de kern van de hoofdvraag van dit hoofdstuk "Wat is het aangrijpingspunt voor natuurlijke selectie?"

Onderzoekers zijn er niet in geslaagd overeenstemming te bereiken over een definitie van 'fitness'. 'Fitness' is een complex begrip (Metz e.a. 1992, Roff 2008, Orr 2009). *"Fitness kan verwijzen naar een genotype, een individu, een populatie, of een soort. Het definiëren van fitness heeft evolutionair biologen jaren geplaagd."* (Barker 2009, p. 5). Door het begrip *'survival of the fittest'* is men fitness vooral gaan opvatten als een eigenschap van individuen. Vanwege de verwarring rond 'fitness' heeft Dawkins (1976, p. 147) besloten het woord 'fitness' niet meer te gebruiken. In de meest heldere modellen is 'fitness' een eigenschap van allelen.

Het heeft mijn voorkeur om het begrip 'fitness' uitsluitend te gebruiken als eigenschap van allelen of van genotypes *"Darwinistische evolutie is gebaseerd op het idee dat sommige genotypes een grotere fitness hebben dan andere."* (Orr 2009, p. 538). Fisher, Haldane en Wright, de grondleggers van het Neo-Darwinisme, maakten modellen voor selectie binnen populaties, en bestudeerden de relatieve fitness van genotypen (Barker 2009). Ik sluit aan bij die opvatting: het geeft alleen logische modellen als men 'fitness' uitsluitend gebruikt als eigenschap van allelen of genotypen (zie ook Firnberg e.a. 2014).

De complicaties worden echt groot bij eusociale soorten (sectie 4), als men probeert de *inclusive fitness* van individuen uit een steriele klasse te berekenen. Ik ben van mening dat dit vooral de oorzaak is van de hopeloze discussie over groepsselectie en over het ontstaan van eusociale soorten (Nowak e.a. 2010, Abbot e.a. 2011). Ik stel voor om uitsluitend te

spreken over de *fitness* van genotypes, en niet over de (*inclusive*) *fitness* van individuen (Hamilton 1964a,b). Vooral bij eusociale soorten leidt het spreken over de *fitness* van individuen tot bizarre conclusies.

### Extreme zelfopoffering voor het nageslacht bij spinnen

Bij sommige spinnensoorten geven mannetjes of vrouwtjes hun leven voor het eigen voortplantingssucces.

De **roodrugspin** is een spin waarvan het vrouwtje veel groter is dan het mannetje; bij de paring eet het vrouwtje vaak het mannetje op. Vroeger beschouwde men dit als een ongelukkig voorval voor het mannetje. Deze interpretatie is onjuist. Veel mannetjes bleken tijdens de paring een rare beweging te maken, zodat hun lijf vlak bij de kaken van het vrouwtje kwam. Vervolgens peuzelde het vrouwtje het mannetje op, terwijl de paring doorging. Het mannetje zorgt er dus actief voor dat hij opgegeten wordt. Hoe kan dergelijk gedrag door biologische evolutie ontstaan? Twee zaken vielen op. Kannibalistische paringen duurden langer dan vreedzame paringen: gemiddeld 25 versus 10 minuten. Bovendien wijst het vrouwtje na een kannibalistische paring 2 van de 3 volgende mannetjes af, en na een vreedzame paring slechts 1 van de 25. Bij kannibalistische paringen is de kans op bevruchting bijna 100%, en bij vreedzame paringen ongeveer 50% (Andrade 1996). Bovendien kan een mannetje bij deze soort in zijn leven slechts twee maal paren, en het mannetje doet niet aan kinderzorg. Meer dan 80% van de mannetjes in het wild paart nooit (Andrade 2003). Zorgen dat hij bij een paring opgegeten wordt, is de laatste investering die het mannetje nog kan doen om de kans op eigen nakomelingen te vergroten – en dat is wat telt in biologische evolutie.

Iets vergelijkbaars komt voor bij andere soorten spinnen. Bij de **oeverspin** sterft het mannetje bij de paring door onbekende oorzaak, daarna eet het vrouwtje hem op. Als vrouwtjes het mannetje opgegeten hebben, krijgen ze gemiddeld tweemaal meer nakomelingen dan vrouwtjes die het mannetje niet opgegeten hebben (Schwartz e.a. 2016).

De vrouwtjes van de **koepelspin** produceren 2 weken na de paring een broedzak met zo'n 90 eitjes. Als de spinnetjes uitgekomen zijn, voedt de moeder hen met uitgebraakt voedsel, en daarna met haar hele lichaam. De spinnetje klimmen op haar lichaam en dat start een chemische reactie zodat haar organen een papje worden. De spinnetjes zuigen haar volledig leeg, totdat alleen het uitwendige chitinepantser (de 'huid') overblijft: dit noemt men matrifagie (Salomon e.a. 2005). Deze spinnen

leven slechts één seizoen, dus als de nakomelingen uit het ei gekomen zijn, is dit de enige en ultieme investering die de moeder in haar kinderen kan doen. Deze zelfopoffering is geen ethologie, maar biochemie.

## 3. Competitie tussen allelen

### Evolutie en erfelijkheid

Darwin realiseerde zich dat alleen eigenschappen die overgeërfd worden, als 'grondstof' kunnen dienen voor evolutie. In de tijd van Darwin hadden kwekers door selectie allerlei varianten van planten en dieren gemaakt, maar er was nog geen wetenschappelijke erfelijkheidsleer. In 1900 werd de theorie van Mendel herontdekt (hoofdstuk 3.1.): erfelijkheid is gebaseerd op discrete 'erfelijkheidsdragers' die volgens een bepaalde regelmaat worden overgedragen op het nageslacht. De erfelijkheidsdragers noemt men genen; als er meerdere variaties van één gen zijn, noemt men die varianten 'allelen'. Genen worden op het nageslacht overgedragen, terwijl een eigenschap die een individu tijdens zijn leven verwerft, normaal gesproken <sup>1</sup> niet wordt overgedragen. In de eerste helft van de 20<sup>e</sup> eeuw werden kwantitatieve modellen ontwikkeld die de evolutieleer en de erfelijkheidsleer integreerden (Fisher 1918, 1930, Wright 1922, 1931, Haldane 1932). Op moleculair niveau is evolutie verandering in de frequentie van allelen. "*Het elementaire evolutieproces ... is verandering in gen-frequentie.*" (Wright 1933). Het allel staat centraal in evolutiemodellen; dat is de gen-centrische benadering. De gen-centrische interpretatie van evolutie is een causale interpretatie van biologische evolutie die voldoet aan de spelregels van de natuurwetenschap (Fisher 1930, Haldane 1932, Dobzhansky 1937, 1955, 1961, Williams 1985). Dit werd algemeen geaccepteerd als *The Modern Synthesis* (Huxley 1942).

### Inclusive fitness

Al lang voordat er een wetenschappelijke biologie bestond was 'ouderliefde' het voorbeeld bij uitstek van instinctief gedrag: de offers die mensen en andere dieren over hebben voor hun nakomelingen. Met de komst van het Darwinisme werd 'ouderliefde' een onderwerp van wetenschappelijk onderzoek. Een biologisch belang van verwantschap is dat dieren en mensen verwanten helpen en ondersteunen.

<sup>1</sup> De uitzondering is epigenetische verandering. Zie hoofdstuk 3.1. voor epigenetica

**Inclusive fitness is geen verwanteselectie**

In 1964 werden twee theorieën geformuleerd over de evolutie van sociaal gedrag: *inclusive fitness* (Hamilton 1964a) en verwanteselectie (Maynard Smith 1964). Deze theorieën worden als min of meer identiek beschouwd, maar er zijn fundamentele verschillen.

- Hamilton heeft een kwantitatief model geformuleerd waarin hij de kosten-en-baten-analyse uit de economie toepaste op de evolutie van dieren. Hij hield daarbij rekening met de mate van verwantschap tussen individuen: de 'coëfficiënt van verwantschap' (Wright 1922). *Inclusive fitness* van een individu is samengesteld uit zijn individuele 'fitness' en de 'fitness' van zijn verwanten, gecorrigeerd voor de mate van verwantschap. Fitness is een eigenschap van individuen.
- Maynard Smith formuleerde zijn theorie van verwanteselectie als alternatief voor groepsselectie. Verwanteselectie gaat uit van de fitness van allelen.

We moeten een strikt onderscheid maken tussen verwanteselectie en groepsselectie. Door een speling van het lot en door de invloed van Edward Wilson (1975) werd *inclusive fitness* veel populairder dan verwanteselectie. Verwanteselectie bouwt voort op de gen-centrische analyses van Fisher, Wright, Haldane, Dobzhansky en Williams. Dat is een beter uitgangspunt voor een theorie over sociaal gedrag dan de *inclusive fitness* van individuen.

Hamilton (1964a) heeft een kwantitatief model geformuleerd waarin hij de kosten-en-baten-analyse uit de economie toepaste op de evolutie van dieren. Hij hield daarbij rekening met de mate van verwantschap tussen individuen: de 'coëfficiënt van verwantschap' (Wright 1922). Daarop baseerde Hamilton een parameter, de '*inclusive fitness*' van individuen. "*Het sociaal gedrag van een soort evolueert zodanig dat het individu zijn eigen fitness lijkt te vergelijken met de fitness van zijn burens in iedere situatie die instinctief gedrag oproept, afhankelijk van de verwantschapscoëfficiënten die voor die situatie geëigend zijn.*" (Hamilton 1964b, p. 19). Hij paste de principes van *inclusive fitness* toe op de eusociale insecten. Hij berekende de coëfficiënt van verwantschap voor allerlei tweetallen van individuen in een kolonie en relateerde dit aan hun gedrag (Hamilton 1964b).

**Verwanteselectie**

Maynard Smith (1964) formuleerde zijn theorie van verwanteselectie (*kin selection*) als alternatief voor groepsselectie. Verwanteselectie gaat uit van de fitness van allelen of eigenschappen "*Met verwanteselectie bedoel ik de evolutie van eigenschappen die het overleven van nauwe verwanten van het betreffende individu bevorderen. In deze betekenis zijn de placenta en ouderzorg (inclusief 'zelfopoffering' zoals het letsel-veinzen) producten van verwanteselectie, waarbij de bevoordeelde individuen de kinderen van het betreffende individu zijn. Maar verwanteselectie kan ook werken door de broers of zussen van het betreffende individu te bevoordelen [...] en vermoedelijk ook door verre verwanten te bevoordelen.*" (Maynard Smith 1964, p. 1145). De theorie van verwanteselectie geeft een causale verklaring voor het ontstaan van altruïsme tussen verwante dieren. Hoe nauwer mensen

verwant zijn (of menen te zijn), des te meer komt samenwerking voor. We moeten een strikt onderscheid maken tussen verwanteselectie en groepsselectie. "*Verwanteselectie verklaart het ontstaan van altruïsme binnen families; hoe nauwer de verwantschap, des te sterker de selectie. Er is niets mis met dit woord, maar helaas moeten we het wellicht verlaten, omdat het recent sterk misbruikt is, waardoor biologen voor vele jaren verward worden. Edward Wilson [...] definieert verwanteselectie als een speciaal geval van groepsselectie.*" (Dawkins 1976, p. 101). Tabel 1 geeft een overzicht van de onderwerpen die volgens mij al dan niet door verwanteselectie causaal verklaard kunnen worden.

**Een gen-centrische analyse**

De boeken '*The genetical theory of natural selection*' (Fisher 1930) en '*Genetics and the origin of species*' (Dobzhansky 1937) zijn gen-centrische benaderingen over de fitness van allelen. Volgens mij ontstonden de problemen, toen Hamilton (1964a) uitging van de 'fitness' van individuen, en daarop zijn *inclusive fitness* theorie baseerde. Volgens mij kan men 'fitness' van allelen wel helder definiëren, maar 'fitness' van individuen niet (zie hierboven de alinea 'Het begrip fitness'). Moderne evolutietheorieën waren gebaseerd op allelfrequenties en de fitness van allelen (Haldane 1955 Maynard Smith 1964); dat geeft consistente theorieën. "*De fitness van een bepaald genotype hangt ervan af welke andere genotypes in de populatie aanwezig zijn en van hun frequenties.*" (Maynard Smith 1974, p. 210). Naar mijn mening dienen frequenties van allelen het uitgangspunt te zijn voor evolutietheorieën (Williams 1985). Maar als men consequent de modellen bouwt vanuit allelen, heeft men wel met erg veel verschillende allelen te maken.

Tabel 1. Een overzicht van de onderwerpen die volgens mij al dan niet door verwantenselectie causaal verklaard kunnen worden (zie ook Abbott e.a. 2011).

item	verklaard door verwantenselectie	alternatief
Verzorgen van eigen kinderen	ja	
Verdedigen van eigen kinderen	ja	
Verliefdheid als gevoel	nee	mentaal*
Verliefdheid als oorzaak van gedrag	ja	
Jaloezie als oorzaak van gedrag	ja	
Monogamie bij sommige soorten	ja	
Polygynie bij sommige soorten	ja	
Polyandrie bij sommige soorten	ja	
Extra-pair paringen (overspel)	ja	
Vriendschap (als relatie)	ja	
Vriendschap (als gevoel)	nee	mentaal
Liefde	twijfelachtig	hoofdstuk 5.3.
Adoptie	twijfelachtig	
Prosociaal gedrag	ja	
Gevoelens	nee	mentaal
Zelfmoord	nee	mentaal, historie, cultuur
Monogamie als voorgeschreven verplichting	nee	historie, culturele variant
Bruidschat, bruidsprijs	twijfelachtig	historie, culturele variant
Machtsverhoudingen (dominantie)	ja	
Groepsvorming	ja	
Eusocialiteit	twijfelachtig	lopende discussie
Inteeltvermijding	ja	
Nepotisme	ja	
Racisme	ja	
Regionaal chauvinisme	ja	
Groepscentrisme	ja	
Territorium	ja	
Bondgenootschappen	ja	
Vriendschappen (als gedrag)	ja	
Vriendschappen (als gevoel)	nee	mentaal
<i>In-group / out-group</i> tegenstellingen	ja	
Leersystemen	ja	
Vorming van natie-staten	misschien indirect	historie, culturele variant
Wetsregels	misschien indirect	historie, culturele variant
Geboortebeperving	nee	mentaal, intelligente keuze
Demografische transitie	waarschijnlijk niet	mentaal, historie, cultuur
Dominante mensen krijgen meer kinderen	ja	
Intelligente mensen krijgen minder kinderen	onzeker	mentaal, intelligente keuze
Ontstaan van cultuur	ja	
Concrete culturen	nee	historie, culturele variant
Ontstaan van taal in het algemeen	ja	
Ontstaan van verschillende dialecten	indirect	erfelijke leersystemen
Ontstaan van verschillende talen	indirect	erfelijke leersystemen
Moreel gedrag	ja	
Morele regels	misschien indirect	historie, culturele variant
Religie	misschien indirect	historie, culturele variant

\* Met 'mentaal' bedoel ik dat volgens interactionistische denkers mentale gebeurtenissen een oorzaak kunnen zijn van fysieke gebeurtenissen (hoofdstuk 10.3.).



**Bezwaren tegen de term 'zelfzuchtig gen'**

Er zit een dwingende logica achter de ideeën van Darwin (1859), Fisher (1930), Dobzhansky (1937, 1955), Maynard Smith (1964) en Dawkins (1976). Wel heb ik enkele bezwaren tegen de term 'zelfzuchtig gen' van Dawkins.

1. Waar Dawkins het woord 'gen' gebruikt, is 'allel' de juiste term.
2. Het begrip *selfish gene* is ongelukkige beeldspraak (of eigenlijk een categorie-fout). Allelen kunnen niet zelfzuchtig zijn; alleen levende organismen kunnen zelfzuchtig zijn.
3. In de beeldspraak van Dawkins, zijn zelfzuchtige allelen de allelen die overleven, ten koste van *non-selfish* allelen. Die laatste allelen zijn uitgestorven (of uitstervende) allelen. Maar dit maakt het bijvoeglijk naamwoord '*selfish*' bij allelen bijna identiek aan 'overlevend' of 'bestaand'.
4. Politiek bezwaar: het begrip *selfish gene* leidt voorspelbaar tot zoveel politieke weerstand dat het een inhoudelijke discussie verstoort.
5. Inhoudelijk bezwaar: Dawkins schrijft erfelijkheid te veel invloed toe ('*de tirannie van de zelfzuchtige replicatoren*'). In de gedragsgenetica vinden we echter meestal heritabiliteiten tussen 0,20 en 0,60 (dit boek). Dawkins suggereert genetisch determinisme, wat nauwelijks voorkomt.

Ik vermoed dat Dawkins expres de prikkelende term '*selfish gene*' gekozen heeft om extra aandacht voor zijn idee te krijgen. Dat is gelukt. '*Selfish gene*' is een 'magische term' (hoofdstuk 7.3.).

**Selfish genes**

In 1976 publiceerde Richard Dawkins het boek "*The selfish gene*". Hierin heeft hij gen-centrische ideeën uitgewerkt. Dawkins onderscheidde (1) replicatoren, dat zijn de moleculen die van generatie op generatie gekopieerd worden, en (2) overlevingsmachines, dat zijn de moleculen die de replicatoren kopiëren en laten overleven<sup>2</sup>. "*Ik verdedig hier het standpunt dat de fundamentele eenheid voor selectie, en dus voor eigenbelang, niet de soort is, en niet de groep, en strikt genomen ook niet het individu. Het is het gen, een eenheid van erfelijkheid.*" (Dawkins 1976, p. 12, zie "Bezwaren tegen de term 'zelfzuchtig gen'"). "*Wat het gen betreft, zijn zijn allelen zijn dodelijke rivalen.*"<sup>3</sup> (Dawkins 1976, p. 40). Succesvolle allelen zijn die allelen waarvan de frequentie toegenomen is ten koste van andere allelen op dezelfde locus. Het lichaam is een overlevingsmachine voor de allelen. Kunnen 'zelfzuchtige' allelen een altruïstische overlevingsmachine maken? "*Ik verdedig hier het standpunt dat de belangrijkste eigenschap die we van een gen moeten verwachten, meedogenloze zelfzucht is. Deze zelfzucht van het gen zal meestal leiden tot zelfzuchtig gedrag van individuen. Maar we zullen zien dat er speciale omstandigheden zijn, waarin het zelfzuchtige gen zijn doel het beste kan bereiken door een beperkte vorm van altruïsme van individuele*

*dieren te stimuleren. 'Speciale' en 'beperkte' zijn belangrijke woorden in de vorige zin. Hoe graag we het tegenovergestelde zouden willen, universele liefde en het welzijn van de soort zijn begrippen die in de evolutie gewoon niet zinnig zijn.*" (Dawkins 1976, p. 2-3). Dawkins meent dat zelfzuchtige allelen de mens vooral zelfzuchtig gemaakt hebben, "... omdat we zelfzuchtig geboren zijn" (Dawkins 1976, p.3). Dawkins besluit zijn boek met "*Op aarde kunnen alleen wij, mensen, in opstand komen tegen de tirannie van de zelfzuchtige replicatoren.*" (Dawkins 1976, p. 215). In de gen-centrische benadering is evolutie het steeds weer verdringen van allelen (Williams 1985). Op basis van zelfzuchtige allelen kan altruïstisch gedrag naar verwanten ontstaan. Maar het was de vraag of op basis van zelfzuchtige allelen wel altruïstisch gedrag naar niet-verwanten kon ontstaan. Immers, steeds dreigen egoïstische bedriegers (*cheaters*) en klaplopers (*free-riders*) de brave altruïsten te verdringen. De vraag was of en hoe altruïstisch gedrag naar niet-verwanten als gevolg van natuurlijke selectie kon ontstaan.

**4. Competitie binnen en tussen groepen****Competitie binnen de groep**

Er zijn allerlei verschillende sociale groepen. "*Sociale groepen bestaan uit individuen met zeer verschillende belangen, behoeften en vaardigheden.*" (Silk 2002). Leden van dezelfde *in-group* hebben verschillende belangen, mogelijkheden en behoeften, die ook nog door de omstandigheden kunnen veranderen.

<sup>2</sup> Eenzelfde onderscheid maakte Weismann (1892) tussen kiemcellen en somatische cellen: de somatische cellen vormen de overlevingsmachine, terwijl de kiemcellen de replicatoren bevatten. Opeenvolgende generaties kiemcellen vormen de kiemlijn.

<sup>3</sup> Dit had eigenlijk moeten zijn "*Wat een allel betreft, zijn andere allelen van hetzelfde gen zijn dodelijke rivalen.*"

### Evolutiemodellen

Voordat Charles Darwin (1859) zijn *Origin of species* gepubliceerd had, was het Bijbel-boek Genesis in het westen eigenlijk het enige voorstel voor het ontstaan van levende organismen. De evolutietheorie van Darwin gaf een alternatieve en wetenschappelijke verklaring voor het ontstaan van levende organismen. Dat wordt door voor- en tegenstanders van het Darwinisme erkend. Maar het fundamentele bezwaar van tegenstanders was dat volgens hen niet alle doelmatige processen van levende organismen door Darwinistische evolutie tot stand kunnen komen. Figuur 1 geeft een overzicht van de visies.

- Verscheidene auteurs waren van mening dat het ontstaan en de eigenschappen van de levende organismen alleen verklaard kunnen worden door goddelijke interventie, en niet uitsluitend door Darwinistische evolutie.
- Sommige auteurs (waaronder ik) proberen of ze de biologische evolutie van levende organismen uitsluitend door gen-centrische neodarwinistische evolutie causaal kunnen verklaren.
- Verscheidene auteurs menen dat het gen-centrische neodarwinisme tekort schiet om het ontstaan van eigenschappen van levende organismen te verklaren.
  - Volgens sommigen is biologische evolutie doelgericht. Voor Wallace (1870) en Teilhard de Chardin (1941) was de mens het doel van de evolutie. Voor Julian Huxley (1942) was 'vooruitgang' het doel van de evolutie.
  - Het ontstaan van eusociale insecten zou niet door gen-centrische evolutie of door *inclusive fitness* verklaard kunnen worden. Daarvoor is groepsselectie als verklaring voorgesteld. In dit hoofdstuk presenteer ik een andere verklaring.
  - Volgens Jablonka en Raz (2009) en Pigliucci en Müller (2010) is transgenerationale epigenetische overdracht een onmisbare verklaring voor enkele natuurverschijnselen. Haig (2007) en Dickins en Rahman (2012) leveren hier kritiek op, en daar ben ik het mee eens.

Bijvoorbeeld bij overvloed zijn de belangen van de individuen anders dan bij schaarste.

- Bij schaarste kunnen groepsleden en zelfs verwanten elkaars concurrenten worden.
- Bij een externe dreiging kunnen groepsleden gedwongen worden tot samenwerking. Dus de omstandigheden maken of groepsgenoten al dan niet elkaars concurrenten zijn. Door positieve relaties kunnen dieren en mensen de eigen kansen op overleven en voortplanten bevorderen. Bij negatieve relaties, zoals concurrentie en vijandschap, is het voor dieren belangrijk niet te veel biologische schade te lijden; en vaak houdt dat in dat zij concurrenten of vijanden schade toebrengen. Bij de meeste groepen hebben groepsleden ook de optie de groep te verlaten, en 'voor zichzelf te beginnen'. Het hangt af van de omstandigheden (en verwantschap) of samenwerken of concurreren optimaal is voor evolutionair succes. Als mensen of dieren samenwerken, kan dit leiden tot winst voor individuen die samenwerken. Maar bij een constante populatiegrootte zijn dan andere groepsgenoten de dupe van deze succesvol samenwerkende groepsgenoten.

### Samenwerken binnen de groep

Darwin meende dat ook samenwerken een methode kan zijn om de competitie te winnen. *"Die gemeenschappen die het grootste aantal sociale leden hebben, zouden het best gedijen, en de meeste nakomelingen krijgen."* (Darwin 1859, p. 163). *"Als een stam veel leden zou*

*hebben die patriottisch zijn, trouw, gehoorzaam, moedig en sociaal, die bereid waren elkaar te helpen, en zichzelf op te offeren voor de gemeenschap, dan zou zo'n stam het winnen van andere stammen; en dat zou ook natuurlijke selectie zijn.*" (Darwin 1871, p. 132). Deze laatste uitspraak is opgevat als een voorloper van zowel groepsselectie als verwantenselectie.

Volgens Peter Kropotkin (1902) speelt samenwerking een belangrijkere rol in de evolutie dan competitie en strijd. Hij zag samenwerking bij mieren en bijen, het gezamenlijk vissen door pelikanen, het achtervolgen (*mobbing*) van roofvogels door groepen vogels, het gezamenlijk jagen door wolven en leeuwen, en de samenwerking tussen mensen. *"Diersoorten waarbij onderlinge strijd beperkt is tot het absolute minimum, en waarbij onderling hulp het sterkste ontwikkeld is, zijn onveranderlijk het meest talrijk, het meest welvarend, en het meest klaar voor verdere vooruitgang. [...] De niet-sociale soorten daarentegen zijn gedoemd tot verval."* (Kropotkin 1902). Dat is onjuist: er zijn al honderden miljoenen jaren sociale en solitaire diersoorten, en beide vormen van leven zijn in hun omgeving succesvol. De mate waarin een soort sociaal is, verandert in de loop der tijd. Er zijn argumenten dat de vrij solitaire orang-oetang geëvolueerd is uit sociale soorten. Veel dieren leven in groepen, maar het was zeer moeilijk om het evolutionair voordeel van leven in een groep empirisch te bevestigen (hoofdstuk 5.1.).

De vraag was of en hoe men groepsvorming en samenwerking kan verklaren op basis van natuurlijke selectie. *"Hallpike suggereert dat Darwinisten het ontstaan van samenwerking niet kunnen verklaren [...] omdat Darwinisme uitsluitend over competitie gaat. [...] Hallpike ziet volledig over het hoofd dat samenwerken vaak een methode is om de competitie te winnen."* (Harcourt en De Waal 1992, p. 493).

### Groepsselectie

Kropotkin (1902) realiseerde zich dat er problemen ontstaan als dieren te veel nakomelingen krijgen voor de draagkracht van het gebied. Volgens hem vormen natuurlijke processen een 'natuurlijke rem op te sterke vermenigvuldiging'. Deze natuurlijke processen - en niet zozeer competitie tussen individuen - zouden overbevolking voorkomen. Populaties werden opgevat als natuurlijke eenheden ('superorganismen') waar natuurlijke selectie op ingreep (Allee 1931, 1932, Emerson 1939). Vero Wynne-Edwards (1962) constateerde dat mensen iedere keer weer hun natuurlijke hulpbronnen uitputten, zoals overbevissing en overbegrazing. Hij meende dat dieren dit niet doen. Hij meende dat de concurrentiestrijd niet zozeer tussen individuen woedde, maar tussen populaties. Populaties die 'verantwoord' gebruik maken van hun natuurlijke hulpbronnen (voedsel en land), zullen de concurrentiestrijd winnen van populaties die hun hulpbronnen uitputten. Populaties dieren zouden hun omvang afstemmen op het beschikbare voedsel en land. Dreigende overbevolking zou leiden tot hormonale en gedragsreacties; die op hun beurt zouden leiden tot geboortereductie. Dat zou een natuurlijke rem op te sterke vermenigvuldiging zijn.

In een heldere discussie over groepsselectie moeten we een strikt onderscheid maken tussen twee varianten van groepsselectie.

- Evolutie van sociale groepen die behandeld worden als *"adaptieve eenheden waarvan de organisatie niet gereduceerd kan worden tot interacties tussen individuen."* (David Sloan Wilson<sup>4</sup> en Sober 1994, p. 585). Aanhangers van groepsselectie gaan uit van deze interpretatie.
- Evolutie van sociale groepen, die weliswaar op groepsselectie lijkt, maar die te herleiden

is tot causale interacties door het gedrag van de deelnemende individuen.

De theorie van groepsselectie leidt tot twee problemen. (1) Wat is het causale mechanisme van deze 'natuurlijke rem op overbevolking'? (2) Individuen die niet aan die geboortebepaling meededen (*cheaters*), krijgen uiteindelijk meer nakomelingen en zouden zo binnen hun populatie de concurrentiestrijd winnen. Groepsselectie *"is niet in overeenstemming met bekende processen van natuurlijke selectie."* (Trivers 1971, p. 44).

### De sociale insecten

Bij mieren- en bijenvolken (eusociale insecten) zijn er steriele kasten van werksters en soldaten. Dat was een probleem in theorieën over evolutie. Hoe kunnen er door natuurlijke selectie verschillende steriele kasten ontstaan, die immers hun eigenschappen niet op hun nageslacht konden overdragen. Darwin (1859, p. 235) vermeldde de sociale insecten als *"één speciaal probleem dat aanvankelijk onoplosbaar leek, en dat de doodsstek voor mijn hele theorie kon zijn."* Darwin heeft dit probleem niet echt opgelost. Bij de eusociale insecten hebben de steriele groepsleden niet de optie de groep te verlaten, en 'voor zichzelf te beginnen'. Sindsdien hebben de sociale insecten rondgespookt in theorieën over evolutie. In allerlei situaties offeren individuen bij sociale insecten hun leven gemakkelijk op voor de groep: hetzij bij de aanval op een indringer, of bij het afsluiten van een ingang van het nest, of als brug zodat leden van de groep water kunnen oversteken. Het verklaren van dit altruïsme was een probleem. Edward O. Wilson sloot in *Sociobiology* expliciet altruïsme t.o.v. nakomelingen uit in erfelijke modellen. *"Zelfopoffering ten gunste van de nakomelingen is altruïsme in de conventionele, maar niet in de strikt genetische betekenis, omdat de fitness van een individu gemeten wordt in het aantal overlevende nakomelingen."* (Edward Wilson 1975, p. 117). Richard Dawkins verwierp deze interpretatie. *"Er is nog een meer ernstige tekortkoming aan Wilsons definitie van verwantenselectie. Hij sluit weloverwogen nakomelingen uit: zij tellen niet als verwanten!"* Dawkins (1976, p. 102). Dawkins hoopte dat Edward Wilson deze opvatting zou herzien, maar in 2008 bevestigde Edward Wilson zijn oorspronkelijk opvatting: we hebben te maken met *"verwanten anders dan ouders en kinderen"* (Edward Wilson 2008). Als ouders en nakomelingen in erfelijke modellen als 'kin', gerekend zouden worden, zou dat leiden tot absurde conclusies zoals *"solitair gedrag kan alleen door verwantenselectie ontstaan."* Alleen groepsselectie zou deze problemen kunnen oplossen (Edward

<sup>4</sup> Twee prominente deelnemers aan het debat hebben de achternaam Wilson: de mierendeskundige Edward Osborne Wilson, de schrijver van o.a. *Sociobiology*, en David Sloan Wilson, die al vele jaren groepsselectie benadrukt. Voor het onderscheid noem ik ook hun voornamen.

Wilson en Hölldobler 2005, Edward Wilson 2008, Nowak e.a. 2010). Een groep van 103 auteurs verwierp echter groepsselectie als verklarende principe (Abbot e.a. 2011), al claimden deze auteurs dat wel erg veel problemen door de theorie van *inclusive fitness* theoretisch en experimenteel opgelost zouden zijn (vergelijk tabel 1).

### Mijn oplossing voor de evolutie van eusociale insecten

Een bijzonder kenmerk van eusociale insecten is de differentiatie tussen vruchtbare en niet-vruchtbare dieren. Ook in het lichaam van gewervelde dieren is er differentiatie tussen vruchtbare cellen (de kiemlijn, de geslachtscellen) en de andere cellen. Dieren hebben bijvoorbeeld spier- en zenuwcellen die zich niet voortplanten. Hoe is het mogelijk dat natuurlijke selectie dergelijke cellen voortbrengt die zich niet voortplanten? Het antwoord is: deze cellen dragen bij tot de overlevingsmachine voor de allelen van dit individu. De huid van zoogdieren bevat miljarden huidcellen. Onderdeel van de normale functie van huidcellen is dat ze doodgaan (geprogrammeerde celdood, apoptose); zo dragen huidcellen bij tot de overlevingsmachine van de allelen van het individu. Edward Wilson concludeert dat het leidt tot absurde conclusies, als ouders en nakomelingen in erfelijke modellen als verwanten gerekend worden. Nu zijn er twee mogelijkheden: of de modellen van *inclusive fitness* deugen niet, of ouders en nakomelingen zijn geen verwanten. Ik heb twee bezwaren tegen de *inclusive fitness* analyse van Hamilton <sup>5</sup>.

- Hamilton (1964a) gaat uit van *inclusive fitness* als eigenschap van individuele dieren. Ik ben van mening dat evolutiemodellen alleen helder en consistent zijn, als ze uitgaan van de fitness van allelen.
- Hamilton (1964b) past zijn model van *inclusive fitness* ook toe op onvruchtbare kasten van insecten. Ik ben van mening dat verwantenselectie niet van toepassing is op onvruchtbare kasten.

Naar mijn mening kan het ontstaan van eusociale insecten het meest elegant verklaard worden door een kolonie op te vatten als een superorganisme (Moritz en Southwick 1992, Hölldobler e.a. 2009) dat onderhevig is aan gen-centrische selectie, waarbij de andere kolonies de concurrenten zijn (zie de volgende alinea). Zo'n superorganisme bestaat uit de koningin en al haar nakomelingen. De koningin heeft twee overlevingsmachines: haar eigen lichaam en alle werksters en soldaten. Als we

de kolonie als superorganisme opvatten, kan een honingbij die van bloem naar bloem vliegt, het best vergeleken worden met bijvoorbeeld een witte bloedcel in het bloed.

Hamilton heeft de *inclusive fitness* theorie ontwikkeld en hij heeft deze toegepast op de sociale insecten (Hamilton 1964b). Hij beschouwt dat als belangrijke steun voor zijn theorie. Het zou nogal ironisch zijn als mocht blijken dat theorieën van *inclusive fitness* juist niet van toepassing zijn op soorten met fertiliteit/steriliteit-differentiatie.

### Superorganismen?

Het begrip 'superorganisme' wordt in allerlei betekenissen gebruikt (Moritz and Southwick 1992). Voor een bespreking daarvan moet het begrip 'individu' eerst helder zijn. Ik gebruik het woord 'individu' voor een afgegrensde eenheid, zoals één micro-organisme, plant, schimmel of dier. Ik gebruik het woord 'superorganisme' voor een afgegrensde groep individuen met vruchtbaarheids/steriliteit-differentiatie die bestaat uit de vruchtbare stichtster van de groep en haar nakomelingen. Daarmee is gedefinieerd welke individuen tot het superorganisme behoren, en is het superorganisme afgegrensd.

Het begrip 'superorganisme' wordt in de volgende betekenissen gebruikt.

- **Kolonie van eusociale dieren**, dat is een 'koningin' met haar nakomelingen. Alle leden van de kolonie zijn nauw verwant. Ik gebruik het woord 'superorganisme' alleen in deze betekenis.
- **Andere kolonies**, zoals bijvoorbeeld koraal. De individuen hiervan kunnen nauw of verder verwant zijn.
- **Symbiosevormen** zoals kortmossen, die uit verschillende niet-verwante soorten kunnen bestaan. Er zijn dan twee gescheiden replicatoren, en een overlevingsmachine die door twee verschillende soorten gemaakt is.
- **Individu met alle organismen die in of op hem leven**. De dieren, zoals we die macroscopisch waarnemen, dragen miljarden micro-organismen in en op zich mee (Gill e.a. 2006).
- **Populatie/volk**. De antropoloog Kroeber (1917) stelde voor om een mensenvolk als een superorganisme te beschouwen. De ecologen Allee (1931) en Emerson (1939) beschouwden een populatie dieren als een superorganisme (Mitman 1988).
- **Ecosystemen** bestaan uit de levende en levenloze dingen in een bepaald gebied. Deze worden vaak als een geheel beschouwd.

<sup>5</sup> Deze bezwaren gelden niet voor de theorie van verwantenselectie (Maynard Smith 1964).

**Systemen, subsystemen en biologische belangen**

In de discussie over populaties, groepsselectie en superorganismen is het belangrijk de systemen en subsystemen te onderscheiden en de biologische belangen (als die er zijn) van de systemen en subsystemen.

- Bij een **kolonie van eencellige organismen** hebben de individuen geen gemeenschappelijke biologische belangen. Als de individuen erfelijk identiek zijn, hebben de individuen geen strijdige evolutionaire belangen. Wel is het mogelijk dat een individu 'voor zichzelf begint', en de andere individuen als concurrent behandelt.
- Bij een **meercellig organisme met weefseldifferentiatie** in kiemcellen en lichaamscellen hebben alle cellen dezelfde biologische belangen: het overleven en voortplanten van een individu. Afzonderlijke cellen kunnen niet overleven.
- **Cellen in opstand: kanker.** Bij een meercellig organisme met weefseldifferentiatie kan kanker ontstaan. De kankercellen zijn 'voor zichzelf begonnen'. De kankercellen hebben andere, tijdelijke belangen: het krijgen van zoveel mogelijk nakomelingen. De kankercellen en de intacte cellen zijn elkaars concurrent geworden. Ze blijven concurrent totdat (1) het individu overleden is, of (2) de kanker effectief bestreden/genezen is.
- **Eusociale kolonies - superorganismen.** Bij dieren die in een eusociale kolonie is er differentiatie tussen vruchtbare en steriele individuen. De vruchtbare en steriele individuen hebben dezelfde biologische belangen: het voortbestaan van de kolonie en de productie van vruchtbare mannetjes en vrouwtjes. De steriele individuen kunnen niet 'voor zichzelf beginnen': afzonderlijk kunnen ze niet overleven en voortplanten. Een systeem is een 'superorganisme' als het systeem uit subsystemen bestaat, die niet 'voor zichzelf kunnen beginnen' doordat ze voor hun overleven van elkaar afhankelijk zijn. De essentie is: de individuen binnen een superorganisme kunnen niet elkaars concurrent worden.

Overigens wordt het woord 'superorganisme' door anderen ook wel gebruikt voor populaties van individuen die ook afzonderlijke, verschillende biologische belangen kunnen hebben (Emerson 1939).

- **Planeet.** James Hutton (1785), de vader van de geologie, gebruikt als eerste de term 'superorganisme'; hij gebruikt die term voor de planeet Aarde. Een recente variant van deze opvatting is de Gaia-hypothese (Love-lock en Margulis 1974).

*voor het voortzetten en oneindigheid van de soort, en met afkeer van gedachten over uitsterven."*

Een kern van de evolutietheorie van **Charles Darwin** (1859) is dat individuen van een populatie elkaars concurrenten zijn. Incidenteel gebruikte Darwin nog de uitdrukking "*nuttig voor de soort*" (Darwin 1859, p. 44 en p. 223), hoewel dat eigenlijk strijdig met zijn eigen theorie is. Darwin spreekt vooral over het behoud van gunstige rassen, en het behoud van aangepaste eigenschappen. Na 1859 zou men eigenlijk niet meer over 'het behoud van de soort' moeten spreken, maar toch komt die uitdrukking nog verscheidene malen voor.

**5. 'Het behoud van de soort'****Denkers tot en met Darwin**

In het teleologisch denken stelt men de vraag 'waar is het goed voor?' De instincten voor eten en verdedigen 'dienen' voor het behoud van het individu, en de instincten voor seks en moederzorg 'dienen' voor 'het overleven van de soort'. De uitdrukking 'voor het behoud van de soort' is een gangbare uitdrukking geworden.

- De filosoof **David Hume** beschreef dat mensen en dieren instincten hebben "*voor hun eigen behoud en de verbreiding van hun soort.*" (Hume 1739, boek 1, part 3, section 16,).
- De econoom en ethicus **Adam Smith** (1759, 2.1.): "*Dus zelf-behoud en de verbreiding van de soort zijn de grote doelstellingen die de Natuur voorgesteld heeft voor alle dieren. Mensen zijn begiftigd met een verlangen om die doelstelling te bereiken, en een aversie voor het tegenovergestelde, met een liefde voor het leven, en een afkeer van ontbinding, met een verlangen*

**Latere denkers**

- De vader van de psychoanalyse, **Sigmund Freud** (1915), sprak over "*de drift voor overleven en de drift om de soort te behouden*".
- De wiskundige en fysisch-chemicus **Alfred Lotka** (1922, p. 147) sprak over "*het richten van energie naar kanalen die het behoud van de soort bevorderen.*"
- De paleontoloog **Raymond Dart** (1925, p.199) sprak over "*waar bekwaam denken en handelen een overwegende rol speelde in het behoud van de soort.*"
- De etholoog **Konrad Lorenz** (1939, p. 69) sprak over "*Betekenisvolle bewegingen die*

gedifferentieerd zijn voor het behoud van de soort.”

- De kwantummechanicus **Erwin Schrödinger** (1944, p. 108) zei: “Egoïsme is voor een solitair dier een deugd voor het behoud en het verbeteren van de soort; in iedere gemeenschap wordt egoïsme een ondeugd.”
- De hersenonderzoeker **Paul MacLean** (1958) onderscheidde twee delen van ‘het limbisch systeem’: een deel voor ‘zelf-behoud’ en een ander deel voor het ‘behoud van de soort’. Deze tweedeling wordt niet meer aangehangen.
- Zelfs de etholoog **Niko Tinbergen** (1964, p. 206) formuleert het soms ongepast: “Een partij – de zender – verzendt een signaal, waarop de andere partij – de ontvanger – zo reageert dat het behoud van de soort wordt bevorderd.” Dit zou moeten zijn: “zodanig dat de allelen van de zender en ontvanger verbreid worden, zolang er eerlijke signalen worden verzonden.”

Hamilton schreef expliciet “zodra we pseudo-verklaringen gebaseerd op ‘het voordeel van de soort’ verwerpen.” (Hamilton 1964b, p. 19). “in mijn jeugd was het gebruikelijk om allerlei eigenschappen van organismen toe te schrijven “ten bate van de soort”, maar dat was natuurlijk tegen de relevante natuurwetten.” (Ghiselin 2005, p.128-129). Nu is de uitdrukking ‘voor het behoud van de soort’ vloeken in de kerk.

## 6. Het behoud van ecosystemen

Lange tijd was het ‘natuurlijk evenwicht’ een populair begrip in de ecologie (Zimmerman en Cuddington 2007). Een centrale vraag werd dan wie of wat dit evenwicht in stand houdt. Kandidaten daarvoor waren:

- God, maar God is geen onderwerp voor empirisch wetenschappelijk onderzoek;
- Gaia: “het leven ging de omgeving van de planeet beheersen, kort nadat het ontstaan was, en deze homeostase door en voor de biosfeer heeft sindsdien bestaan.” (Love-lock en Margulis 1974, p. 2). Dit is een merkwaardige zin waarbij abstracte begrippen (*life* en *biosphere*) als actor optreden; het is een ‘magische zin’ (hoofdstuk 7.3.).

Ook Darwin verwierp het idee dat individuen van één soort gedrag zouden vertonen ten gunste van leden van andere soorten en ten koste van zichzelf. “Het wordt wel beweerd dat dieren hun instincten hebben niet voor zichzelf of voor hun groep, maar ten gunste van andere soorten, al leidde dat tot hun vernietiging; men

beweerde wel dat vissen migreren, opdat ze een prooi werden voor vissen en andere dieren. Volgens onze theorie van natuurlijke selectie voor verandering van instinct tot het eigen voordeel, is dit onmogelijk.” (Darwin 1883, p. 377).

“Sommige natuurvorsers en ecologen die serieus over het evenwicht in de natuur hebben nagedacht, hebben enigszins mystieke super-organismen-concepten gepostuleerd. Zoals de algemene concepten zijn deze in de oudheid ontstaan, maar anders dan de algemene concepten, hebben zij slechts beperkte acceptatie gewonnen. Concepten over het Natuurlijk Evenwicht zijn minder belangrijk geworden met de komst van de professionele ecologie.” (Egerton 1973, p. 322). Tegenwoordig denken ecologen niet meer in termen van behoud van ecosystemen door natuurlijke processen. Er is evolutie van soorten, en daardoor veranderen ecosystemen, en er gebeuren soms rampen zodat ecosystemen ophouden te bestaan. ‘De natuur’ beschermt geen ecosystemen; hooguit doen natuurbeschermers dat af en toe. De Gaia-hypothese valt buiten de natuurwetenschap; het is buitenwetenschappelijk of boven-natuurlijk.

## 7. Besluit

Een gen-centrische benadering leidt tot simpele, elegante en toetsbare evolutiemodellen. In de evolutie is verbreiding van de eigen allelen relevant. Door verwanten te bevoordelen, werden de eigen allelen meer verbreid. Het bevoordelen van verwanten ten koste van zichzelf kan nuttig zijn in de evolutie. Verwantenselectie verklaart het ontstaan van het bevoordelen van verwante individuen. Maar met verwanteselectie kan men niet verklaren dat allerlei dieren incidenteel ook niet-verwante soortgenoten bevoordelen. Behalve verwantschap spelen ook andere relaties tussen dieren een rol in het overleven en voortplanten van de betrokkenen. Deze principes hebben consequenties voor het selectief bevoordelen of benadelen van individuen in de eigen groep (hoofdstuk 4.3.). Het sociaal-intelligent omgaan met de eigen belangen en mogelijkheden (hoofdstuk 3.5.) leidt tot bevoordelen van geselecteerde, niet-verwante individuen. De principes van verwanteselectie hebben ook consequenties voor positief en negatief sociaal gedrag (hoofdstuk 6.1.), en voor doodslag, moord en oorlog (hoofdstuk 6.2.).

## 4.2. Evolutiemodellen en verdelingsspelen

Paul A.M. van Dongen © 2021

*In simulaties en in openbare-voorzieningsspe-  
len gaan de meeste mensen niet voor een maximale eigen opbrengst,  
maar hebben ze voorkeur voor een meer eerlijke verdeling*

### Samenvatting

Er zijn verscheidene simulaties en modelstudies gedaan om te bezien wanneer mensen zich altruïstisch of egoïstisch gedragen. Soms spelen daarin twee spelers tegen of met elkaar, soms is er een derde speler met invloed, en soms spelen veel spelers voor een gezamenlijk doel.

In tegenspraak met de rationele-keuzetheorie, gaan de meeste spelers niet voor een maximale eigen opbrengst, maar hebben ze voorkeur voor een meer eerlijke verdeling. Als spelers unfair gedrag van anderen waarnemen, dan zijn er twee opties: ze straffen het onfaire gedrag als dat mogelijk is, of ze gaan zichzelf ook unfair gedragen.

Het feitelijk gedrag van mensen is vaak niet rationeel volgens de rationele-keuzetheorie. De meeste mensen kiezen intelligent dat alle betrokkenen een fair deel krijgen, zodat de verstandhouding goed blijft.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Evolutionair statieel strategieën voor gedrag
- 3. Verdelingsspelen
  - 3.1. Spelen met een klein aantal spelers
  - 3.2. Spelen met een groot aantal spelers
- 4. Besluit

### 1. Inleiding

In de biologie, de psychologie en in de economische wetenschap is het moeilijk het ontstaan van altruïstisch gedrag te verklaren.

#### Hoe ontstaat altruïsme bij dieren?

In de evolutie worden die allelen voor eigenschappen verspreid die maken dat de drager of zijn verwanten overleeft en zich voortplant. Metaforisch zijn overleven en voortplanten evolutionaire doelen, en de *goals*<sup>1</sup> van dieren zijn hiervan afgeleid. Alles wat hiertoe bijdraagt, worden *goals* voor dieren en mensen. Theoretische evolutiemodellen voorspellen het ontstaan van egoïstisch gedrag of nepotisme. Met natuurlijke selectie kan men verklaren hoe altruïstisch gedrag t.o.v. verwanten ontstaan kan zijn. Door verwanten te bevoordelen, werden de eigen allelen meer verspreid. Maar het kwam ook voor dat dieren niet-verwante soortgenoten bevoordelen; het was de vraag hoe dat gedrag door natuurlijke selectie kon ontstaan.

#### Homo economicus – rationele keuzes

Voor mensen en dieren is het belangrijk dat ze voldoende middelen van bestaan verwerven. De *goals* van mensen, dieren en bedrijven zijn daarvan afgeleid. In de evolutie van de mens is het redeneervermogen ontstaan. Daardoor kunnen mensen in principe rationeel gedrag vertonen om hun *goals* te bereiken (hoofdstuk 3.5. en 3.6.). In de economische wetenschap is de rationele-keuzetheorie ontworpen (Von Neumann en Morgenstern 1944). Dit principe is de grondslag van theorieën over rationeel economisch gedrag (Friedman 1953, Becker 1976). Rationeel economisch gedrag is gedefinieerd als het maximaliseren van de kans op opbrengst. Als de gevolgen van een keuze uitgedrukt kunnen worden in kosten en baten, dan is de keuze met de grootste kans op een opbrengst een 'rationele keuze'.

In de rationele-keuzetheorie worden beslissers opgevat als rationele wezens die gericht zijn op eigenbelang, en beschikken over volledige informatie over alle mogelijke keuzes, en over de kosten en de gevolgen van die keuzes. Maar aan die voorwaarden is nooit voldaan. Immers gebeurtenissen in de toekomst zijn onzeker. Zelfs als men alle deskundigheid gebruikt om een proces optimaal te maken, gebeuren er soms heel andere dingen.

<sup>1</sup> Zie hoofdstuk 10.2. hoe doelmatig en doelgericht gedrag kan ontstaan op basis van causale processen.

Tabel 1. Sociale waardes. Voorbeelden van verdelingskeuzen; in de praktijk krijgen de proefpersonen een groot aantal verschillende keuzes met grotere en kleinere verschillen.

Bij keuze A (coöperatief) maximeert de beslisser de totale opbrengst.

Bij keuze B (individualistisch) maximeert de beslisser de eigen opbrengst.

Bij keuze C (competitief) maximeert de beslisser het verschil tussen de eigen opbrengst en die van de ander.

Bij keuze D (altruïstisch) maximeert de beslisser de opbrengst van de ander. Een variant die uitkwam op keuze D kwam voor bij McClintock (1972), maar niet meer bij McClintock (1978), omdat deze te weinig voorkwam.

	alternatieve keuzes voor de beslisser			
	A coöperatief	B individualistisch	C competitief	D altruïstisch
uitkomst voor beslisser	80	90	70	40
uitkomst voor de ander	80	10	10	120

### Modellen en simulaties voor gedrag

In dit hoofdstuk bespreek ik modellen en simulaties voor conflictgedrag en voor altruïstisch of rationeel gedrag bij mensen:

- voor een klein aantal spelers: het Prisoner's dilemma, Tit-for-tat en variaties daarop, en altruïstisch straffen;
- en voor een groot aantal spelers: de *tragedy of the commons*, openbare-voorzienings-spelen en parochiaal altruïsme

## 2. Evolutionair stabiele strategieën voor gedrag

### Conflictgedrag

Het was al lang opgevallen dat bij gevechten tussen mannetjes van dezelfde soort zelden mannetjes gedood worden. Het elimineren van een concurrent lijkt evolutionair voordelig gedrag. Daarom was de vraag: waardoor worden zo weinig soortgenoten gedood? Maynard Smith heeft principes van speltheorie toegepast op conflictgedrag van dieren (Maynard Smith en Price 1973). Voor hen was de centrale vraag: welke gedragsstrategieën zijn op de lange termijn succesvol? Ofwel: welke strategie kan niet zomaar door een andere strategie verdrongen worden? Een individu kan een gevecht aangaan of ontlopen, en het gevecht kan 'geritualiseerd' zijn of gewelddadig. Een echt gevecht heeft het risico van verwonding of dood voor de deelnemers. Het gedrag van de deelnemers hangt ook af van eerdere ervaringen. Dit wordt vaak verwoord als het 'havik-/duif-conflict', maar Maynard Smith vermeldt ook andere strategieën, waaronder de '*retaliator*'<sup>2</sup> d.i. een strategie om positief te beginnen en positief te blijven als de ander positief is, maar hard terug te slaan als de andere nega-

tief is. Er is niet één strategie die op zich het beste is, maar het succes hangt af van de andere leden van de populatie en de voorgeschiedenis van eerdere interacties.

## 3. Verdelingsspelen

### 3.1. Spelen met een klein aantal spelers

#### 3.1.1. Sociale verdelingskeuzes (*social values*)

##### Verdelingskeuzes

Messick en McClintock (1968) en McClintock (1972, 1978) hebben een test voorgesteld waarbij proefpersonen een keuze maken tussen een aantal alternatieven voor verdeling van geld tussen zichzelf en een ander (tabel 1). Er zijn systematische verschillen tussen de verdelingskeuzes van mensen. Dit wordt *social value orientation* genoemd.

1. **Prosociaal.** Ongeveer 60% van de proefpersonen koos voor een ongeveer gelijke verdeling. Maar in verschillende situaties was de spreiding daarin groot (Balliet e.a. 2009). Als anderen het keuzegedrag kunnen waarnemen, gedragen mensen zich iets meer prosociaal; dit effect is klein ( $r = 0,14$ ), maar statistisch significant (Bradley e.a. 2018).
2. **Individualistisch.** Ongeveer 30% van de proefpersonen koos ervoor zelf zoveel mogelijk geld te krijgen, ongeacht wat de ander kreeg. Volgens de rationele-keuzetheorie is alleen deze keuze rationeel.
3. **Competitief.** Ongeveer 10% van de proefpersonen koos ervoor meer dan de ander te krijgen, zelfs als men daardoor minder kreeg dan bij andere keuzes. Competitief voordeel is succesvol in evolutiemodellen.

<sup>2</sup> Dit is ongeveer gelijk aan Tit-for-tat (zie onder).



4. **Altruïstisch.** Minder dan 1% van de proefpersonen koos ervoor de ander zoveel mogelijk te geven, ongeacht wat men zelf kreeg. Deze keuze was zo zeldzaam dat dit alternatief later werd weggelaten.

Het aantal mensen binnen een groep met sociaal, individualistisch of competitief gedrag heeft invloed op de samenhang van de groep. Deze verdelingskeuzes worden ook wel gebruikt in onderzoek om te bezien of men met manipulaties het sociale keuzegedrag van mensen kan veranderen.

### 3.1.2. Het prisoner's dilemma en varianten daarop

#### Het prisoner's dilemma

Het klassieke prisoner's dilemma is een spel waarbij twee spelers deelnemen en waarbij iedere speler kan besluiten de ander te verraden ( $D = 'defect'$ ), of te zwijgen ( $C = 'cooperate'$ ). In dit spel is er geen contact tussen de spelers. De essentie van dit spel is dat voor iedere speler de uitkomst afhangt van de eigen keuze en de onbekende keuze van de ander (tabel 2). Tucker noemde dit het prisoner's dilemma (Poundstone 1992). Als dezelfde spelers een bekend aantal malen (bijv. 100) achtereenvolgend tegen elkaar het prisoner's dilemma spelen, dan is theoretisch de enige 'rationele' keuze de ander alle malen te verraden. *"De doorsnee spelers waren duidelijk niet strategisch geraffineerd genoeg om te bedenken dat de strategie DD de enige rationeel verdedigbare strategie is, en dit intellectuele gebrek voorkwam dat ze verloren."* (Rapoport en Chammah 1965, p. 29). Door de hoogte van de 'straf' te manipuleren konden Rapoport en Chammah (1965) het percentage reacties 'samenwerken' en 'verraden' beïnvloeden. Maar de conclusie bleef dat de enige rationele keuze was de ander verraden. *"Men heeft een grote aversie tegen deze conclusie, niet alleen omdat de implicaties zo immoreel zijn, maar omdat het niet overeenstemt met het gedrag van echte mensen. In een mensensamenleving komt veel samenwerking voor, en vertrouwen is de basis van het sociaal en economisch leven. Is dat irrationeel? Moeten we onze instincten om aardig voor elkaar te zijn*

*uitschakelen? Loont misdaad? Zijn mensen alleen eerlijk als dat hen goed uitkomt?"* (Ridley 1996, p. 57).

Het gedrag in het prisoner's dilemma en sociale verdelingskeuzes hangen samen met persoonlijkheid. Mensen met een prosociale keuze werkten het meest samen in het prisoner's dilemma, terwijl mensen met een competitieve keuze het minst samenwerkten (Balliet e.a. 2009).

#### Tit-for-tat en varianten

Er is met modelstudies onderzocht met welke strategie men het prisoner's dilemma meestal wint. Axelrod organiseerde een wedstrijd om een computerprogramma te maken dat de hoogste opbrengst verkrijgt met het prisoner's dilemma. De winnaar was steeds Tit-for-tat van Rapoport (Axelrod 1980a, b). Voor de eerste zet werkte Tit-for-tat samen, en alle volgende zetten deed Tit-for-tat datgene wat de tegenstander de vorige zet gedaan had. Tit-for-tat was niet alleen de winnaar, maar bovendien was Tit-for-tat het simpelste computerprogramma. Tit-for-tat was een combinatie van 'wie goed doet, goed ontmoet' en 'dat zet ik je betaald'. Echter, als Tit-for-tat tegen zichzelf speelde, dreigde het vast te lopen in een eindeloze serie van wederzijds afstraffen. Dat probleem werd opgelost door de ontwikkeling van een 'generous tit-for-tat' (GTFT), dat grotendeels werkte als Tit-for-tat, alleen reageerde GTFT incidenteel met 'samenwerken' op een 'verraad' van de tegenstander (Nowak en Sigmund 1992). Vervolgens werd GTFT verslagen door het programma 'Pavlov' (*win-stay, lose shift*) van dezelfde ontwerpers (Nowak en Sigmund 1993). Het schema van het prisoner's dilemma (tabel 2) kan gebruikt worden voor allerlei modellen van samenwerking (Nowak 2006).

Er zijn voorbeelden van keuzesituaties in het dagelijks leven die min of meer overeenkomen met het prisoner's dilemma. Dat geldt in competitiesituaties, zoals reclamecampagnes van bedrijven of een wapenwedloop tussen staten. Het geldt ook voor een kleine kopgroep in een wielervedstrijd.

Tabel 2. De matrix van het prisoner's dilemma ( $C = cooperate$ ;  $D = defect$ ).

	De ander zwijgt (C)	De ander verradert (D)
Jij zwijgt (C)	Jij krijgt lichte straf De ander krijgt lichte straf	De ander wordt vrijgelaten Jij krijgt zware straf
Jij verradert (D)	Jij wordt vrijgelaten De ander krijgt zware straf	Beiden krijgen middelzware straf

Onafgebroken bloedwraak is een reeks ontspoorde Tit-for-tats. Het fundamentele verschil tussen situaties in het dagelijks leven en het prisoner's dilemma is, dat in het prisoner's dilemma gespecificeerd is wat de kosten van de verschillende keuzes zijn, gegeven wat de ander kiest. In het dagelijks leven moeten we leven - naast onbekende keuzes van anderen - met onbekende kosten en onbekende opbrengsten.

### 3.1.3. Andere verdelingsspelen

#### Het Dictator spel en het *Impunity* spel

Het **dictator spel** is een bizar spel, dat eigenlijk geen spel is. Het wordt wel een 'gedegeneerd spel' genoemd, een spel dat ontstaat als andere spelen tot het absurde versimpeld zijn. Bij het Dictator spel is er een Dictator die een bekende hoeveelheid geld mag verdelen tussen hemzelf en een Ontvanger, waarbij de Dictator ook mag besluiten de ander niets te geven. Het gedrag van de Ontvanger heeft geen gevolg voor de uitkomst voor de Dictator. En dat is het dan – dat is het hele 'spel'. Sommige Dictators zijn rationele beslissers, en geven niets, maar de meeste Dictators geven enig geld, tot zelfs 50% (Bolton e.a. 1998). Deze laatste zijn dus geen rationele beslissers. Naarmate de sociale afstand tussen de Dictator en de Ontvanger kleiner is, geven Dictators gemiddeld meer (Engel 2011).

Het ***impunity* spel** ('*impunity*' = straffeloosheid) is een variant op het dictator spel. De Dictator moet de ontvanger minstens een hoeveelheid geld geven, variërend van weinig tot de helft. En de Ontvanger kan besluiten het geld te accepteren of te weigeren, maar het gedrag van de Ontvanger heeft geen gevolg voor de uitkomst voor de Dictator. Daarom heet dit het *impunity* spel. Sommige Dictators geven dan het minimum, maar meeste Dictators geven meer geld (Bolton e.a. 1998).

#### Het *Ultimatum* spel

In het *ultimatum* spel (Güth e.a. 1982) zijn er twee spelers die overeenstemming moeten bereiken over de verdeling van een bekende hoeveelheid geld. De Gever kan slechts één maal een voorstel doen voor de verdeling van het geld. De Ontvanger kan de verdeling accepteren of verwerpen. Als de Ontvanger de verdeling accepteert, gaat de voorgestelde verdeling door. Maar als de Ontvanger de verdeling verwerpt, krijgen beide spelers niets. Als de Ontvanger een rationele beslisser zou zijn, zou hij ieder bod accepteren, want 'iets is beter dan niets'. Als de Gever een rationele beslisser zou zijn, zou hij de Ontvanger zo weinig mogelijk geven om zelf zoveel mogelijk

te hebben, ervan uitgaand dat de Ontvanger een rationele beslisser is.

**Westerse beslissers.** Maar echte Gevers en Ontvangers zijn geen 'rationele beslissers'. De Gevers zijn guller dan ze volgens de speltheorie zouden zijn. In 63% - 81% geven ze 50/50 (Kahneman e.a. 1986). Nog meer in strijd met de speltheorie, verwierpen verscheidene Ontvangers een oneerlijke verdeling, zodat ze niets kregen<sup>3</sup>. Dit noemt men wel 'altruïstisch straffen' (Fehr en Fischbacher 2003). Als studenten aan westerse universiteiten het *ultimatum* spel spelen, ligt het gemiddelde geaccepteerde bod rond 44% (Henrich e.a. 2001). Bij proefpersonen in Zweden bleek dat voor hen de heritabiliteit van het gedrag in het ultimatum spel 0,42 was (Wallace e.a. 2007).

**Beslissers uit andere culturen.** Het *ultimatum* spel is ook in 15 kleinschalige, niet-westerse gemeenschappen over de hele wereld getest. Mensen uit alle culturen passen altruïstisch straffen toe, maar er is grote variatie tussen culturen (Henrich e.a. 2001, 2005). Bij sommige volken lag het gemiddelde geaccepteerde bod op 26% en bij andere op 58%. Bij sommige volken werd het aanbod altijd geaccepteerd (vooral omdat dan alle aanbiedingen op zich redelijk waren). Er zijn ook volken waarbij het de culturele norm is om vrijgevig te zijn; bij hen werd zelfs een 50/50 verdeling nogal eens verworpen.

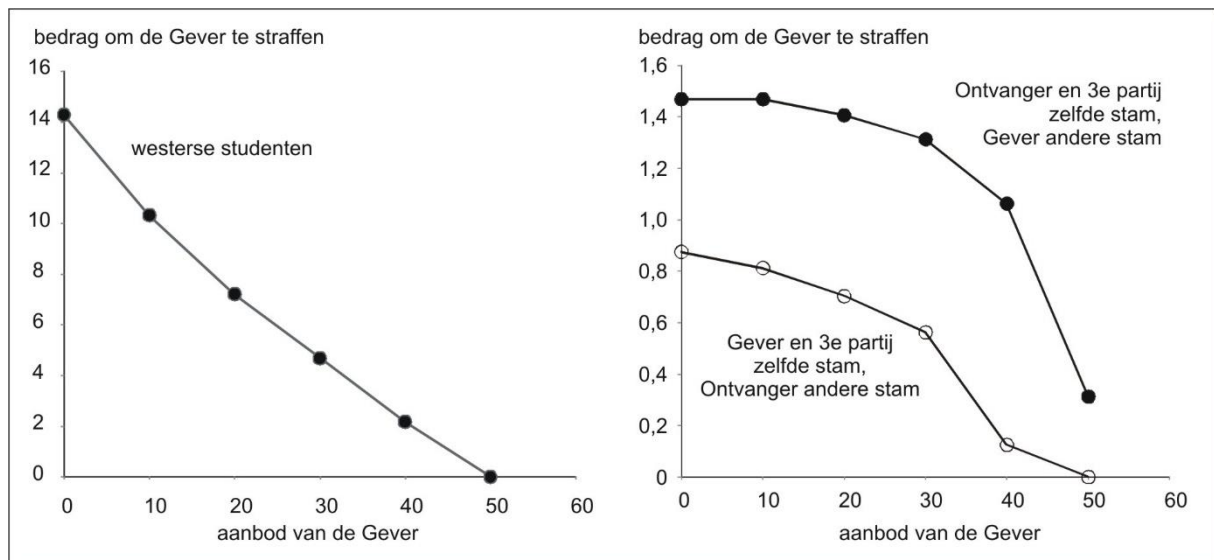
**Chimpansees.** Als de spelsituaties van het *Ultimatum* spel zorgvuldig gekozen werden, gaven chimpansees meestal fiches voor een eerlijke voedselverdeling; bij een oneerlijke verdeling protesteerde de Ontvanger (Proctor e.a. 2013). Maar chimpansees gedragen zich bij het *ultimatum* spel in zoverre als rationele beslissers dat zij nooit een aanbod weigerden (Jensen e.a. 2007, Proctor e.a. 2013)<sup>4</sup>.

#### Het Vertrouwensspel

Het Vertrouwensspel is een interessant spel om onderling vertrouwen tussen spelers te meten (Berg e.a. 1995). Er zijn twee spelers: een Zender en een Ontvanger/Terugzender. Het spel wordt enkele malen gespeeld. Beide spelers hebben bijvoorbeeld 10 biljetten van 1

<sup>3</sup> Er was niet gevraagd waarom ze dat deden: (1) wilden ze niet deelnemen aan een oneerlijke transactie, of (2) wilden ze een oneerlijke Gever afstraffen, of (3) beide. Maar zelfs als dat gevraagd was, is het onduidelijk in hoeverre de vermelde reden ook de oorzaak van gedrag was (hoofdstuk 10.2.).

<sup>4</sup> Kapucijneraapjes weigerden wel een aanbod, als een ander aapje zichtbaar een beter aanbod kreeg voor dezelfde prestatie (Brosnan en De Waal 2003).



Figuur 1. Third party punishment. **Links:** De keuzes van westerse studenten om oneerlijke verdelingen van geld af te straffen (bewerking van figuur 2 van Fehr en Fischbacher 2004). **Rechts:** De keuzes van leden van twee stammen uit Papua Nieuw Guinea om oneerlijke verdelingen van geld af te straffen (bewerking van figuur 1 van Bernhard e.a. 2006).

dollar. De Zender kan besluiten een aantal biljetten te zenden. De spelleider besluit dit bedrag te verhogen, bijvoorbeeld een factor 2 of 3. De Ontvanger/Terugzender krijgt dit bedrag en heeft zijn eigen bedrag, en kan dan een deel daarvan terugzenden. De maximale uitkomst voor beiden is dat de Zender alles wegzendt, en dat de Ontvanger/Terugzender de helft van al het geld terugstuurt. Maar dat vergt vertrouwen van de Zender en fairheid van de Ontvanger/Terugzender. Als de Zender gemerkt heeft dat een concrete Ontvanger/Terugzender relatief veel geld terugzendt, zendt de Zender in de volgende ronde meer geld naar dezelfde Ontvanger/Terugzender (Berg e.a. 1995)<sup>5</sup>.

De erfelijkheid van gedragskeuzes in het Vertrouwen spel is onderzocht bij tweelingen in de USA en Zweden (Cesarini e.a. 2008, Reimann e.a. 2017). De heritabiliteit voor het verzonden bedrag varieert tussen 0,10 en 0,32, en voor het teruggezonden bedrag tussen 0,17 en 0,32. Deze heritabiliteiten zijn klein tot middelgroot, maar alle waren statistisch significant. Chimpansees hebben in tweetallen een variant van het Vertrouwen spel gespeeld. Eerst was met een andere test bepaald of de chimps al dan niet vrienden waren. Tussen vrienden koos de Zender vaker de vertrouwensvariant dan tussen niet-vrienden, en tussen vrienden zond de Ontvanger/Terugzender vaker voedsel terug (Engelmann en Herrmann 2016). Ook bij

chimpansees kan het gedrag bij dit spel deels door vriendschap verklaard worden.

#### Afstraffen van een oneerlijke verdeling

Er zijn enkele spelen waarbij een speler een oneerlijke verdeling afstraft, hoewel deze speler zelf niet de dupe was. Een speler kon een bedrag 50/50 verdelen tussen zichzelf en een andere speler. Hij kon \$10 delen met een speler die eerdere 50/50 gedeeld had, of \$12 met een speler die zelf meer genomen had. Een meerderheid van 74% tot 81% koos de verdeling met de faire speler, hoewel dat hen \$1 minder opleverde (Kahneman e.a. 1986). Fehr en Fischbacher (2004) hebben het 'third-party punishment game' ontworpen. Er zijn 3 spelers: een Gever, een Ontvanger en een Derde partij. De Gever kan besluiten hoeveel hij van 100 geldeenheden afstaat aan de 'arme' Ontvanger. De Derde partij beoordeelt het voorstel van de Gever; de Derde partij heeft 50 geldeenheden, waarmee hij de Gever kan straffen. Als de Derde partij de Gever wil straffen, levert de Derde partij geldeenheden in. Voor iedere geldeenheid die de Derde partij inlevert, moet de Gever 3 geldeenheden inleveren. Als westerse studenten dit spel spelen, straft de Derde partij de Gever in situaties waarin deze minder dan 50 eenheden afstaat (figuur 1). Dus een Derde partij heeft er geld voor over om oneerlijk gedrag af te straffen, ook als hijzelf niet de dupe was. Dit wordt ook 'altruïstisch straffen' genoemd. Het 'third-party punishment game' is getest bij kleinschalige, niet-westerse stammen. Als de Ontvanger en

<sup>5</sup> In hoofdstuk 4.3. beschrijf ik hoe chimpansees het Vertrouwen spel spelen.

de Derde partij tot dezelfde stam horen, en de Gever tot een andere stam (dus dat een lid van de andere stam een stamlid van de Derde partij benadeelt), straft de Derde partij de Gever zwaar. Maar als omgekeerd de Gever en de Derde partij tot dezelfde stam horen, en de Ontvanger tot een andere stam (dus dat een stamlid een lid van een andere stam dan van de Derde partij benadeelt), straft de Derde partij de Gever mild (figuur 1, Bernhard e.a. 2006). In modelstudies met grotere groepen ontstaat alleen samenwerking, als altruïstisch straffen mogelijk is (Boyd e.a. 2003, Fehr en Fischbacher 2003). Personen die zichtbaar *third-party punishment* toegepast hebben, worden later meer vertrouwd in het Vertrouwen spel (Jordan e.a. 2016).

*Third-party punishment* komt ook bij chimpansees voor. Er was een stabiele groep van 11 vrouwtjes en één mannetje chimpansees. Er was voor hen een apparaat gemaakt waarmee ze voedsel konden bemachtigen, maar alleen als twee of drie chimpansees samenwerkten. Andere chimpansees konden het voedsel afpakken. Incidenteel greep dan een hogergeplaatste chimp in, en bestrafte de diefstal (Suchak e.a. 2016). Dat is *third-party punishment*.

### **Strong reciprocity**

In experimentele spelen zijn veel mensen bereid vrijwillig te betalen om schending van principes van samenwerking en eerlijkheid af te straffen, zelfs als het spel slechts één maal gespeeld werd tussen anonieme, niet-verwante vreemden (Fehr en Gächter 1998, 2002, McCabe 1998). In sommige varianten is het relatief duur om te straffen. Dit noemt men '*strong reciprocity*' (Gintis 2000, Fehr e.a. 2002). Een probleem ontstond echter toen men probeerde te bedenken hoe *strong reciprocity* door gewone evolutionaire processen in natuurlijke situaties tot stand kon komen (Fehr en Henrich 2003).

## **3.2. Spelen met een groot aantal spelers**

*“De verzorgingsstaat is wellicht het grootste altruïstisch systeem ooit in het dierenrijk. Maar ieder altruïstisch systeem is inherent onstabiel, omdat zelfzuchtige individuen het gemakkelijk kunnen misbruiken.”* (Dawkins 1976, p. 126). Inderdaad wordt een verzorgingsstaat steeds geconfronteerd met profiteurs (*free riders*) en oplichters (*cheaters*).

### **3.2.1. “The tragedy of the commons”**

Aristoteles (Politeia, 1261b) realiseerde zich het probleem als burgers enerzijds eigen bezittingen en eigen belangen hebben, en anderzijds gebruik kunnen maken van openbare goederen. Dan dreigen zij vooral voor hun eigen belangen te zorgen, minder te investeren in de openbare goederen, en de openbare goederen onevenredig te exploiteren. Het was bijvoorbeeld in het belang van ouderparen om veel kinderen te krijgen, maar als te veel ouderparen dat doen, ontstaat overbevolking (Lloyd 1833). Later is dit uitgewerkt door de ecooloog Garrett Hardin (1968) in *“The tragedy of the commons”*. Hardin gebruikte het voorbeeld van een aantal boeren die vrijelijk hun koeien op een gemeenschappelijke weide kunnen laten grazen. Het is in het belang van iedere boer om zoveel mogelijk eigen koeien op die weide te laten grazen, maar daardoor komen er te veel koeien op de weide en wordt deze overbegraasd. Doordat iedereen zijn eigenbelang rationeel najaagt, ontstaat voorspelbaar een situatie die nadelig is voor iedereen. Hardin (1968) presenteerde enkele voorbeelden van dit dilemma in het dagelijks leven zoals milieuverontreiniging, overbevolking en overbevissing.

Volgens Hardin (1968) is er geen eenvoudige oplossing voor dit dilemma met behoud van vrijheid van de individuen. Dit staat haaks op de conclusie van Adam Smith (1776) dat het belang van iedereen door 'de onzichtbare hand' optimaal bevorderd wordt, als iedereen rationeel zijn eigen belang najaagt. Er zijn enkele uitwegen uit '*the tragedy of the commons*'.

1. Wederzijds overeengekomen wederzijdse dwang (Hardin 1968, Levin 2014). *“Mensen accepteren inperkingen van hun vrijheden, onder de voorwaarde dat vergelijkbare inperkingen anderen opgelegd worden.”* (Buchanan en Congleton 1998, p. 4).
2. De betrokken individuen komen vrijwillig overeen om het gemeenschappelijk bezit goed te beheren, maar dat werkt in de praktijk alleen voor kleine groepen.
3. Men kan het gemeenschappelijk bezit opdelen in privé-delen, zodat er geen gemeenschappelijk bezit meer is.
4. De gemeenschap zorgt voor beheer van het gemeenschappelijk bezit, al denkt niet iedereen dat 'de gemeenschap' of 'de overheid' dit goed genoeg kan doen.
5. De gemeenschap bestraft misbruikers (Traulsen e.a. 2012).

### 3.2.2. Openbare-voorzieningsspelen

#### Openbare-voorzieningsspelen

Openbare voorzieningen zijn divers. Een natestaat zorgt bijvoorbeeld voor wegen, straatverlichting, veiligheid (politie en defensie), bestuurders en schone lucht. Voor een sportclub zijn dat bijvoorbeeld speelvelden, materialen, scheidsrechters en communicatie naar de leden.

Het binnenhalen van geld voor openbare voorzieningen (belastingen en contributies), en het verdelen van dat geld zijn delicate processen. Bij twee spelers is de verdeling van geld betrekkelijk simpel (zie boven), maar bij openbare voorzieningen wordt dit complexer. Kunnen we de vraag naar openbare voorzieningen schatten (Bohm 1972)? Hoe zorgt een gemeenschap dat er voldoende inkomsten zijn? En dat zoveel mogelijk mensen daar fair aan bijdragen? Hoe verdeelt de gemeenschap die inkomsten? En hoe laat die gemeenschap zien hoe de openbare voorzieningen verdeeld zijn?

#### Een openbare-voorzieningsspel

Een spelsituatie is gemaakt om de vrijwillige bijdrage van mensen aan openbare voorzieningen te simuleren (Marwell en Ames 1979). Een basaal openbare-voorzieningsspel verloopt als volgt (Davis en Holt 1993, Ledyard 1995). Er zitten 4 spelers (studenten) aan een tafel. Ze hebben ieder 5€ in kleine munten ontvangen. De spelleider zegt dat ze een bedrag naar eigen keuze kunnen investeren in een groepsproject. Dat kan variëren tussen 0 en 5 €. Ze moeten voor de anderen geheim houden hoeveel ze investeren. De spelleider verzamelt de bijdragen, verdubbelt <sup>6</sup> dit bedrag en verdeelt het totaal gelijk onder de deelnemers. De spelers weten niet hoeveel ieder bijgedragen heeft, maar ze weten alleen het totale bedrag. In de volgende ronde kan iedere speler naar vrije keuze zijn geld weer investeren. Dit spel wordt 10 maal gespeeld, waarbij de spelers van iedere ronde de totale inleg vernemen.

Welk gedrag verwacht men in openbare-voorzieningsspelen?

- Volgens de rationele-keuzetheorie dient men niets te investeren. Immers, in deze opzet krijgt men 0,5 € voor ieder € die men investeert, ongeacht wat de andere spelers doen.
- Vanuit een andere visie zal iedere speler maximaal investeren. Immers dan wordt voor iedere speler de opbrengst verdubbeld.

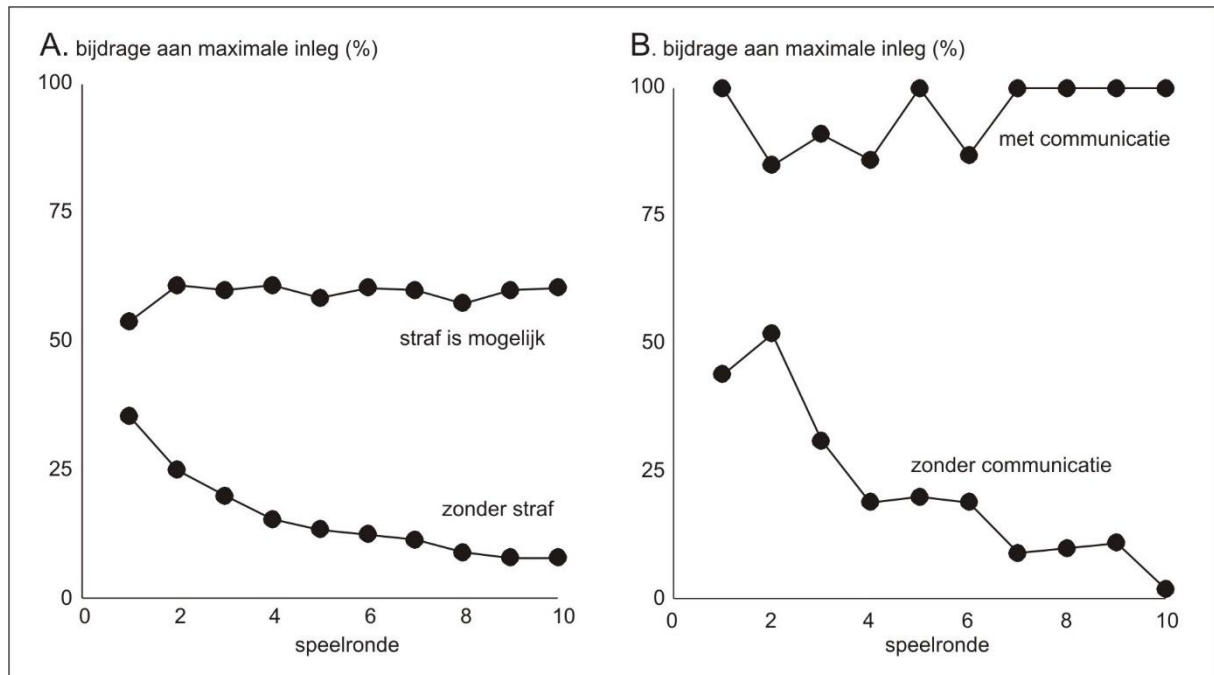
De onderste lijnen van de figuren 2A en 2B tonen hoeveel geld er bij standaard versies van dit spel in feite wordt ingelegd. In het algemeen wordt in de eerste ronde 40% - 70% van de maximale inleg geïnvesteerd. Maar daarna neemt de totale inleg snel af tot ongeveer 0. Eerst toetst een speler wat de andere spelers gemiddeld inleggen, en daarop stelt hij zijn gedrag bij. De interpretatie is dat deelnemers die meer dan gemiddeld bijdroegen, besloten minder te investeren. Bij latere rondes investeren ze ongeveer zoveel als de 'rationele speler', dus bijna niets.

#### Invloeden op het gedrag in openbare-voorzieningsspelen

Openbare-voorzieningsspelen zijn meestal geen vrijblijvende spelen, zoals de spelen met twee spelers zoals het prisoner's dilemma (sectie 3.1.2.), maar openbare-voorzieningsspelen waren gemaakt voor een waardeoordeel: hoe kan een overheid zorgen dat burgers in een land vrijwillig correct belasting betalen. Allerlei factoren spelen een rol.

1. **Aantal spelers.** Naarmate er meer spelers deelnemen, zijn de individuele spelers geneigd gemiddeld een groter percentage in te leggen (Isaac en Walker 1988).
2. **Vergrotingsfactor.** In openbare-voorzieningsspelen vergroot de spelleider het ingelegde bedrag met een bepaald factor. Naarmate er een hogere vergrotingsfactor is, zijn de individuele spelers geneigd gemiddeld een groter percentage in te leggen (Isaac en Walker 1988). Eigenlijk is de 'vergrotingsfactor' geen realistische vergelijking voor het hanteren van openbare voorzieningen in werkelijke staten. De overheid moet het doen met de belastinginkomsten, maar kan geen 'geld toveren'. De overheid kan hooguit (1) geld drukken (= inflatie maken), of (2) schulden maken (= geld lenen). Deze opties hebben ook nadelen.
3. **Straffen.** Als deelnemers de mogelijkheid hebben om de spelers die het minst inleggen, een geldboete op te leggen – en alle spelers weten dat -, wordt de gemiddelde inleg hoger (figuur 2A, Fehr en Gächter 2000). De spelers investeren niet het maximale bedrag, maar net zoveel dat ze verwachten niet gestraft te worden.
4. **Communicatie.** In het oorspronkelijke openbare-voorzieningsspel konden de deelnemers niet overleggen. Als er enig overleg mogelijk is, verandert de inleg. Het overleg was wel aan beperkingen gebonden dat de spelers hun eigen inleg niet

<sup>6</sup> De factor waarmee het bedrag vergroot wordt, kan variëren.



Figuur 2. De gemiddelde bijdrage bij openbare-voorzieningspelen. A. De gemiddelde inleg als de spelers een andere speler al dan niet kunnen straffen (gegevens van Fehr en Gächter 2000). B. De gemiddelde inleg als enig overleg tussen de deelnemers is toegestaan (zie tekst, gegevens van Isaac en Walker 1988).

mochten verklappen, en de andere spelers niet mochten bedreigen of omkopen. Als er communicatie was toegestaan, betaalden veel spelers bijna de maximale inleg (figuur 2B, Isaac en Walker 1988). Met communicatie ontstaat er eensgezindheid dat iedereen meer krijgt als iedereen (bijna) maximaal investeert.

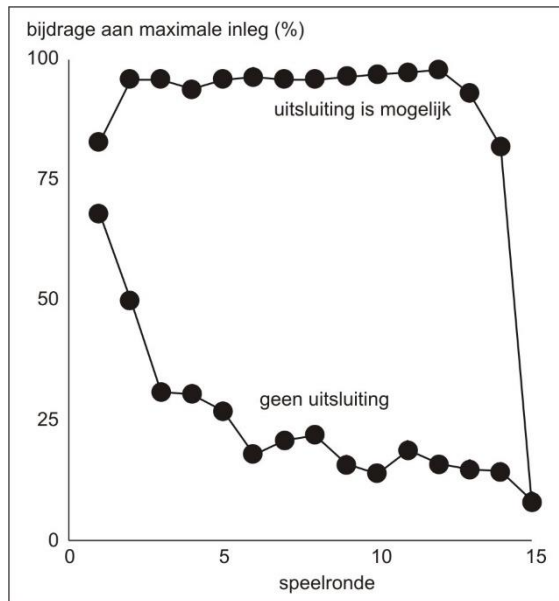
5. **Vrijwillige deelname.** Als deelnemers vrij kunnen kiezen om al dan niet deel te nemen aan het spel (of aan de gemeenschap of de samenleving), wordt daardoor de gemiddelde inleg hoger (Kosfeld e.a. 2009).
6. **Uitsluiten.** In een openbare-voorzieningsspel hadden de deelnemers de mogelijkheid om met meerderheid van stemmen een profiteur uit te sluiten. In die situatie steeg de inleg naar bijna 100% (Cinyabuguma e.a. 2005). Behalve ... de laatste ronde, toen er toch niemand meer uitgegooid kon worden; toen werd de bijdrage opeens minder dan 10% (figuur 3).
7. **Succes imiteren.** Het spel was zo gemanipuleerd dat de spelers konden leren van het gedrag en succes van anderen, terwijl ook samenwerken mogelijk was. Dan gaan spelers vooral het gedrag van succesvolle spelers imiteren, maar nauwelijks samenwerken (Burton-Chellew e.a. 2017a).
8. **Strategisch samenwerken.** Eerst speelden de deelnemers een openbare-voorzie-

ningsspel tegen een computer, zodat ze zeker wisten dat ze geen echt mens benadeelden. Op basis van het gedrag in dat spel werd een onderscheid gemaakt tussen 'rationele/egoïstische' spelers en 'irrationele/sociale' spelers. Vervolgens waren er twee fases van het vervolgspeel: in één fase was de inleg van de spelers onzichtbaar voor de andere spelers, en in de andere fase was de inleg van de spelers zichtbaar voor de andere spelers (alle spelers waren hierover ingelicht). 'Irrationele/sociale' spelers werkten in alle situaties samen, maar bij de 'rationele/egoïstische' spelers was er een groot verschil. Als hun inleg onzichtbaar was, was de inleg laag, en als hij zichtbaar was, hoog (Burton-Chellew e.a. 2017b). Dit was 'strategisch samenwerken'.

Door alle genoemde manipulaties wordt de gemiddelde inleg groter, of in termen van de rationele-keuzetheorie: wordt het gedrag meer irrationeel.

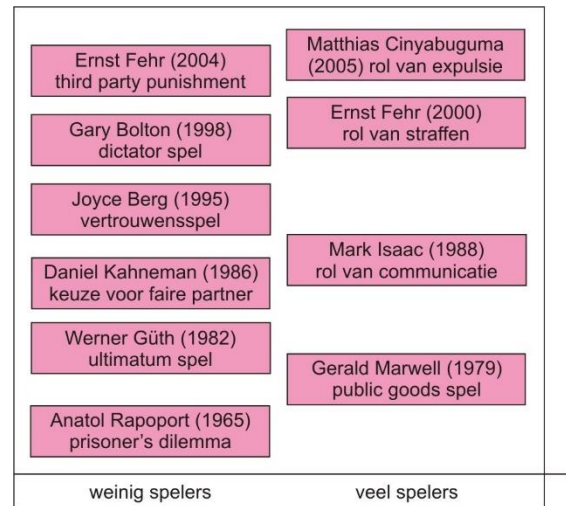
### 3.2.3. Parochiaal altruïsme

Choi en Bowles (2007) hebben het gedrag van groepen actoren gesimuleerd op de computer. De groepen bestonden uit 78 individuen en de individuen hadden twee typen 'erfelijke eigenschappen': (1) altruïstisch of niet: altruïstische individuen bevoordelen leden van de *in-group*



Figuur 3. De gemiddelde bijdrage bij openbare-voorzieningspelen als de spelers met meerderheid van stemmen een andere speler uit het spel kunnen verwijderen (gegevens van Cinyabuguma e.a. 2005).

ten koste van zichzelf; en (2) vijandig naar leden van *out-groups* (d.i. parochiaal), of niet vijandig (d.i. 'tolerant'). Door de combinatie van deze eigenschappen zijn er 4 types individuen in het model: parochiale altruïsten, parochiale niet-altruïsten, tolerante altruïsten en tolerante niet-altruïsten. Dit model doorliep 50.000 'generaties'. Er waren twee stabiele uitkomsten: een groep met veel parochiale altruïsten, en een groep met veel tolerante niet-altruïsten.



Figuur 4. Overzicht van modellen en onderzoekers over verdelingskeuzes (roze: psychologen).

Als afzonderlijke eigenschappen konden altruïsme en parochialisme niet ontstaan, maar onder dreiging van een andere groep kon parochiaal altruïsme ontstaan.

#### 4. Besluit

Hier heb ik een overzicht gegeven van de spelen en simulaties die relevant zijn voor de verdeling van geld of goederen; figuur 4 geeft hiervan een overzicht. Tabel 3 toont bij deze spelen wat volgens de rationele-keuzetheorie een 'rationele keuze' is en wat mensen in de praktijk meestal kiezen. Het was al lang bekend dat veel feitelijke financiële keuzes irrationeel zijn (Baudin 1954). Dat wordt hier bevestigd.

Tabel 3. Het gedrag volgens de rationele keuze theorie en in de praktijk bij verscheidene spelen.

Spel	Volgens rationele-keuze theorie	Praktijk
<i>Social value orientation</i>	Individualistische keuze	Prosociale keuze (60 – 70%)
Prisoner's dilemma	Verraden (defect)	Tit-for-tat en varianten leiden tot grotere opbrengst
Dictator spel	Bijdrage = 0	Vaak toch bijdrage, maar irrationeel, want opbrengst = 0
Ultimatum spel	Gever geeft zo weinig mogelijk. Ontvanger accepteert dat.	Gemiddeld bod in het westen: 44%. Leidt tot grotere opbrengst
<i>Third party punishment</i>	Gever geeft zo weinig mogelijk. Derde partij straft niet, want dat levert hem toch niets op.	Gever geeft ongeveer de helft, bij minder bijdrage straft de Derde partij. Dit leidt tot grotere opbrengst voor allen
<i>Strong reciprocity</i>	Nooit straffen	Soms straffen
Openbare-voorzieningspelen	Bijdrage = 0	Bijdrage is afhankelijk van details van de spelregels, en van het eerdere gedrag van andere groepsleden

### Sociale verdelingskeuzes

In testen voor sociale verdelingskeuzes maakt 60% - 70% van de mensen positief sociale keuzes: een faire verdeling is voor hen belangrijker dan het directe eigenbelang (Kahneman e.a. 1986). In keuzesituaties hebben veel mensen er geld en inspanning voor over om een eerlijke situatie te bereiken. De meeste mensen geven meer dan volgens de speltheorie 'rationeel' zou zijn. Vooral ten opzichte van spelers uit de *in-group* is men fair, en straft men spelers uit de *out-group* extra hard. In hoofdstuk 4.3. bespreek ik de rol van de relaties tussen mensen. Dat geldt voor allerlei culturen. Toch maken individualisten, concurrenten, bedriegers en klaplopers een deel van de bevolking uit. In *public goods* spelen zien we dat veel mensen weigeren bij te dragen, als er zichtbaar te veel profiteurs zijn. Door straffen kan al te egoïstisch gedrag ingeperkt worden.

### Niet rationele, maar wel intelligente keuzes

Men stelt wel de vraag of 'de mens' egoïstisch (of rationeel) is, dan wel altruïstisch (of sociaal). Nu is duidelijk dat dit een verkeerde vraag is. De vraag is niet wat de mens **is**, maar wat hij **doet**. En dat hangt vooral af van de situatie. Een overzicht van het gedrag van echte spelers bij openbare-voorzieningsspel toont dat mensen afhankelijk van de situatie zelfzuchtig of samenwerkend gedrag vertonen, maar vooral intelligent gedrag. Bij het standaard openbare-voorzieningsspel ontdekt een speler dat de andere spelers onvoldoende bijdragen. Daarom gaat deze speler ook minder bijdragen, tot hij niets meer bijdraagt. Dat is intelligent gedrag. Als straffen, uitsluiting of communicatie mogelijk zijn, kiezen de meeste spelers voor samenwerken. En vergroten daarmee hun eigen opbrengst. Ook dat is intelligent gedrag. Bij allerlei spelen geven de spelers gemiddeld meer geld dan volgens de theorie 'rationeel' zou zijn (tabel 3). Bij het dictator spel en bij *strong reciprocity* is het zelfs niet mogelijk dat een bijdrage leidt tot extra inkomsten voor de gever. Toch zit er systeem in dit 'irrationele' gedrag. Het gedrag is steeds zodanig dat het een goede verstandhouding tussen de spelers naar verwachting bevordert, en ook het prestige van de gever bevordert. De keuze is niet rationeel, want hij vergroot niet de inkomsten. Maar ik noem de keuze wel intelligent, want hij bevordert de relaties tussen spelers (Baron 1985, Lopes en Oden 1991, Hurley en Nudds

2006, Kacelnik 2006, Stanovich e.a. 2012). Al is dat voorlopig vrijblijvende speculatie.

In allerlei spelen zou een 'rationele beslisser' een maximale opbrengst nemen. De meeste mensen-van-vlees-en-bloed nemen niet het maximale, maar gunnen groepsgenoten ook enige opbrengst.

### Spelregels en spelgedrag

In openbare-voorzieningspelen zou een 'rationele beslisser' nooit investeren. Maar de meeste mensen-van-vlees-en-bloed gedragen zich anders in openbare-voorzieningspelen.

- In het meest simpele standaard openbare-voorzieningspel testen de spelers eerst hoe de andere spelers zich gedragen. Steeds blijkt dat de spelers relatief weinig investeren, en daar gaan de andere spelers aan conformeren. Na enkele rondes investeren de deelnemers bijna niets meer, zodat ze zich als 'rationele beslissers' gedragen. De spelers verliezen hun geld niet, maar winnen ook niets.
- In een ander openbare-voorzieningspel kan een deelnemer andere deelnemers financieel straffen, als hij vindt dat die anderen te weinig bijdragen. In dat geval gaan de deelnemers niet maximaal investeren, maar zoveel dat ze geleerd hebben dat ze net niet gestraft worden. De spelers winnen dan minder dan bij maximaal investeren.
- In een ander openbare-voorzieningspel kunnen de deelnemers overleggen. In dat geval gaan de deelnemers (bijna) maximaal investeren. Dan gaan de spelers maximale winst maken.
- In een ander openbare-voorzieningspel kunnen de spelers met meerderheid van stemmen een deelnemer die te weinig bijdraagt, uit het spel elimineren. Of een deelnemer kan andere deelnemers financieel straffen, als hij vindt dat die anderen te weinig bijdragen. In dat geval gaan de deelnemers maximaal investeren, en maximale winst maken tot de laatste ronde. In de laatste ronde investeren ze nauwelijks en maken ze geen winst meer.

Bij openbare-voorzieningspelen hebben de concrete spelregels een grote invloed op het spelgedrag, terwijl de afzonderlijke spelers redelijk uniform gedrag vertonen. Een dergelijke grote invloed van de omgeving op gedrag, en een kleine invloed van persoonlijkheid, hebben we ook gezien bij gewelddadig en antisociaal gedrag (hoofdstuk 6.1.).



### 4.3. Relaties tussen actoren als verklarend principe voor gedrag ('Egoïsme' en 'altruïsme' zijn problematische begrippen)

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Toetsbare analyses van sociaal gedrag gaan vooral uit van de relaties tussen de actoren, en niet van egoïsme of altruïsme.*

#### Samenvatting

Bij het beoordelen van de evolutionaire gevolgen van gedrag dient men niet uit te gaan van altruïsme of egoïsme, maar van de relaties tussen de actoren. Mensen en dieren bevoornden anderen met wie ze een positieve relatie hebben, en benadelen anderen met een negatieve relatie. We kunnen de interacties analyseren tussen individuen met bekende relaties: bevoorndt of benadeelt een dier of mens door een actie de ander en zichzelf? Dan is het in de verdere analyse niet meer nodig om het problematische begrip 'altruïstisch' te gebruiken.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Gedrag naar leden van de eigen gemeenschap
  - 2.1. Competitie
  - 2.2. Verwantschap
  - 2.3. Seksuele relaties
  - 2.4. Vriendschap
  - 2.5. Rangorde – machtsrelaties
  - 2.6. Bondgenootschappen binnen de *in-group*
  - 2.7. Wederzijds altruïsme of handelsrelaties
  - 2.8. Helpen
- 3. Gedrag naar leden van de *out-group*
  - 3.1. Bondgenootschappen met *out-groups*
  - 3.2. Vijandschap
  - 3.3. Vreemden
- 4. Besluit

#### 1. Inleiding

##### De evolutie van altruïstisch gedrag

Aan de basis van gen-centrische Darwinistische evolutie staat het verbreiden van de eigen allelen. Door verwanten te bevoornden, werden de eigen allelen meer verbreid. Dus het ontstaan van verwantenselectie<sup>1</sup> kon gemakkelijk causaal verklaard worden door natuurlijke selectie. Maar het komt ook voor dat dieren altruïstisch gedrag vertonen naar niet-verwanten. Het was lastiger causaal te verklaren hoe dit gedrag door natuurlijke selectie kon ontstaan (Okasha 2013). Er zijn twee speciale situaties.

1. Wederzijds altruïsme: dieren zouden bijhouden hoeveel gunsten ze ontvangen en verstrekt hebben. Dit wordt in sectie 2.7. van dit hoofdstuk besproken.
2. De sociale insecten vormen een speciaal probleem voor evolutietheorieën, dat ik in hoofdstuk 4.1. – hopelijk - opgelost heb.

##### Het belang van relaties

Evolutionaire analyses van gedrag kunnen het beste uitgaan (1) van de voor- en nadelen van het gedrag voor de betrokkenen (tabel 1), en (2) de relaties tussen de betrokkenen (tabel 2).

1. Een logisch consequentie van gen-centrische evolutie en verwantenselectie (Maynard Smith 1964) was dat de mate van **verwantschap** tussen de betrokkenen het uitgangspunt van de analyse werd.
2. Lange tijd waren **machtsverhoudingen** tussen groepsgenoten een belangrijk onderwerp voor onderzoek in de ethologie (Schjelderup-Ebbe 1922, Hinde 1978, Watts 2010).
3. Op basis van observaties aan een chimpanseekolonie concludeerde De Waal (1982, 1986) dat **bondgenootschappen** tussen de betrokken individuen grote invloed hebben op de sociale structuur. Dat geldt ook voor chimpansees in het wild (Goodall 1986).
4. Na analyse van het gedrag van apen werd geconcludeerd dat **vriendschap** tussen de

<sup>1</sup> Zie hoofdstuk 4.1. over *inclusive fitness*.

Tabel 1. Een overzicht van combinaties waarbij een actor een ander bevoordeelt of benadeelt. Dit wordt later uitgewerkt.

		Actor A		
		Bevoordeelt B	Neutraal t.o.v. B	Benadeelt B
Actor B	Bevoordeelt A	Wederzijds positief	Asymmetrisch: A profiteert	Zeer asymmetrisch: A profiteert, B is de dupe
	Neutraal t.o.v. A	Asymmetrisch: B profiteert	Geen effect	Asymmetrisch, B is de dupe
	Benadeelt A	Zeer asymmetrisch: B profiteert, A is de dupe	Asymmetrisch, A is de dupe	Wederzijds negatief

Tabel 2. Een overzicht van voor de hand liggende relaties van combinaties van actoren die een ander bevoordelen of benadelen.

		Actor A		
		Bevoordeelt B	Neutraal tov B	Benadeelt B
Actor B	Bevoordeelt A	verwanten, vrienden, bondgenoten, gelieven, minnaars, groepsgenoten		
	Neutraal tov A		handelsrelatie, leden <i>out-group</i>	
	Benadeelt A			concurrenten, vijanden

betrokkenen een belangrijk element is om sociaal gedrag te verklaren (Smuts 1985, Seyfarth en Cheney 2012). Dat vriendschap bij mensen belangrijk is, werd al door de oude denkers verwoord: Plato (*Lysis*) en Aristoteles (*Ethica Nichomachea*).

5. In de sociale psychologie was al lang duidelijk dat **groepslidmaatschap** (*in-group* of *out-group*) een belangrijk element is voor het sociale gedrag van mensen (Sumner 1906, LeVine en Campbell 1972).

Ik bouw hierop voort, waarbij mijn stelling is dat de relaties tussen de betrokkenen (Hinde 1976) het beste uitgangspunt zijn voor de analyse van sociaal gedrag. Hierbij onderscheid ik niet alleen verwantschap, macht, bondgenootschappen en vriendschap, maar ook seksrelaties, handelsrelaties, concurrentie en vijandschap.

In allerlei situaties hebben mensen en andere dieren te maken met soortgenoten. Steeds kunnen beide betrokkenen biologisch voordeel of nadeel hebben van het contact. Om de biologische gevolgen van die voor- of nadelen te evalueren, moet men weten of de betrokkenen verwanten, vrienden, concurrenten of vijanden zijn. Hieronder bespreek ik gedragingen geordend naar 'relaties'. Dieren identificeren veel soortgenoten individueel, en dieren hebben

geleerd dat sommige individuen vaak positief gedrag naar hen vertonen (bijvoorbeeld verwanten, sekspartners, vrienden en bondgenoten), en dat andere dieren vaak negatief gedrag vertonen (bijvoorbeeld concurrenten en vijanden, zie ook Seyfarth en Cheney 2012, p. 162-166).

Als men in de analyse van gedrag wil uitgaan van relaties, dreigen cirkelredeneringen. Bij mensen en dieren kan men de relaties alleen afleiden uit gedrag. Dan kan men vervolgens alleen **ander** gedrag verklaren uit relaties zonder cirkelredeneringen.

### Apes en mensen leven in groepen

Apes en mensen leven in groepen. Bij apes en mensapen kunnen we redelijk goed 'gemeenschappen' onderscheiden (hoofdstuk 5.1.), maar binnen zo'n gemeenschap zijn er ook subgroepen. Bij mensen is de situatie complexer. Mensen zijn gelijktijdig lid van verscheidene groepen, die deels genesteld zijn, en deels overlappend. Bij iedere indeling in groepen is er altijd een eigen groep (een *in-group*) en de andere groepen (*out-groups*). Het is een algemeen patroon bij primaten dat individuen de leden van de *in-group* bevoordelen en leden van de *out-group* neutraal behandelen of benadelen. Alleen al het categoriseren

Tabel 3. Gedragingen naar de *in-group* en de *out-group* volgens LeVine and Campbell (1972).

Gedrag naar de <i>in-group</i>	Gedrag naar de <i>out-group</i>
Vermeldt zichzelf als moedig en superieur. Vermeldt de eigen normen en waarden als universeel en vanzelfsprekend waar. Vermeldt de eigen gewoontes als oorspronkelijk en echt menselijk.	Vermeldt de <i>out-group</i> als verachtelijk, immoreel en inferieur.
Vermeldt zichzelf als sterk.	Vermeldt de <i>out-group</i> als zwak. Haat de <i>out-group</i> .
Bestraft diefstal door lid uit de <i>in-group</i> van lid van de <i>in-group</i> .	Diefstal door lid van de <i>in-group</i> van lid van de <i>out-group</i> wordt beloond, of in ieder geval niet bestraft.
Bestraft moord door lid uit de <i>in-group</i> van lid van de <i>in-group</i> .	Moord door lid van de <i>in-group</i> op lid van de <i>out-group</i> wordt beloond, of in ieder geval niet bestraft.
Werkt samen met <i>in-group</i> leden.	Werkt niet samen met <i>out-group</i> leden.
Gehoorzaamt <i>in-group</i> autoriteiten.	Gehoorzaamt <i>out-group</i> autoriteiten niet.
Blijft lid van de <i>in-group</i> .	Bekeert zich niet tot lid van de <i>out-group</i> .
Neemt risico's voor de <i>in-group</i> .	Neemt geen risico's voor de <i>out-group</i> . Juicht het doden van <i>out-group</i> -leden in oorlog toe. Gebruikt <i>out-groups</i> als voorbeelden van slechtheid in de opvoeding van kinderen. Geeft <i>out-groups</i> de schuld van <i>in-group</i> problemen. Wantrouwt en vreest de <i>out-group</i> .

van mensen tot verschillende groepen leidt ertoe dat mensen hun eigen groep voortrekken of overschatten (Rabbie 1992). Dit wordt bij mensen 'etnocentrisme' (Sumner 1906, Levine en Campbell 1972) genoemd, maar ik spreek liever 'groepscentrisme', omdat er behalve afstamming (*ethnos*, ras) nog veel andere bases zijn voor groepsvorming. De begrippen *in-group* en *out-group* zijn belangrijk voor het gedrag van apen en mensen, maar het is niet mogelijk groeps grenzen eenduidig vast te stellen (LeVine en Campbell 1972). Mensen gedragen zich anders naar leden van de *in-group* dan naar de *out-group* (tabel 3).

## 2. Gedrag naar leden van eigen gemeenschap

Individen van de *in-group* hebben onderling allerlei relaties. In dit hoofdstuk bespreek ik het sociale gedrag van leden van de *in-group* afhankelijk van hun onderlinge relaties. "Sociale groepen bestaan uit individuen met verschillende belangen, behoeften en vaardigheden." (Silk 2002). Leden van dezelfde sociale groep hebben deels dezelfde, en deels verschillende belangen, die ook nog door de omstandigheden kunnen veranderen. Bijvoorbeeld bij overvloed zijn de belangen van de individuen anders dan bij schaarste. Bij een externe dreiging kunnen groepsleden gedwongen worden tot

samenwerking. Dus de omstandigheden maken of groepsleden al dan niet elkaars concurrenten zijn.

### 2.1. Competitie

#### Rousseau over competitie

Jean Jacques Rousseau (1755) koesterde een onwrikbaar geloof in de nobele wilde mens, die pas later, door de komst van 'de beschaving', bedorven zou zijn. De onvermijdelijke competitie zou voor Rousseau een probleem moeten zijn, maar hij omzeilt dat met een retorische truc. "Maar veronderstellen wij nu eens dat het aantal mensen zo was toegenomen, dat de voortbrengselen van de natuur niet <sup>2</sup> meer toereikend waren om hen te voeden – een veronderstelling die, zo merk ik in het voorbijgaan op, zou wijzen op de voordelen die de mensen hadden bij deze leefwijze." (Rousseau en Uitterhoeve 1983, p.69). Dus als de nobele wilde mens zoveel nakomelingen zou krijgen dat er overbevolking ontstond, zou dat aantonen hoe goed die natuurlijke leefwijze voor de mens zou zijn. Maar ook dan zouden mensen niet uit zichzelf overgaan tot landbouw, omdat ze daartoe niet de kennis hadden, en omdat ze niet zo dom zouden zijn te werken aan een

<sup>2</sup> In de Nederlandse tekst was het woord 'niet' weggelaten.

akker die door andere mensen en dieren leeggeroofd zou worden. *“Maar als het dan zover zou zijn gekomen, wie zou dan zo dom zijn om zich af te matten op een akker die vervolgens zou worden leeggehaald door de eerste de beste, mens of dier, wie de oogst van pas komt?”* (Rousseau en Uitterhoeve 1983, p.69-70). Rousseau wenst niet na te denken over de gevolgen van overbevolking, want dat zou de doodsstreek voor zijn theorie zijn.

### Darwin over competitie

Er worden altijd meer dieren geboren dan er op termijn in leven kunnen blijven; dan is concurrentie tussen groepsleden onvermijdelijk. Dat is de essentie van de Darwinistische strijd om het bestaan. Darwin onderstreepte het belang van competitie in de evolutie (Darwin 1871, hoofdstuk 4.1.). Dan is het voor dieren het probleem hoe ze de beste kans op overleven hebben, of op het overleven van de eigen nakomelingen of van verwanten. Dieren kunnen overlijden door voedseltekort of door roofdieren; ongetwijfeld spelen hier natuurlijke selectie en het toeval een rol. Er is vooral in de paartijd competitie tussen soortgenoten zodat de winnaars sekspartners voor zichzelf winnen, en een eigen territorium met voldoende voedsel voor het individu, zijn partner, zijn nakomelingen of zijn familie.

*“Natuurlijke selectie volgt uit de strijd om het bestaan als een paar ouders veel nakomelingen krijgen. We moeten het grote aantal nakomelingen dat mensen krijgen wel bitter betreuren, maar of het wijs is dit te betreuren, is een andere vraag. Want dit leidt bij barbaarse stammen tot baby-moord en andere ellende, en in beschaafde samenlevingen tot vreselijke armoede, celibaat, en tot late huwelijken voor verstandige mensen.”* (Darwin 1871, volume 1, p. 181). *“Dus hoewel een groot aantal nakomelingen veel nadelige gevolgen heeft, moeten we dit niet met alle middelen verminderen. Er moet een open competitie voor alle mensen zijn, en de meest bekwamen moeten niet door wetten of gewoontes aangehouden worden van het meeste succes en de meeste nakomelingen.”* (Darwin 1871, volume 2, p. 403). Als dieren of mensen veel nakomelingen krijgen, volgt een pijnlijke concurrentiestrijd, maar alleen daardoor blijft – volgens Darwin - de populatie gezond.

## 2.2. Verwantschap

### Het belang van verwantschap

In de biologische evolutie is biologische verwantschap in 3 opzichten belangrijk:

1. om soortgenoten te herkennen waarmee men vruchtbare nakomelingen kan verwekken;
2. om nauw-verwante groepsleden te identificeren, die men selectief kan bevoorstellen;
3. om nauw-verwante groepsleden te identificeren voor inteeltvermijding (hoofdstuk 5.2.).

Feitelijke verwantschap wordt berekend met de inteeltcoëfficiënt (Wright 1922), en deze is cruciaal in evolutiemodellen (Fisher 1930, Maynard Smith 1964, Williams 1996). Er zijn verscheidene processen waardoor dieren en mensen soortgenoten als verwanten behandelen (hoofdstuk 5.2.)

### Bevoordelen van verwanten - theorie

Volgens de gen-centrische interpretatie van het Darwinisme (hoofdstuk 4.1.) is het verbreiden van allelen de kern van biologische evolutie. Daarom verwacht men dat verwanten elkaar selectief bevoordelen – tenminste bij soorten na K-selectie<sup>3</sup>. Inderdaad helpen verwanten elkaar vaker dan niet-verwanten, en hoe nauwer de verwantschap is, hoe sterker de steun (Maynard Smith 1964, de Waal en Harcourt 1992). Het begrip 'verwanteselectie' is bedacht door Maynard Smith. *“Met verwanteselectie bedoel ik de evolutie van eigenschappen die het overleven van nauwe verwanten van het betreffende individu bevorderen.”* (Maynard Smith 1964, p. 1145). Al is hij niet helemaal consequent, want soms spreekt hij over 'de fitness van de groep'. Maar in zijn kwantitatieve modellen gaat hij uit van allelfrequenties, wat overeenstemt met een gen-centrische benadering *“Verwanten zijn op de lange termijn de meest betrouwbare partners.”* (Wrangham 1980, 1982). Bij bavianen en makaken waren de banden tussen moeder en dochter, en tussen (half)zussen de meest stabiele, duurzame banden in de gemeenschap (Silk e.a. 2006a,b, 2010). De belangrijkste manieren waarop dieren verwanten bevoordelen, zijn het geven van voedsel, het bieden van bescherming tegen roofdieren, en het ondersteunen van verwanten bij conflicten. Vooral in riskante situaties was er steun van nauwe verwanten (de Waal en Harcourt 1992). Overigens zijn er allerlei verschillende relaties tussen verwanten, zoals moeder-kind, vader-kind, broer-broer, zus-zus, broer-zus, enz.

<sup>3</sup> K-selectie is dat ouderparen weinig nakomelingen krijgen, maar investeren in die nakomelingen. Het omgekeerde is r-selectie, waarbij ouderparen veel nakomelingen krijgen en na de geboorte nauwelijks in de nakomelingen investeren (MacArthur en Wilson 1967).

**Een voorkeur voor gelijkende individuen?**

In het Nederlands zijn er uitdrukkingen dat mensen een voorkeur zouden hebben voor gelijkende of juist verschillende anderen: "Soort zoekt soort" en "Tegenpolen trekken elkaar aan". De overeenkomsten en verschillen kunnen het genotype of het fenotype betreffen.

**Genotype.** Met moderne DNA-technieken (*genome-wide association studies*, GWAS) is onderzocht of er genetische overeenkomsten en verschillen waren tussen vrienden (Christakis en Fowler 2014). In verscheidene allelen was er overeenkomst tussen vrienden; deels waren dit genen van het reuksysteem. Andere allelen waren juist verschillend tussen vrienden; deels betrof dit genen van het immuunsysteem.

**Fenotype.** Individuen kunnen alleen op genotype selecteren als ze dit genotype kunnen waarnemen in het fenotype. Daarnaast vertonen vrienden overeenkomst in een aantal eigenschappen, zoals sociale status, leeftijd, belangstelling en vaardigheden (Brent e.a. 2014).

Als iemand vrienden selecteert met overeenkomstige fenotypische of genotypische eigenschappen, noemt men dat wel 'homofilie'; en met verschillende fenotypische of genotypische eigenschappen 'heterofilie' (McPherson e.a. 2001). Dit zijn slecht gekozen termen, omdat deze woorden ook gebruikt worden voor homoseksualiteit en heteroseksualiteit. Ik hoop dat andere woorden ingeburgerd raken voor vergelijkingen van vrienden: bijvoorbeeld 'isofilie' bij overeenkomsten en 'anisofilie' bij verschillen.

**Wat is opoffering waard?**

Haldane (1955) was de eerste die berekende dat het evolutionair nuttig kan zijn offers te brengen (bijvoorbeeld het eigen leven te riseren) ten gunste van een aantal nauwe verwanten. Hij kreeg de vraag of hij zijn leven zou willen geven voor een broer. *"Zou ik mijn leven opofferen om mijn broer te redden? Nee. Maar wel voor twee broers of acht neven."* Immers zijn broers hebben de helft van hun allelen met hem gemeen; hij zou dus biologisch quitte spelen door zijn leven in te wisselen voor het leven van 2 broers. Door de theorie van verwanteselectie kon men uitrekenen voor hoeveel zonen, dochters, broers of neven men zijn leven moet riskeren om quitte te spelen in termen van het overleven van allelen. Deze vraag werd verder gecompliceerd, toen men zich realiseerde dat men ook rekening moet houden met de leeftijd en vitaliteit van die verwanten en dus hun kansen om zich voort te planten, en om voor hun familie te zorgen. Voor een experiment voerden proefpersonen een opdracht uit, die steeds pijnlijker werd hoe langer hij duurde. Naarmate zij dit langer volhielden, ging er meer geld naar zichzelf, naar verwanten of naar een liefdadigheidsorganisatie; de proefpersonen wisten bij voorbaat waar het geld naar toe zou gaan (Madsen e.a. 2007). Als de proefpersonen zelf het geld kregen, hielden ze het langste vol, en daarna successievelijk korter, naarmate de ontvanger verder verwant was. Dit is gevonden bij mensen uit Londen en uit twee Zoeloe-stammen in Zuid-Afrika.

**Verwantschap is geen garantie**

Verwantschap tussen mensen of dieren maakt de kans groter dat de een de ander bevoordeelt, maar verwantschap is geen garantie

voor positief gedrag. Niet altijd herkennen individuen hun verwanten, en door de omstandigheden kunnen verwante individuen elkaars concurrent worden of zelfs elkaars vijand (Nitsch e.a. 2013). Ernstig benadelen van verwanten komt bij mensen bijvoorbeeld voor in culturen waar 'eerwraak' de norm is: als een persoon (meestal een meisje) de 'eer van de familie geschonden heeft', wordt een familielid geacht dit meisje te doden. Ook komt het doden van pasgeboren dochters voor in landen waar de familie een grote bruidsschat voor dochters moet betalen. De Ottomaanse sultan Selim I Yvuz ('de Strengere') zag de verschrikkingen van oorlogen om de troonsopvolging, en daarom liet hij na zijn overwinning in 1512 al zijn zonen en neven, behalve de troonsopvolger Süleyman, vermoorden.

**2.3. Seksuele relaties****Soorten met seks, maar zonder seksuele relaties**

In biologische evolutie is het aantal vruchtbare nakomelingen de belangrijkste maat. Dat betreft de eigen nakomelingen en de nakomelingen van verwanten. De biologische vader en moeder hebben evolutionair belang bij het overleven en voortplanten van hun nakomelingen en van verwanten. Bij soorten met seksuele voortplanting, is seks daarvoor het meest relevant. Er zijn hoofdvarianten.

- Bij sommige soorten is er geen interne bevruchting. Dat komt bijvoorbeeld voor bij haringen, die anoniem eitjes en sperma spuiten op de paaigronden. Beide ouders hebben voor en na de bevruchting niets met elkaar te maken.

- Bij andere soorten is het contact tussen mannetje en vrouwtje beperkt tot de copulatie. Verder is er geen seksuele relatie.
- Bij andere soorten gaat seks gepaard met een langer of korter duren samengaan van man en vrouw. Die relatie kan (1) slechts een paar dagen duren, zodat het mannetje zijn vaderschap relatief veiligstelt, (2) of een paar weken voor het grootbrengen van de nakomelingen, (3) of enkele maanden, en (4) bij sommige soorten een leven lang. In deze laatste situaties is het selectief bevoordelen van sekspartners mogelijk, en evolutionair voordelig.

### Kosten en baten van seks

Bij alle soorten met seksuele voortplanting zijn de evidente biologische baten van seks voor het mannetje en het vrouwtje de kansen op eigen nakomelingen. Daardoor spannen mensen en dieren zich in om seksuele contacten te hebben. Verder zijn er tussen soorten grote verschillen in de kosten van voortplanting voor het mannetje en het vrouwtje. De minimale investering is voor het vrouwtje haar eieren, en voor het mannetje sperma. Bij sommige soorten heeft het mannetje voor de paring geïnvesteerd in het territorium of in machtsstrijden tegen andere mannetjes. Na de geboorte investeert bij sommige soorten alleen het vrouwtje in de ouderzorg (zoals bij katten), bij andere alleen het mannetje (zeepaardjes, vroedmeesterpad), en weer bij andere zowel het mannetje als het vrouwtje (veel zangvogels). In het laatste geval voeden en verdedigen beide ouders hun nageslacht, en verdedigen ze hun territorium en elkaar.

### Samenwerken met de sekspartner

Bij veel soorten met een paarband gedurende lange tijd, zijn er positieve sociale interacties tussen het mannetje en het vrouwtje, zoals bij dwergpapegaaien (*love birds*). Vaak jagen het mannetje en het vrouwtje seksuele concurrenten weg, wat niet altijd in het belang van hun partner is. Individuen reageren vaak met agressie als hun sekspartner zijn middelen van bestaan aan een ander afstaat. Bij neushoornvogels metselt het vrouwtje zich in met de eieren, waarbij er alleen een opening is waardoor het mannetje voedsel brengt. Bij deze vogels zijn het vrouwtje en het nageslacht afhankelijk van het voedsel dat het mannetje brengt. Ook bij sommige soorten zangvogels broedt alleen het vrouwtje, en voedt het mannetje het broedende vrouwtje (Galván en Sanz 2011). Als het broedende vrouwtje goed gevoed werd, kwamen meer eieren uit. Het voeden van het broedende vrouwtje is eerder een taakverdeling dan dat het mannetje het vrouwtje bevoordeelt: beiden dragen zo bij tot het voortplantingssucces van hen beiden. Het is nog onduidelijk welke selectiedrukken maken dat het vrouwtje en/of het mannetje broedt, en wat de verschillen tussen soorten verklaart.

### De lotgevallen van de nakomelingen en van de relatie

Veel soorten vogels leven gedurende de broedperiode in nogal monogame paartjes. Komen dezelfde individuen het volgende jaar weer bij elkaar? Dat ligt eraan. Bij sommige soorten zoals ganzen, zwanen en dwergpapegaaien blijven de meeste individuen hun leven lang bij elkaar. Bij andere soorten heeft het broedsucces van één seizoen gevolgen voor de paarvorming in het volgende seizoen. Als een paar succes met het broeden had, is de kans groter dat hetzelfde paar het volgende jaar weer bij elkaar komt (Dubois en Cézilly 2002).

Bij beerbavianen komt kindermoord door mannetjes voor. Vrouwtjes met baby's nemen het initiatief dat ze een band vormen met een of twee mannetjes met wie ze de eerdere cyclus gepaard hebben. Bijna alle vrouwtjes slagen daarin; dat geeft bescherming voor hun baby (Palombit e.a. 1997). Als hun baby overlijdt, beëindigen de vrouwtjes die band met die mannetjes. Dit betreft dus een opportunistische 'vriendschap' die het vrouwtje aangaat in het belang van haar nakomeling.

Bij de mens komt het voor dat een huwelijk ontbonden werd als er geen mannelijke nakomelingen kwamen.

### Bedrog in seksrelaties - overspel

Omdat nakomelingen zo belangrijk zijn in de evolutie, valt ook allerlei bedrog in seksrelaties te verwachten. Individu A kan alleen overspel plegen, als op dat moment een ander individu B enige seksuele 'aanspraak' kan maken op hem of haar. Bij mensen noemt men dat een verkering, een relatie of een huwelijk. Bij sommige diersoorten leven de individuen in harem- of monogaam verband (hoofdstuk 5.1.). Dan probeert de 'officiële partner' overspel te voorkomen, en probeert de ander stiekem overspel te plegen. Overspel kan gepleegd worden door het vrouwtje of het mannetje.

- Bij overspel door het vrouwtje heeft het vrouwtje biologische voordeel als het andere mannetje betere genen heeft dan haar partner. Overspel kan ertoe leiden dat zij meer of betere nakomelingen krijgt, en eventueel extra bescherming voor zichzelf en de kinderen door het andere mannetje. Tegelijkertijd is het een groot biologisch nadeel voor het mannetje van het paar als

Tabel 4. Biologische voordelen en nadelen van handelingen voor de actor en de ander.

Gevolgen voor actor B	Gevolgen voor actor A				
	Groot voordeel voor A	Klein voordeel voor A	Neutraal voor A	Klein nadeel voor A	Groot nadeel voor A
Groot voordeel voor B	Samen kinderen krijgen. Elkaar steunen bij conflicten			A voedt eigen kind	B verslaat en plundert A
Klein voordeel voor B		Handel		B steelt iets kleins van A; A geeft B een drankje	B rooft iets groots van A
Neutraal voor B			Neutrale ontmoeting		
Klein nadeel voor B		A steelt iets kleins van B; B geeft A een drankje		'Altruïstisch straffen'	B zet A in gevangenis
Groot nadeel voor B	A verslaat en plundert B	A rooft iets groots van B		A zet B in gevangenis	Langdurige oorlog

hij investeert in jonge dieren die niet zijn nakomelingen zijn.

- Als een mannetje nakomelingen verwekt bij een ander vrouwtje dan zijn 'eigen vrouwtje', levert hem dat groot biologisch voordeel op. Als hij extra middelen van bestaan geeft aan andere vrouwtjes, is dit overspel nadelig voor zijn eigen vrouwtje.

#### Bedrog in voortplanting - broedparasitisme

Er zijn twee varianten van broedparasitisme bij vogels.

- Een vrouwtje legt een of meer eieren in het nest van een ander paar. Dat andere paar broedt deze uit, en voedt en verzorgt de jongen. Dan heeft het andere paar enig biologische nadeel als zij investeren in jonge dieren die niet hun nakomelingen zijn. Dit komt onder andere voor bij Carolina-eenden (Odell en Eadie 2010).
- Er is een veel schadelijkere variant voor het broedende paar, die onder andere veroorzaakt wordt door koekoeken. Een vrouwtjeskoekoek legt haar ei in het nest van een paar van een andere soort. Als het jong van de koekoek uitkomt, werkt hij de andere eieren of jongen uit het nest. De bedrogen 'adoptiefouders' hebben een erfelijk\*<sup>4</sup> gedragspatroon dat zij broedzorg geven aan het parasitaire koekoeksjong. De 'adoptief-

<sup>4</sup> Ik noem een eigenschap 'erfelijk', als dit door expliciet erfelijkheidsonderzoek is aangetoond. Als dit aan de hand van gespecificeerde criteria (hoofdstuk 3.1.) aannemelijk is, maar niet aangetoond, gebruik ik de term 'erfelijk\*' (dus met een sterretje).

ouders' verliezen hun eigen nakomelingen en investeren in de nakomeling van een ander; daarmee hebben zij groot biologisch nadeel. Bij sommige vogelsoorten is een strategie tegen broedparasieten ontstaan (Rothstein 1975, Colombelli-Négrel e.a. 2012).

#### Biologische en sociale voor- en nadelen

Om de voor- en nadelen voor de deelnemers in seksuele relaties te beoordelen, moet men onderscheid maken tussen emotionele, sociale en biologische voor- en nadelen (tabel 4). Het krijgen van nakomelingen is een biologisch voordeel, maar het kan ook een sociaal of emotioneel nadeel zijn. Omdat dit een analyse is over evolutieprocessen, spreek ik hier vooral over biologische voor- en nadelen. In dit stuk zal ik emoties niet verder bespreken.

#### Hulp bij broedzorg

Bij verscheidene soorten vogels en zoogdieren worden ouderparen geholpen door andere soortgenoten bij de broedzorg<sup>5</sup>. Onderzoekers vonden hulp bij broedzorg bij dieren om twee redenen belangwekkend. (1) Er is voorgesteld dat dit een beginstadium is in het ontstaan van eusociale insecten. (2) Hulp bij broedzorg is wellicht een begin van de verklaring van het ontstaan van de speciale sociale en cognitieve vaardigheden bij mensen (Burkart en Van Schaik 2010). Het was de vraag hoe het een

<sup>5</sup> Vaak wordt dit *cooperative breeding* genoemd, maar dat vind ik een onjuiste term, omdat er altijd biologische ouders zijn (die het broedpaar vormen) en een of meer helpers.

### Broedzorg en relaties

Er zijn bij dieren veel gradaties van broedzorg:

- Geen broedzorg: het vrouwtje legt de eieren, die al dan niet later bevrucht worden, en doet daarna niets meer met de eieren.
- Één ouder zorgt voor de eieren of de jonge dieren; meestal is dat de moeder, maar soms de vader. In de meeste gevallen is deze broedzorg obligaat: zonder deze broedzorg overlijden de meeste eieren of jongen. Bij sommige soorten herkent de ouder de eieren of de jongen, of herkennen de jongen de moeder.
- Twee ouders zorgen voor de eieren of de jongen. In veel gevallen is deze broedzorg door twee ouders obligaat: zonder broedzorg door twee ouders overlijden de meeste eieren of jongen. In de regel herkennen de ouders elkaar.
- Hulp bij de broedzorg: de twee ouders worden door andere individuen geholpen bij de broedzorg. In sommige gevallen is deze hulp obligaat: zonder extra hulp overlijden de meeste eieren of jongen. De ouders en helpers herkennen elkaar.
- Broedzorg door de hele kolonie: bij eusociale soorten, zoals mieren, bijen, termieten en naakte molratten, zorgt de hele kolonie voor de eieren en de jongen. Bij eusociale soorten is broedhulp door de kolonie obligaat: zonder deze hulp overlijden de meeste eieren of jongen. Bij eusociale soorten is er onderlinge herkenning op basis van geuren.
- Adoptie: een of twee individuen anders dan de biologische ouders leveren de broedzorg. Bij veel soorten overlijden de meeste eieren of jongen zonder adoptie. Bij adoptie leren de adoptiefouders en –kinderen elkaar herkennen.

product van natuurlijke selectie kon zijn dat individuen andere individuen helpen bij broedzorg (Brown 1974, Clutton-Brock 2002).

**Evolutionair voordeel.** Bij sommige soorten steunen de helpers een verwant ouderpaar, zodat die hulp door verwantenselectie kan ontstaan (Browning e.a. 2012). Maar niet alle helpers zijn verwant aan het ouderpaar. Dan kan men speculeren dat het helpen de helpers evolutionair voordeel oplevert, bijvoorbeeld doordat zij betere relaties opbouwen die de volgende broedseizoenen tot paarvorming kunnen leiden, of doordat de groep van ouders door de helpers groter wordt, en daarmee veiliger (Clutton-Brock 2002).

**Geen evolutionair voordeel.** Hulp bij broedzorg kan fout-gerichte ouderzorg (Ligon and Burt 2004) zijn die niet zo schadelijk was dat hij weggeselecteerd was. Een opgesperd bekie is een sterke stimulus voor vogels: de kans is groot dat een vogel daar voedsel in doet. Dat doen ze zelfs in de bek van een goudvis (Hrdy 2009).

### Cadeautjes voor de sekspartner

Bij allerlei diersoorten komt het voor dat het mannetje het vrouwtje voorafgaande aan de paring een 'cadeautje' geeft. Bij veel soorten insecten en bij sommige spinnen biedt het mannetje het vrouwtje voedsel aan voor de paring; bij insecten en spinnen wordt dit 'bruidsvoedsel' genoemd (Vahed 1998). Vaak is dit nuttig voedsel, maar soms een waardeeloos 'geschenk' (Lebas en Hockham 2005). Soms geven mannetjesspinnen of -insecten aan het vrouwtje voedsel dat hij ook zelf had kunnen gebruiken, maar soms heeft de gift

geen waarde voor overleven. Na aanname van de gift paren vrouwtjesspinnen vaak met het mannetje, maar niet altijd. Het komt bij spinnen voor dat het mannetje na de paring het cadeautje weer meeneemt. Het mannetje van de roodrugspin laat zich door het vrouwtje opeten, en vergroot daardoor zijn voortplantingssucces (zie hoofdstuk 4.1.).

Bij veel vogelsoorten is er hofmakerij-voeden (Lack 1940). In de meeste gevallen bedelt het vrouwtje om voedsel, zoals jonge vogeltjes doen, en het mannetje geeft haar voedsel, zoals aan jonge vogeltjes. Bij sommige soorten komt hofmakerij-voeden alleen voor bij de copulatie, en bij andere soorten gedurende een langere periode van paarvorming en nestbouw. Bij kiekendieven en boomvalken geeft het mannetje bij de hofmakerij in volle vlucht een prooi aan het vrouwtje.

Chimpanseevrouwen krijgen relatief vaak vlees van mannetjes vlak voor of vlak na de paring, en van het mannetje met wie ze een koppeltje vormt. In hun cyclus krijgen vrouwen vaker vlees tijdens hun vruchtbare episode dan in andere fases (Brown e.a. 2004). Op de lange termijn wisselen chimpansees 'meat for sex' uit (Gomes en Boesch 2009). Ook hier is de asymmetrie dat vooral het mannetje aan het vrouwtje iets geeft. Dat zien we ook bij de inleidende hofmakerij van mensen: traditioneel geeft de man cadeautjes en betaalt etentjes. Is het geven van cadeautjes aan een potentiële sekspartner een vorm van wederzijds altruïsme? Of is het een vorm van prostitutie? Dat ligt genuanceerd.

Er is bij bijna alle dieren een merkwaardige asymmetrie: het voedsel wordt steeds door het



### Sociobiologie en *just-so-stories*

Sociobiologie is de evolutionaire biologie van groepen dieren. De relaties tussen individuen bepalen de groep. Dit zijn niet alleen verwantschapsrelaties, maar ook veel andere relaties die in dit stuk besproken worden. Daarmee is dit stuk een verdere uiteenzetting van de relaties die een rol spelen bij groepen. Een sociobiologische analyse van gedrag zou het ontstaan van het bevoordelen van de 'eigen groep' verklaren. Sociobiologie zou nepotisme, vriendjespolitiek, vooroordelen, ethnocentrisme, discriminatie en racisme verklaren (van der Dennen 1987, Dunbar 1987, Melotti 1987). Het klinkt plausibel dat individuen met een positieve relatie elkaar bevoordelen, en dat individuen met een negatieve relatie elkaar benadelen. Maar het is zaak dit experimenteel te onderzoeken. Zonder strikte empirische bevestiging blijven dit voorlopig '*just-so-stories*'.

mannetje aan het vrouwtje gegeven. "*Het is niet duidelijk waarom het mannetje normaal gesproken eten geeft, en het vrouwtje dit ontvangt, en niet omgekeerd.*" (Lack 1940, p. 170). Dus de mannetjes bevoordelen de vrouwtjes. Het belang voor het vrouwtje is dat zij enig voedsel krijgt, dat er kans is dat ze bevrucht wordt, dat ze een koppeltje kan vormen, en dat ze een vriend/bondgenoot krijgt. Hofmakerij-voeden is ook in het biologisch belang van het mannetje: de kansen op paring en bevruchting worden groter, en bij monogame soorten neemt de kans op paarvorming toe. Het krijgen van nakomelingen is een groter biologisch belang dan het afstaan van wat voedsel. Alleen bij vechtkwartels zijn de rollen van mannetjes en vrouwtjes in het voortplantingsgedrag omgewisseld; bij deze vogels biedt het vrouwtje bij de hofmakerij het mannetje voedsel aan. Hofmakerij-voeden maakt de kans op copulatie groter, maar een extra voordeel voor het nageslacht is niet gevonden. Het is niet duidelijk waarom hofmakerij-voeden bij sommige soorten voorkomt en bij andere niet. Misschien is tijdelijk positief onderling gedrag tussen het mannetje en het vrouwtje het belangrijkste voordeel.

### Bruidsprijs en bruidsschat

Ook rond huwelijken en bruiloften bij de mens worden geld, goederen, diensten of voedsel uitgewisseld (Maitra 2008). Daarbij moeten we onderscheid maken tussen de bruidsschat en de bruidsprijs.

- De **bruidsprijs** is geld, goederen of diensten die de bruidegom of zijn familie betaalt aan de familie van de bruid.
- Omgekeerd is de **bruidsschat** geld, sieraden, vee of land die familie van de bruid betaalt aan de bruid, bruidegom of de familie van de bruidegom.

In 66% van de onderzochte culturen was een bruidsprijs de culturele norm, en slechts in 3% van de onderzochte culturen een bruidsschat (Murdock 1967). Hier geldt dus dezelfde merkwaardige asymmetrie die we ook bij de meeste andere dieren zagen, dat vooral de man of zijn familie betaalt. Maar in China en

India is het juist de culturele norm om dure bruidsschatten te schenken; dan heeft de familie van de bruid vaak grote moeite dit op te brengen, en dit leidt tot selectieve abortussen en moord op babymeisjes, en dat leidt weer tot een mannenoverschot in China en India. Er zijn veel hypothesen geformuleerd om het ontstaan van bruidsprijzen of bruidsschatten te verklaren, maar er zijn nog geen bevredigende culturele verklaringen (Maitra 2008). Met verwanteselectie kan men dit niet verklaren. Ik denk dat een bruidsprijs (de man betaalt) de oorspronkelijke toestand was, omdat dit bij apen voorkomt en het dominante patroon bij mensen is. Ik denk dat bij sommige volken door een historisch toeval (mensen misbruiken hun macht?) een bruidsschat (de vrouw betaalt) ontstaan is.

## 2.4. Vriendschap

### 2.4.1. Vriendschap bij dieren

#### Vriendschap bij dieren

Bij verscheidene diersoorten worden langdurige positieve sociale relaties tussen twee individuen uit dezelfde gemeenschap waargenomen (Seyfarth en Cheney 2012, Brent e.a. 2014). De laatste tijd gebruiken ethologen het woord 'vriendschap' voor langdurige positieve relaties tussen dieren (zie tekstkader "Relatie als neutrale term", Smuts 1985, Goodall 1986, Cords 2002, Silk 2002, Jolly 2007, Thierry 2007). Tot nu toe zijn vriendschappen beschreven bij mensen, chimpansees, apen, Afrikaanse olifanten, hyena's, wilde paarden en dolfijnen (Seyfarth en Cheney 2012, Brent e.a. 2014). Silk (2002) stelde voor om het woord 'vriendschap' alleen te gebruiken voor een relatie tussen niet-verwanten. Ik gebruik echter het woord 'vriendschap' liever ongeacht andere relaties tussen de individuen. Verwanten kunnen elkaars vijanden worden, dus vriendschap tussen verwanten is niet vanzelfsprekend. Soms weten mensen niet dat ze biologisch verwant zijn. En ook bij dieren is het vaak onduidelijk of en hoe verwanten elkaar

### Relatie als neutrale term

Hier gebruik ik het woord 'relatie' als een neutrale, beschrijvende term.

In de wiskunde kunnen relaties beschreven worden in wiskundige formules:  $y = f(x)$  beschrijft het verband tussen  $y$  en  $x$ . Zo verklaren de massa, positie en bewegingen van de zon en de planeten, en de bewegingswetten van Newton de bewegingen van de planeten in het zonnestelsel.

In de systeemleer is er bijvoorbeeld een formele definitie van systeem. "*Systeem (definitie). Twee of meer elementen met een niet-lege verzameling relaties tussen de elementen, zodanig dat de onderzoeker de elementen tezamen als een eenheid kan beschouwen, afhankelijk van zijn belangstelling. [...] Structuur van systeem S (definitie). De verzameling van relaties tussen de elementen van S.*" (van Dongen en Van den Bercken 1981, p. 52).

De logica van deze beschrijving uit de systeemleer is van toepassing op alle systemen, inclusief gemeenschappen van dieren en mensen. "*Structuur verwijst dus naar de patronen van de relaties.*" (Hinde 1976, p. 8). "*Als twee individuen in de loop der tijd een aantal interacties hebben, wordt het verloop van iedere interactie beïnvloed door de voorafgaande. We zeggen dan dat de individuen een relatie hebben...*" (Hinde 1987, p. 23-24). Jane Goodall (1986) wijdde een heel hoofdstuk aan de relaties tussen de chimpansees in Gombe, zoals vriendschap, seksuele relaties, competitie en vijandschap.

Sommige onderzoekers vermijden het begrip 'relaties' (of 'vriendschap') voor het beschrijven van verbanden tussen dieren, omdat dit een antropomorfe term zou zijn (Henzi en Barrett 2007). Hier gebruik ik het woord 'relatie' als neutrale term om verbanden tussen mensen en tussen dieren te beschrijven als verklaring voor gedrag (zie ook Seyfarth en Cheney 2012).

als zodanig identificeren. Vriendschap kan voorkomen tussen sekspartners.

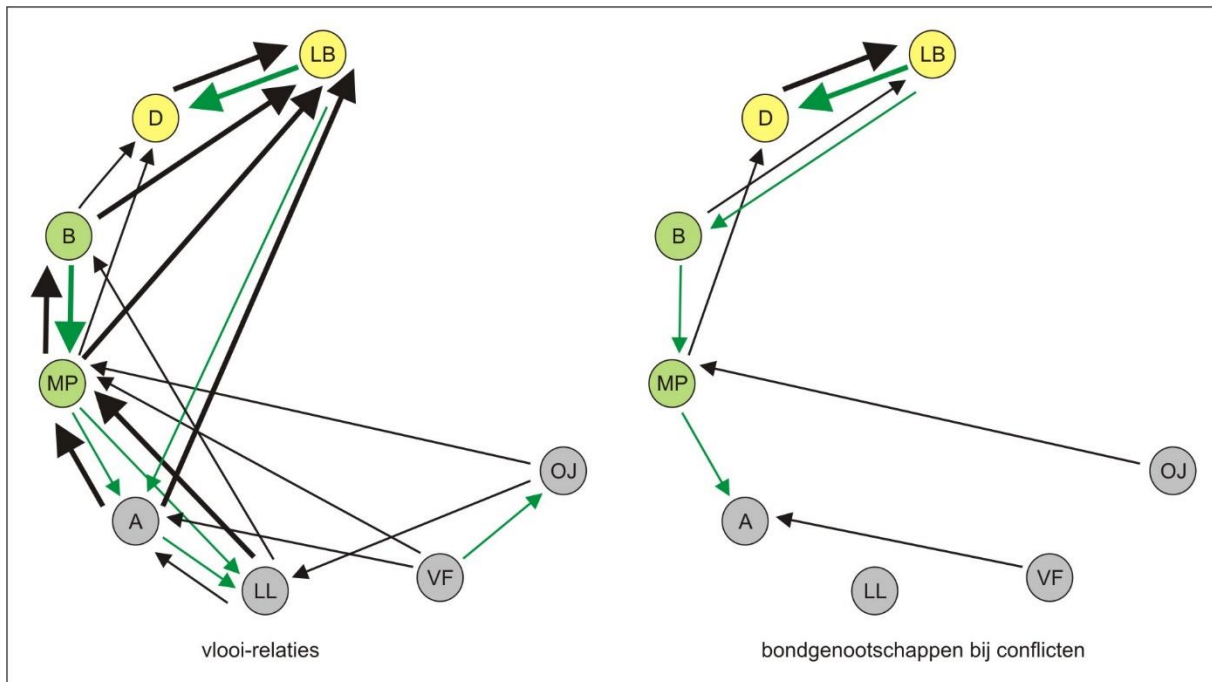
Kunnen we eenduidige gedragscriteria voor 'vriendschap' formuleren? Vriendschap is per definitie een relatie tussen twee individuen. Vriendschap is een continue variabele: tussen twee individuen kan er veel, weinig of geen vriendschap zijn, of ook vijandschap. We spreken van vriendschap als twee individuen gedurende langere tijd vaak bij elkaar zijn, wederzijds positief sociaal gedrag vertonen, zelden agressief naar elkaar zijn, en elkaar steunen bij conflicten.

Er is bij vriendschap een leeraspect: beide individuen hebben geleerd de ander individueel te herkennen, en dat de ander aardig doet. Vriendschap is een speciale relatie met groepsgenoten. In het algemeen vindt men het een essentieel aspect van 'echte vriendschap' dat de relatie bestendig is en niet opportunistisch verandert. Vrienden steunen elkaar bij conflicten binnen de groep. Daarom kan men niet tegelijkertijd veel vrienden hebben, want dat geeft loyaliteitsproblemen bij conflicten.

### Vlooi gedrag bij apen

Het onderlinge gedrag binnen groepen apen is niet toevallig. Er is een patroon welke individuen vooral met elkaar omgaan, en welke individuen vooral positieve of vooral negatieve interacties hebben. Bij apen is vlooi positief sociaal gedrag (zie onder). Apen zitten een groot deel van de tijd groepsgenoten of zichzelf te vlooi. "*Bijvoorbeeld: individuen die elkaar het meest vlooi zijn onderling het minst agressief; ze eten samen, spelen en*

*vormen bondgenootschappen. Dit is het best gedocumenteerd tussen verwanten, maar komt ook voor bij niet-verwante individuen.*" (Walters en Seyfarth 1987, p. 316). Bij sociaal vlooi is er een 'vlooiër' en een 'gevlooid'. Hier bespreek ik twee aspecten van het vlooi gedrag: wie neemt het initiatief tot vlooi, en is er symmetrie tussen vlooiër en gevlooid. **Initiatief.** Het karakteristieke patroon bij vlooi is dat aap A een 'vlooi verzoek' doet aan aap B; daartoe richt aap A haar flank naar het gezicht van aap B. Vervolgens kan aap B al dan niet gaan vlooi. Deze gedragsreeks komt onder andere voor bij bavianen, makaken en chimpansees (Seyfarth 1976). Apen richten hun vlooi verzoek vooral naar individuen met een positie vlakbij in de rangorde. Apen gaan vooral vlooi als ze een vlooi verzoek krijgen van een individu dat net boven hen staat in de rangorde. Er was concurrentie om vrouwen hoog in de rangorde te vlooi. Vaak werd een eerdere vlooiër opzij gezet door een vrouwtje dat hoger stond dan de vlooiër, maar lager dan de gevlooid (Seyfarth 1976, 1977). Een speciale categorie zijn vrouwtjes met baby's: deze worden veel vaker gevlooid dan vrouwtjes zonder baby. Een laaggeplaatst vrouwtje met baby wordt dan ook door hooggeplaatste vrouwen gevlooid, wat anders zelden voorkomt (Seyfarth 1976). Kort na fysiek geweld vlooi de vechtende mannetjes of vrouwtjes elkaar vaak; dat gebeurt bij bavianen, makaken en chimpansees. Dat wordt 'verzoening' genoemd (Seyfarth 1976, de Waal en Van Roosmalen 1979).



**Figuur 1.** De rangorde, het vlooi gedrag en bondgenootschappen bij conflicten van 8 vrouwelijke groene meerkatten (gegevens van Seyfarth 1980). **Links:** Er was een lineaire rangorde die hier tegen de klok in getoond wordt met het vrouwtje dat het hoogst in de rangorde stond bovenaan. De pijlen tonen het vlooi gedrag, waarbij de dikte van de pijl codeert voor de hoeveelheid vlooi gedrag. Zwarte pijlen tonen dat een hoge geplaatst individu gevlooid wordt, en groene pijlen voor een lager geplaatst individu. Er zijn twee paren met symmetrisch vlooi gedrag waarvan de cirkels dezelfde kleur hebben. **Rechts:** bondgenootschappen bij conflicten; de pijl geeft aan welke individu een ander individu steunt.

### Symmetrie.

1. Het meest voorkomend patroon is asymmetrisch vlooiën waarbij vooral de hogere in rang gevlooid wordt.
2. Er zijn ook paren apen die symmetrisch vlooiën, d.w.z. dat beide individuen ongeveer evenveel tijd de 'vlooiër' zijn. Als twee individuen vooral symmetrisch vlooiën, gaat dat vaak gepaard met een jaren durende positieve relatie (= vriendschap).

Vrouwtjes bavianen hoog in de hiërarchie waren weliswaar gewild als vriend, maar niet bereikbaar als vriend voor individuen laag in de rangorde. Vaak waren individuen bevriend met niet-verwante individuen die ongeveer dezelfde rangorde hadden. Individuen uit dezelfde leeftijdsgroep hadden de meest stabiele vriendschappen (Silk e.a. 2006a, b, 2010). Silk e.a. (2003) hebben de sociale interacties van iedere tweetal vrouwtjesbavianen geoperationaliseerd tot een 'sociality index', die een maat voor vriendschap tussen twee individuen is. Bij vrouwtjesbavianen met een hoge gemiddelde sociality index bleven meer kinderen in leven.

### Vlooiën, vriendschap en andere relaties

Er zit structuur in het vlooi gedrag, die deels samenvalt met dominantierelaties en met ver-

wantschap. Het sociaal vlooi gedrag binnen een groep apen kan men afbeelden in sociogrammen. Figuur 1A toont het vlooi gedrag en de dominantierelaties bij volwassen vrouwtjes groene meerkatten<sup>6</sup> (Seyfarth (1980)). Hierbij vallen enkele zaken op.

1. Er zit een duidelijke (niet toevallige) structuur in het vlooi gedrag.
2. De meeste vrouwtjes vlooiën met minstens de helft van de andere vrouwtjes – en dus met sommige niet.
3. Er werd vooral, maar niet uitsluitend, 'omhoog gevlooid'.
4. Voor ieder vrouwtje was er slechts één ander vrouwtje dat vooral door haar gevlooid werd.
5. Sommige paren vlooiën vooral elkaar (symmetrisch).
6. Het vrouwtje dat bovenaan in de rangorde stond, werd bovenmatig vaak door andere vrouwtjes gevlooid. Ook de alfa-man werd bovenmatig vaak door alle vrouwtjes gevlooid.

De twee vrouwen die het hoogst in de rangorde stonden, vlooiën vooral elkaar en wel

<sup>6</sup> Bij resusapen is hetzelfde patroon gevonden (Sade 1972. Seyfarth 1977).

symmetrisch. Tussen de 8 vrouwtjesmeerkatten van de groep was er veel onderling vlooi-gedrag, waarbij vooral 'omhoog gevlooid' werd. Figuur 1B toont welke vrouwtjes ander vrouwtjes steunden bij conflicten (bondgenootschappen). De twee vrouwtjes aan de top waren de beste bondgenoten. Veel vrouwtjes namen deel aan vlooi-gedrag, maar veel minder aan bondgenootschappen bij conflicten. Bondgenootschappen volgden enigszins de vlooi-relaties.

Bij analyses van gedrag van apen werd het vlooiën van een soortgenoot als 'altruïstisch gedrag' opgevat. Maar anderen spraken van 'sex for grooming' of 'food for grooming' (de Waal 1997). Het was lastig om 10 minuten vlooiën of gevlooid worden in een of andere waarde uit te drukken. Ik denk dat vlooiën investeren in positieve relaties is. De meest machtige groepsgenoot is de meest aantrekkelijke partner, daardoor is er competitie om die- ren in de top te vlooiën (Seyfarth 1980). Is vlooiën 'goedkoop' sociaal gedrag? Ja en nee. Ja, want vlooiën kost de vlooiër even weinig, juist zoals een mens die bij vrienden of kennissen langsgaat en een praatje maakt. Nee, het is niet goedkoop, want als een dier investeert in een positieve relatie met een individu, kan het dier in die tijd niet investeren in relaties met andere individuen. Het is ook een betrouwbaar signaal, want ieder groepslid kan zien wie met wie vlooit.

Vlooiën en vooral symmetrisch vlooiën is een teken van vriendschap. Vriendschap is iets anders dan wederkerig altruïsme. In een stuk over apen en mensapen merkten Seyfarth en Cheney (2012, p. 167) op: "*Nauwe vrienden werken samen, ongeacht wat kortgeleden gebeurd is; maar anderen letten meer op 'wat heb je onlangs voor mij gedaan?'*"

### Vriendschap en seks

Bij apen komen vaak koppeltjes tussen volwassen mannetjes en vrouwtjes in hun vruchtbare periode voor. Dergelijke koppeltjes komen onder andere voor bij makaken, bavianen en chimpansees. Dat is eerder inleidend paargedrag dan 'vriendschap'. Wel gebruikt men het woord 'vriendschap' voor associaties tussen mannetjes en vrouwtjes in andere periodes, bijvoorbeeld bij lacterende vrouwtjes. Dan steunden de mannetjes 'hun' vrouwtjes bij agressieve interacties (Moscovice e.a. 2010). Bij beerbavianen in het wild vormden de vruchtbare vrouwtjes koppeltjes met 2 - 3 mannetjes. Als bij zo'n koppeltje een aapje geboren werd, prefereerde het vrouwtje het mannetje met wie ze de langste tijd een koppeltje had, als deze tenminste nog aanwezig was (Moscovice e.a. 2010). Anders prefereer-

de ze het tweede mannetje uit haar *consort*-episode, ook als dit mannetje niet de vader van haar baby was, wat de onderzoeker wel, en de bavianen niet kan weten.

### Vriendelijke vocalisaties

Niet alleen door vlooiën, maar ook door geluiden uit apen toekomstig positief gedrag. Naast de bekende luide roepen, hebben makaken, bavianen en chimpansees ook zachtere vocalisaties: *grunts* en *girneys*. Deze vocalisaties bevorderen positief sociaal contact<sup>7</sup>. Als een vrouwtje resusaap *grunts* of *girneys* uitte, terwijl ze een ander vrouwtje naderde, was er daarna minder agressie en minder onderdanig gedrag van het vrouwtje dat benaderd werd. Ook werd er na deze geluiden meer gevlooid. Als een vrouwtje met deze geluiden een ander vrouwtje met baby naderde, dan behandelde ze de baby beter dan vrouwtjes die zonder geluiden naderden (Silk e.a. 2000). Dit zijn 'goedkope praatjes' die een rol spelen in sociale interacties.

### Vriendschap bij chimpansees

**Vriendschap tussen mannetjes.** Bij chimpansees in het wild vormen mannen onderling sterke vriendschappen die enige tijd duren (Mitani 2009, Langergraber e.a. 2009). Bij chimpansees blijven de meeste mannen (vaak broers en halfbroers) in de gemeenschap. In een bepaalde gemeenschap waren er 4 koppels van twee halfbroers aan moederszijde die lang genoeg onderzocht waren; deze waren allen bevriend. De meeste vriendschappen (22 van de 28) betroffen niet-verwante mannen. Vriendschappen kwamen vooral voor bij mannen met een nabije positie in de rangorde.

**Vriendschap tussen vrouwtjes.** Bij chimpansees in het wild vormen vrouwen onderling hechtere, langer durende vriendschappen dan de mannetjes (Mitani 2009, Langergraber e.a. 2009). Die vriendschappen bleken onder andere door het symmetrisch vlooiën. Bij chimpansees migreren opgroeiende vrouwen naar naburige gemeenschappen. De vraag was: migreren ze vooral naar gemeenschappen waar ook hun (half)zussen verblijven? Dat blijkt niet het geval: binnen een gemeenschap zijn er nauwelijks verwante vrouwen (Langergraber e.a. 2009). Er waren binnen een gemeenschap ook subgroepen van 7 - 14 vrouwen, die positief met elkaar omgingen, maar niet verwant waren.

**Vriendschap tussen een man en vrouw.** Bij chimpansees komen ook positief sociale rela-

<sup>7</sup> Ik denk dat deze vocalisaties de voorganger zijn van gesproken mensentaal (hoofdstuk 7.2.).

ties tussen een mannetje en een vrouwtje voor. Dit betreft vooral de koppeltjes die onderdeel van het inleidende seksuele gedrag zijn (zie boven), maar ook langer durende positieve relaties (vriendschappen), die onderdeel van het sociaal gedrag zijn. Overigens is bij chimpansees geen voortplantingsvoordeel aangetoond van vriendschap voor mannen of vrouwen (Hemelrijk e.a. 1999).

#### **Chimpansees spelen het Vertrouwensspel**

Op basis van gedragsobservaties werd in een groep van 15 chimpansees (8 vrouwtjes en 7 mannetjes) de *sociability index* (zie boven) van ieder tweetal berekend. Als twee chimps wederzijds relatief sociaal met elkaar omgingen, werden zij 'vrienden' genoemd. Vervolgens speelden steeds twee chimps een variant van het Vertrouwensspel (hoofdstuk 4.2.) die voor chimps geschikt was gemaakt. Tussen vrienden koos de Zender vaker de vertrouwensvariant dan tussen niet-vrienden, en tussen vrienden zond de Ontvanger/Terugzender vaker voedsel terug (Engelmann en Herrmann 2016). Ook bij chimpansees kan het gedrag bij dit spel deels door vriendschap verklaard worden.

#### **2.4.2. Vriendschap bij mensen**

##### **Positieve relaties bij mensen**

Regelmatig zien we dat mensen in een groep gedurende lange tijd wederzijds uitgesproken positief gedrag vertonen. Dan noemen we hun relatie 'vriendschap'. Aristoteles (*Ethica Nicomachea*, boek 8) spreekt alleen van vriendschap als de relatie wederzijds is. In allerlei situaties maken mensen 'automatisch' vrienden. Mensen hebben slechts een klein aantal (2 - 4) echte vrienden. In crèches en speelgroepen maken kinderen van 1 - 4 jaar spontaan vrienden. In goede relaties tussen volwassenen zijn de betrokkenen gericht op het welzijn van de ander en speelt 'terugbetaling' geen rol (Clark en Mills 1979). Bij westerse en niet-westerse volken komen vriendschappen voor (Silk 2002, Apicella e.a. 2012). Vriendschappen blijken na analyse van sociale netwerken (Borgatti e.a. 2009, Barabási 2009). Vrienden vertonen uiterlijke en erfelijke overeenkomsten; het is onduidelijk wat hier oorzaak en gevolg is (McPher-son e.a. 2001, Christakis en Fowler 2014). Chagnon (1983) beschrijft hoe vriendschap met iemand uit een andere cultuur kan ontstaan vanuit een neutraal-zakelijke relatie. Voor zijn antropologisch onderzoek bij de Yanomamö was het noodzakelijk dat hij de verwantschapsrelaties kende, maar na enige tijd ontdekte hij het probleem dat het voor de Yanomamö taboe was overleden voorouders te benoemen en over hen te spreken. Verschei-

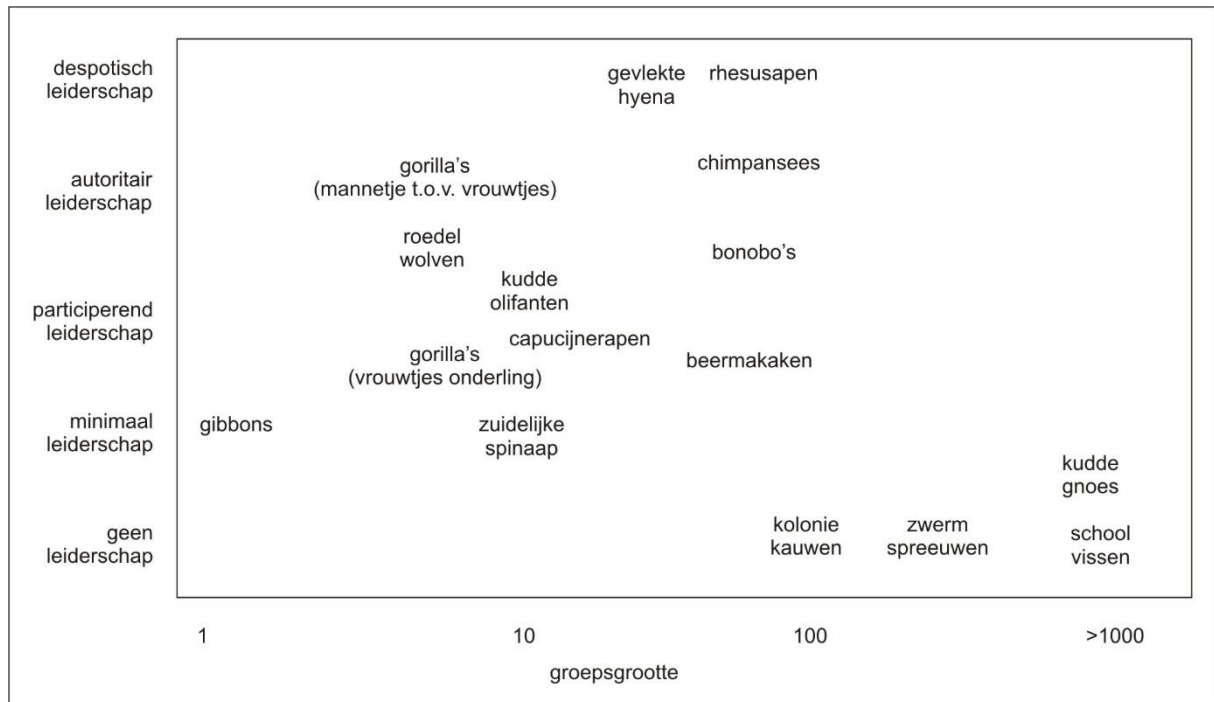
dene leden van de stam hadden hem bedrogen met fictieve afstammingsverbanden en fictieve namen. Totdat een jong-volwassen man, Rerebawa, bij Chagnon kwam met het voorstel voor een uitruil. *"Op een dag kwam hij naar mijn hut toen de anderen vertrokken waren. Hij wilde mij als vrijwilliger helpen met mijn stambomen. Hij legde uit dat hij 'arm' was en een machete nodig had. Hij wilde voor mij werken op de voorwaarde dat ik niet zou vragen naar zijn ouders of familieleden die overleden waren. Hij voegde eraan toe dat hij niet zou liegen, zoals de anderen in het verleden."* (Chagnon 1983, p. 24). Het begon dus als een relatie met betaalde diensten, maar geleidelijk ontwikkelde de relatie met Rerebawa tot vriendschap. Ook de relatie met het stamhoofd, Kaobawa, werd vriendschap. *"Ik heb veel tijd doorgebracht met deze twee mannen en hun gezinnen, en ik leerde hen veel beter kennen dan de meeste andere Yanomamö. [...] Toen de tijd verstreek, werden we echte vrienden, en de formele 'informant/antropoloog-relatie' verdween. Uiteindelijk hielden we het werk en de beloning niet meer bij. Beiden brachten veel uren door met gesprekken met mij, zonder dat ze iets terug vroegen. Als ze iets wilden, dan vroegen ze erom, ongeacht het evenwicht van goederen en diensten tot die tijd."* (Chagnon 1983, p. 25-26). Daarmee schetst Chagnon de eigenschappen van vriendschap bij mensen in dezelfde termen, als Seyfarth en Cheney die schetsten voor apen en mensapen (zie boven). Het gaat om de relatie (vriendschap in dit geval) en niet om wederkerigheid. Bij relaties houden mensen en dieren de verstandhouding bij en niet de boekhouding over verleende en ontvangen diensten en goederen.

#### **2.5. Rangorde, machtsrelaties en leiderschap**

##### **2.5.1. Asymmetrisch gedrag - rangorde**

##### **Rangorde bij apen**

Rangorde bij dieren is het eerst ontdekt als de 'pikorde' bij kippen (Schjelderup-Ebbe 1922). Later werd duidelijk dat rangorde algemeen voorkomt bij sociale dieren. In apengroepen is er een rangorde, die blijkt uit interacties tussen de individuen, al dan niet met coalities (Bernstein 1981, Watts 2010). Bij soorten die in communes (*multi-male/multi-female* groepen) leven, zoals chimpansees en bonobo's, is er een afzonderlijke rangorde voor de mannetjes en de vrouwtjes. Bij soorten die in harems leven, zoals gorilla's, is er een rangorde voor de vrouwtjes. Uit het gedrag blijkt dat apen de



Figuur 2. Stijlen van leiderschap bij verschillende diersoorten.

sociale positie van hun groepsgenoten geleerd hebben (Seyfarth 1976). *“Een eigenschap van de meeste mannetjeschimpansees is hun obsessie, vanaf hun puberteit, om hun sociale rang te behouden en te verbeteren; veel van hun interacties zijn aan dat doel gewijd.”* (Goodall 1986, p. 184).

### Het belang van een rangorde bij apen

Een rangorde geeft vooral voordelen voor de individuen aan de top: zij verwerven meer voedsel en de mannetjes hoog in de rangorde hebben meer voortplantingssucces (sectie 2.5.5.). Maar is een rangorde in het belang van individuen midden in en onderin de rangorde? Zijn zij beter af door in de groep te blijven, en te proberen hogerop te komen of hun lage positie te accepteren, of zijn zij beter af door de groep te verlaten en hun geluk elders te beproeven? Dat is niet bekend. Een stabiele rangorde leidt tot wel rust in de groep. De positie in de rangorde heeft invloed op veel gedragingen, niet alleen op de uitkomst van conflicten, maar apen letten meer op individuen hoog in de rangorde (Chance 1967), en vaak vlooiën ze vaker hoger geplaatste individuen.

### 2.5.2. Dominantie en leiderschap

#### Dominantie en leiderschap

De begrippen 'dominantie' en 'leiderschap' komen weliswaar uit verschillende tradities, maar beide begrippen behandelen de machtsrelaties tussen individuen in een groep. Onder-

zoekers zijn er niet in geslaagd het eens te worden over een definitie van 'leiderschap' bij mensen.

- In de traditie van de **ethologie** spreekt men van rangorde en dominantie (Schjelderup-Ebbe 1922, Lorenz 1963, Hinde 1978, Watts 2010). Aanvankelijk besteedde men vooral aandacht aan lichamelijke kracht en gevechten voor een hogere positie. Maar lichamelijke kracht is niet altijd het belangrijkste: bij chimpansees bereiken alleen mannetjes met voldoende sociale steun in de groep de top (de Waal 1982, Goodall 1986). Het sluiten van bondgenootschappen is daarvoor belangrijk.
- In de traditie van de **sociale psychologie** spreekt men van leiders en navolgers (zie onder). Bij mensen worden autocratische, democratische of *laissez-faire* stijlen van leiderschap onderscheiden: (Lewin e.a. 1939). Deze stijlen hingen vooral samen met de persoonlijkheid van de leider, en of de leider vooral gericht is op het behalen van resultaat voor zichzelf, of op een goede relatie met 'zijn' mensen. Tegenwoordig is het populair te spreken over transformatieel en situationeel leiderschap. Tegenwoordig benadrukt men vooral de positieve sociale eigenschappen van de leider.

Niet bij alle diersoorten die in groepen leven, is er een rangorde of leiderschap: bij scholen vissen en zwermen spreuwen lijken de individuen echt gelijk. Bij sommige soorten gedra-

gen individuen hoog in de rangorde zich despotisch, en bij andere soorten tolerant (Thierry e.a. 2000, Watts 2010). Bij dieren komen de verschillende stijlen van leiderschap voor die ook bij mensen gevonden zijn (figuur 2). Er zijn grote verschillen in 'leiderschapsstijl' tussen de soorten makaken (Thierry 2007). Aan het ene uiterste staan de resusapen, die despotisch zijn, en nauwelijks verzoening kennen. Resusapen "zijn valse figuren met een strenge hiërarchie waarbij degenen met een hogere rang zelden aarzelen om degenen die lager op de ladder staan af te straffen" (De Waal en Vernooy 2005 p. 144). Aan het andere uiterste staan de beermakaken en moormakaken met meestal een ontspannen, tolerant sociaal leven; zij verzoenen zich na ruzies met elkaar. Omdat dominantie en leiderschap met macht en ongelijkheid te maken hebben, liggen deze begrippen politiek gevoelig (hoofdstuk 6.3.). Hier probeer ik een integratie te maken van dominantie en leiderschap bij mensen en andere dieren.

#### Dominantie en sociale relaties

Groene meerkatten leven in groepen van meestal 10 – 30 individuen, vooral vrouwtjes onder een dominante alfa-man. Opgroeiende mannetjes verlaten de groep. De vrouwtjes leven hiërarchisch: er zijn A-vrouwtjes, hoog in de rangorde, B-vrouwtjes midden in de rangorde, en C-vrouwtjes laag in de rangorde.

- B- en C-vrouwtjes proberen A-vrouwtjes te vlooiën; als dat lukt, worden ze door A-vrouwtjes in ruil voor het vlooiën getolereerd.
- B-vrouwtjes proberen A-vrouwtjes te vlooiën, maar als het gezelschap andere A-vrouwtjes bevat, wordt dit B-vrouwtje minder getolereerd.
- B-vrouwtjes zijn vaak agressief naar C-vrouwtjes, vooral wanneer andere B-vrouwtjes en A-vrouwtjes dit waarnemen.

Het gedrag van vrouwtjes groene meerkatten lijkt erop gericht hun positie te behouden en te verbeteren (zie hoofdstuk 10.2 over doelgericht gedrag, Borgeaud e.a. 2017).

#### Leiderschap bij mensen

Of iemand een 'leider' is, wordt op verschillende manieren afgeleid: (1) gedragsobservaties, (2) de keuze van de anderen, (3) officiële benoeming, en (4) biografieën (Bass 1990). Leiderschap is een relatie tussen één individu (de 'leider') en een aantal individuen (de 'volgers').

- Plato, Plutarchus, Carlyle (1841) en Galton (1869) besteedden vooral aandacht aan de persoonlijkheidseigenschappen van een succesvolle leider. Die eigenschappen zou-

den vooral erfelijk zijn ('een geboren leider').

- Max Weber (1922) maakt onderscheid waarop een leider zijn gezag baseert: wetten, traditie of persoonlijk charisma (zoals heldhaftigheid, magische krachten of voorstellingen).
- Autocratische, democratische of *laissez-faire* stijlen van leiderschap (Lewin e.a. 1939): verscheidene auteurs hebben hierop voortgebouwd (Bass 1990, p. 416).
- Situationeel leiderschap (Hersey en Blanchard 1969): optimaal gedrag van de leider hangt in dit model af van de maturiteit van teamleden.
- Transactioneel/transformationeel leiderschap (Burns 1978, Bass 1985): een transformationeel leider brengt verandering tot stand door zijn navolgers/teamleden te inspireren.
- Emotionele leiderschapsstijlen zijn afgeleid van het model van emotionele intelligentie (Goleman e.a. 2002).

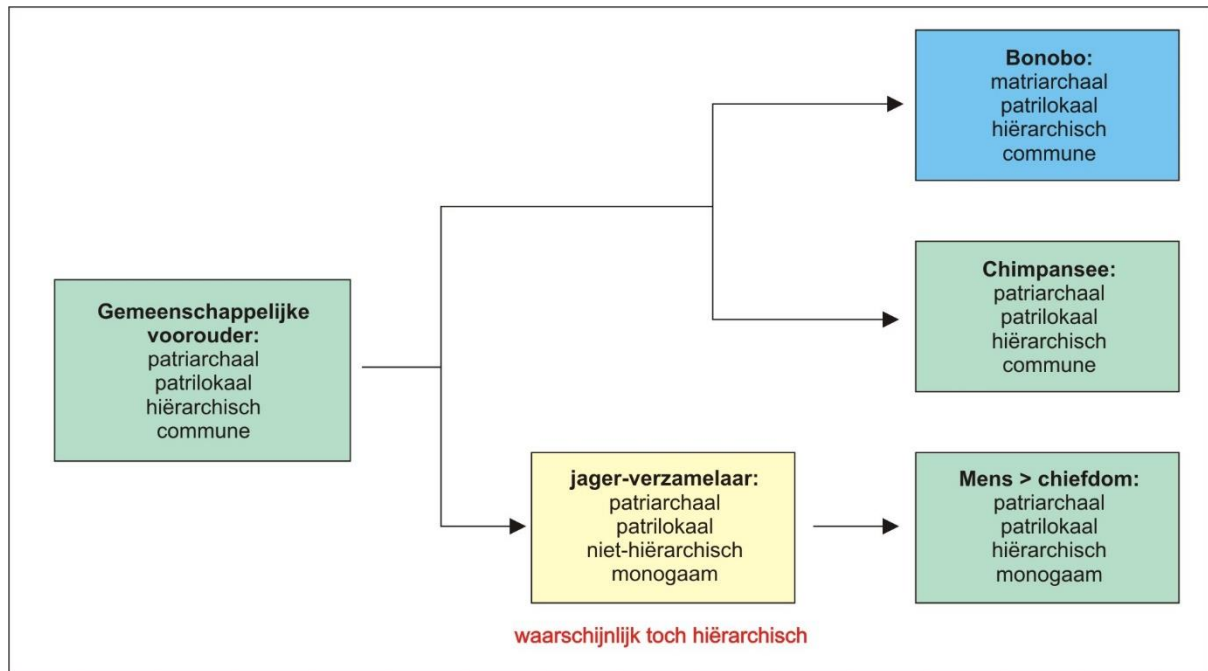
Hier beperk ik me tot aspecten van leiderschap die door gedragsobservaties bevestigd worden.

#### 2.5.3. Verdeling van bezit binnen gemeenschappen

##### Zijn kleine gemeenschappen egalitair?

Lange tijd meenden antropologen dat kleinschalige, niet-westerse gemeenschappen niet hiërarchisch (d.i. egalitair) zouden zijn. Dat zou bijvoorbeeld gelden voor !Kung ('Bosjesmannen')<sup>8</sup>, Pygmeeën, *native Australians*, Shoshones en Eskimo's (Fortes en Evans-Pritchard 1940, Middleton en Tait 1958, Flannery 1972). Boehm benadrukt de gelijkheid bij kleinschalige volken van jagers-verzamelaars, en hij spreekt van een 'egalitair syndroom' (Boehm 1993, 1997). Maar hij beschrijft zoveel situaties waarin stamleden in verzet komen tegen autoritaire of despotische stamhoofden, en deze afzetten, verdrijven of doden, dat deze gemeenschappen zeker niet in het algemeen egalitair zijn. Zowel bij de redelijk egalitaire !Kung als bij de krijgsvolke Yanomamö zijn er leiders, en in beide volken zijn sommige leiders redelijk en diplomatiek, en andere onredelijk en grof (Lee 1979, p. 345, Chagnon 1983, p. 26). "Theoretisch zou in een egalitaire samenleving alle individuen dezelfde sociale status moeten hebben, een samenleving waar niemand een hogere rang heeft dan de anderen. Maar dat geldt zelfs niet voor de meest primitieve samenlevingen." (Sahlins 1958, p.

<sup>8</sup> Zie hoofdstuk 2.2 voor de naamgeving van allerlei volken.



*Figuur 3. Opvattingen over de socioseksuele structuur bij mensen, chimpansees, bonobo's en hun gemeenschappelijke voorouder. Overigens denk ik dat er bij jager/verzamelaars mannen zijn die evenzeer naar dominantie streven als chimpansees en sommige westerse mannen, maar in kleine groepen ontstaat er vaker een stabiel machtsevenwicht bij relatief grote gelijkheid.*

1). Bij kleinschalige gemeenschappen van nomadische jager-verzamelaars was er geen niet-bederfelijk bezit dat ongelijk verdeeld kon worden. Overal heerst de sterke norm om het voedsel binnen de gemeenschap redelijk te verdelen, al zijn er soms conflicten over de verdeling van voedsel (Lee 1979, p. 374-376). Bij conflicten zal, afhankelijk van de persoonlijkheid van de leider en van de volgelingen, een vrij gelijke of een erg ongelijke situatie ontstaan.

Ook alle grotere gemeenschappen van de mens hebben een hiërarchie en sociale geleidingen (hoofdstuk 5.1.). Bij de gemeenschappelijke voorouder van mens en chimpansee was er ongetwijfeld een dominantie-hiërarchie. Het is onwaarschijnlijk dat daaruit gemeenschappen van jager/verzamelaars ontstaan zouden zijn zonder hiërarchie, en vervolgens weer grote gemeenschappen met hiërarchie (figuur 3). Ook in de kleinste eenheden (het gezin) zijn de relaties soms egalitair en soms despotisch. Egalitaire samenlevingen zijn eerder de wens van egalitaire antropologen dan een algemeen verschijnsel.

#### **Leiderschap en verdediging**

Gemeenschappen van herders of landbouwers hebben vee, voorraden en land die verdedigd moeten worden. *“De Herero, de Himba en andere herdersvolken in Afrika moeten hun vee en graslanden beschermen. Dit vergt een*

*opperhoofd om gevechten te coördineren, en dit wordt gecultiveerd door gehoorzaamheid aan de leiders op een dagelijkse basis. In tijden van nood worden dergelijke hiërarchieën ook gevormd in eerdere liberale democratieën. Hiërarchische rolsystemen ontstaan in kleine groepen als snelle beslissingen nodig zijn, en als een groep een taak heeft uit te voeren.”* (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 309). Hoe groter gemeenschappen zijn, en hoe groter de bedreiging, des te groter de ongelijkheid in macht en bezit.

#### **2.5.4. Macht en erfelijkheid**

Machtsrelaties zijn relaties tussen verscheidene individuen, dus die relaties kunnen niet erfelijk zijn. Wat wel erfelijk kan zijn, zijn (1) de mate waarin een individu gedrag vertoont om de baas te spelen, en (2) de mate waarin een individu accepteert dat een ander de baas speelt.

#### **Erfelijkheid en machtsrelaties bij dieren**

Biologische evolutie gaat alleen over eigenschappen die in enige mate erfelijk zijn en die invloed hebben op overleven of het voortplantingssucces. Een rol van erfelijkheid in dominantie ligt dan ook voor de hand. *“Voor mannetjeschimpansees betekent het agressief najagen van dominantie zo iets als een levenslange carrière.”* (Boehm 1993, p. 246). Een



rangorde kan alleen ontstaan wanneer een of enkele individuen leiderschapsgedrag vertonen, en de andere groepsleden deze leider accepteren (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 309). Of een individu leider wordt, hangt ook af van de andere individuen: accepteren zij het gezag van dit individu?

De verschillende soorten makaken vormen het beste voorbeeld hoe leiderschapsstijlen tussen soorten kunnen variëren van participierend tot despotisch. Dit zijn vooral erfelijke\* soortverschillen, maar er is ook een omgevingsinvloed. Het gedrag van twee soorten makaken is erg verschillend: resusapen zijn agressief en verzoenen niet na conflicten, terwijl beermakaken relatief zachtmoedig en tolerant zijn en na conflicten verzoenen. Er werd een gemengde groep gevormd van jonge makaken: 4 resusapen van 2 jaar oud en 3 beermakaken van 2,5 jaar oud werden voor een periode van 5 maanden bij elkaar geplaatst. In die periode vertoonden de resusapen meer verzoeningsgedrag na conflicten, terwijl ze ook geleidelijk minder conflicten hadden en minder verwondingen opliepen (de Waal en Johanowicz 1993).

Door een toevallige gebeurtenis is de ontwikkeling van agressie bij anubisbavianen gevolgd. In Kenya leefde een groep anubisbavianen op 1 km afstand van een toeristenaccommodatie. De meest dominante mannetjes gingen foerageren op de afvalhoop van die accommodatie. In 1983 was er een uitbraak van runder-tuberculose, en alle bavianen die van de afvalhoop gegeten hadden, overleden. De overgebleven bavianen vormden een uitzonderlijke, niet-agressieve groep (Sapolsky en Share 2004). Deze groep bleef minstens 10 jaar vreedzaam, hoewel de oorspronkelijke mannetjes de groep verlaten hadden en nieuwe mannetjes in de groep waren gekomen. Kennelijk was er een nieuw, vreedzaam cultureel patroon ontstaan, waar de nieuw-gekomen mannetjes zich aan aanpasten.

#### **Machtsrelaties bij kinderen**

Kinderen in crèches en speelgroepen vormen 'vanzelf' machtsrelaties (Eibl-Eibesfeldt 1989). De meeste kinderen groeien op met jongere en oudere kinderen. In dergelijke gemengde groepen is leeftijd belangrijk voor de machtspositie. Voor een onderzoek naar oorzaken van machtsrelaties kan men het beste kinderen van dezelfde leeftijd onderzoeken. Bij kinderen van 3 – 4 jaar is vooral fysieke kracht belangrijk voor dominantie. Maar bij kinderen van 5 – 6 jaar worden positieve sociale eigenschappen belangrijker. Kinderen die hoger in de hiërarchie staan, nemen meer initiatief, doen rollenspelen, en beschermen zwakkere

kinderen. Zij zijn wel agressiever dan het gemiddelde kind, maar niet het meest agressief in de groep (Hold 1977, Eibl-Eibesfeldt 1989). Tussen de leeftijden van 4 jaar tot 15 jaar is de sociale positie van kinderen vrij stabiel (Weisfeld e.a. 1987). Het was opmerkelijk dat 8 – 11 jarige jongens en meisjes meenden dat ze een hogere positie in de hiërarchie hadden dan hun werkelijke positie (Boulton en Smith 1990). Machtsrelaties ontstaan 'vanzelf' bij kinderen, wat een aanwijzing is dat ook erfelijkheid een rol speelt.

#### **Machtsrelaties bij volwassenen**

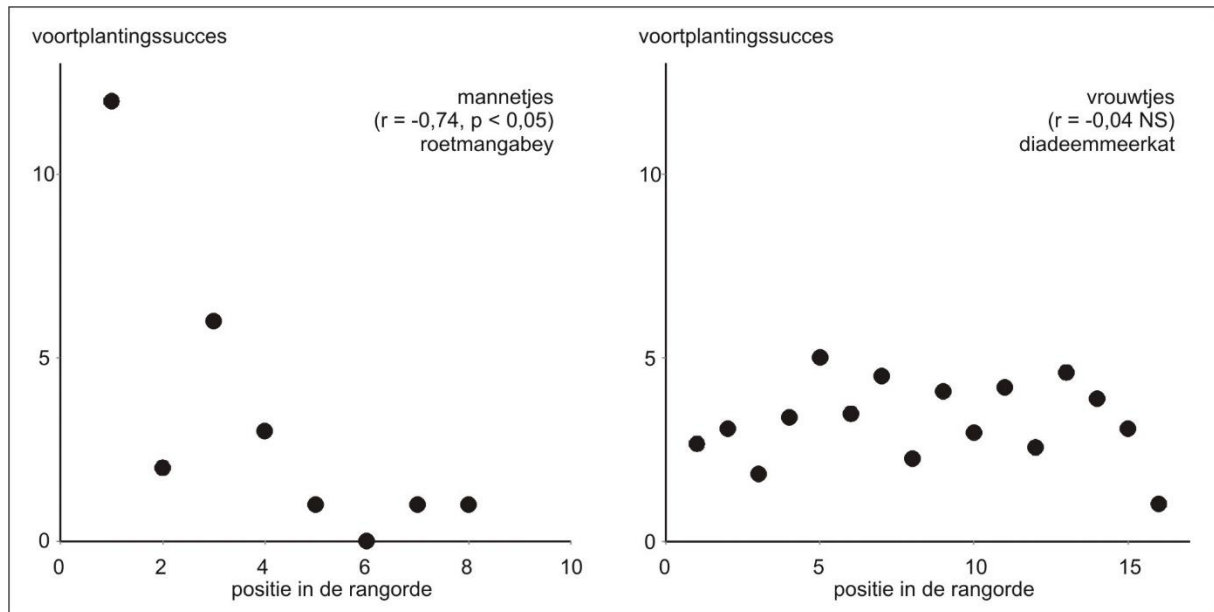
Er is maar weinig ethologisch onderzoek naar rangordes bij mensen gedaan. Mannen in een Amerikaanse gevangenis konden goed in een rangorde worden geplaatst op grond van hun interacties. Hoger geplaatste gevangenen hadden meer bezit en een groter territorium dan lager geplaatsten (Austin en Bates 1974). Patiënten in een Australische instelling voor geestelijk gehandicapten vormen een dominantierangorde, die ook gerelateerd was aan het klinische beeld van de patiënten (Pawlowsky en Ivinskis 1980). Hoog geplaatste patiënten hadden een groter territorium.

#### **Erfelijkheid en machtsrelaties bij mensen**

Er is veel onderzoek gedaan om **persoonseigenschappen** te identificeren die gekoppeld zijn aan leiderschap. Voor leiderschap zijn relevant intelligentie<sup>9</sup>, initiatief-nemen, volharding en zelfvertrouwen, maar de waarde van de correlaties waren meestal klein, en afhankelijk van de situatie. Er waren geen persoonskenmerken die in het algemeen sterk aan leiderschap gekoppeld zijn (Stogdill 1948, Mann 1959). De correlaties tussen de *Big Five* (hoofdstuk 3.4.) en transformatieele en transactieele leiderschap zijn klein; de sterkste correlatie was de kleine correlatie tussen extraversie en transformatieele leiderschap (0,24, Bono en Judge 2004).

Het verband tussen **leiderschap en dominantie** is complex. In 11 van de 17 onderzoeken bleken de leiders meer dominant te zijn, maar in 4 onderzoeken werden bazige personen niet geaccepteerd als leider (Bass 1990). In het algemeen gedragen mensen zich zo dat er kans is dat ze het gedrag van anderen bijsturen, en ze verzetten zich ertegen dat anderen hun eigen gedrag bijsturen. (In termen van beleving: ze proberen de baas over anderen te zijn en ze willen niet dat anderen de baas over hen spelen.) *“De aard van de mens stimuleert de mensen om te domineren, maar liet men-*

<sup>9</sup> Zie ook hoofdstuk 3.5.



Figuur 4. Voortplantingssucces bij mannetjes- en vrouwtjes- apen. A. Mannetjes roetsmangabeys gegevens van Gust e.a. (1998, table 1, large group 1991-1992), bepaald met DNA, de groep leefde in een gebied van 30 x 30 m. B. Vrouwtjes diadeemmeerkat, gegevens van Cords (2002, fig 3), bij apen in het wild in Kenia, nakomelingen die minstens 12 maanden overleefd hebben, over een periode van 5 – 19 jaar (vermenigvuldigd met de mediane duur van 9 jaar om dit zo goed mogelijk met de data van de mannetjes te kunnen vergelijken). Hopelijk komen er in de toekomst gegevens van het aantal nakomelingen dat de afzonderlijke mannetjes en vrouwtjes in hun hele leven in het wild kregen, en het aantal nakomelingen dat volwassen geworden is, en de tijd dat ze een bepaalde plaats in de rangorde hadden.

sen tegelijkertijd **weerstand bieden tegen dominantie.**” (Boehm (1993 p. 246). Als het leiderschap van één individu niet door de andere individuen geaccepteerd wordt, kan een egalitaire gemeenschap ontstaan, of een langdurige machtsstrijd.

Dominantie is in middelgrote mate **erfelijk** met heritabiliteiten tussen 0,38 en 0,57, en voor leiderschap tussen 0,30 en 0,59 (Bouchard e.a. 1998, Johnson e.a. 1998, 2004). De waarden van heritabiliteit van onderdanigheid variëren sterk: van 0,14 tot 0,79 (Jang e.a. 1998, Stein e.a. 2002). Vermoedelijk hangt de score voor onderdanigheid sterk af van de situatie.

### 2.5.5. Macht en voortplantingssucces

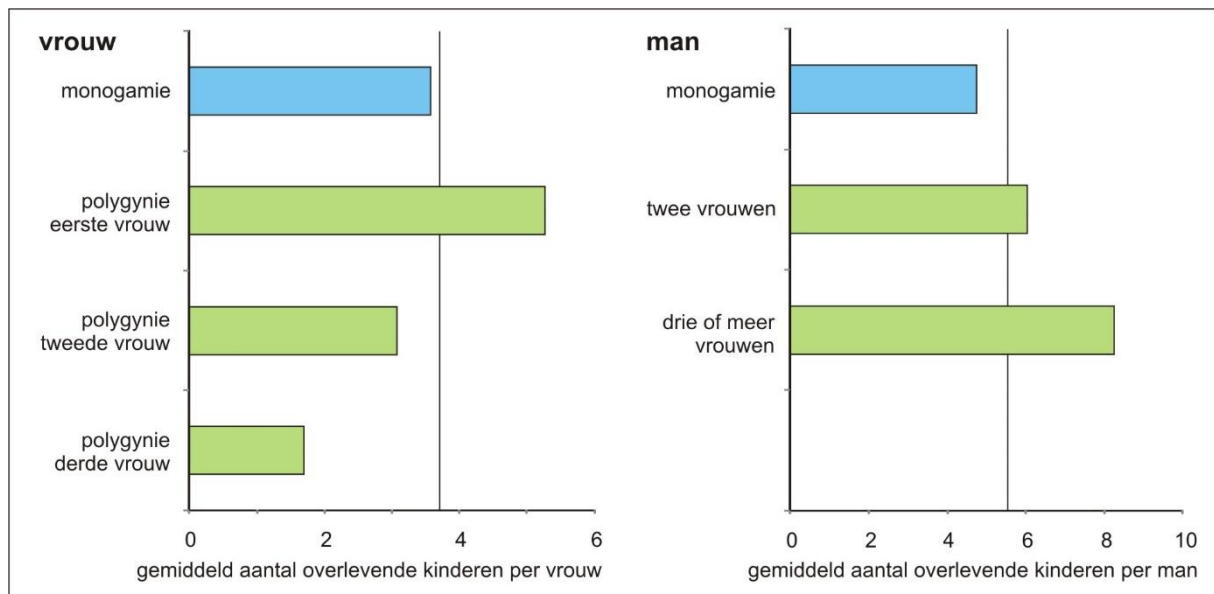
#### Rangorde en voortplantingssucces bij apen

Na de ontdekking van rangordes bij dieren, bleek dat het voortplantingssucces samenhangt met de positie in de rangorde (Hinde 1978, Watts 2010). Mannetjesapen hoog in de rangorde verwekken meestal meer nakomelingen dan mannetjes laag in de rangorde; bij veel soorten zijn die verschillen groot (figuur 4A, Paul e.a. 1992, 1993, de Ruiter en van Hoof 1993, Kuester e.a. 1995, Bercovitch en Nürnberg 1996, Gust 1998, Soltis e.a. 2001, Widdig

e.a. 2004). Bij sommige soorten zijn de vrouwtjes in een gemeenschap gelijktijdig vruchtbaar; dan zijn de verschillen in het voortplantingssucces tussen mannen kleiner, want een man aan de top kan dan niet alle vruchtbare vrouwen monopoliseren (Ostner e.a. 2008). Topvrouwtjes hadden soms iets meer nakomelingen dan lager geplaatste vrouwtjes, maar soms was er geen verschil (figuur 4B, Van Noordwijk en van Schaik 1999, Cords 2002). Bij chimpansees in het wild is er een sterk verband tussen dominantie van de vrouwtjes en voortplantingssucces ( $r = 0.60$ , Pusey e.a. 1997). Het is aannemelijk, maar niet onderzocht en dus niet aangetoond, dat in tijden van voedselschaarste de vrouwtjes hoog in de rangorde meer voedsel verwerven en daardoor beter voor hun kinderen zorgen.

#### Ongelijkheid in de verdeling van vrouwen

Kleinschalige, niet-westerse samenlevingen zouden redelijk egalitair zijn, maar in één aspect is er in alle samenlevingen grote ongelijkheid: polygynie. “De hoofden van bijna iedere stam in de wereld zijn erin geslaagd meer dan één vrouw te verwerven.” (Darwin 1871, p. 368-369). Bij alle volken hebben de leidende mannen meer vrouwen dan de andere mannen



*Figuur 5. Voortplantingssucces van mannen en vrouwen in een kleinschalige gemeenschap van boerenherders in Ethiopië (gegevens van Gibson en Mace 2007). Links: Gehuwde vrouwen hadden het meeste voortplantingssucces als zij de eerste vrouw in een polygyn verband waren. De verticale lijn geeft het gemiddeld aantal kinderen voor alle vrouwen (3,7 kind/vrouw). Rechts: Gehuwde mannen hadden meer voortplantingssucces naarmate zij meer vrouwen hadden. De verticale lijn geeft het gemiddeld aantal kinderen voor alle gehuwde mannen (5,5 kind/man).*

(Redmond 1994). Er zijn wel verschillen: de mate van polygynie hangt af van economische en demografische omstandigheden. Vooral als de groep meer vrouwen dan mannen bevat, en als een bepaalde man op een of andere manier meer middelen van bestaan heeft, is polygynie in het belang van de rijkere man en zijn vrouwen. Als er evenveel mannen als vrouwen zijn, en als de mannen ongeveer evenveel middelen van bestaan hebben, is er relatief weinig polygynie en veel monogamie. Bij de !Kung en Eskimo's leefden slechts 5% van de mannen in polygyn verband. In de vruchtbaarste gebieden rond Arnhem Land (Australië) kon een hooggeplaatste man wel 10 of 20 vrouwen hebben (Gat 2010).

#### **Rangorde en voortplantingssucces bij niet-westerse mensen**

In kleinschalige, niet-westerse samenlevingen hebben leiders meer nakomelingen, en meer nakomelingen die overleven (Chagnon 1979, Kaplan en Hill 1985, Turke en Betzig 1985, Hughes 1986, Flinn 1986, Borgerhoff Mulder 1987, Voland en Engel 1990, Cronk 1991, Thornhill 1991, Hopcroft 2006). In het algemeen is het verband tussen status en voortplantingssucces bij kleinschalige niet-westerse gemeenschappen klein ( $r = 0,19$ , von Rueden en Jaeggi 2016). Dat geldt voor jager/verzamelers, herders en tuin- en landbouwers. Bij apen is dat verband sterker ( $r = 0,66$ ).

Bij half-nomadische herders in Ethiopië hadden mannen gemiddeld 1,5 – 2 kinderen extra per extra vrouw (Gibson en Mace 2007). Polygynie vergroot het voortplantingssucces van mannen (figuur 5B). Voor vrouwen was het verband complexer. In Afrika hadden de eerste vrouwen in een polygyn huwelijk gemiddeld de meeste kinderen (figuur 5A); dit betrof de eerste vrouwen die jong met een rijke man trouwden. Op de tweede plaats stonden vrouwen in een monogaam huwelijk. De tweede en derde vrouw in een polygyn huwelijk hadden gemiddeld steeds minder kinderen (Gibson en Mace 2007). Bij Afrikaanse volken hebben mannen met veel land of veel vee meer vrouwen, meer kinderen, en meer kinderen die overleven (Borgerhoff Mulder 1987, Cronk 1991, Borgerhoff Mulder en Behem 2010). Grotere samenlevingen werden geleid door mannen met de status van 'koning'. Koningen in Afrika, Polynesië en Amerika hadden veel vrouwen, en zeer veel nakomelingen. Mannen hebben er biologisch belang bij om meer vrouwen te hebben, wat er toe leidt dat andere mannen gemiddeld minder vrouwen hebben. Naarmate samenlevingen groter werden, kwam het vaker voor dat de leiders zeer veel (> 10) vrouwen hadden (Betzig 1982, 1986). Er was ook discrepantie tussen de officiële regels en de praktijk. In het klassieke Egypte en Rome was monogamie de norm, maar daarnaast had de mannelijke vorst veel concubines en

slavinnen bij wie hij kinderen verwekte. In de top van de Kerk van Jezus Christus van de Heiligen der Laatste Dagen ('Mormonen') waren er mannen met meer dan 40 vrouwen en meer dan 40 kinderen (Faux en Miller 1984).

### Westerse samenlevingen

Tegenwoordig is bij monogame westerse volken voortplantingssucces minder gekoppeld aan maatschappelijk succes (Vining 1986, Pérusse 1993, Hopcroft 2006). Dat was het gevolg van verscheidene ontwikkelingen.

**Monogamie.** Vanuit kleinere samenlevingen die polygynie toestonden, zijn grote samenlevingen met grote hiërarchische verschillen ontstaan die monogamie oplegden voor het gewone volk, en zelfs voor de vorst. In westerse landen mag men wettelijk slechts één huwelijkspartner hebben; vaak is polygynie strafbaar. Mensen (M/V) met een hoge positie in enige rangorde kunnen gemakkelijker buitenechtelijke sekspartners krijgen, maar het is niet wetenschappelijk onderzocht in welke mate dit tot voortplantingssucces leidt. In de USA hadden zeer rijke burgers gemiddeld 17% meer overlevende kinderen dan de gemiddelde Amerikaan (Essock-Vitale 1984).

Met de **demografische transitie** kregen vrouwen gemiddeld minder kinderen, waardoor de verschillen in voortplantingssucces afnamen. Dankzij **voorbehoedsmiddelen** kregen echtparen een sociaal geaccepteerde methode om hun kindertal te bepalen, wat in de praktijk leidde tot minder kinderen

### 2.5.6. Straffen

In de natuur komt het regelmatig voor dat een dier een soortgenoot bijt, slaat, najaagt of bedreigt. Als het slachtoffer dat gedrag 'accepteert', concluderen we dat er een machtsverhouding is, waarbij de dreiger een hogere positie heeft. Dan noemen we dit gedrag 'straffen'. Ik bespreek straffen in een hoofdstuk over machtsverhoudingen, omdat bij dieren en mensen steeds een machtiger individu een minder machtig individu bestraft.

#### Straffen bij dieren

Bij dieren bestaat straffen uit lijfstraffen of dreigen. Een leidend dier kan onderschikte dieren afstraffen, als deze ongewenst gedrag vertonen. Een moeder kan haar kinderen bestraffen. En een mannetje kan mannetjes lager op de rangorde en alle vrouwtjes bestraffen. Een vrouwtje kan vrouwtjes lager op de rangorde bestraffen. Binnen een gemeenschap heeft straffen verscheidene gevolgen: het vestigen en handhaven van gezagsverhoudingen, het ontmoedigen van bedriegers en klaplopers, het

corrigeren van nakomelingen of toekomstige sekspartners, en samenwerking in stand houden (Clutton-Brock en Parker 1995). Gestraft worden leidt altijd tot leren (Thorndike 1932). De gestrafte leert twee verbanden: welke gedrag tot straf leidt, en welke groepsgenoten straffen uitdelen. In de natuur kunnen dieren meestal straf vermijden door gedragsverandering, vluchten of stiekem regels overtreden. De Waal (1982) beschrijft twee illustratieve voorvallen. In de groep chimpansees in Arnhem gingen de dieren 's avonds naar binnen, en kregen ze pas voedsel als alle dieren binnen waren. Op een mooie zomeravond bleven twee pubermeisjes lang buiten, pas heel laat gingen ze naar binnen, en toen werden alle dieren gevoed. De pubermeisjes kregen de volgende dag zo'n afstraffing dat ze de volgende avonden als eerste binnen waren. In de Arnhemse chimpanseekolonie hadden twee dominante mannen een andere dominante man 's nachts dodelijk verwond. De vrouwen accepteerden dat niet en dreven de twee (dominante!) daders de volgende dag de bomen in.

#### Straffen bij mensen

We moeten hier onderscheid maken tussen straffen door individuen en straffen door een derde partij namens de gemeenschap (Traulsen e.a. 2012). Bij **kleinschalige volken** van jagers/verzamelaars is er geen krachtig gezag dat straf kan opleggen. Bij !Kung werden moordenaars gedood door krijgers uit de gemeenschap, zonder dat dit tot verdere bloedwraak leidde; het doden van een moordenaar was kennelijk door de gemeenschap geaccepteerd (Lee 1979). Verscheidene volken hebben cultureel voorgeschreven straffen, bijvoorbeeld bij overspel (Eibl-Eibesfeldt 1989, p. 395). Maar in de praktijk ging men hier opportunistisch mee om. Bij kleinschalige, niet-westerse samenlevingen is de rechtspraak gericht op genoegdoening en het herstel van relaties (Diamond 2012).

Bij **grotere volken** hadden de leiders veel meer macht. De leiders konden zich aanvankelijk van alles ongestraft permitteren, en straffen groepsgenoten vooral opportunistisch en despotisch (de doodstraf voor een belediging, Betzig 1982). Om wraak in te perken werd het principe 'oog-om-oog, tand-om-tand' geformuleerd: de straf mocht niet zwaarder zijn dan het vergrijp. 'Oog-om-oog, tand-om-tand' was aanvankelijk een humanitair principe om een despotische leider in te perken. In het westen is de rechtspraak niet zozeer gericht op genoegdoening en het herstel van relaties, maar op schuld en straf (Diamond 2012).

## 2.6. Bondgenootschappen binnen de *in-group*

### Coalities bij apen

De machtspositie van een aap hangt eerder af van zijn relaties met groepsgenoten dan van zijn eigen kracht (Harcourt en de Waal 1992). Bij een troep gele bavianen was een coalitie van 3 mannen dominant over de hele troep, terwijl ze ieder afzonderlijk de andere mannen niet hadden kunnen overheersen. De 3 mannen aan de top paarden tweemaal zoveel als de andere 3 mannen in de troep (Hall en DeVore 1965). Als een apengemeenschap een duidelijke hiërarchie heeft, dan zijn individuen hoog in de hiërarchie gewild als bondgenoot. Of dieren coalities aangaan, heeft een erfelijke en een omgevingscomponent. Er zijn soortverschillen of dieren coalities sluiten met groepsgenoten. Coalities zijn bijvoorbeeld zeldzaam bij vrouwtjes diadeemmeerkatten (Cords 2002). Dieren die in hun jeugd sociaal gedepriiveerd zijn, sluiten later minder bondgenootschappen met soortgenoten.

### Coalities bij mensapen

*“De vaardigheid van een mannetjeschimpansee om bij conflicten steun te verwerven, is waarschijnlijk de belangrijkste factor om een hoge rang te bereiken en te behouden.”* (Goodall 1986, p. 418). Dat geldt voor chimpansees in het wild en in een chimpanseekolonie in Arnhem. De machtspositie van een man hangt vooral af van zijn relaties met andere mannen en met de vrouwen, en niet primair van fysieke kracht (de Waal 1982). *“In Gombe zijn er **stabiele coalities**, gebaseerd op wederzijdse lange-termijns relaties of vriendschappen (vaak tussen sibilings), en **opportunistische coalities** als twee of meer mannen (ongeacht hun relatie) hun krachten verenigen tegen een gemeenschappelijke rivaal.”* (Goodall 1986, p. 418). Steeds vormen mannen onder de alfa-man onderlinge coalities, die nogal eens na enige tijd de alfa-man verslaan, en daarna uiteenvallen. Later ontstaan er nieuwe coalities. De coalities tussen de mannen aan de top veranderen om de paar jaren. Bij chimpansees in het wild vormden (half)broers van moederszijde die via hun moeder een speciale band hadden, vaker coalities. Dat gold niet voor halfbroers van vaderszijde, die elkaar niet als verwant konden identificeren (Langergraber e.a. 2007)

### Kameraadschap bij strijders

Bij chimpansees komt een speciaal gedrag voor: een groep individuen (meestal mannen) maakt patrouilles in het gebied van een buurvolk (hoofdstuk 6.2.). Dat is een gevaarlijke

onderneming, waarbij geregeld doden vallen. De veiligheid van de strijders bij chimpansees en mensen hangt af van hun medestrijders. Niet alle strijders zijn verwant of bevriend. Dit leidt tot speciale relaties, waarbij voor ieder de kans op overleven afhangt van de moed en opoffering van de anderen *“De krachtigste motivatie om het gevecht vol te houden [...] is de band gevormd tussen leden van een peloton.”* (Rielly 2000, p. 610).

### Vrienden of bondgenoten?

Wanneer noem je een relatie ‘vriendschap’ en wanneer ‘bondgenootschap’? Tussen chimpanseemannen zijn de coalities meer opportunistisch dan tussen chimpanseevrouwen. Dus tussen chimpanseemannen waren er meer bondgenootschappen, en tussen chimpanseevrouwen vooral vriendschappen. Het is de vraag of je het beste machtige bondgenoten kunt hebben, of lid zijn van een groep met zwakkere groepsliden. Als een elrits (een visje) de keuze heeft tussen een school met sterke vissen of met zwakke vissen, dan kiest hij de school met zwakkere vissen (Metcalfe en Thomson 1995). Dat is in het eigenbelang van dit visje, want het visje zal bij gevaar eerder overleven in een school met zwakkere visjes dan met sterkere visjes. Bij apen zijn de individuen hoog in de rangorde het meest gewild als vriend of bondgenoot.

## 2.7. Wederzijds altruïsme of handelsrelaties?

### Wederzijds altruïsme

Het probleem was hoe men het feitelijk voorkomende positief sociaal gedrag tussen niet-verwante mensen of dieren kon verklaren op basis van Darwinistische evolutie. Daarom stelde Trivers (1971) dat wederzijds altruïsme tussen niet-verwante individuen kan ontstaan op basis van Darwinistische (gen-centrische) evolutie. Hij noemde 3 voorbeelden van wederzijds altruïsme:

1. Poetsvissen verwijderen parasieten bij andere, grotere vissen. Maar achteraf gezien is dit geen altruïsme, maar symbiose.
2. Alarmroepen bij vogels, waardoor soortgenoten gewaarschuwd worden, maar waardoor de roeper zijn aanwezigheid verradt en dus extra risico loopt. Later werd aangenomen dat dieren vooral alarmkretten slaan als ze er verwanten in de buurt zijn; het zou dus eerder verwantenselectie dan wederzijds altruïsme zijn.
3. Wederzijds altruïsme komt in allerlei situaties bij mensen voor.

### Wederzijds altruïsme bij dieren?

Het beroemdste voorbeeld van wederzijds altruïsme tussen volwassen dieren leek het uitwisselen van bloed door vampiervleermuizen, maar dat is eerder hulp aan behoeftigen en vooral aan behoeftige vrienden (sectie 2.8.1). Wederzijds altruïsme is zeldzaam bij dieren in de natuur (Koenig 1988, Hammerstein 2003, Stevens en Hauser 2004, Stevens e.a. 2005). “*Gedrag dat de eigen fitness vermindert, ten gunste van de fitness van andere individuen is bij dieren grotendeels beperkt tot groepen verwanten. Ondanks decennia onderzoek zijn de aanwijzingen zeldzaam voor wederzijds altruïsme in herhaalde paarsgewijze interacties.*” (Fehr en Fischbacher 2003). Veronderstelt wederzijds altruïsme bij apen de aanwezigheid van een ‘boekhoudsysteem’ om alle uitwisselingen met alle partners en de ‘waarde’ van die uitwisselingen bij te houden? Beschikken apen wel over dergelijke cognitieve capaciteiten (Schino en Aureli 2009)? Ik denk het niet. Er zijn weinig voorbeelden van wederzijds altruïsme bij dieren, maar er zijn veel voorbeelden van dieren met een goede onderlinge relatie, die ‘wat voor elkaar over hebben’, zonder boekhoudlijstjes, of dieren met een slechte onderlinge relaties, die elkaar waar mogelijk lastig vallen.

### Altruïsme of handel?

Is wederzijds altruïsme ‘echt altruïsme’ of is het eigenlijk handel met uitgestelde betaling? Dit lijkt het eerste begin van ‘bij iemand in het krijt staan’ of van ‘schuld’ (Graeber 2011). In het westen zijn de meeste handelsrelaties geen wederzijds altruïsme, maar het gelijktijdig uitwisselen van overeengekomen goederen en diensten in een win-win situatie. Bij de Yanomamö is er veel ruilhandel met goederen, eten en diensten, maar (1) ieder voorwerp of dienst moet worden terugbetaald met een ander voorwerp of dienst: de ontvanger heeft de verplichting om iets gelijkwaardigs terug te betalen. (2) De terugbetaling dient te worden uitgesteld, want in hun cultuur is het belangrijk dat er onderlinge verplichtingen blijven. “*Vele jaren na het begin van mijn veldwerk, werd ik benaderd door een man met aanzien die een machete vroeg voor het stuk vlees dat hij me 5 of 6 jaar geleden gegeven zou hebben.*” (Chagnon 1983, p. 14). Ayn Rand (1957) heeft met *Atlas shrugged* een kapitalistisch Utopia beschreven, waar ‘de moraliteit van het rationele eigenbelang’ heerst. Rationele uitruil van goederen en diensten stond daar centraal. Handel is een win-win situatie. Het was in het Utopia van Ayn Rand juist niet de bedoeling dat mensen een ander ‘om niets’ een plezier deden. Ayn Rand

verdedigt een strikt zakelijk systeem, maar in de praktijk zijn mensen niet zo strikt zakelijk. Er is een fundamenteel verschil tussen vriendschap en een handelsrelatie; ofwel tussen *communal relationships* en *exchange relationships* (Clark en Mills 1979, Ariely 2008, ch. 4).

- Bij vriendschappen “...*waarderen mensen wederkerigheid in hun contracten met vrienden, maar vermijden het om precies de gegeven en ontvangen voordelen bij te houden, en zijn juist beledigd als vrienden hen meteen en direct terugbetalen.*” (Silk 2003, p. 37). Dit sluit aan bij zegswijzen in het Nederlands: “De liefde mag niet van één kant komen.” “Je moet niet alles op een goudschaaltje wegen.”
- Handel kan voor alle betrokkenen voordelig zijn (win-win), ook tussen mensen die elkaar niet kennen, en wellicht nooit meer ontmoeten. Bij handel is er vaak uitsluitend een handelsrelatie.

## 2.8. Helpen

### 2.8.1. Hulpbehoevende dieren

De laatste tijd wordt er veel gesproken over ‘empathie’ of compassie in gedrag tussen dieren en tussen mensen (Cialdini e.a. 1997, Preston en de Waal 2002, de Waal 2008, 2009, Keltner e.a. 2010). Empathie wordt vaak verwoord in termen van beleving (‘meeleven met de zwakkeren en behoeftigen’), maar ik wil hier zoveel mogelijk in termen van gedrag en zo weinig mogelijk in termen van beleving spreken, omdat die laatste niet toetsbaar zijn. In gedragstermen kan men spreken van het al dan niet helpen van behoeftigen. Hierboven zijn verschillende relaties tussen dieren of mensen genoemd: o.a. verwanten, sekspartners, vrienden of leden van de *in-group*. In ieder van deze relaties kan een individu behoeftig zijn of worden. In ieder van bovenstaande relaties kan een lid tijdelijk hulpbehoevend zijn of worden. Bij nestblijvende dieren zijn alle pasgeboren dieren hulpbehoevend.

### Babyzorg is de meest basale zorg

Bij soorten met broedzorg bevoordelen de ouders hun nakomelingen ‘ten koste van zichzelf’ (Hatchwell 2009, van Schaik en Burkart 2010, Lukas en Clutton-Brock 2012). Alle zoogdiermoeders voeden hun pasgeboren kinderen met moedermelk. Dit voeden kost de moeder veel energie, die zij ook voor de eigen levenskansen had kunnen gebruiken. Dit is zo’n evident voorbeeld van het bevoordelen van nakomelingen ten koste van zichzelf, dat het normaal geen altruïsme genoemd wordt.

**Nadruk op empathie of wreedheid?**

In de natuur zijn er voorbeelden van wat mensen empathie of wreedheid noemen. Het lijkt vooral een persoonlijke voorkeur of een onderzoeker vooral empathie of vooral wreedheid benadrukt. Frans de Waal benadrukt de positieve eigenschappen van mensen en dieren; hij beschrijft hoe een bonobo zich ontfermt over een gewonde spreeuw (de Waal 2005, 2009). Jane Goodall heeft een grote liefde voor chimpansees en andere dieren, maar zij benoemt ook pijnlijke en negatieve aspecten. Jane Goodall beschrijft de gevolgen van een polio-epidemie bij chimpansees, waarbij een mannetje uit de gemeenschap aan beide benen verlamd was geraakt. De andere chimpansees uit de gemeenschap toonden geen empathie, maar vermeden het zieke dier<sup>10</sup>. Als hij een vlooiverzoek deed, negeerden de anderen hem. *“Toen ik hem daar zo alleen zag zitten kreeg ik tranen in mijn ogen. Nog nooit was ik zo dicht bij een gevoel van haat jegens chimpansees geweest als op dat ogenblik.”* (van Lawick-Goodall en Van Lawick 1971, p. 181). (Na enkele dagen hadden zij deze zieke chimpansee uit zijn lijden verlost.) Elders beschrijft Jane Goodall hoe chimpansees hun prooi eten: *“Als chimpansees jagen, dan doden ze zelden gericht een kleine prooi (zoals een baby-aapje). Meestal sterft het slachtoffer voordat hij opgegeten wordt – en omdat ze meestal met het brein beginnen, volgt een snelle dood. [...] Vrij vaak sterft een grote prooi langzaam, terwijl hij opgegeten wordt.”* Goodall (1986, p. 529-530). Er was geen teken van empathie, maar ook niet van wreedheid; het was achteloos eten, zoals bij het eten van een banaan.

Zoogdiermoeders brengen deze opoffering op, en zij zijn zeker welke jonge dieren hun biologische nakomelingen zijn. Zonder deze opoffering zouden er geen nakomelingen overleven. De relatie tussen ouders en kind *“is meestal zo asymmetrisch dat er nauwelijks situaties zijn dat een kind een altruïstische daad aan de ouders kan verstrekken, of zelfs aan een broer of zus.”* (Trivers 1971, p. 38). Eenzijdige opoffering ten gunste van het nageslacht is algemeen in de natuur. Het is geen wederzijds altruïsme. Allerlei gedrag van volwassen dieren lijkt afgeleid van het voeden van pasgeboren dieren, door de vorm van het gedrag en de reactie van de ander. Denk hierbij aan het

<sup>10</sup> Er zijn ook andere meldingen dat chimpansees zieke en gewonde soortgenoten mijden (Yerkes en Yerkes 1936). Waarschijnlijk is dit een uiting van een erfelijk\* systeem dat dieren besmetting, ziekte en gevaar vermijden.

hofmakerij-voeden bij vogels (zie boven), de bloedvoeding bij vampiervleermuizen en het kinderlijk gedrag bij hofmakerij bij de mens.

**Vampiervleermuizen**

Het klassieke voorbeeld van wederzijds altruïsme zou zijn het delen van bloed door vampiervleermuizen (Wilkinson 1984). Vampiervleermuizen leven in Amerika; zij leven van het bloed van zoogdieren dat ze 's nachts opzuigen. Zoektochten naar bloed zijn niet altijd succesvol. Dat is een risico, want deze dieren kunnen hooguit 3 dagen zonder nieuw voedsel overleven. Overdag verblijven vampiervleermuizen in grotere groepen in holle bomen. Moedervampiers braken bloed uit om hun nakomelingen te voeden. Maar vleermuizen geven ook bloed aan niet-verwante volwassen vleermuizen. Voor het overleven is het voor de ontvanger belangrijk dat hij bloed krijgt. Vleermuizen wisselen wederkerig bloed uit (Wilkinson 1984, 1986, Kerth 2008). Binnen een gemeenschap van vampiervleermuizen worden subgroepjes gevormd van individuen die onderling bloed uitwisselen (Carter en Wilkinson 2015). Vleermuizen die de afgelopen jaren meerdere niet-verwanten gevoed hadden, hadden later meer potentiële donoren. Volgens mij is dit niet zozeer wederzijds altruïsme, maar het helpen van een behoeftige soortgenoot, en daarmee het opbouwen van een sociaal netwerk. Voor dieren die leven als vampiervleermuizen, is het verwerven van vrienden belangrijk om in de toekomst te overleven.

**Buffels, gorilla's en chimpansees**

Er is een film dat een solitaire mannetjesleeuw een buffel gevangen heeft en vasthoudt. De buffel uit de groep van de gevangen buffel naderen langzaam schouder aan schouder de leeuw die de buffel vasthield, en verjagen de leeuw: de buffel ontsnapt en overleeft. Dian Fossey (1983) beschrijft bij gorilla's het voorval dat de *silverback* van een harem bij een gevecht met een andere *silverback* ernstig gewond geraakt was aan zijn arm. Het herstel duurde wel 6 maanden. In die tijd werd hij gesteund door zijn bijna-volwassen zoon. Toen had de zoon gemakkelijk het leiderschap van de groep kunnen overnemen, maar dat deed hij niet.

Na een gewelddadig conflict bij chimpansees gaan bevriende groepsgenoten vaak naar de verliezer toe, raken hem aan, omarmen hem en vlooien hem. Dit gedrag wordt 'troosten' genoemd (de Waal en Van Roosmalen 1979). Troosten is het steunen van een verliezer.

Tabel 5. Het herkennen van de eigen nakomelingen. Biologisch de meest nadelige situatie is dat een volwassene een eigen kind verwerpt. Het adopteren van andermans kind is biologisch minder nadelig.

		Keuze van volwassene	
		Aanvaardt kind	Verwerpt kind
Status van het kind	Eigen kind	Terecht positief: Aanvaardt eigen kind	Fout negatief: Verwerpt eigen kind; kind overlijdt <b>Zeer nadelig</b>
	Niet eigen kind	Fout positief: Adoptie <b>Nauwelijks nadelig</b>	Terecht negatief: Verwerpt andermans kind

### Zorgen dat soortgenoten niet lijden

Er zijn experimenten gedaan met duiven, ratten en resusapen, die geleerd hadden een opdracht uit te voeren met voedselbeloning. Als nu die opdracht er later toe leidde dat ze niet alleen voedsel kregen, maar dat een soortgenoot waarneembaar tegelijk een elektrische schok kreeg, dan voerden ze die opdracht niet of minder uit. Ze gaven dus voedsel op, zodat een soortgenoot geen elektrische schok kreeg (Church 1959, Rice en Gainer 1962, Masserman e.a. 1964, Watanabe en Ono 1986).

### Adoptie bij dieren

Adoptie van hulpbehoevende jonge dieren komt voor bij vogels, apen en mensen (Riedman 1982, Roulin 2002). Dieren kunnen hun biologische nakomelingen niet perfect identificeren. De biologische kosten van het verwerpen van een eigen kind zijn enorm, maar de biologische kosten van het adopteren van andermans kind zijn niet zo groot. Waarschijnlijk verklaart dat dat in de evolutie dieren ontstaan zijn, die gemakkelijk kleine soortgenoten adopteren (tabel 5). *“Bij veel soorten apen clusteren groepsgenoten rond moeders die net een kind gekregen hebben. Bavianen begroeten pasgeboren baby's uitgebreid, en moeders van pasgeboren baby's worden overladen met positief sociale toenaderingen. Bij sommige apensoorten [...] staan de moeders toe dat andere apen hun baby dragen, terwijl bij andere soorten [...] de moeders andere ervan weerhouden hun kind aan te raken of te dragen.”* (Silk 1990, p. 33). Het lijkt erop dat er bij primaten een erfelijk\* patroon is dat vrouwtjes en mannetjes positief reageren op jonge dieren. In termen van beleving: veel apen zijn dol op baby's en willen baby's bij zich hebben, maar soms is die 'apenliefde' schadelijk voor de baby. *“Hoewel babyzorg door een ander dan de moeder soms goedaardig is, worden baby's soms geschaad door andere apen dan hun moeder die de baby verwaarlozen of misbruiken.”* (Silk 1990, p. 33). Bij chimpansees heeft adoptie van verweesde jonge chimpansees geen effect op de overle-

ving van de jonge chimpansees. Het adopteren van een baby-chimp was een investering voor de adoptiefouder, maar alles bij elkaar overleefde slechts 30%, en dat was onafhankelijk van de adoptie (Boesch e.a. 2010).

### 2.8.2 Hulpbehoevende mensen

#### Prehistorie

In de Kaukasus is een schedel gevonden van een oude *Homo erectus* van 1,8 Mya die alle tanden verloren had en nog jaren voortgeleefd had zonder tanden (Lordkipanidze e.a. 2005). Ongetwijfeld hebben groepsleden hem geholpen met voedsel.

In de Sanidar-grot in Irak is het skelet gevonden van een Neanderthaler-man van wie de rechterbovenarm gebroken was. De rechterarm was onbruikbaar en geatrofieerd, maar toch heeft hij nog jarenlang overleefd (Hublin 2009). Zonder uitgebreide zorg van groepsleden was dat onmogelijk geweest.

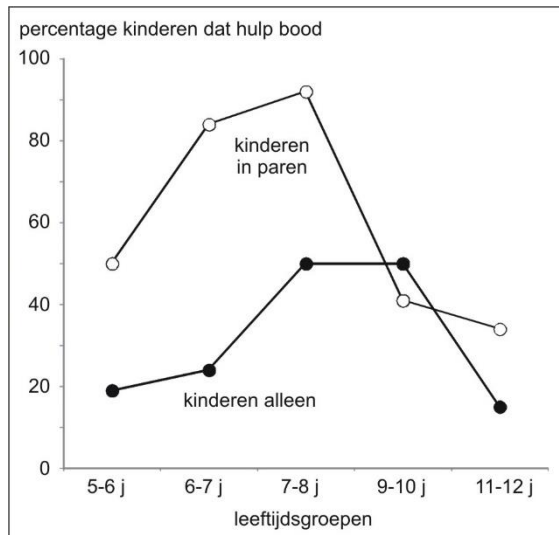
Er zijn schedels gevonden van prehistorische mensen met ernstige hersenafwijkingen, zoals een waterhoofd, die toch veel jaren overleefd hebben.

#### Kinderen helpen

In een onderzoek naar empathisch gedrag bij kinderen van 1 – 3 jaar, wendde de moeder of een onbekende onderzoekster pijn voor in het huis van het kind. Kinderen van 3 jaar vertoonden meer empathisch gedrag dan kinderen van 1 jaar (Knafo e.a. 2008).

Kinderen van 4 - 6 jaar op een kleuterschool deden rollenspelen, bijvoorbeeld dat een kind van een stoel gevallen was en huilde; in deze rollenspelen hielpen kleuters ander kleuters (Staub 1971a). Er is onderzocht of Amerikaanse schoolkinderen van 6 - 12 jaar gaan helpen, als ze horen dat kinderen in een andere kamer in problemen zijn. Er is een groot leeftijdseffect: van 4 – 8 jaar gaan kinderen steeds vaker helpen, maar bij hogere leeftijden minder (figuur 6, Staub 1970). Als kinderen met z'n tweeën waren, hielpen ze vaker dan wanneer ze alleen waren.





Figuur 6. Percentage kinderen op kleuter- en basisscholen dat hulp bood in een nagebootste noodsituatie (gegevens van Staub 1970).

Of kinderen van 12 jaar hielpen, hing er ook van af of ze expliciet toestemming gekregen hadden om te helpen (Staub 1971b). Ook in spontane spelsituaties is geobserveerd of kinderen van 3 - 5 jaar en van 8 - 10 jaar speelmakertjes hielpen. Ook hier hielpen de jongere kinderen meer dan de oudere. Opmerkelijk genoeg, hielpen kinderen van 8 - 10 jaar met mentale retardatie meer dan kinderen met normale intelligentie (Severy en Davis 1971).

#### De passieve omstander

Op 13 maart 1964 werd een vrouw van 28 jaar in New York vermoord; dit duurde een half uur, waarbij 38 omwonenden vanuit hun flat toekeken en niets deden, zelfs niet de politie bellen. Waarom deden ze niets? Om die vraag te beantwoorden hebben Latané en Darley (1970) verscheidene onderzoeken gedaan. Zij simuleerden allerlei situaties, variërend van lichte opdrachten (de tijd vragen, de weg vragen of 20 cent vragen aan een vreemde op straat), matig (het corrigeren van foute informatie in de metro), verwarrend (het horen van een epileptische aanval), tot zwaar (het aangeven van diefstal in een wachtruimte). De belangrijkste conclusies waren de volgende.

- Sommige mensen helpen meteen, maar dat doen minder mensen dan de onderzoekers van tevoren gedacht hadden. Als mensen in actie komen, doen ze dat vrij snel. De meeste anderen die niets deden, bleven de hele tijd inactief.
- Naarmate er meer omstanders zijn, ondernemen afzonderlijke personen minder vaak actie; dat noemden ze 'sociale remming'. Proefpersonen ontkenden consequent dat

voor hen het aantal omstanders een rol speelde, terwijl dat aantoonbaar toch het geval was. Bij veel omstanders wordt de verantwoordelijkheid 'gedeeld', en vermoedt men dat een ander wel iets doet.

- Als mensen samen met een vriend zijn, helpen ze eerder en vaker.
- Er was geen verband gevonden tussen de persoonlijkheid van mensen en of ze al dan niet hielpen.
- Als mensen het slachtoffer minstens enigszins kennen, is de kans groter dat ze helpen
- Er zijn meer mensen die zeggen dat ze zullen helpen, dan mensen die in feite helpen. Alleen met experimenten zoals hier ondernomen, kan men echt hulpgedrag observeren.

Latané en Darley (1970) melden allerlei redenen (rationalisaties, smoesjes) die proefpersonen melden waarom ze een vreemde in nood niet hielpen. In het algemeen weifelden omstanders of ze zouden interveniëren of niet. Deze resultaten zijn door andere onderzoeken bevestigd, al heeft dat niet geleid tot een praktisch voorstel hoe te zorgen dat mensen vaker helpen in een noodsituatie (Latané en Nida 1981).

#### Paniek-situaties

Sommige panieksituaties zijn grondig onderzocht. Het best onderzocht zijn wel vliegtuigongelukken. Bij een evacuatie bij een vliegtuigongeluk helpen passagiers elkaar vrij vaak, bijvoorbeeld met het losmaken van de veiligheidsgordels (Galea e.a. 2006). Het zijn vooral, maar niet uitsluitend, familieleden of vrienden die elkaar dan helpen. Bij andere noodsituaties komt het vaker voor dat vreemden elkaar helpen. "Ook in andere gevallen zoals de aanslag op het World Trade Center, de treinbotsing bij Paddington, en de bomaanslagen in de Londense Underground, werd veel hulp verleend aan vreemden." (Ed Galea, persoonlijke mededeling). Het is niet uitzonderlijk dat mensen vreemden helpen.

#### Adoptie bij mensen

Silk (1990, p. 29) stelde de vraag "Is adoption altruistic?" Adoptie is in het biologisch voordeel van het adoptiefkind als de adoptiefouders beter voor hem zorgen dan de biologische ouders. De kansen van het adoptiefkind op overleven zijn dan groter, en hij kan profiteren van de goederen van de adoptiefouders. Maar statistisch wordt een adoptief- of stiefkind vaker door de surrogaatouders mishandeld, misbruikt of gedood, dan een kind door de biologische ouders (Barth en Berry 1988).

### 3. Gedrag naar leden van de *out-groups*

#### 3.1. Bondgenootschappen met *out-groups*

##### Vrienden of bondgenoten?

Bij een bondgenootschap is er altijd een tegenstander tegen wie de bondgenoten samenwerken. De bondgenoten hebben er belang bij dat de tegenstander meent dat de bondgenoten elkaar trouw blijven, minstens totdat de overwinning behaald is. Als de gezamenlijke tegenstander bij een bondgenootschap wegvalt, kan dat het einde van het bondgenootschap zijn, en kunnen eerdere bondgenoten elkaars vijanden worden. Een vriendschap is 'echt', maar bij een bondgenootschap spelen er altijd belangen. Daarom zegt een opportunist: "Je moet je vrienden maken, voordat je ze nodig hebt." Na een overwinning kunnen bondgenootschappen veranderen. Ook de relaties tussen de geallieerden in de Tweede Wereldoorlog waren opportunistisch: na de oorlog werden nieuwe bondgenootschappen gevormd, de NAVO en het Warschaupact werden elkaars vijanden. Kort door de bocht: een vriendschap is echt, en een bondgenootschap is opportunistisch voor een doel. Maar pas na het uiteenvallen of na verraad blijkt dat opportunisme.

#### 3.2. Vijandschap

##### Definitie

Individu A is de vijand van individu B, als individu A zich zo gedraagt dat de kans groot is dat hij of zijn bondgenoten individu B verjaagt, verwondt of doodt.

##### Vijandschap bij dieren

Bij verscheidene diersoorten komt het voor dat individuen soortgenoten doden (Gómez e.a., 2016), maar er zijn weinig diersoorten waarbij een volwassen individu in een natuurlijke situatie een volwassen soortgenoot doodt (hoofdstuk 6.2.). Dodelijke vijandschap is normaal bij verscheidene mierensoorten, maar door hun eusociale structuur is dit niet met het gedrag van apen of mensen te vergelijken. Voorspelbaar dodelijk geweld tegen individuele, volwassen mannelijke soortgenoten komt voor bij chimpansees, met zo'n strategie dat er weinig risico voor de aanvallers is (hoofdstuk 6.2.). Het doden van volwassen mannelijke soortgenoten van andere gemeenschappen is onderdeel van het normale gedragspatroon van mannen bij chimpansees. Groepen chimpansees vermijden juist confrontaties met andere

groepen chimpansees (hoofdstuk 6.2.). Verder komt dodelijke vijandschap voor bij leeuwen en wolven en mensen. Bij chimpansees, leeuwen en wolven is dit steeds de aanval van een groep op één individu.

De kosten van vijandschap zijn groot: het is kostbaar om langdurig vijand te zijn van soortgenoten. Bij verscheidene soorten primaten kunnen individuen een conflict beëindigen door wederzijdse verzoening (de Waal en Yoshihara 1983). Relaties tussen dieren kunnen veranderen, en verzoening markeert de overgang van vijandschap naar neutrale of positievere relaties (van Schaik en Aureli 2000).

##### Vijandschap bij mensen

Uniek voor de mens is dodelijk geweld tussen groepen (veldslagen of oorlog). Vijandschap is duur voor beide partijen. Dat betreft kosten voor bewapening en het in stand houden van een leger. De angst voor de andere groep leidt tot een dure wapenwedloop. Regeringen willen niet het risico van een nederlaag lopen. Daarom besluiten ze de kosten voor bewapening te maken. Een onderbouwde kosten/baten-analyse is onmogelijk, doordat teveel onbekend is. Als het tot gewelddadigheden komt, worden de kosten in mensenlevens en materiële schade veel hoger dan men tevoren vermoedde. In het algemeen maken staten bij oorlog grote schulden (Kennedy 1988). De uiteindelijke kosten van een oorlog zijn vaak veel hoger (soms 16 maal hoger) dan begroot, ook als die oorlog uiteindelijk gewonnen wordt (Nordhaus 2003). De kosten van vijandschap zijn hoog, maar de kosten van een verloren oorlog zijn hoger. Vijandschap heeft ook een nuttig aspect: als je een geduchte vijand hebt, is het riskant voor je bondgenoten/vrienden om je te verraden. "*En, ontbrak het iemand aan een vijand, dan werd hem door middel van zijn vrienden de strop omgedaan.*" (Tacitus en Meijer 1967)

#### 3.3. Vreemden

##### Vreemden bij primaten

Vreemden vormen een bijzondere categorie. Gedurende lange tijd van onze evolutie waren apen en mensapen vooral omringd door bekende individuen van de *in-group*, en wellicht kenden ze enkele individuen van *out-groups*. Afhankelijk van de soort was er verspreiding van jong-volwassen mannetjes of vrouwtjes. Een vreemde (mens)aap die zich bij een gemeenschap aansluit, is een versterking voor de groep. Een vreemd vrouwtje is een concurrent voor de zittende vrouwtjes, en een vreemd mannetje voor de zittende mannetjes. Maar vreemde vrouwtjes of mannetjes kunnen wel

de groep versterken. Vooral groepen vreemdelingen vormen een gevaar.

#### Het helpen van vreemden – liefdadigheid

Bij de Oude Grieken was gastvrijheid een morele plicht: als een vreemde zich bij je meldde en steun vroeg, dan werd je geacht hem korte tijd voedsel en onderdak te geven<sup>11</sup>. Ook het geven van voedsel of geld aan een bedelaar is het helpen van een vreemde.

Liefdadigheid komt algemeen voor in grotere samenlevingen waarbij mensen geld en goederen afstaan voor een goed doel. Mensen geven meer voor de eigen groep dan voor een *out-group*. Mensen geven meer bij natuurrampen dan bij oorlogen. Als een liefdadigheidsorganisatie erin slaagt een ramp 'een gezicht te geven', dan geven mensen meer.

Er is wel een grote correlatie tussen de *self-reported* scores voor altruïsme naar vreemden enerzijds, en naar kennissen, vrienden of organisaties anderzijds ( $r = 0,61 - 0,64$ , Krueger e.a. 2001), maar dergelijke *self-reported* scores zijn vaak overschattingen.

## 4. Besluit

#### Altruïsme is een onhandig begrip

De vraag wat 'echt altruïsme' is, is onopgelost en waarschijnlijk onoplosbaar. Volgens Aristoteles heeft de goede mens plezier in zijn goede daden (Etica Nicomachea, 1099a). Thomas Hobbes (1650) en Adam Smith (1759) vroegen zich af of mensen zich vooral altruïstisch gedragen om zichzelf beter te voelen. *"Altruïsme vormt een probleem voor de psychologie. Wij, mensen, mogen verheugd zijn om altruïstisch gedrag, maar het is verwarrend voor traditionele psychologische theorieën die uitgaan van de aanname dat mensen vooral geleid worden door overwegingen van beloning en straf."* (Latané en Darley 1970, p. 4). Ghiselin meende dat mensen alleen uit eigenbelang anderen helpen: *"Krab een altruïst, en zie een 'hypocriet' bloeden."* (Ghiselin 1974, p. 247). De verwarring ontstaat als men gedrag wil verklaren vanuit de al dan niet bewuste bedoelingen van de actor. *"Ik ben hier niet geïnteresseerd in de psychologie van motieven. Ik ga hier niet discussiëren of mensen zich 'eigenlijk' altruïstisch gedragen vanuit geheime of onbewuste zelfzuchtige motieven. Misschien wel, en misschien niet, en misschien zullen we het nooit weten, maar daar gaat dit boek niet over."* (Dawkins 1976, p. 4). Laten we *"wijselijk het rancuneuze, onproductieve debat vermijden over de 'ware' aard van de zorg voor anderen*

*(zelfzuchtig of onzelfzuchtig)."* (Zahn-Waxler 2002, p. 48).

Als je een overzicht hebt van de afstamming, seksuele relaties, de rangorde, vriendschappen, bondgenootschappen en vijandschappen in een apen- of mensengroep, dan is er op eens geen behoefte meer om hun gedragingen te beschrijven in termen van egoïsme of altruïsme. Als een moeder haar kind bevoordeelt en daarmee zichzelf benadeelt, of als een individu zijn vriend bevoordeelt en daarmee zichzelf benadeelt, vinden we het woord 'altruïsme' niet op zijn plaats. Als een soldaat grote risico's neemt in een poging de vijand te benadelen, zijn de woorden egoïsme en altruïsme niet op hun plaats. Als een stemgerechtigde belastingbetaler er belastinggeld voor over heeft om een veroordeelde misdadiger in de gevangenis te hebben, is het woord altruïsme niet op zijn plaats. Wederzijds goederen en diensten uitwisselen speelt alleen in handelsrelaties, die uniek zijn voor de mens; dit is een win-win situatie en geen altruïsme.

Hoffman (1981) stelde de vraag: *"Is altruïsme onderdeel van de aard van de mens?"* Zo is dit te algemeen geformuleerd. Maar het is wel erfelijk\* dat mensen en andere dieren allerlei relaties met soortgenoten aangaan, en soortgenoten met positieve relaties bevoordelen. *"Altruïsme' is een complex begrip"* (Sober 1988, Khalil 2004, West e.a. 2007). Ik stel voor **om het woord 'altruïstisch' niet meer te gebruiken** in wetenschappelijke beschrijvingen, omdat dit woord vooral tot misverstanden leidt, mede omdat het moreel beladen is. Dan hoeven we niet meer de vraag te stellen of mensen anderen 'echt' altruïstisch straffen (Pedersen 2013). Ik stel voor alleen te vermelden dat een actor een ander bevoordeelt of benadeelt, en of hij zichzelf daardoor bevoordeelt of benadeelt, waarbij de relaties tussen de actor en die ander, en de situatie steeds gespecificeerd worden.

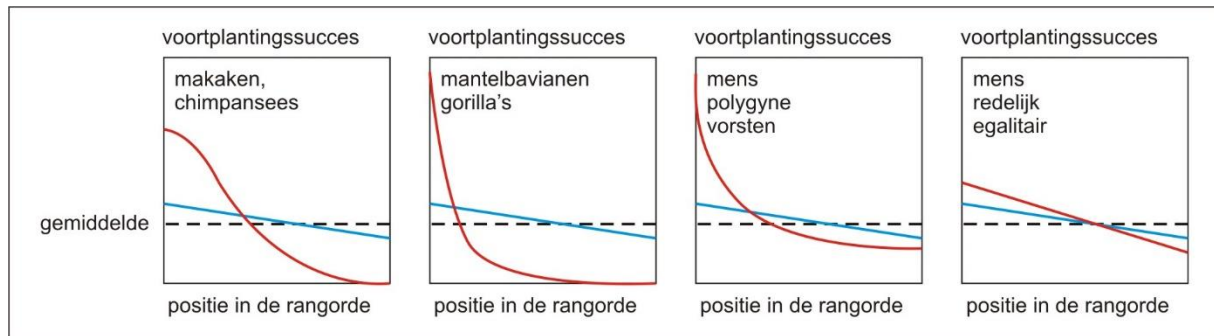
#### Relaties tussen dieren en tussen mensen

Als we de sociale structuur van een groep dieren of mensen willen overzien, moeten we rekening houden met de belangrijkste relaties (Hinde 1976). Hierboven zijn allerlei relaties tussen individuele dieren en mensen genoemd, die relevant zijn voor sociaal gedrag. Er zijn grote verschillen tussen soorten welke relaties voorkomen en relevant zijn. Afhankelijk van de soort spelen afzonderlijke relaties al dan niet een rol.

**Afstammingsrelaties.** Bij apen gedragen individuen zich levenslang anders naar verwanten.

**Seksuele relaties.** De meest nauwe seksuele relaties komen voor bij soorten die in langduri-

<sup>11</sup> Voor de Oude Grieken kon de vreemdeling ook een vermomde godheid zijn.



Figuur 7. Schematisch verband tussen de positie in de rangorde voor vrouwen (blauw) en mannen (rood) en voortplantingssucces voor enkele soorten en in enkele situaties.

ge monogame verbanden leven, zoals ganzen, zwanen, gibbons en mensen (hoofdstuk 5.1.).

**Machtsverhoudingen** komen alleen voor bij individuen van sociaal levende soorten (hoofdstuk 5.1.) die elkaar individueel herkennen. Bij een aantal sociale soorten spannen veel individuen zich in om een hoge plaats in de rangorde te bereiken en behouden. Een hoge positie in de rangorde gaat gepaard met meer voortplantingssucces, maar er zijn soortverschillen en verschillen tussen man en vrouw (figuur 7).

**Concurrentie** komt nu eenmaal bij alle soorten voor, omdat er steeds meer nakomelingen geboren worden dan op lange termijn kunnen overleven. Dit betreft concurrentie om voedsel, locatie en partners, maar directe onderlinge confrontaties door concurrentie komen alleen bij sommige soorten voor.

**Vriendschappen** komen alleen voor bij individuen van sociaal levende soorten die elkaar individueel herkennen. Daarnaast moeten de individuen de cognitieve vermogens hebben voor vriendschappen. Bij apen, roofdieren, olifanten, paarden en dolfijnen zijn relaties beschreven als 'vriendschappen'. Bij apen is vlooien een manier om een vriendschap te onderhouden.

**Bondgenootschappen** tussen individuen komen alleen voor bij sociaal levende soorten die elkaar individueel herkennen. Daarnaast moeten de individuen de cognitieve vermogens hebben voor bondgenootschappen. Bij chimpansees zijn bondgenootschappen gevonden die ophielden te bestaan toen de vijand verslagen was. Bij mensen, maar niet bij chimpansees, komen bondgenootschappen voor tussen gemeenschappen.

**Vijanden.** Het komt maar bij weinig soorten voor dat volwassen individuen elkaar naar het leven staan. Dat is alleen maar betrouwbaar gevonden bij sociale insecten, leeuwen, wolven, chimpansees en mensen.

**Handelsrelaties** zijn uniek voor de mens.

**De samenhang.** Deze relaties hangen samen, maar niet strikt. Het wordt nog een grote uitdaging om op basis van gedrag dergelijke relaties wetenschappelijk betrouwbaar vast te stellen. In onderzoek bij primaten en andere groepen werd aangetoond, dat individuen die succes hadden in sociale relaties, meer voortplantingssucces hadden en meer nakomelingen die overleefden: dus meer evolutionair succes. Door positieve relaties kunnen dieren en mensen de eigen kansen op overleven en voortplanten bevorderen. Bij negatieve relaties, zoals concurrentie en vijandschap, is het voor dieren belangrijk niet te veel biologische schade te lijden; en vaak houdt dat in dat zij concurrenten of vijanden schade toebrengen. Het onderlinge gedrag hangt vooral af van de onderlinge relaties tussen de actoren. Als men gedrag causaal wil verklaren, kan men het beste uitgaan (1) van de relaties tussen de betrokkenen, en (2) van de voor- en nadelen van gedrag voor de betrokkenen.

#### Relaties als gevolg van leren

Ik heb hier een aantal relaties voor dieren benoemd, maar dit is onvermijdelijk een antropocentrisch beeld "*Mensen classificeren relaties met de namen zusters, broeders, vrienden, beminden, bondgenoten of rivalen.*" (Seyfarth en Cheney 2012, p. 154). Jonge zoogdieren leren hun moeder individueel herkennen, en als ze nestgenoten hebben, leren ze hun nestgenoten individueel herkennen. Verder leren ze groepsgenoten herkennen die een speciale goede relatie met hun moeder hebben, en waarschijnlijk oudere broers of zussen zijn. Ook leren ze groepsgenoten herkennen met wie ze een goede relatie ontwikkelen: groepsgenoten die aardig doen. En ze leren welke groepsgenoten zich agressief naar hen gedragen. Ze leren welke groepsgenoten machtig zijn, en confrontaties winnen, en wie veel confrontaties verliezen. Tenslotte leren ze individuen te herkennen die een bedreiging vormen.

**Cognitie en relaties**

In complexe samenlevingen hebben de individuen op hetzelfde moment allerlei relaties met de leden van *in-group* en de *out-group*. Wetenschappers leiden de relaties tussen individuen af uit hun gedrag, maar we moeten proberen om gedrag te verklaren en te voorspellen zonder cirkelredeneringen. Voor groepsdieren zoals primaten spelen de relaties tussen groepsgenoten een rol in hun onderling gedrag en in het behalen van evolutionaire doelen (van Schaik en Aureli 2000). Een individu kan met een ander individu gelijktijdig verschillende relaties hebben. Verwante individuen kunnen vrienden zijn, bondgenoten, concurrenten of vijanden. De individuen moeten de cognitieve vermogens hebben om de relaties met verschillende groepsleden te hanteren, en de relaties tussen die groepsgenoten.

Ongeveer 52 Mya zijn primaten in stabiele sociale groepen gaan leven (Shultz e.a. 2011). Lang voor de komst van de mens is in de evolutie van apen het brein sterk in grootte toegenomen, waarschijnlijk doordat deze apen met dat grotere brein sociale relaties beter konden overzien en manipuleren (de *social brain hypothesis*, Dunbar 1992, 1998). De huidige apen hebben de cognitieve capaciteiten om hun relaties met tientallen groepsgenoten te overzien. Volgens mij hebben apen een overzicht welke groepsgenoten hen meestal positief of negatief behandelen, en welke machtig zijn of niet. Volgens mij houden apen geen boekhouding bij van ontvangen en verleende goederen en diensten naar tientallen groepsgenoten. En ze houden geen stamboom bij als basis om hun verwanten te bevoordelen. Volgens Dunbar (1992) hebben mensen de cognitieve vermogens om gedifferentieerde relaties te onderhouden met 150 individuen.



---

<b>5</b>	<b>Sociaal en seksueel gedrag</b>	<b>339</b>
	5.1. Groepsleven en seksueel gedrag	341
	5.2. Inteelt, uitteelt en incest	375
	5.3. Diepe wortels van Liefde	417





## 5.1. Sociaal en seksueel gedrag, vooral bij mensen en apen

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Bij de mens worden mannen en vrouwen gemakkelijk verliefd en jaloers;  
de uitkomst is betrekkelijke monogamie met stiekem overspel.*

### Samenvatting

Bij apen en mensen is er een nauwe samenhang tussen het sociaal en seksueel gedrag. Dat bepaalt de structuur van de samenlevingen. De meeste apen leven in haremverband of in promiscue communes. Sommige andere apensoorten leven in monogame paartjes of solitair. Bij chimpansees vinden we drie voortplantings-patronen: vooral polygynie (één man claimt verscheiden vrouwtjes), promiscuïteit, en tijdelijke paarvorming.

Die drie patronen bij chimpansees komen ook bij mensen voor, maar bij de mens is tijdelijke paarvorming (monogamie) het dominante patroon. Er zijn DNA-, lichamelijke en psychische aanwijzingen dat de huidige mensen vooral tot monogame wezens geëvolueerd zijn, met vrij veel overspel, al is in veel culturen ook polygynie toegestaan. Mannen en vrouwen worden gemakkelijk verliefd of jaloers; dan proberen mannen en vrouwen hun partner trouw op te leggen, en is monogamie de waarschijnlijke uitkomst.

Twee factoren spelen hier een rol: geslachtsverdeling (demografie) en machtsverdeling.

- Geslachtsverdeling. Als veel mannen door geweld omgekomen zijn, zullen er in de samenleving meer vrouwen dan mannen zijn; dan is polygynie in het belang van mannen en vrouwen. Dat geldt voor chimpansees en sommige mensenvolken.
- Machtsverdeling. Als er grote machtsverschillen zijn tussen individuen van één geslacht, dan zullen de machtige individuen meer sekspartners winnen of opeisen. Dat geldt voor verscheidene diersoorten en sommige volken. Dan is polygynie door rijke of machtige mannen in het belang van die mannen en de vrouwen.

	Samenvatting
1.	Inleiding
2.	Groepen
2.1.	Groepen en groepsgrenzen
2.2.	Waardoor leven dieren in groepen?
3.	Sociaal en seksueel gedrag bij niet-menselijke primaten
3.1.	Een stamboom van primatengemeenschappen
3.2.	Alleen-levende primaten
3.3.	Communes ( <i>multi-male/multi-female</i> groepen)
3.4.	Harems ( <i>one-male/multi-female</i> groepen)
3.5.	Monogamie ( <i>one-male/one-female</i> groepen)
3.6.	Algemene principes van voortplanting bij primaten
4.	Voortplanting bij mensen
4.1.	Varianten tussen verschillende volken
4.2.	DNA aanwijzingen voor relatieve monogamie
4.3.	Lichamelijke aanpassingen aan monogamie bij de mensen
4.4.	Psychische aanpassingen aan monogamie bij de mens
5.	Groepen bij mensen
5.1.	Gemeenschappen bij apen en mensen
5.2.	Verwantschap en andere relaties
5.3.	Evolutie van gemeenschappen
6.	De rol van erfelijkheid in seks en voortplanting
6.1.	Indirecte aanwijzingen voor erfelijke invloeden
6.2.	Erfelijkheidsonderzoek
7.	Een scenario: de evolutie van monogamie bij de mens

## 1. Inleiding

In dit stuk wil ik de evolutie van sociaal en seksueel gedrag beschrijven, vooral bij primaten, en ook de sociale en seksuele relaties. Afstamming, verblijfplaats en seksueel gedrag vormen de structuur van de samenleving van mensen en dieren (Lévi-Strauss 1949, Fox 1975, Bischof 1975, Chapais 2010). *“Een van de belangrijkste biologische vragen over de samenleving is: waarom gaat een individu over tot het tijdrovende, frustrerende en soms schadelijk gedoe om in een groep te leven, in plaats van te leven in onbelemmerde, maar soms gevaarlijke en niet-geïnfomeerde eenzaamheid?”* (Kummer 1978). Het leven in groepsverband heeft voor- en nadelen; die voor- en nadelen worden hier besproken. *“In het algemeen bepalen de middelen van bestaan de sociale structuur van een organisme. Daar dachten Karl Marx en Charles Darwin hetzelfde over.”* (Harcourt en De Waal 1992, p. 495). Die middelen van bestaan zijn voedsel, veiligheid, woonplaats, soortgenoten en sekspartners.

In de biologische evolutie zijn die individuen succesvol die gemiddeld de meeste nakomelingen krijgen die tot volwassenheid komen. Daarom zijn seksueel gedrag en kindverzorging in de evolutie zo belangrijk. In de natuur zien we allerlei strategieën tot voortplanting. Dit stuk gaat vooral over de evolutie van sociaal en seksueel gedrag bij de mens, maar om dit in een evolutionaire context te plaatsen beschrijf ik ook het voortplantingsgedrag van andere dieren, vooral onze naaste verwanten, de apen en mensapen.

Sociaal en seksueel gedrag fossiliseren niet. Hoe kunnen we dan toch onderbouwd de evolutie van voortplantingssystemen bespreken? Die evolutie kunnen we afleiden (1) door gedrag van apen en mensapen te vergelijken met dat van de mens, (2) door lichamelijke aanpassingen aan voortplantingsvarianten te vergelijken, en (3) doordat voortplanting verrassende sporen in het DNA nalaat.

## 2. Groepen

### 2.1. Groepen en groepsgrenzen

#### Een poging tot omschrijving

Cooley (1909) heeft het begrip 'primaire groep' bij de mens gelanceerd. De primaire groep is een kleine sociale groep die de belangrijkste groep voor de leden is. Denk hierbij aan een familie (maar alleen als de familieleden nauwe onderlinge banden hebben) of een vrienden-groep. Een primaire groep wordt ook wel een *'in-groep'* of een *'we-groep'* genoemd. Bij die-

ren zie je soms meteen welke individuen een groep vormen, maar bij chimpansees in het wild kostte het veel jaren van moeizaam onderzoek, voordat gemeenschappen van chimpansees vastgesteld waren. Mensen gebruiken namen voor de eigen en andere groepen. In de antropologie onderscheidt men grotere groepen met gebiedsgrenzen. Die grenzen scheiden groepen met verschillen in taal, cultuur, voortplanting, sociaal-politieke structuur en economie (zie onder). Steeds zal empirisch onderzocht moeten worden of individuen een 'echte groep' vormen.

#### ”Groepen bestaan”

De antropoloog Bronislav Malinowski (1941, p. 534 - 535) ging ervan uit dat er wel-omschreven sociale eenheden (groepen) bestaan. *“Iedere antropoloog of onderzoeker in sociale wetenschap gaat vanzelfsprekend uit van het idee dat een stam een eenheid is. Een etnografische kaart van de wereld toont op ieder continent welomschreven grenzen tussen de volken. [...] Stammen onderscheiden zich van elkaar door de manieren waarop families, lokale groepen, clans, en economische, magische en religieuze subgroepen zijn georganiseerd. De identiteit van de instituties, hun vermogen om samen te werken door gemeenschappelijke taal, cultuur en wetten, de uitwisseling van diensten, en de mogelijkheid om op grote schaal gezamenlijke acties te ondernemen – dat alles draagt bij tot de vorming van een primitieve, cultureel homogene eenheid. Volgens mij is dit het prototype van wat we tegenwoordig 'nationaliteit' noemen: een grote groep verenigd door taal, traditie en cultuur. Net zoals we onderscheid zien tussen primitieve, cultureel gedifferentieerde stammen, zo zien we vandaag onderscheid tussen Duitsers en Polen, Zweden en Noren, Italianen en Fransen.”* Maar hij vervolgt: *“In onze moderne wereld vallen die onderscheiden niet altijd samen met de grenzen van staten.”*

#### Problemen met groepsgrenzen

Zelfs van een 'primaire groep' (bijvoorbeeld het kerngezin) kan men geen precieze grenzen definiëren (Faris 1932). Er zijn steeds fundamentele, onoplosbare problemen om groepsgrenzen in de praktijk empirisch vast te stellen (LeVine en Campbell 1972, p. 81 - 113).

1. Binnen groepsterritoria leven ook mensen die zichzelf tot andere groepen rekenen.
2. In cultuur en taal zijn er vaak geen discontinue grenzen, maar geleidelijke overgangen.
3. Tussen de mensen onderling is er vaak onenigheid tot welke groepen individuen gerekend moeten worden.

4. Er zijn allerlei positieve relaties tussen groepen, zoals bondgenootschappen of politieke unies.
5. Individuen en groepen kunnen besluiten zich bij een andere groep aan te sluiten.
6. Het komt voor dat één groep opsplijst in twee of meer groepen.
7. Het komt voor dat twee of meer groepen samensmelten tot één groep.

Groepen zijn een bron van samenwerking en opoffering, maar ook van discriminatie en uitsluiting. Bij iedere *in-group* hoort een *out-group*. Sommige onderzoekers vinden die discriminatie zo verwerpelijk dat ze niet in termen van groepen wensen te denken. Maar je bestrijdt discriminatie niet door te doen alsof groepen niet bestaan <sup>1</sup>.

Alleen bij streng geïsoleerde groepen zijn er geen problemen met groepsgrenzen. Bijvoorbeeld de Jehova's Getuigen en de Hutterieten sluiten buitenstaanders uit, en zijn streng endogaam: als men buiten de groep trouwt, wordt men uit de gemeenschap verstoten. Op afgelegen eilanden, zoals Paaseiland en Pitcairn, kunnen mensen generaties lang geïsoleerd leven.

### Subjectieve groepskeuze

Vaak kunnen mensen zelf bepalen tot welke groep ze horen. In een aantal landen kunnen mensen vrij voor een politieke partij kiezen. De meeste personen met XY chromosomen zien er uit als mannen en zeggen zich man te voelen, terwijl de meeste XX-personen eruit zien als vrouwen en zeggen zich vrouwen te voelen. Maar stel: een XY-persoon zegt zich vrouw te voelen, en presenteert zich als vrouw (al dan niet na een operatie); tegenwoordig vindt men het in het westen beschaafd zo'n persoon als vrouw te beschouwen en te behandelen. Een ander voorbeeld: het is een persoonlijke besluit de buitenwereld te laten weten dat men homo-, bi- of heteroseksuele voorkeuren heeft. Maar als homoseksuelen in een samenleving gediscrimineerd worden, zijn er goede redenen zich niet openlijk tot de groep van homoseksuelen te verklaren.

Als groepen in oorlog zijn, kunnen de gevolgen voor de verliezer ernstig zijn. Expliciet partij kiezen is dus riskant. De deelnemers kunnen grote belangen hebben bij onduidelijkheid, chaos, verraad of een dubbelrol.

<sup>1</sup> Alleen als je de *in-group* definieert als 'alle mensen', is er geen discriminatie van andere mensen meer. Alleen als je alle levende wezens met gevoel als *in-group* definieert (Mill 1863), is er niet meer het probleem van discriminatie van dieren

## 2.2. Waardoor leven dieren in groepen?

### 2.2.1. Hypotheses over het belang van leven in een groep

Er zijn twee verschillende situaties:

- blijvende groepen die het hele leven van dieren (of een groot deel daarvan) voortbestaan,
- tijdelijke groepen die op tijdelijke basis ontstaan (coalities en allianties).

Meestal bespreekt men groepen dieren als stabiele verzamelingen van individuen. Bij veel soorten zijn de groepen inderdaad stabiel. Maar bij andere soorten (1) migreren individuen voortdurend tussen (sub)groepen, en (2) splitsen en versmelten subgroepen voortdurend, d.i. een *fission/fusion*-structuur (Aureli e.a. 2008).

### Het evolutionair VOORdeel van leven in groepen


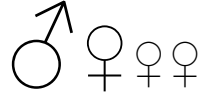
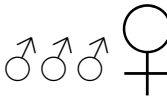
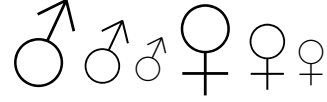
Omdat veel soorten in groepen leven, gaat men er in het algemeen van uit dat leven in groepen evolutionair nuttig is. Voor afzonderlijke diersoorten zijn er verschillende verklaringen dat leven in groepen nuttig is. Er zijn veel relevante hypothesen over het evolutionaire voordeel van leven in groepen (Bertram 1978, Ebensperger 2001). Sommige hiervan zijn plausibel, maar het is lastig deze hypothesen empirisch te toetsen.

1. **Bescherming tegen roofdieren**; hiervan zijn verschillende varianten:

- 'Veel ogen': er zijn meerdere individuen die als eerste een roofdier kunnen waarnemen en dan alarm kunnen slaan.
- De 'zelfzuchtige kudde': plaatsen bij het centrum van de kudde zijn veiliger dan perifere plaatsen; als nu veel individuen naar het centrum trekken, ontstaat een min of meer compacte kudde.
- Verwarring van roofdieren: roofdieren zouden moeilijker een prooi kunnen vangen in een groep prooidieren (Lorenz 1963). Bij vissen is dit bevestigd (Major 1978). Als elritsen de keuze hebben tussen een school met sterke vissen of met zwakke vissen, dan kiezen ze de school met zwakke vissen, wat in hun eigenbelang is (Metcalf en Thomson 1995).
- Groepsverdediging: het komt voor dat twee ouders hun nest verdedigen, dat muskussen een verdedigingskring vormen tegen wolven, en dat groepen dieren predatoren lastig vallen.

2. **Voedsel**:

- Samen foerageren: als dieren samen foerageren is de kans groter dat voedsel ontdekt wordt.

		aantal vrouwtjes per mannetje	
		1 (monogynie)	>1 (polygynie)
aantal mannetjes per vrouwtje	1 (mono-andrie)	 <p><b>monogamie</b> (man/vrouw-koppel)</p>	 <p><b>harem</b> (polygynie, (one-male/multi-female group))</p>
	>1 (polyandrie)	 <p><b>polyandrie</b> (one-female/multi-male group)</p>	 <p><b>commune</b> (polygynandrie, (multi-male/multi-female group))</p>

Figuur 1. In dit schema worden de verschillende namen voor voortplantingssystemen gedefinieerd. De dikgedrukte namen worden bij voorkeur gebruikt.

- Samen jagen: er zijn verscheidene voorbeelden dat roofdieren samen een prooi vangen. Een school roofvissen bemachtigde per jager meer prooivissen (Major 1978), maar bij wolven en leeuwen is dit niet gevonden (zie onder).

### 3. Competitie met soortgenoten:

- Competitie tussen groepen: bij apen zien we conflicten tussen buurgemeenschappen waarbij de grootste groep vaak wint.
- Bij diersoorten die in 'harems' leven (zie figuur 1 voor de terminologie), treffen we ook vaak mannengroepen buiten de harem aan; zo'n mannengroep kan strijden met de leider van een harem, en bij een overwinning kan een of enkele mannetjes uit de mannengroep de harem overnemen.
- Bij de mens kunnen individuen met gemeenschappelijke belangen samenwerken om hun doel te bereiken, bijvoorbeeld politieke groepen, vakbonden, actiegroepen, minderheden.
- Bij de mens werken medewerkers van een bedrijf samen om de doelen van het bedrijf te bereiken.
- Dodelijke groepsgevechten tussen soortgenoten zijn zeldzaam. Vaak wint dan de grootste groep. Zover ik weet, komen die alleen bij mieren en mensen voor.

4. **Samen warm blijven**, bijvoorbeeld bij keizerpinguïns in hun broedplaatsen, bleke vleermuizen of kleine knaagdieren in hun nest (Kerth 2008).

5. **Efficiënte migratie**. Het is voorgesteld dat het voor ganzen aerodynamisch gunstig is om in V-formatie te vliegen. Voor vissen zou zwemmen in scholen hydrodynamisch voordelig zijn.

### 6. Voortplanting:

- Seks: voor seks moeten minstens twee individuen bij elkaar komen (de kleinste groep). Bij dieren die in harems leven, komen verscheidene vrouwtjes met het leidende mannetje bijeen. Bij sommige vissen komt het ook voor dat op de 'paaigronden' gelijktijdig massaal sperma en eitjes in het water worden vrijgezet, zodat massale, anonieme bevruchting plaatsvindt.
- Samen broedzorg, dit is een combinatie van competitie met soortgenoten, en verdediging tegen roofdieren.
- Samen verdedigen van de nakomelingen, bijvoorbeeld tegen baby-moord.
- Overerven van territorium aan nakomelingen (Lindström 1986).

### 7. Gezamenlijke verblijfplaats.

- Als dieren een speciale verblijfplaats hebben, kunnen zich daar veel individuen verzamelen. Dat zien we bij papegaaiduikers, sommige vleermuizen en mantelbavianen. Soms betreft dit sociale groepen, en soms uitsluitend het delen van een verblijfplaats
- Samen een groot nest maken.

8. **Delen van informatie**, leren door observeren, cultuur. Hiervan zijn verscheidene varianten bij dieren:

- Aanleren van de soortkenmerken.
- Aanleren welke individuen (waarschijnlijk) verwanten zijn.
- Aanleren wat goed voedsel is (deels leren door observatie).
- Aanleren wat natuurlijke vijanden zijn (deels leren door observatie).

- Aanleren van de soorteigen/lokale vocalisaties (zoals vogelzang en taal, leren door observatie).

**9. In-group/out-group antagonisme.** Bij sociale dieren (inclusief de mens) is het algemene patroon dat individuen sociale groepen vormen met vijandigheid naar andere groepen (Sumner 1906, Stein 1976, Choi and Bowles 2007).

### Het evolutionair NAdeel van leven in groepen

Samenleven heeft ook nadelen:

1. het beschikbare voedsel moet verdeeld worden;
2. een individu laag in de rangorde kan benadeeld worden door hoger geplaatste individuen;
3. een groep prooidieren kan roofdieren aantrekken;
4. de kans op infecties is groter.

Er is niet één selectiedruk die maakt dat dieren in het algemeen in groepen leven, maar bij afzonderlijke soorten en situaties lijken verschillende selectiedrukken een rol te spelen. In het algemeen kan de optimale groeps grootte niet gedefinieerd worden (Bertram 1978).

### 2.2.2. Seksueel gedrag, paarvorming en groepsvorming

#### Voortplantingsgedrag en paarvorming

Bij sommige diersoorten leven de individuen solitair, bij andere in paren, en weer bij andere in groepen. Bij sommige diersoorten paren de mannetjes of vrouwtjes slechts één maal in hun leven (zoals eendagsvliegen). Bij andere soorten paren ze vaker in hun leven; dan is de vraag: paren de mannetjes en vrouwtjes dan met dezelfde partner? Er zijn verschillende varianten, waarbij promiscuïteit, polygynie, polyandrie, polygynandrie en monogamie voorkomen. De duur van de paarband bij vogels wordt besproken in sectie 2.2.4. Het sociaal en seksueel gedrag bepalen de sociale structuur (zie ook Lack 1940).

1. Man en vrouw komen niet samen; er is uitwendige bevruchting.
2. man en vrouw komen alleen samen voor de copulatie;
3. Man en vrouw zijn alleen enkele dagen rond de copulatie samen.
4. Man en vrouw blijven bijeen tijdens het broedseizoen of wanneer het paar de jongen voedt.
5. Man en vrouw blijven verscheidene broedperiodes of verscheiden jaren (bij elkaar);
6. Man en vrouw vormen in principe een paar voor het leven.

In verscheidene van deze varianten komt promiscuïteit, polygynie, polyandrie, polygynan-

drie en overspel voor. De paartjes kunnen op zich leven, of onderdeel zijn van een grotere groep.

### Families

We spreken van een 'familie' als de nakomelingen van één ouderpaar minstens tot volwassenheid bij het ouderpaar blijven. Bij mensen en dieren komen zowel kerngezinnen als grootgezinnen voor. Hierboven zijn verscheidene potentiële voordelen van groepsleven genoemd. Als dieren met verwanten in een groep leven, gelden die voordelen niet alleen voor het onderzochte dier, maar ook voor zijn verwanten. Volgens de theorie van verwantselectie verwacht men dat dieren vooral met hun verwanten in een groep leven. Dat klopt inderdaad voor veel verschillende soorten vogels en zoogdieren (Emlen 1995).

### 2.2.3. Scholen van vissen

Veel vissen leven in scholen, waarbij sommige scholen uit zeer veel individuen bestaan. Ongeveer een kwart van de vissensoorten leeft continu in een school, daarom vermoedt men dat leven in een school nuttig was en is in de evolutie van vissen (Shaw 1978, Pitcher en Parrish 1993). In een school vissen zijn alle individuen gelijk: vissen maken geen onderscheid tussen individuen uit hun school (Shaw 1987). Bescherming tegen roofdieren zou een belangrijk nuttig effect van scholen zijn, maar (1) sommige predatoren (roofvissen, haaien, walvissen, menselijke vissers) kunnen uit een school grote aantallen vissen tegelijk vangen, en (2) ook roofvissen vormen scholen. Als roofvissen in een school jagen kunnen ze een school prooivissen opsplitsen, en daarna de afzonderlijke prooien opeten (Major 1978). Het leven in scholen wordt hier niet verder besproken.

### 2.2.4. Vogels

De meeste vogelsoorten (90%) leven vooral in man/vrouw-koppels. Dat geldt voor bijna alle zangvogels, maar niet voor bijvoorbeeld kippen en fazanten: één haan heeft verscheidene hennen. Een zeldzaam omgekeerd patroon komt bij jacana's voor: daar heeft één vrouwtjes vaak verscheidene mannetjes.

#### De gevolgen van seks: heggenmussen

De gevolgen van seksueel gedrag van vogels op voortplantingssucces zijn uitgebreid onderzocht bij heggenmussen in Engeland (Davies 1986). In 30% van de gevallen vormden deze heggenmussen een paartje van één mannetje en één vrouwtje. De overige vertoonden ande-

re varianten. Het meest kwam voor (37%) dat één vrouwtje meerdere mannetjes heeft (veelmannen, polyandrie). Het omgekeerde, één mannetje met meerdere vrouwtjes kwam bij 10% voor (harem, veelwijverij, polygynie). Ook waren er kleine communes: twee of meer mannetjes en twee of meer vrouwtjes die duidelijk bij elkaar horen (veelmannen, polygynandrie). Polygynandrie is niet hetzelfde als promiscuïteit: bij polygynandrie is er een band tussen de individuen, en bij promiscuïteit niet. In de evolutie telt hoeveel nakomelingen je tot volwassenheid kunt brengen.

- Vrouwtjes heggenmussen hebben het grootste voortplantingssucces als zij twee mannetjes voor zich alleen te hebben (figuur 2). Het is voor vrouwtjes een goede tweede keus om één mannetje voor zich alleen te hebben. Ze hebben minder voortplantingssucces als zij een mannetje met een ander vrouwtje delen.
- Mannetjes heggenmussen hebben het grootste voortplantingssucces als ze één of meer vrouwtjes voor zich alleen hebben. Mannetjes hebben minder voortplantingssucces als ze een vrouwtje met een ander mannetje delen.

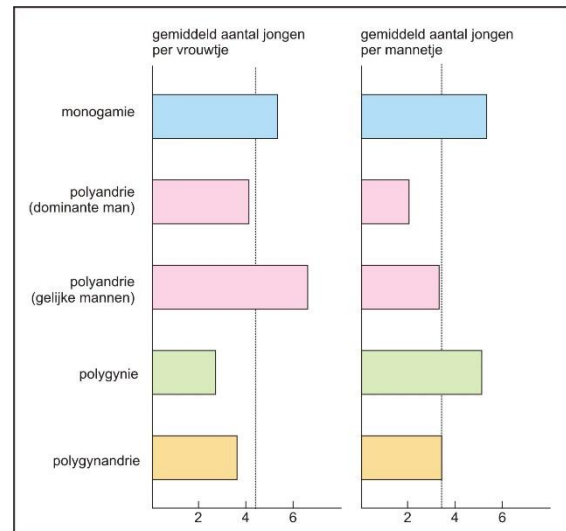
Bij veelwijverij waren er heel wat conflicten tussen de vrouwtjes, en bij veelmannen tussen de mannetjes. Deze ruzies verklaren het lagere voortplantingssucces. Dus mannetjes en vrouwtjes hebben verschillende biologische belangen. De uitkomst is dan dat iedereen doet wat het beste voor hemzelf is, gegeven wat anderen doen<sup>2</sup>. Bovendien heeft bij ongeveer 1% van de jonge heggenmussen de moeder stiekem overspel gepleegd (Burke e.a. 1989).

### Monogamie

We noemen een vogelsoort monogaam, als de meeste individuen van die soort tijdens het broedseizoen één partner hebben (Ens e.a. 1996). Monogamie leiden we af uit gedrag: de vogels leven in paren, voeden en verdedigen hun jongen, jagen seksconcurrenten weg, en hebben meestal een gezamenlijk territorium. Gezien de stamboom van vogels (Barker e.a. 2004, Hackett e.a. 2008) leiden we af dat monogamie bij vogels minstens 65 miljoen jaar oud is. Monogamie is een relatie tussen een mannetje en een vrouwtje, en daarmee kan monogamie niet erfelijk zijn<sup>3</sup>. Bij sommige monogame koppels komt overspel voor, en bij andere koppels niet; dat varieert tussen

<sup>2</sup> In de economie/speltheorie heet dit een Nash-evenwicht (Nash 1951).

<sup>3</sup> Monogamie is het gevolg van erfelijke eigenschappen van het mannetje en het vrouwtje.



Figuur 2. Voortplantingssucces bij heggenmussen.

soorten en individuen. Bij keizerpinguïns is monogamie 'obligaat': de jongen kunnen alleen overleven als zowel een moeder als een vader hen voeden; deze taak is zo zwaar dat alleen twee biologische ouders dit opbrengen.

### De duur van de paarband

De duur van de paarband varieert tussen soorten (zie ook Lack 1940). Bij sommige soorten vormen het mannetje en het vrouwtje een paarband in principe voor het hele leven. De bekendste voorbeelden van paarvorming voor het leven bij vogels zijn zwanen en ganzen. De grauwe gans was voor Lorenz (1963) het grote voorbeeld van de vorming van een band tussen twee individuen. Bij sommige soorten blijven het mannetje en vrouwtje dag en nacht in elkaars nabijheid (zoals zwanen, sommige ganzen, eksters, dwergpapegaaien), zodat ze geen van beide stiekem overspel kunnen plegen.

Bij andere soorten worden ieder broedseizoen weer paren gevormd. Zijn dat dezelfde paren als het vorige jaar? Of hetzelfde paartje gevormd wordt als vorig jaar, hangt ook af van het voortplantingssucces (Dubois en Cezilly 2002): als van een paartje in een bepaald jaar veel jongen uitgevlogen zijn, is de kans groter dat beide individuen het volgende jaar weer samenkomen. Of dezelfde individuen het volgende jaar weer een paar vormen, varieert ook per soort. Bij de Magelhaen- en Galapagospinguïns vormt 90% van de individuen hetzelfde paar als het vorige jaar, uiteraard als beide partners nog in leven zijn (Williams 1996). Bij keizerpinguïns is dit slechts 15%.

**Mobbing**

Vaak ziet men dat groepen vogels een roofvogel of uil lastig vallen. De vogels naderen de roofvogel, achtervolgen hem, of vliegen enige tijd rond hem. Dat noemt men 'mobben'. Vaak is het gevolg dat de roofvogels of uilen vertrekken. Mobben lijkt riskant voor de prooivogels, maar in feite vallen er zelden slachtoffers (Caro 2005). Tijdens de broedperiode vallen vogels vaker een roofvogel of uil lastig dan daarbuiten. Mobben gebeurt meestal door groepen vogels, soms van verschillende soorten, maar incidenteel door één ouderpaar.

**2.2.5. Zoogdieren**

Algemeen neemt men aan dat de eerste zoogdieren in de evolutie solitair leefden, onder andere omdat de meest primitieve monotrematen, buideldieren en insectenetters nu solitair leven (Wilson 1975, p. 224). Ook de meest primitieve roofdieren en primaten leven solitair (Pérez-Barberia e.a. 2007).

**Moeders met kinderen**

De meest basale relatie bij alle zoogdieren is de relatie tussen een moeder en haar kinderen. Het overleven van de kinderen hangt af van het gedrag en het overleven van de moeder. *"Zelfs bij zogenaamd solitaire soorten, die alleen sociaal gedrag vertonen bij de paring en de moederzorg, zien we verregaande en vrij langdurige interacties tussen de moeder en haar nakomelingen."* (E.O. Wilson 1975, p. 220). Bij sommige soorten houden de moeders hun pasgeboren kind continu bij zich, maar bij andere soorten laten de moeders hun baby's achter op een verborgen plek, en keren regelmatig terug om ze te voeden. De relatie tussen moeder en kind is ongelijk. De moeder bevoordeelt haar eigen kinderen selectief, terwijl de kinderen voedsel en bescherming van hun moeder ontvangen, en in dit opzicht hun moeder als individu selectief 'benadelen', maar wel het verspreiden van haar allelen bevorderen. Als de kinderen zelfstandig geworden zijn, zijn de opties dat de nakomelingen bij de moeder blijven, of vertrekken, of dat vooral de zonen of dochters vertrekken. Dit heeft grote invloed op de relaties binnen de groep.

**Groepen bij roofdieren**

Ik bespreek hier kort de groepen bij roofdieren, en in sectie 3 uitgebreid bij primaten. Bij de 'hogere' primaten leven bijna alle soorten in groepsverband, terwijl er bij de roofdieren grote verschillen tussen groepen zijn. Alle beerachtigen leven solitair, terwijl alle hondachtigen in groepen leven. Men neemt aan dat het erfelijk\* is dat de hondachtigen in groepen leven,

en dat dit ontstaan is, doordat jagen in groepen evolutionair voordelig was (Pérez-Barberia e.a. 2007). Dat lijkt plausibel, maar bij grote onderzoeken in de USA aan wolven (1 – 18 jagers) en in Afrika aan wilde honden (3 - 20 jagers) bleek dat de hoeveelheid gevangen prooi in kg per jager nauwelijks samenhang met de grootte van de troep (Creel en Creel 1995, Mech en Boitani 2003). Wel slaagden grotere troepen wolven erin om een grote prooi (zoals bizon of eland) te vangen. Alle katachtigen leven solitair, met één opmerkelijke uitzondering: de leeuw. Jachtpogingen van leeuwinnen zijn vaker succesvol als de groep leeuwinnen (van 1 – 7 jagers) groter is (Stander en Albon 1993), al tonen de figuren dat bij grotere groepen - tegen de verwachting in - de jachtbuit in kg per jager afnam. Een groep leeuwinnen kan zelfs een jonge of verzwakte olifant neerleggen. We moeten het belang van jagen in groepen niet overdrijven: er zijn veel roofdieren die succesvol solitair jagen op een grote prooi: bijvoorbeeld tijgers, luipaarden, jachtluipaarden en jaguars.

**Groepen bij walvissen**

Verscheidene soorten walvissen leven in groepen. Er is een opmerkelijk patroon bij potvissen. In de Stille Zuidzee leven vrouwtjes potvissen in stabiele groepjes van gemiddeld 11 dieren met hun nakomelingen (Whitehead e.a. 2012). Gedurende enkele dagen trekken zulke groepjes op met wisselende gelijkaardige groepjes. In de Stille Zuidzee behoren die groepjes tot clans van duizenden potvissen met overeenkomstig gedrag en een eigen dialect. De gedragsverschillen tussen deze clans komen door leren tot stand: het zijn 'culturele clans' (Whitehead en Rendell 2014). In de Stille Zuidzee komt het voor dat groepen van tientallen orka's een groepje potvissen aanvallen. Een potvis is 10 – 15 maal zwaarder dan een orka, maar de tactiek van de orka's is dat ze alsmaar in groepjes van 3 – 5 individuen een potvis aanvallen, verwonden en zich terugtrekken, zodat ze uiteindelijk een verzwakte potvis kunnen eten (Pitman e.a. 2001). Bij zo'n aanval kunnen groepjes potvissen uit dezelfde clan te hulp schieten, zodat ze door hun grote aantal de orka's verdrijven (Whitehead e.a. 2012). In de Atlantische Oceaan lijken dergelijke aanvallen van orka's op potvissen niet voor te komen. Dat zou verklaren dat potvissen in de Atlantische Oceaan geen culturele clans vormen.

### 3. Sociaal en seksueel gedrag bij niet-menselijke primaten

#### 3.1. Een stamboom van primaten-gemeenschappen

Figuur 3 geeft een stamboom van primaten met daarin codes voor de levenswijze (deels ontleend aan Shultz e.a. 2011). De meest oorspronkelijke primaten leefden waarschijnlijk solitair, zoals nu nog veel halfapen. De afzonderlijke varianten worden hieronder besproken.

#### 3.2. Alleen-levende primaten

##### Solitair levende halfapen

Solitair leven komt voor bij halfapen. Alle lori's en verscheidene lemuren, zoals de dwergmaki en het vingerdier leven solitair. Alle lori's en sommige lemuren zijn nachtdieren. Men vermoedt dat het leven 's nachts relatief veilig was door de afwezigheid van nachtelijke predatoren, zodat leven in groepen toen geen extra veiligheid tegen roofdieren bood.

##### De 'solitaire' orang-oetangs

De orang-oetang is de enige mensaap die vrij solitair leeft. Men neemt aan dat de gemeenschappelijke voorouder van orang-oetangs en gorilla's in haremverband leefden juist zoals de huidige gorilla's. Dat vermoedt men omdat bij orang-oetangs de mannetjes veel groter zijn dan de vrouwtjes, en dat is het patroon van dieren die in harems leven. Men neemt aan dat de voorouders van de orang-oetangs na de afsplitsing van de lijn naar gorilla en chimpansee (15 Mya), een episode van voedsel-schaarste hebben doorgemaakt, waardoor ze verspreid moesten leven (Harrison en Chivers 2007). Volwassen orang-oetang mannetjes komen in twee varianten voor.

- Volledig uitgegroeide mannetjes zijn tweemaal zo zwaar (meer dan 90 kg) als vrouwtjes. Op een leeftijd van 12 – 14 jaar kunnen zij volledig uitgegroeide wangflappen ('*flanged*') en een grote keelzak hebben, terwijl hun lichaamsgewicht blijft toenemen (Leigh en Shea 1995). (Dat noem ik 'grote mannetjes'.) Zij hebben grote territoria van verscheidene km<sup>2</sup>. Ze brullen langdurig (1 – 4 minuten) onafgebroken als signaal voor andere mannetjes en vrouwtjes.
- Daarnaast komt een andere variant van volwassen mannetjes voor: kleinere mannetjes zonder wangflappen ('*unflanged*'); deze werden tot 1982 ten onrechte aangezien voor vrouwtjes of onvolwassen mannetjes. (Dat noem ik 'kleine mannetjes'.) De aanwezigheid van een mannetje met wang-

flappen remt de ontwikkeling van de andere mannetjes, zodat deze geen wangflappen en keelzak ontwikkelen en tijdelijk ophouden met groeien. Zij kunnen tot de leeftijd van 30 jaar of ouder in deze *unflanged* toestand blijven.

Grote mannetjes tolereren geen andere grote mannetjes in hun territorium, maar wel kleine mannetjes. Kleine mannetjes hebben geen territorium. Sommige kleine mannetjes verblijven jarenlang in hetzelfde gebied, en andere zwerven. De vrouwtjes hebben kleinere territoria; de territoria van 2 – 4 vrouwtjes overlappen met het territorium van één groot mannetje. Vrouwtjes prefereren copulaties met het dominante grote mannetje, en niet met andere grote of kleine mannetjes (Knott en Kahlenberg 2007). Maar die andere mannetjes dringen zich op en dwingen vrouwtjes vaak tot paren. Meer dan 90% van de paringen door kleine mannetjes was afgedwongen (Maggioncalda en Sapolsky 2002). Als een groot mannetje een copulatie door een klein mannetje waarneemt, verstoort hij deze, maar doordat zijn leefgebied zo groot is, zal hij veel copulaties niet opmerken. Er zijn dus twee voortplantingsstrategieën: de dominante grote mannetjes roepen en wachten, terwijl de andere mannetjes sluipen en verkrachten (Harrison en Chivers 2007). Beide strategieën hebben succes: ongeveer de helft van de baby's was door grote mannetjes verwekt en de rest door kleine mannetjes (Utami e.a. 2002). Maar doordat er meer kleine dan grote mannetjes zijn, heeft een groot mannetje toch meer voortplantings-succes.

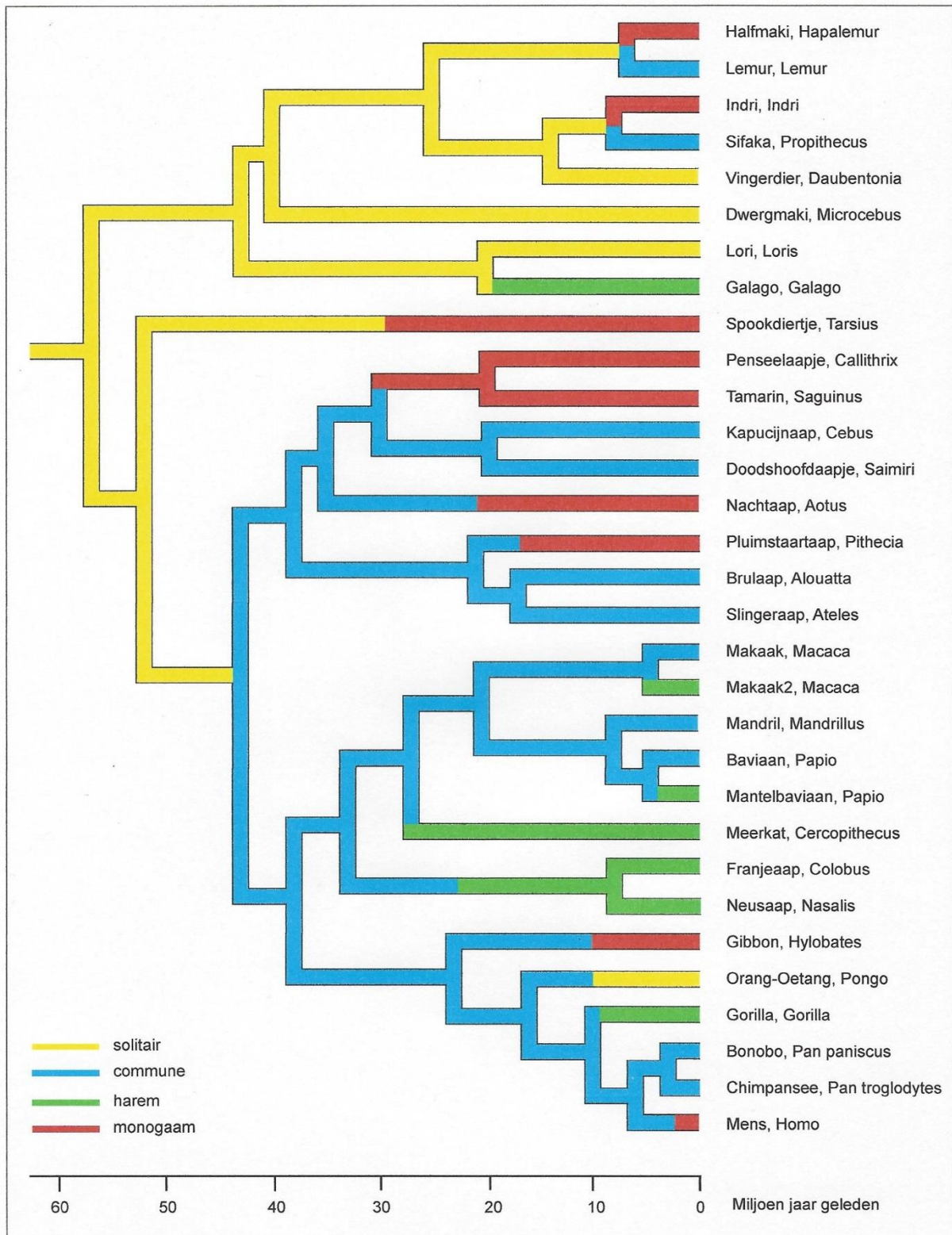
#### 3.3. Communes

##### (*multi-male/multi-female* groepen)

##### Groepen en verwantschap bij primaten

Vermoedelijk ontstonden tussen 74 en 52 Mya primaten die niet meer 's nachts maar overdag actief waren. Voorheen hielden ze zich overdag schuil voor roofdinosauriërs maar die stierven 65 Mya uit. De eerste primaten leefden vermoedelijk solitair. Later gingen primaten in sociale groepen van verscheidene mannetjes en verscheidene vrouwtjes (communes) leven. Zo'n gemeenschap van verscheidene mannetjes en vrouwtjes kon ontstaan als de kinderen de moeder niet meer verlieten. Nu leven bij veel soorten apen en mensapen de volwassen mannetjes en vrouwtjes in communes (figuur 3). De mannetjes en vrouwtjes paren met leden van de gemeenschap, en weinig of niet met leden van andere gemeenschappen. Wie met wie paart, hangt af van de dominantie van mannetjes, de wilskracht van





Figuur 3. Vereenvoudigde stamboom van enkele primaten met daarin codes voor sociale systemen (gebaseerd op ideeën van Shultz e.a. 2011). Ik heb ervoor gekozen om enkele bekende, relevante soorten te tonen, en niet alle soorten, zoals Shultz e.a. (2011). De overgangen tussen systemen zijn ongetwijfeld geleidelijk en de tijdstippen daarvan zijn betrekkelijk speculatief. Er zijn redenen om het spookdiertje en de mens als 'monogaam' te labelen, en de orang-oetang als 'solitair'.

vrouwtjes, en van hun individuele voorkeur. Dit patroon zien we bijvoorbeeld bij chimpansees, bonobo's, makaken, brulapen, slingerapen, kapucijnerapen en doodshoofdaapjes. Bij sommige soorten hebben communes een territorium, en andere soorten hebben een leefgebied met onduidelijke grenzen. De communes hebben 10 – 150 leden.

Vroeger dacht men dat de leden van een apengroep onderling verwant waren. Maar de verwantschap tussen leden van groepen is bij alle primaten complex. Dat komt omdat er overall verspreiding is: de jong-volwassen mannetjes of vrouwtjes verlaten hun geboortegroep, en sluiten zich aan bij een andere groep, en paren met leden van die groep.

Apen en mensapen zijn:

- matrilokaal (de dochters blijven in de gemeenschap van hun moeder), bijvoorbeeld bij de makaken, zodat in de groep veel vrouwtjes met elkaar verwant zijn: in de gemeenschap zijn er dan moeders, vaders, tantes, dochters en zussen;
- of patrilokaal (de zonen blijven in de gemeenschap van de vader), bijvoorbeeld bij chimpansees en bonobo's; in de groep zijn er dan moeders, vaders, ooms, zonen en broers.

### 3.3.1. Machtsverhoudingen

#### Concurrentie en rangorde

Succes in de evolutie hangt af van het succes in allerlei concurrentiesituaties. Er is competitie om (1) voedsel, en dus om (2) het gebied waar dat voedsel gewonnen kan worden, om (3) sekspartners, en om (4) veiligheid, dus om een goede schuilplaats of om sterke bondgenoten. In iedere populatie zijn er individuen die de competitie om voedsel, land, sekspartners en veiligheid vaak winnen, en individuen die deze competitie vaak verliezen. Hierdoor ontstaan hiërarchieën: één voor mannetjes en één voor vrouwtjes. Frequente winnaars komen hoog in de rangorde, en frequente verliezers laag. In hoofdstuk 4.3. toon ik dat mannetjes-apen hoog in de rangorde meer voortplantingssucces hebben; dat geldt minder voor de vrouwtjes. Jarenlang was er in de ethologie onevenredig veel aandacht voor competitie, agressie en rangorde. Maar apen hebben ook veel positief sociale interacties met elkaar en deze spelen een rol in de machtsverhoudingen (Sussman en Garber 2007). Er is verschil tussen soorten apen in de dominantie- of leiderschapsstijl (hoofdstuk 4.3.).

#### Coalities bij niet-menselijke primaten

Apen en mensapen van één gemeenschap hebben niet alleen relaties op basis van ver-

wantschap en dominantie, maar zij vormen ook coalities, allianties of bondgenootschappen binnen de gemeenschap (hoofdstuk 4.3.). Deze coalities worden onderhouden door onderling positief sociaal gedrag. Soms zijn dit coalities van verwante dieren, maar soms ook van niet-verwanten. Bij doodshoofdaapjes en kapucijnerapen komen allianties van vrouwtjes tegen mannetjes voor. Binnen een gemeenschap van apen komen ook negatieve relaties tussen individuen voor. Mannetjes doodshoofdaapjes vormen tijdens de voortplantings-tijd allerlei coalities, die met andere coalities strijden. De Waal (1982) beschreef in detail een coalitie van twee volwassen chimpanseemannen die de alfa-man versloeg (De Waal 1982).

### 3.3.2. Afzonderlijke apengroepen

#### Makaken

Er zijn 21 soorten makaken. Alle soorten leven in communes van 10 – 140 individuen (Melnick en Pearl 1987). Alle soorten makaken zijn matrilokaal, dus de opgroeiende dochters blijven in de groep, terwijl de opgroeiende zonen de groep verlaten. Dat heeft tot gevolg dat veel vrouwtjes in een groep verwant zijn. De volwassen vrouwtjes vormen een hiërarchie; de rangorde van de dochters hangt vooral af van de status van de moeders. Ook de volwassen mannetjes in een groep gedragen zich volgens een hiërarchie. De mannetjes zijn groter en sterker dan de vrouwtjes; alle makaken leven matrilokaal en patriarchaal. Er zijn grote verschillen in 'leiderschapsstijl' tussen de soorten makaken (hoofdstuk 4.3.). Pas-volwassen mannetjes verlaten hun geboortegroep en sluiten zich aan bij een andere gemeenschap; ze bezetten dan vaak eerst een middenpositie in de hiërarchie. Veel vrouwtjes maken contact met die nieuw-gekomen mannetjes (Takahata e.a. 1999, Soltis e.a. 2001). Bij makaken-mannetjes leidt een hoge positie in de rangorde tot groter voortplantingssucces. Mannetjes hoog in de rangorde vormden koppeltjes met vrouwtjes in hun vruchtbaarste periode. Maar als verscheidene vrouwtjes tegelijk hun vruchtbaarste periode hadden, konden ook lager geplaatste mannetjes nakomelingen verwekken. Van de mannetjes laag in de rangorde had 30% - 70% geen enkele nakomeling. Bij makaken zijn de verschillen in voortplantingssucces van de mannetjes groot, en afhankelijk van hun positie in de rangorde, maar bij vrouwtjes zijn de verschillen veel kleiner (hoofdstuk 4.3.). Resusapen behandelen leden van de eigen groep positiever dan leden van andere groepen (Mahajan e.a. 2011).

### Bavianen

Meestal worden er 5 soorten bavianen onderscheiden. De mantelbaviaan wordt hieronder bij de harems besproken. De overige bavianen leven vaak in communes van enkele tientallen tot 200 individuen (Stammach 1987, Jolly 2007). Ook bavianen zijn matrilokaal en patriarchaal. De Kaapse baviaan vertoont waarschijnlijk het meest oorspronkelijke patroon: communes zoals bij de verwante makaken. In voedselrijke gebieden zijn er communes met verscheidene volwassen mannen, in schrale gebieden zijn de groepen kleiner met slechts één volwassen man (een harem). Bij gele bavianen en anubis-bavianen zijn de troepen complexer en groter (tot 200 individuen, Melnick en Pearl 1987). Afzonderlijke vrouwtjes hebben seks met veel mannetjes; er is sterke sperma-competitie. De mandril is verwant met bavianen. Bij mandrillen waren alle nakomelingen verwekt door bovenste 35% van mannetjes in de rangorde (Dixson e.a. 1993, Charpentier e.a. 2005).

### Onze Wilde Neef de chimpansee

De chimpansee en de bonobo zijn de soorten die het meest met de mens verwant zijn: ze zijn nauwer met de mens verwant dan met de gorilla (figuur 3). Voor een bespreking van de evolutie van de mens zijn chimpansee en bonobo de meest relevante soorten. Toshisada Nishida (1968) heeft ontdekt dat chimpansees in gemeenschappen (*unit groups*) leven, en Jane Goodall (1973) heeft dat bevestigd; zij noemde dat 'communities'. Chimpansees leven in groepen van 20 – 150 individuen: mannen, vrouwen, de kinderen van deze vrouwen en ook chimps die zich bij de groep gevoegd hebben. De leden van een gemeenschap kennen elkaar individueel. De leden van een gemeenschap zijn vijandig naar leden van andere gemeenschappen<sup>4</sup>. Iedere gemeenschap heeft zijn eigen territorium van 10 - 40 km<sup>2</sup>, dat door de mannetjes verdedigd wordt. Chimpansees zijn vooral patrilokaal. Dat houdt in dat de mannetjes (in principe) hun leven lang in hun territorium blijven. Maar wanneer meisjes in een gemeenschap geslachtsrijp worden, verlaten ze meestal hun gemeenschap. Dit leidt ertoe dat mannen in een gemeenschap verblijven met hun moeder, vader, ooms, (half)broers, neven langs vaderszijde, en niet-geslachtsrijpe meisjes en jongens. Het leidt ertoe dat een volwassen, gemigreerde vrouw aanvankelijk in een gemeenschap leeft met niet-verwante individuen, maar later leeft ze daar met haar kinderen, waarvan de zoons weer in die

gemeenschap blijven. Een chimpansee-gemeenschap is ontstaan toen de meest recente gemeenschappelijke voorvader leefde. Dat kan men meten door het vergelijken van Y-chromosomen. Met deze methode zijn 8 chimpansee-gemeenschappen onderzocht. Die gemeenschappen bestonden gemiddeld 1070 jaar (!), met een grote spreiding van 125 tot 2625 jaar (Langergraber e.a. 2014). Er is dus een extreme continuïteit in de mannelijke lijn. Dat is veel langer dan de maximale leeftijd van een individu (64 jaar)<sup>5</sup>. Overdag vormen chimpansees van een gemeenschap kleine foerageer-groepjes (*parties*) van wisselende samenstelling, vaak van minder dan 6 individuen. Vooral de mannetjes nemen deel aan de groepjes. Dit noemt men een *fission/fusion*-structuur.

**Mannetjes** en vrouwtjes leven relatief afzonderlijk. Mannetjes chimpansees leven in een lineaire hiërarchie met de alfa aan de top. Veel mannen investeren om alfa te worden, maar op ieder moment is er slechts één alfa. De alfa-positie wordt slechts enkele jaren door hetzelfde individu bekleed, en in die periode verwekt hij de meest nakomelingen (Goodall 1986, Boesch en Boesch-Achermann 2000). Mannetjes-chimpansees sluiten wel coalities waardoor de positie van de coalitiepartners in de hiërarchie stijgt (de Waal 1982, Stumpf 2007). Zonen van dezelfde moeder werken vaak samen. De mannen zijn meestal in gezelschap van andere mannen van de eigen gemeenschap. De mannetjes zijn druk en luidruchtig. Voor de veiligheid is het belangrijk dat er voldoende volwassen mannen zijn die het territorium verdedigen, en dat het territorium gedurende het hele jaar voldoende voedsel levert voor alle leden van de gemeenschap. In een gemeenschap zijn er meer **vrouwtjes** dan mannetjes, waarschijnlijk doordat mannetjes door chimpansees van andere gemeenschappen gedood zijn. De vrouwtjes leiden met hun kinderen een meer teruggetrokken leven in het midden van het territorium (Pusey e.a. 1997, Wrangham en Smuts 1980, Williams e.a. 2002). De vrouwtjes hebben hun eigen hiërarchie. Bij vrouwtjes chimpansees wordt de hiërarchie zichtbaar bij voedselcompetitie en ontstaan er coalities tussen niet-verwante vrouwtjes. Vrouwtjes hoog in de rangorde leven langer, krijgen meer kinderen en hun kinderen overleven vaker (Stumpf 2007). Er is een band tussen een moeder en haar kinderen, vooral met zonen, die in de gemeenschap blijven. Een moeder hoog in de rangorde kan

<sup>4</sup> Geweld binnen en tussen chimpanseegroepen wordt besproken in hoofdstuk 6.2.

<sup>5</sup> Ter vergelijking: met dezelfde methode bestonden kleinschalige, patrilokale mensengemeenschappen 400 – 1000 jaar.

de positie van haar zoon bevorderen. Als het territorium groot is, verblijven de vrouwen in grotere groepjes en is het interval tussen geboortes korter (Williams e.a. 2004); voor vrouwen is het dus evolutionair gunstig om lid te zijn van een grote gemeenschap met een groot territorium. Bij chimpansees is de zorg voor de kinderen uitsluitend een vrouwenzaak. Er is voortdurend de dreiging dat hun baby's door mannetjes of vrouwtjes van de eigen soort gedood worden (hoofdstuk 6.2.).

### Seksueel gedrag bij chimpansees

Bij chimpansees zijn de mannen zo sterk, zo dominant en zo agressief dat zij vooral het voortplantingsgedrag bepalen. Als een vrouwtje ovuleert, toont ze dat duidelijk door extreem opgezwollen schaamlippen ('roze konten'). Er zijn drie opties voor de mannen.

- **Polygynie:** bezitterig. De alfa domineert de voortplanting. (1) Hetzij de alfa probeert alle ovulerende vrouwtjes voor zich te houden door de concurrentie weg te jagen (Stumpf en Boesch 2005, Boesch e.a. 2006). Daardoor verwekt de alfa de meeste kinderen. Als er slechts 2 vrouwen gelijktijdig in oestrus waren, behield de alfa deze voor zichzelf. Maar als er meer dan 2 vrouwen gelijktijdig in oestrus waren, kon de alfa deze niet meer monopoliseren; dan verwekten ook lager staande mannen kinderen. Tijdens zijn leiderschapsperiode verwekt de alfa-man 30% - 50% van de baby's (Constable e.a. 2001, Vigilant e.a. 2001, Boesch e.a. 2006, Wroblewski e.a. 2009). (2) Het komt ook voor dat de alfa tolerant is en zijn bondgenoten toegang tot de ovulerende vrouwtjes gunt (Duffy e.a. 2007). Als een chimpanseevrouw in haar meest vruchtbare periode is, heeft ze meestal een voorkeur voor de mannetjes die hoog in de hiërarchie staan (Muller e.a. 2006).
- **Promiscue.** De mannetjes paren bij iedere gelegenheid met een vrouwtje in oestrus. Als een populair vrouwtje in oestrus was, en als de alfa haar niet kan of niet wil monopoliseren, kan het gebeuren dat allerlei mannetjes om beurten met haar paren, een *sexual party* (Goodall 1986). De paringen zijn snel (7 - 8 sec). Tijdens de tijd van de hoogste vruchtbaarheid zijn vrouwtjes-chimpansees kieskeuriger: ze namen meer seksuele initiatieven naar sommige mannetjes, en verzetten zich meer tegen andere (Stumpf en Boesch 2005).
- **Monogame koppeltjes.** Een mannetje dat lager in de hiërarchie staat, probeert incidenteel een vrouwtje in oestrus te verleiden of te dwingen om met hem een tijdelijk 'koppeltje' (*consort*) te vormen. Zij gaan

naar de periferie van het territorium en leven daar teruggetrokken. Ook vrouwtjes kunnen initiatief nemen om gedurende enkele dagen een koppeltje te vormen met een lager-geplaatst mannetje van haar keuze (Pusey e.a. 1997, Stumpf en Boesch 2005). Deze koppeltjes zijn in principe seksueel exclusieve relaties. Ze duren 3 - 50 dagen. Ook binnen koppeltjes is er geweld van de man tegen de vrouw. Als er koppeltjes waren gevormd, leidden deze er vaak toe dat het betrokken mannetje inderdaad het vrouwtje bevrucht had (Goodall 1986). Dan ging het mannetje later zijn nageslacht beschermen.

Hoe vaak ieder van deze opties voorkomt, hangt af van de groepsgrootte, en de grootte en de begroeiing van het territorium. In Gombe werden veel baby's uit tijdelijke koppeltjes geboren, maar in Taï juist weinig (Goodall 1986, Boesch en Boesch-Achermann 2000). Bij chimpansees worden bijna alle baby's verwekt door mannen van de gemeenschap. Verkrachtingen komen voor bij chimpansees, maar zijn zeldzaam. Geweld van mannetjes-chimpansees tegen vrouwtjes-chimpansees komt voor, zowel in haar vruchtbare als haar onvruchtbare periode. Mannetjes die relatief gewelddadig zijn tegen vrouwtjes in hun onvruchtbare fase, paarden vaker met hen in de vruchtbare fase en verwekten meer nakomelingen (Feldblum e.a, 2014).

### Onze Sexy Nicht de bonobo

In veel opzichten lijkt het leven van bonobo's op het leven van chimpansees. Ook bonobo's leven in gemeenschappen met een territorium. Ook bonobo's brengen de dag door in *parties*. Ook bij bonobo's blijven de mannetjes hun leven lang in de groep bij hun moeder, terwijl de meisjes in de puberteit de groep verlaten en zich bij een andere groep aansluiten. Dan ontwikkelt ze eerst een relatie met een andere vrouw in de nieuwe gemeenschap (Stumpf 2007). Er is weinig competitie tussen de vrouwtjes. Het opvallendste verschil met de chimpansees is dat bij bonobo's coalities van vrouwtjes de baas zijn over afzonderlijke mannetjes, hoewel een individueel mannetje zwaarder en sterker is dan een vrouwtje. Ook bonobo's leven promiscue binnen de gemeenschap. Ze doen veel meer aan seks dan chimpansees, en wel in alle denkbare situaties, combinaties, standjes en variaties. De paringen zijn snel (12 - 15 sec). Bonobo-vrouwtjes hebben langere tijd de opgezwollen schaamlippen (14 - 20 dagen) dan hun vruchtbare periode duurt. Dat is een truc om langer aantrekkelijk te zijn. Bonobo's zijn minder vaak agressief dan chimpansees. Aanvankelijk be-

stond het beeld dat bonobo's veel seks bedreven, en niet agressief waren. Nu weten we beter: afhankelijk van de situatie kunnen bonobo-vrouwtjes agressief zijn. In een dreigende situatie beteugelen bonobovrouwtjes meestal het geweld van mannetjes door seks aan te bieden. Maar als dat niet lukt, kunnen ze gezamenlijk een mannetje behoorlijk te verwonden.

Waardoor kon deze situatie ontstaan? Waarschijnlijk leefde de gemeenschappelijke voorouder van chimpansees en bonobo's 6 Mya in patriarchale communes zoals de huidige chimpansees en veel andere apen. Het probleem voor de vrouwtjes was hoe hun baby's te beschermen tegen mannetjes die hun baby's bedreigden; dit hebben de bonobo-vrouwtjes op 2 manieren opgelost.

1. Bonobo-vrouwtjes paren met zeer veel mannetjes, zodat ieder mannetje de vader van iedere baby kan zijn; dat vermindert de kans op kindermoord.
2. Bovendien worden coalities gevormd door bonobo-vrouwtjes binnen de gemeenschap die door dispersie meestal niet-verwant zijn.

Daarmee slaagden ze erin hun nageslacht beter te beschermen. Bij bonobo's is kindermoord niet waargenomen (Furuichi e.a. 2011). In tegenstelling tot chimpansees vormen bonobo-vrouwtjes nauwelijks seksueel exclusieve koppeltjes met mannetje (Furuichi en Hashimoto 2002), zodat ze niet op één mannetje vertrouwen voor bescherming. Bij bonobo's is er wel een duidelijk alfa-mannetje, maar de hiërarchie voor de mannetjes onder hem is minder duidelijk. De meeste (> 80%) baby's waren door mannetjes uit de eigen gemeenschap verwekt, vooral door mannetjes hoog in de rangorde (Gerloff e.a. 1999). Verrassend genoeg, verwekten de alfa's bij bonobo's relatief meer kinderen dan bij chimpansees (Surbeck e.a. 2017); dit vergt verder onderzoek. Bij bonobo's zijn de mannetjes onderling minder agressief dan bij chimpansees. Bij bonobo's zijn er ongeveer evenveel mannetjes als vrouwtjes in een gemeenschap, dus bij bonobo's worden niet selectief mannetjes gedood, en bij chimpansees wel. De meeste verwondingen bij bonobomannetjes zijn het gevolg van stropers. Enkele bonobo's in het wild missen hun testes (de Waal en Lanting 1997), wat wijst op geweld tussen mannetjes. Immers bij chimpansees is het afbijten van de testes een frequent onderdeel van geweld tussen mannetjes (hoofdstuk 6.2.). In dierentuinen zijn de meeste verwondingen van bonobo-mannetjes veroorzaakt door de vrouwtjes (de Waal en Lanting 1997).

### 3.4. Polygyne harems (*one-male/multi-female* groepen)

Verscheidene primaten leven in polygyne harems, dat is in groepen van één man met meestal meer dan één vrouwtje, haar kinderen en soms nog enkele andere, half- of geheel volwassen mannetjes, (*one-male units*, OMU). Dit is bij verscheidene apensoorten het gebruikelijke patroon. Harems treffen we ook aan bij sommige meerkatten, franjeapen, neusapen en gorilla's. Bij dieren die in polygyne harems leven is het mannetje aanzienlijk groter dan het vrouwtje. Uit communes kunnen harems ontstaan als één alfa-man erin slaagt de andere mannen te verdrijven en de meeste vrouwtjes voor zich te houden. Dit is evolutionair voordelig voor deze alfa-man.

#### 3.4.1. Afzonderlijke harems

##### Hoelmans

Veel hoelmans (langoeren) leven in harems. Bij hoelmans is ontdekt dat na machtsovername de nieuwe man – als normaal patroon – zuigelingen doodt en bij de vrouwtjes eigen nakomelingen verwekt (hoofdstuk 6.2.). Sommige hoelmans leven in harems, en andere in communes. In een harem werden alle kinderen verwekt door de leidende man. In communes verwekte de alfa gemiddeld 57% van de nakomelingen, terwijl 21% verwekt was door mannen buiten de gemeenschap. De man in een harem heeft gemiddeld meer voortplantingssucces dan een alfa in een commune (gemiddeld 6,8 vs. 2,3 nakomelingen, Launhardt e.a. 2001).

##### Gorilla's

Gorilla's leven in polygyne harems, in groepen van 1 - 3 volwassen mannen met 3 - 12 volwassen vrouwen en hun kinderen. Jonge mannetjes-gorilla's hebben een zwarte rug, maar bij het opgroeien worden de haren wit ('zilverrug'). In een harem kan er meer dan één zilverrug mannetje zijn, maar altijd is één mannetje duidelijk de baas, die kortweg 'de zilverrug' genoemd wordt. De zilverrug is wel 1,5 tot 2 maal zo zwaar als de vrouwtjes. Vooral de zilverrug paart met de vrouwtjes, en de andere mannetjes minder of niet. Een gorilla-harem trekt rond en heeft geen territorium. Het is moeilijk om de rangorde tussen de volwassen vrouwtjes vast te stellen. Meestal is er weinig of geen voedselcompetitie tussen vrouwtjes, en zijn er zo weinig conflicten dat onderzoekers de rangorde onder de vrouwtjes niet kunnen bepalen. Toch lijkt een rangorde onder vrouwtjes lang stabiel te zijn (Robbins 2007). Net-volwassen vrouwtjes verlaten de groep en

voegen zich bij een solitair mannetje of bij een andere groep. De meeste opgroeiende mannetjes verlaten de groep; zij leven hetzij alleen, of in een mannetjesgroepje, of trekken een tijd met een vrouwtje op. Bij gorilla's komt kindermoord voor: hetzij bij confrontatie tussen groepen of bij de machtswisseling binnen een groep (Fossey 1983). De zilverrug biedt enige bescherming tegen kindermoord. De zilverrug in een bestaande harem staat niet toe dat een mannetje zich bij hun groep aansluit. Incidenteel binden zilverruggen vrouwtjes uit een andere harem aan zich. Ernstige gevechten tussen zilverruggen komen voor, maar zijn relatief zeldzaam.

### 3.4.2. Gemeenschappen van harems

Als er contacten tussen afzonderlijke harems zijn, ontstaat een complexere gemeenschap, een *multilevel society* (Qi e.a. 2017).

#### Gouden stompneusapen

Gouden stompneusapen leven in grote gemeenschappen in China; iedere gemeenschap bestaat uit enkele harems. Bij de puberteit verlaten de jong-volwassen mannetjes en vrouwtjes de harem van hun geboorte. Binnen een harem zijn de vrouwtjes onderling verwant, zoals bleek uit DNA-testen (inteeltcoëfficiënt 0,0375, d.i. meer verwant dan achterneef/-achternicht). Soms migreerden vrouwtjes naar een harem waarin al vrouwelijke verwanten waren (Guo e.a. 2015).

#### Mantelbavianen

De sociale structuur is het meest complex bij mantelbavianen. De meeste mantelbavianen leven in harems van één volwassen mannetje met 1 - 10 volwassen vrouwtjes en hun kinderen. In een harem paart alleen de volwassen man; er is nauwelijks sperma-competitie. Deze harems zijn jarenlang stabiel, al komen migraties van de vrouwtjes voor (Kummer 1968). Verscheidene harems en alleenstaande mannetjes vormen een 'troep' (Kummer noemde dit een '*band*'). Een troep is een stabiele sociale eenheid: leden van een troep foerageren gezamenlijk, ze hebben bijna uitsluitend contacten met leden van de eigen troep, en ze slapen bij elkaar. Binnen een troep kunnen enkele harems een kleinere sub-eenheid vormen, een '*clan*'; de leden van een *clan* zijn waarschijnlijk nauw verwant. Bij mantelbavianen komen machtswisselingen minder vaak voor dan bij andere harems. Doordat ze in troepen leven, kunnen ze binnendringende mannetjes beter weerstaan. Verscheidene troepen kunnen tezamen een kudde vormen met honderden individuen ('*multitroup aggregation*', Kummer

noemde dit een '*troup*'). De harems en de troepen zijn wel sociale eenheden, in tegenstelling tot de kuddes. Een gelijkaardige structuur vinden we bij bruine of sfinxbavianen (Fischer e.a. 2017).

### 3.5. Monogamie (man/vrouw-koppels)

Sommige primatensoorten leven vooral monogaam. Monogame verbanden kunnen ontstaan uit communes of uit harems. Bij bavianen en makaken komen vriendschappen voor, die zouden kunnen evolueren tot monogame paartjes. Bij chimpansees komen koppeltjes voor; als beide partners langere tijd bij elkaar blijven, kan een relatie ontstaan die op monogamie lijkt. Bij de meeste monogame soorten komt ook overspel voor.

#### Monogame Amerikaans aapjes

In twee lijnen van Zuid-Amerikaanse aapjes zijn man/vrouw-koppels het dominante patroon geworden: bij de dwergaapjes en de pluimstaartapen. Gezien de stamboom van de primaten (figuur 3, Shultz e.a. 2011) is in deze lijnen monogamie 10 – 20 miljoen jaar geleden ontstaan. Als een paartje eenmaal gevormd is, blijven de partners vele jaren bij elkaar (Robinson e.a. 1987).

#### De monogame gibbons

Gibbons zijn de kleinste mensapen. Alle 12 gibbonsoorten leven monogaam. Er zijn meestal hechte kerngezinnen van een mannetje en een vrouwtje met 2 - 3 opgroeiende kinderen. Paartjes van de meeste gibbonsoorten zingen luide duetten; het evolutionaire voordeel van deze duetten is nog onduidelijk (Geissmann 1999, Clarke e.a. 2006). Gezien de stamboom van de primaten (figuur 3, Shultz e.a. 2011) is bij gibbons monogamie zo'n 10 miljoen jaar geleden ontstaan. Afwijkingen van het monogame patroon zijn waargenomen (Bartlett 2007). In ongeveer 10% van de gevallen, bestaat de groep uit 3 volwassen individuen, die wellicht allen aan de voortplanting deelnemen. Het komt voor dat een individu zijn partner verlaat. Ongeveer 9% van de copulaties betreft overspel. Overigens is het nog onduidelijk waardoor monogamie bij gibbons ontstaan is. De verspreiding van het voedsel, bescherming tegen roofdieren of tegen kindermoord, en de zorg voor de jongen spelen wellicht een rol (Leighton 1987, Reichard 2003, Bartlett 2007). Gibbonpaartjes leven onderling meestal vreedzaam. Vaak zijn er zo weinig conflicten dat onderzoekers niet kunnen bepalen of het mannetjes of het vrouwtje dominant is, of misschien zijn ze wel echt gelijk. Bij gibbons is geen kindermoord beschreven. Als de

zoons en dochters geslachtsrijp worden, zijn er verscheidene opties: (1) ze worden uit het territorium verjaagd door de ouder van hetzelfde geslacht, (2) ze verwerven een naburig territorium, vaak met hulp van hun ouders, (3) ze vertrekken en gaan zwerven, (4) of ze blijven langere tijd bij hun gezin (Tilson 1981, Bartlett 2007).

### 3.6. Algemene principes van voortplanting bij primaten

Hier bespreek ik kort de algemene principes van de voortplanting bij apen en mensapen. Inceest en incest bij mensen en andere dieren is het onderwerp van hoofdstuk 5.2.

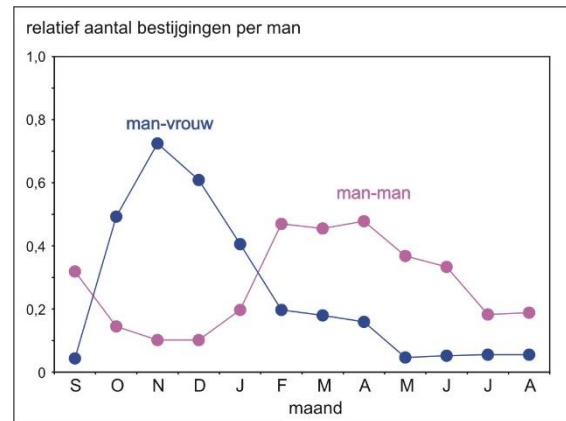
#### Seks als sociaal gedrag

Bij de meeste soorten zoogdieren komen paringen uitsluitend voor tijdens de vruchtbare periode van de vrouwtjes; vaak zijn paringen op andere tijden onmogelijk. Dat geldt niet voor primaten. Vrouwtjes apen hebben weliswaar vruchtbaarheidscycli, maar laten ook paringen toe buiten die periodes. Soms gebruiken vrouwtjes seks om steun van de alfa-man voor zich te winnen (de Waal e.a. 1976).

Seksueel gedrag heeft gevolgen voor de voortplanting, en voor de sociale relaties. Vooral bonobo-vrouwtjes gebruiken seks in allerlei sociale situaties. Dat geldt ook voor homoseksueel gedrag. Bij volwassen Japanse makaken waren er in de voortplantingstijd vooral man/vrouw-bestijgingen, maar daarbuiten meer man/man-bestijgingen dan man/vrouw-bestijgingen (figuur 4, Hanby 1972).

#### Vriendschap en vaderzorg

Bij sommige soorten ontstaat een paarband tussen sekspartners (Brumbaugh en Fraley 2006). Een paarband is 'een min of meer duurzame verbintenis tussen man en vrouw die langer duurt dan de copulatie tot nadat het nageslacht geboren is.' (Dit is identiek aan de definitie van 'huwelijk' door Westermarck 1891, p. 21 - 22). Daarnaast vertonen mannetjes en vrouwtjes bij makaken en bavianen gedrag dat we bij mensen 'vriendschap' noemen (hoofdstuk 4.3.). "Positieve associaties tussen volwassen mannen en vrouwen kunnen ook ontstaan buiten de voortplantingstijd. Zulke 'vriendschappen' blijken als beide partners veel bij elkaar zitten en elkaar veel vlooien." (Thierry 2007, p. 233). Kort na de bevalling gaan bavianenvrouwtjes vaak een 'vriendschap' aan met een volwassen, niet-verwant mannetje met wie ze rond de conceptie gepaard heeft. Het mannetje steunt het vrouwtje bij conflicten en hij verdedigt haar en haar kind (Palombit 2010). Als het vrouwtje later weer



Figuur 4. Vrouw-man en man-man bestijgingen bij Japanse makaken (gegevens van Hanby 1972).

vruchtbaar wordt, paart zij relatief vaak met 'haar vriend'. Bij makaken, bavianen en chimpansees komen koppeltjes voor tijdens de periode van de hoogste vruchtbaarheid van het vrouwtje.

Vaderzorg is gebruikelijk bij monogame soorten, maar ook bij veel andere apen soorten komt vaderzorg voor, onder andere het vlooien, het dragen van jongen bij migraties en het verdedigen van de nakomelingen (Buchan e.a. 2003, Brumbaugh en Fraley 2006).

#### Spermacompetitie

Bij sommige soorten primaten paren de vrouwtjes met één of weinig mannetjes: bij voorbeeld de monogame gibbons of de polygyne gorilla's. Er zijn ook soorten, zoals de chimpansee en bonobo, waarbij de vrouwtjes normaal met veel mannetjes uit hun gemeenschap paren (polyandrie). Ook solitaire vrouwtjes kunnen met verscheidene mannetjes paren. Ieder individueel mannetje heeft er evolutionair voordeel bij dat een eicel bevrucht wordt door zijn sperma en niet door het sperma van de ander. Dan is bij promiscue soorten niet alleen concurrentie tussen mannetjes bij de partnerkeuze, maar ook tijdens en na de paring: spermacompetitie. Bij primaten zijn de volgende methodes relevant:

1. de hoeveelheid sperma en het aantal spermacellen,
2. de kwaliteit van het sperma,
3. een paringsplug – bij sommige soorten klontert het sperma na enige tijd samen tot een prop in de vorm van de baarmoedermond en de wanden van de vagina, waardoor het eigen sperma vastgehouden wordt, en andermans sperma tegengehouden (Dixson 1998, p. 237);
4. de frequentie van het copuleren en ejaculeren.

Promiscue soorten vertonen sterke sperma-competitie. De mannetjes produceren veel sperma, zij copuleren en ejaculeren vaak, hun sperma vormt een paringsplug, en hun sperma blijft langer vitaal.

### **De biologische belangen van mannen en vrouwen**

Bij primaten hebben mannetjes en vrouwtjes verschillende biologische belangen (Van Hoof en Van Schaik 1992).

**Mannetjes** kunnen hun voortplantingssucces vergroten door met veel vrouwtjes te paren, bij voorkeur in haar meest vruchtbare periode. Voor een mannetje zijn het belangrijkste: voldoende toegang tot vruchtbare vrouwtjes en ook nog voldoende goed voedsel voor zichzelf. Ook veiligheid voor zichzelf en zijn eigen nakomelingen is belangrijk.

**Vrouwtjes** kunnen het aantal geboortes niet vergroten door met veel mannetjes te paren. Voor een vrouwtje zijn het belangrijkste: voldoende goed voedsel voor zichzelf en haar kinderen, en veiligheid voor zichzelf en haar kinderen. Bij veiligheid moeten we niet alleen aan roofdieren denken, maar ook aan mannetjes of vrouwtjes van de eigen soort die kindermoord plegen. Vrouwtjes kunnen de overlevingskansen van hun kinderen vergroten door (1) krachtige mannetjes als bondgenoot/echtgenoot te kiezen, (2) verwarring te scheppen over het vaderschap door met veel mannetjes te paren – voor het overleven van de nakomelingen kan dit wel nuttig zijn, of (3) door coalities met andere vrouwtjes te vormen. Voor een vrouwtje is een geschikte seksuele partner tijdens haar vruchtbare periode ook belangrijk, maar daarvoor zijn er genoeg willige mannetjes.

Bij **monogame soorten** is het een biologisch belang voor mannetjes en vrouwtjes om hun partner voor zich alleen te behouden, als deze tenminste vruchtbaar is.

### **Ovulatie-signalering en vorming van koppeltjes**

Bij sommige apensoorten etaleren de vrouwtjes hun vruchtbare periode. Rond de ovulatie zwellen de schaamlippen: dat zijn de grote roze konten die men in dierentuinen bij chimpansees en bavianen kan zien. Bij chimpansees duurt deze periode 10 dagen, en bij bonobo's 14 – 20 dagen (Nishida en Hiraiwa-Hasegawa 1987). Bij soorten waarbij de vrouwtjes geen speciale signalen hebben voor de ovulatie spreekt men van verborgen ovulatie, maar dat is een rare term, omdat de afwezigheid van speciale ovulatie-signalen de oorspronkelijke toestand is. Ovulatie-signalering is in de evolutie in verscheidene niet-verwante

groepen apen ontstaan (Dixson 1998, p. 213, Brumbaugh en Fraley 2006, p. 83). Als een vrouwtje 'te koop loopt' met haar vruchtbare periode, is de kans groot dat een mannetje hoog in de hiërarchie enige tijd een koppeltje met haar vormt en als enige met haar paart. Vooral de mannetjes hoog in de rangorde slagen erin een vruchtbaar vrouwtje te monopoliseren en concurrenten weg te jagen - met of zonder haar medewerking.

### **Afgedwongen seks**

Afgedwongen seks (verkrachting) is bij de meeste primatensoorten zeldzaam. Bij de meeste soorten slagen de vrouwtjes erin opdringende mannetjes af te weren (Dixson 1998, p. 66 - 67). Alleen bij de orang-oetang zijn afgedwongen paringen frequent (zie boven). Bij de chimpansee en de mens is verkrachting zeldzamer; bij de bonobo is het niet waargenomen.

## **4. Voortplanting bij mensen**

De drie voortplantingsopties van chimpansees komen ook bij mensen voor: monogamie, polygynie en promiscuïteit. Alleen zijn bij mensen koppeltjes (monogamie<sup>6</sup>) frequenter en duren deze langer (figuur 5).

### **4.1. Varianten tussen verschillende volken**

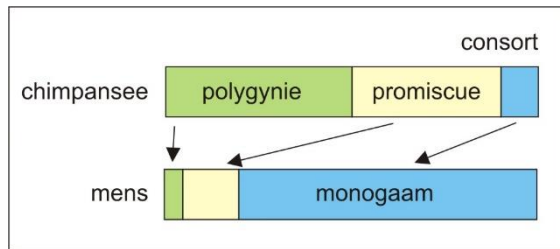
#### **4.1.1. Het overwegend monogame patroon**

##### **Jagers/verzamelaars**

Bij alle volken wordt het voortplantingsgedrag beïnvloed door culturele voorschriften. Men vermoedt dat de situatie bij jagers/verzamelaars het meest lijkt op het patroon bij de eerste mensen. Steeds was duidelijk welke mannen en welke vrouwen 'bij elkaar horen', ofwel er was een koppel dat door het volk wordt erkend. Bij gemeenschappen van jagers/verzamelaars komt het voor dat de leider meer dan één vrouw heeft, maar in het algemeen komt weinig polygynie voor (Walker e.a. 2011). Bij de meeste jager/verzamelaarsvolken werden de huwelijken gearrangeerd door de ouders of door de gemeenschap (Walker e.a. 2011).

<sup>6</sup> Sommige mensen gebruiken het woord 'monogaam' als synoniem voor 'trouw'. Dat is ongelukkig. Er kan pas sprake zijn van overspel als er een (impliciete) afspraak voor seksuele exclusiviteit is (Reichard 2003). Een paarband (bij monogamie of polygynie) is juist een voorwaarde voor ontrouw.



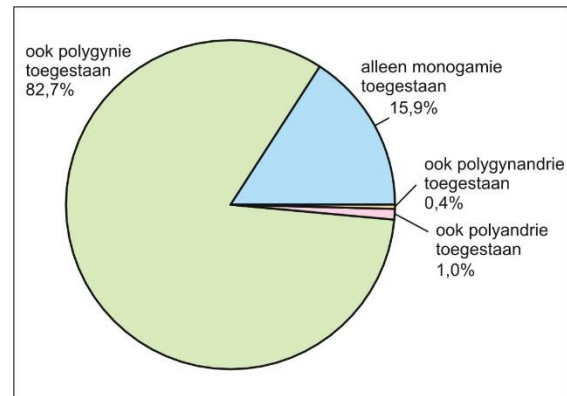


Figuur 5. Verschuiving van de voortplantingspatronen van mannen bij chimpansees (wat vermoedelijk het oorspronkelijke patroon was) naar het patroon bij mensen.

### Erkende relaties bij allerlei volken

De mens is een monogame diersoort, juist zoals gibbons en de meeste vogels. Dit is een feitelijke en geen morele constatering. Overal ter wereld leeft 60% - 90% van de volwassenen in gezinnen van één man en één vrouw met hun kinderen (Ford en Beach 1951, p. 122, Murdock 1967, Eibl-Eibesfeldt 1989, Fisher 1995, 2006). Bovendien wordt ongeveer 95% van de kinderen door de officiële vader verwekt (zie onder). Voor individuen in allerlei culturen is het man/vrouw-koppel de meest voorkomende variant, hoewel in slechts in 16% van de culturen monogamie dwingend wordt opgelegd (figuur 6). Verreweg de meeste (83%) gemeenschappen staan polygynie<sup>7</sup> toe. Maar alleen leiders, rijke mannen en goede jagers kunnen zich meer dan één vrouw permitteren. Als er in een samenleving meer vrouwen dan mannen zijn (bijvoorbeeld doordat mannen gesneuveld zijn), is polygynie frequenter – en in het belang van vrouwen en van de dominante mannen. Culturen met polyandrie zijn zeldzamer: in weinig culturen mag een vrouw meer dan één man hebben, en dan zijn de echtgenoten vaak broers. Bij twee volken waren alle voortplantingsverbanden toegestaan. Bij de Kaingang in het Amazonegebied waren de seksrelaties bekend in de groep. Bij de Kaingang leefde 60% van de stamleden in een paar van één man en één vrouw (figuur 7). Verder leefde 18% in een polygyn verband, 14% polyandrien en 8% polygynandrien (Ford en Beach 1951). De uiteindelijke voortplantingsverbanden bij de Kaingang zijn het resultaat van de belangen en mogelijkheden van vrouwen en mannen. De Kaingang leefden vaker in man/vrouw-koppels dan de heggemussen in Engeland (figuur 7).

<sup>7</sup> In het dagelijkse spraakgebruik noemt men polygynie (veelwijverij) meestal polygamie, omdat men de andere variant van polygamie, openlijke polyandrie (veelmannerij), te onwaarschijnlijk vindt.



Figuur 6. Toegestane huwelijksverbanden bij allerlei volken (gegevens van Ford en Beach 1951).

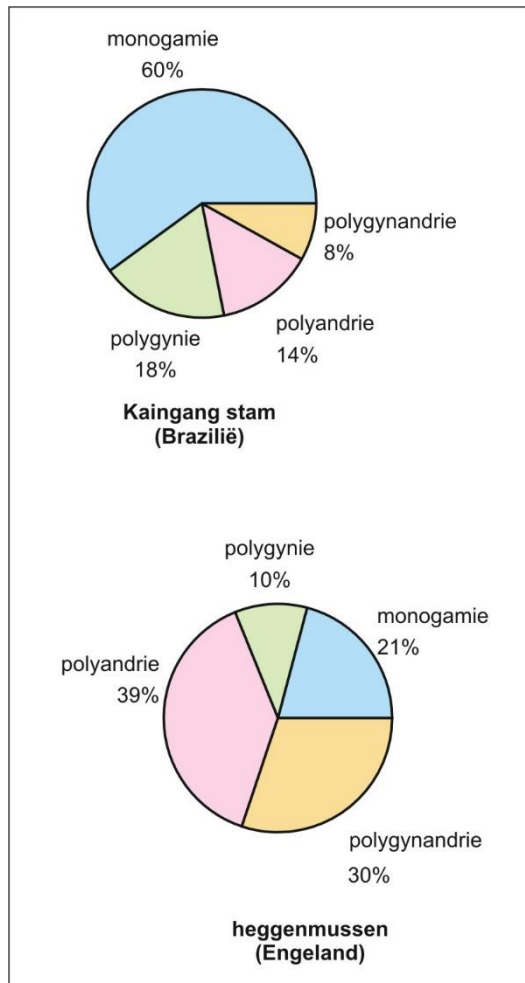
Bij de Mosuo in Zuidwest-China waren er geen erkende paarrelaties, maar de vrouwen mochten seks hebben met wie ze wilden, maar uitsluitend met stamgenoten (zie tekstkader "Het Mosuo-volk").

### Gearrangeerde huwelijken

In veel samenlevingen spelen de ouders een rol in de partnerkeuze van hun zoons en dochters. In sommige culturen bepalen uitsluitend de ouders wie met wie trouwt: de bruiloft is dan vaak de eerste keer dat de echtelieden elkaar zien. In andere culturen kennen bruid en bruidegom elkaar al, en wordt met hun voorkeur rekening gehouden. In veel culturen met gearrangeerde huwelijken gaat men ervan uit dat 'de liefde wel zal komen'. Een 27-jarige Mormoonse vrouw zei na 10 jaar huwelijk: "Tijdens de eerste drie jaren van mijn huwelijk vond ik mijn man niet eens aardig, maar nu kan ik zeggen dat ik echt van hem houd." (Jankowiak en Allen 1995, p. 283). Dat lukt niet altijd. In Japan werden de echtelieden door de ouders gekozen, maar als het echt niet klikte, was dubbele zelfmoord van beide echtelieden de uitweg (*shinjū*). In sommige culturen met gearrangeerde huwelijken mag de man later met een extra vrouw van de eigen keuze trouwen (polygynie). Dat geeft vaak spanningen tussen de vrouwen.

### Seriële monogamie is het westerse patroon

In Nederland leeft 80% van de volwassenen in hetero- of homoseksuele paren. Dat wil zeggen: ze hebben één partner van het andere of hetzelfde geslacht; hun sociale omgeving weet 'wie-bij-wie hoort', ze signaleren aan de buitenwereld dat ze bij elkaar horen (hand-in-hand lopen in het openbaar, trouwen, ringen),



Figuur 7. Voortplantingsverbanden bij de Kaingang (gegevens van Ford en Beach 1951) en bij heggenmussen (gegevens van Davies 1986).

en ze delen hun territorium (huis). Ze maken vaak bij de overheid bekend dat ze een relatie hebben, en dat gaat gepaard met rechten en plichten. In de 'vrije' westerse landen is het monogame huwelijk de enige toegestane huwelijksvorm. In 2001 is een man in Utah (USA) tot gevangenisstraf veroordeeld wegens veelwijverij.

Soms ontstaan er problemen tussen de partners. Dan is scheiding vaak het gevolg, hoewel de samenleving en de kerken echtscheiding ontmoedigen. Na een scheiding vormen beide ex-echtgenoten meestal weer nieuwe één-man-één-vrouw-koppels: d.i. seriële monogamie.

#### 4.1.2. Polygynie

In sommige situaties kunnen mannen meer dan één vrouw 'hebben'. Ik noem enkele situaties.

- In het klassieke Rome gold officieel monogamie: Romeinse mannen mochten met slechts één vrouw getrouwd zijn. Maar seks met maîtresses en slavinnen was geaccepteerd, en het werd door de keizers op grote schaal bedreven (Betzig 2010).
- Binnen de Islam mogen gelovige mannen maximaal 4 vrouwen hebben, terwijl gelovige vrouwen slechts één man mogen hebben.
- Bij de meeste volken is polygynie toegestaan, maar toch kunnen alleen de 'beste' mannen zich meer dan een vrouw permitteren: stamhoofden, grote jagers e.d. (zie onder).
- Machtige heersers nemen vaak tientallen of honderden vrouwen. De sultans hadden tientallen of honderden vrouwen. Volgens de Joodse Tenach (het Christelijke Oude Testament) had koning Salomon 700 vrouwen en 300 concubines (1 Koningen 11: 1-3), maar dat lijkt een overschatting.
- De Tiwi is een volk op de eilanden ten noorden van Australië (Hewett e.a. 1988). Zij vormen een gerontocratie waarbij de groep van oude mannen de macht heeft. Hun systeem schrijft voor dat alle vrouwen getrouwd moeten zijn, maar niet dat alle mannen getrouwd moeten zijn. De oude mannen bepalen met wie de jonge vrouwen trouwen, en dat is dus met de oude mannen, die daarmee zeer veel vrouwen kunnen hebben. Jonge mannen hebben dus geen partner. Waarom komen de jonge mannen niet collectief in opstand tegen dit systeem? De jonge mannen hebben zeer langdurige initiatieriten van de leeftijd van 14 jaar tot ongeveer 25 jaar; die tijd leven ze grotendeels in afzondering in het oerwoud. Waarom komen de jonge vrouwen niet collectief in opstand tegen dit systeem? Maar opstand door jonge vrouwen is lastig, want door het systeem van initiatie zijn de mannen van 14 – 25 jaar voor de jonge vrouwen onzichtbaar.
- Uit DNA-onderzoek bleek dat 16 miljoen mannen in het gebied van het Mongoolse Rijk afstammen van één man die ongeveer 1000 jaar geleden geleefd heeft. Dzijngis Khan of zijn directe voorvaders zijn hiervoor de beste kandidaat (Zerjal 2003). Ook de stichters van de Ierse Uí Néill dynastie en van de Chinese Manchu dynastie hebben onevenredig veel traceerbare nakomelingen nagelaten (Batini en Jobling 2017).
- De Dogon is een volk in Mali (W.-Afrika). Bij hen is polygynie toegestaan: de feitelijke voortplantingsverbanden zijn monogamie en polygynie. Het voortplantingssucces is gemeten bij de Dogon als het aantal kin-

deren dat minstens 10 jaar oud werd. Mannen hadden het meeste succes als ze meerdere vrouwen hadden, en vrouwen hadden het meeste succes bij monogamie (Strassmann 2003).

#### 4.1.3. Promiscuïteit – overspel

##### Promiscuïteit

Echte promiscuïteit komt in enkele varianten voor.

- In verscheidene communes geldt de afspraak van vrije seks, waarbij het vormen van paartjes of vaak seks hebben met dezelfde partner ontmoedigd wordt. Seksuele contacten horen 'one-night-stands' te blijven en geen relaties te worden.
- Sommige mensen zonder vaste relatie hebben seks met wisselende partners zonder verder een relatie met hen op te bouwen. Vooral beroemde personen, zoals vorsten en pop-musici, hebben hiervoor de mogelijkheden.
- Bij homoseksuele mannen komt veel promiscuïteit voor (Symons 1980).

##### Overspel

In alle culturen leven de meeste volwassenen in monogame verbanden die door de omgeving erkend worden. Maar: *"Het blijkt dat er zowel bij mannen als bij vrouwen een sterke neiging bestaat om andere sekspartners te zoeken. Dat gebeurt zelfs in samenlevingen waar dergelijke relaties als overspel worden beschouwd en zwaar bestraft."* (Ford en Beach 1951, p. 123-124). Seks en relaties – voor, naast en in plaats van het huwelijk - komen in alle samenlevingen voor. Maar samenlevingen oordelen heel verschillend over buitenechtelijke seks (Ford en Beach 1951, p. 111 - 116). De 'dubbele standaard' dat overspel van mannen eerder getolereerd wordt dan overspel van vrouwen, komt in veel culturen voor (Buss 2000). Sommige samenlevingen straffen overspel niet of mild; of men beschouwt overspel als een zaak van uitsluitend de betrokkenen. In andere culturen staat een zware straf op overspel. In veel Islamitische landen riskeren mannen en vooral vrouwen hun leven door seks buiten het huwelijk.

In de evolutie is strikte trouw riskant: je kunt immers een onvruchtbare partner treffen, of een partner met erfelijke ziektes, en strikte trouw sluit andere opties voor voortplanten uit. Daar staat tegenover dat overspel risico's met zich meebrengt: voor geslachtsziekten en voor geweld in relaties, inclusief doodslag (Buss 2000). Seksuele perikelen zijn een van de belangrijkste redenen voor doodslag bij de mens (Daly en Wilson 1988, 1996). *"Er zijn dus goe-*

*de biologische redenen om overspel te plegen, en goede redenen om het stiekem te doen"* (Van Dongen 1986). Naar schatting pleegt 15% - 50% van de gehuwden wel eens overspel (Buss 2000, Fisher 2006).

Gemiddeld bleek 5% van de kinderen niet verwekt te zijn door de echtgenoot van de moeder ('vaderlijke discrepantie'); dit cijfer varieert van 0,8% - 30%. Als mannen veel vertrouwen in hun vaderschap hadden, was 1,9% van de kinderen niettemin door een ander verwekt. Als mannen toch al twijfelden aan hun vaderschap, was bij 30% van de kinderen die twijfel terecht (Bellis e.a. 2005, Anderson 2006, overzicht van 35 publicaties vooral uit westerse landen).

#### 4.2. DNA aanwijzingen voor relatieve monogamie

Op basis van overeenkomst in het DNA kan men de afstammingsgeschiedenis bestuderen voor individuele mensen en volken (hoofdstuk 2.2.). Bij de Yoruba uit West-Afrika was er per man met nageslacht 1,4 vrouw met nageslacht; in Europa was dit cijfer 1,3 en in Oost-Azië 1,1; in West-Afrika was de meeste polygynie (of overspel), en in Oost-Azië de minste (Labuda e.a. 2010). Op basis van de diversiteit in het Y-chromosoom concludeerden Dupanloup e.a. (2003) dat er in de evolutie van de mens 'pas recent' een verandering van overwegend polygynie naar overwegend monogamie plaatsgevonden heeft. Ze zijn niet expliciet wat ze bedoelen met 'recent', maar uit hun discussie volgt dat ze denken dat die 'recente overgang' tijdens de laatste 10 – 20 kya plaatsvond, gekoppeld aan culturele veranderingen. Ik heb hieronder echter verscheidene erfelijke\*<sup>8</sup> lichamelijke en psychische aanpassingen aan monogamie beschreven, maar er zijn veel generaties nodig om die aanpassingen in de genen vast te leggen. Ik schat dat monogamie tussen 1,8 en 0,4 Mya ontstaan is in de lijn van de mensen, samen met het ontstaan van taal (hoofdstuk 7.2.).

<sup>8</sup> In dit boek noem ik een eigenschap 'erfelijk' wanneer dit door expliciet erfelijkheidsonderzoek is aangetoond, en erfelijk\* (met een sterretje) als er indirecte aanwijzingen zijn voor een bijdrage van erfelijkheid, maar geen expliciet erfelijkheidsonderzoek (zie hoofdstuk 3.1.).

### 4.3. Lichamelijke aanpassingen aan monogamie bij de mensen

#### Lichamelijke verschillen tussen chimpansee en mens

Sinds 6 miljoen jaar is de evolutie van de mens en de chimpansee/bonobo gescheiden. In die tijd is de mens uiterlijk veranderd. Het lichaamsgewicht is met een factor 2 toegenomen en het hersengewicht met een factor 3. In die tijd zijn we rechtop gaan lopen en hebben we onze vacht grotendeels verloren.

#### De grootte van mannen en vrouwen

Bij de mens is de man gemiddeld 8% zwaarder dan de vrouw (seksueel; dimorfisme 1,08, Gaulin en Boster 1985). Bij een polygyne soort zoals de gorilla is fysieke kracht (en dus lichaamsgewicht) belangrijk om een harem te verwerven en te behouden. Bij deze soorten is er een sterke selectiedruk ten gunste van fysieke kracht van het mannetje; dus er komen sterke, grote mannen. Een dergelijke selectiedruk is er niet voor de vrouwtjes; dus de vrouwtjes worden niet extra groot. Dit is een algemeen patroon bij polygyne soorten: dat het mannetje groter is dan het vrouwtje (gorilla's, bizonen, leeuwen, zee-olifanten, hanen). Bij gorilla's is het seksueel dimorfisme 1,8, en bij chimpansees 1,25. Bij de monogame gibbons zijn de mannetjes en vrouwtjes even zwaar: Ook dit is een algemeen patroon bij monogame soorten, zowel bij apen als bij vogels. Bij de mens zijn mannen iets groter dan vrouwen, maar de verschillen zijn klein voor een mens-aap. Tussen volken varieert het seksueel dimorfisme tussen 1,04 en 1,1, maar dit correleert niet met het dominante voortplantingssysteem van die volken (Gaulin en Boster 1992).

#### De penis

Desmond Morris (1967) meende dat de mens de grootste penis van de mensapen heeft. Orang-oetangs en gorilla's hebben inderdaad kleine pikkes: in erectie respectievelijk 4 en 3 cm (Short 1979). Maar de penissen van chimps, bonobo's en mensen zijn in erectie gemiddeld ongeveer 15 cm lang (Dixson en Mundy 1994, Mondaini e.a. 2002). De gemiddelde vaginalengte is bij de mens 11 cm, maar bij chimpansees door de seksuele zwelling wel 17 cm (Dixson 1998). Er is wel een verschil in penisvorm. De penis van de mens is over zijn hele lengte gemiddeld 4 cm dik, terwijl de penissen van chimpansees en bonobo's dunner zijn en spits toelopen (verg. afbeeldingen in Dixson en Mundy 1994, en De Waal en Lanjing 1997). De dikke penis van de mens is waarschijnlijk een product van seksuele selec-

tie: de grote penis maakt indruk en is voor de vrouw aangenamer bij de paring<sup>9</sup>.

#### Copulatieduur en ejaculatie-frequentie

Er zijn grote verschillen in de copulatieduur tussen mensen en hun naaste verwanten. Bij de chimpansee duren de copulaties gemiddeld 7 – 8 sec, en bij de bonobo, 12 – 15 sec (Nishida en Hiraiwa-Hasegawa 1987). Bij mensen duren copulaties veel langer. De gemiddelde tijd tussen het moment dat de penis in de vagina kwam tot het moment van ejaculatie (gemeeten door de vrouw met een stopwatch), is 5 – 10 minuten (Waldinger e.a. 2005, Giuliano e.a. 2008), maar er is grote variatie: van minder dan 1 minuut tot langer dan 20 minuten (de standaard deviatie is even groot als het gemiddelde). Bij een ejaculatielijktijd van minder dan 1 of 2 minuten spreekt men van 'prematu- re ejaculatie'; dat is voor veel vrouwen onbevredigend. Een ejaculatielijktijd van meer dan 20 minuten kan overgaan in een ejaculatiestoornis. Vergeleken met chimpansees en bonobo's heeft de mens een lange ejaculatielatentie. Dat is in overeenstemming met een monogaam voortplantingspatroon, waarbij man en vrouw tijd en privacy hebben, en waarbij wederzijdse bevrediging wordt nagestreefd. De lange ejaculatielatentie van de mens is een lichamelijke aanpassing aan een monogaam leven. Helaas heb ik nog geen onderzoek gezien naar erfelijke invloeden op de ejaculatielatentie. Ook in de copulatie/ejaculatie-frequenties zijn er grote verschillen tussen mensen en mensapen: ongeveer 0,5 maal per dag bij de mens (afhankelijk van de duur van de relatie), 0,1 maal per dag bij de gibbon, 8 maal per dag bij de gorilla en 5 tot meer dan 10 maal per dag bij de chimpansee en de bonobo (Dixson 1998). Ook dat is in overeenstemming met monogamie bij gibbons en mensen.

#### Geringe spermacompetitie

Als vrouwen promiscue zijn, ontstaat er bij mannen selectiedruk voor spermacompetitie. Bij chimpansees en bonobo's paren de vrouwtjes met veel verschillende mannetjes. Bij deze soorten is er sterke spermacompetitie: de mannetjes hebben grote zaadballen (150 g, bij de mens 40 – 50 g) en laten bij de paring een paringsplug achter in de vagina. De mannetjes van gibbons, orang-oetangs, gorilla's en mensen hebben relatief kleine teelballen: bij deze soorten is er weinig spermacompetitie. De spermacellen van de chimpansee zijn beter uitgerust voor overleven en competitie dan de

<sup>9</sup> Er is geen markt voor dildo's met de afmetingen van een bonobo-penis in erectie, ondanks de reputatie van de bonobo als vrouwvriendelijke, zeer seksuele mens-aap.



Figuur 8. Verschillen tussen chimpansees en mensen in de voorkeuren van mannen. De billen bij vrouwtjeschimpansees in ovulatie en bij een vrouw van de mens (beeld van Bea Stienstra).

spermacellen van de mens (Anderson e.a. 2007). Dit alles is in overeenstemming met het beeld dat bij de mens de gemiddelde vrouw in de vrij recente evolutionaire geschiedenis (zeg: de laatste miljoen jaar) betrekkelijk weinig ontrouw geweest is. Bij de mens waren de meeste vrouwen zo weinig ontrouw, dat de selectiedruk voor spermacompetitie kon verdwijnen. Al is er wel enige ‘vaderlijke discrepantie’ gemeld (zie boven). Een overblijfsel van spermacompetitie is de intense seks die een man met zijn vrouw heeft, als hij weet of vermoedt dat zij zojuist overspelig is geweest (Buss 2000, p. 216).

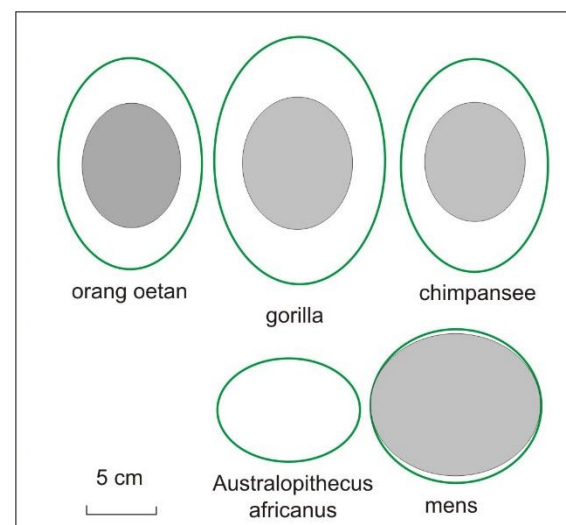
### Ovulatiesignalering

Bij chimpansees en bonobo's heeft het vrouwtje opvallende signalen voor haar ovulatie: enorm opgezwollen roze schaamlippen (figuur 8). Mannetjes van deze soorten worden aangetrokken door deze roze konten. De mannetjes hoog in de rangorde behouden deze vrouwtjes voor zich alleen. En mannetjes lager in de rangorde proberen seksueel exclusieve koppeltjes met zulke vrouwtjes te vormen. Bij gibbons, orang-oetangs, gorilla's en mensen lopen de vrouwtjes niet te koop met hun vruchtbaarheid. Bij de voorouder van de mensapen waren er geen opvallende signalen voor de ovulatie. De voorouder van de chimpansee en bonobo heeft wel opvallende ovulatiesignalen ontwikkeld. Jong-volwassen vrouwtjes van chimpansees en bonobo's konden zich gemakkelijker bij een nieuwe groep aansluiten door bijzonder aantrekkelijk te zijn met hun roze kont. Voor de voormoeder van de

mens was het belangrijk om continu aantrekkelijk te zijn zodat ze de man langdurig aan zich bond; ook haar billen droegen daartoe bij.

### Grote breinen – hulpeloze baby's

Mensen hebben erg grote breinen en grote hoofden. Het hoofd van baby's van mensapen past ruim door het bekken van de vrouwtjes, terwijl het babyhoofd bij de mens alleen met moeite het geboortekanaal kan passeren – en soms niet (figuur 9). Bij mensen is de bevalling vaak moeizaam en sterfte in het kraambed was een belangrijke doodsoorzaak voor vrouwen.



Figuur 9. De grootte van het geboortekanaal en het babyhoofd bij mensapen en de mens (gegevens van Leutenegger 1982).

Daardoor worden mensenbaby's geboren met een klein (onrijp) brein. Onder de primaten zijn de mensenbaby's uniek: zij zijn hulpeloos. Bij de mens is de zorg voor de kinderen aanzienlijk zwaarder en langduriger dan bij mensapen. Monogamie en vaderzorg verbeterden de kansen van die hulpeloze baby's. Een ouderpaar met kinderen kan de competitie winnen van alleenstaande moeders.

#### 4.4. Psychische aanpassingen aan monogamie bij de mens

Deze sectie is een vreemd element in dit hoofdstuk. Overall was het principe dat ik me beperk tot uitspraken die door empirie en logica getoetst kunnen worden - dus uitspraken over gedrag. Dit hoofdstuk gaat primair over belevingen, en die zijn nu eenmaal niet toetsbaar. Ik denk dat bij de mens mannen en vrouwen erfelijk\* verliefd en jaloers worden, en dat dit leidt tot monogamie. Ik heb besloten sectie 4.4. toch te schrijven: de lezer kan besluiten het over te slaan.

##### 4.4.1. Verliefdheid

###### Is verliefdheid cultureel?

Vroeger meende men dat verliefdheid en romantische liefde een westerse uitvinding was uit de Romantiek (1780 - 1850) of van de hoofse ridderscultuur (1250 - 1500). Nu weten we dat in alle tijden en culturen verliefdheid voorkomt (zie onder, Jankowiak en Fischer 1992, Jankowiak 1995). Verliefdheid is het begin van een relatie, of het einde van de vorige relatie. Bij mensen duikt telkens weer verliefdheid op, ook bij mensen met een redelijk bevredigende relatie (Glass en Wright 1985), en ook in situaties waarin de formele afspraken anders zijn, zoals in arts-patiënt relatie, tussen leraar en leerling, in de prostitutie en bij opnames van pornofilms. Er is waarschijnlijk grote variatie tussen individuen in de intensiteit, de frequentie en de duur van de verliefdheid, maar dit is nog niet wetenschappelijk onderzocht. Iedere samenleving moet omgaan met de seksuele verlangens en verliefdheden van haar leden, terwijl seksueel gedrag en verliefdheden kunnen leiden tot ongewenste zwangerschappen, tot verzet tegen de ouders, tot het verbreken van bestaande relaties of huwelijken, tot relaties met leden van een vijandige groep, of tot onvoldoende zorg voor de kinderen. Seksuele perikelen zijn een belangrijke reden voor moord en doodslag. Sommige samenlevingen zijn zeer strikt met strenge straffen voor overtreding, terwijl andere samenlevingen toleranter zijn (zie boven).

###### Wat is romantische liefde?

Dorothy Tennov (1979) heeft de eerste moderne, systematische verhandeling over romantische liefde geschreven. Tennov beschrijft verliefdheid uitsluitend in termen van beleving en niet in termen van gedrag. Zij introduceerde een nieuw woord '*limerence*', wat ongeveer hetzelfde is als verliefdheid. Tennov onderscheidde 13 componenten in '*limerence*', die als beleving benoemd worden, en voor de meeste mensen zouden gelden (zie ook Harris 1995).

1. Obsessief denken aan één persoon.
  2. Acuut verlangen dat de gevoelens beantwoord worden en verlangen naar volledige samensmelting (wat dat ook moge betekenen).
  3. Emotionele afhankelijkheid.
  4. Onmogelijkheid om tegelijkertijd op meer dan één persoon verliefd te zijn.
  5. Levendige fantasieën dat de geliefde de liefde toch beantwoordt, in tijden van onbeantwoorde verliefdheid.
  6. Angst voor afwijzing en onhandige verlegenheid in de nabijheid van die ene persoon.
  7. Gevoelens worden intenser bij tegenslag.
  8. Het gedrag van die ene persoon interpreteren als blijk van wederkerig verlangen naar elkaar, en de neiging om neutraal gedrag van die ene persoon te interpreteren als verborgen passie.
  9. 'Hartenpijn' bij sterke onzekerheid.
  10. Het gevoel is zo intens dat het andere zorgen verdringt.
  11. Blijdschap als het zeker lijkt dat de gevoelens beantwoord worden.
  12. Idealiseren van die ene persoon.
  13. Seksueel verlangen naar die ene persoon.
- De meeste mensen kennen verliefdheid uit eigen ervaring: verliefdheid zou een universele eigenschap van de mens zijn (Tennov 1979, Fisher 1995, Buss 1988). Maar expliciet wordt gemeld dat niet alle mensen verliefd worden (Tennov 1979, Jankowiak en Fischer 1992). Tennov meldt expliciet dat verliefdheid op zich een normale, niet-pathologische toestand is, hoewel de intensiteit en de gevolgen ervan afwijkend kunnen zijn. Uit verliefdheid voor een 'burgermeisje' hebben verscheidene westerse vorsten de rechten op de troon opgegeven; de bekendste hiervan was koning Edward VIII van het U.K. in 1936.
- Is verliefdheid een uniek gevoel of een zeer sterke vorm van iemand aantrekkelijk vinden (Berscheid en Walster 1978, p. 152)? Volgens mij is verliefdheid een uniek gevoel, want:

1. verliefdheid is een krachtig gevoel met irrationele aspecten (zie boven); terwijl aantrekkelijk vinden sterk of zwak kan zijn en minder irrationeel is;
2. verliefdheid richt zich op slechts één persoon, terwijl het normaal is om meer mensen aantrekkelijk te vinden;
3. verliefdheid speelt een rol in de paarvorming; alleen bij monogame diersoorten kan verliefdheid voorafgaan aan de copulatie (Lorenz 1963, Wachtmeister en Enquist 2000);
4. hetero- en homoseksuele mensen worden bijna uitsluitend verliefd op mannen of op vrouwen, terwijl ze vrienden van beide seksen hebben.

### Romantische liefde in oude geschriften

Verliefdheid komt al voor in de oudste literatuur. Het Gilgamesh-epos is een zeer oud verhaal, dat waarschijnlijk stamt uit ongeveer 2100 BCE. In het Gilgamesj-epos accepteren jonggeliefden niet dat de vorst (Gilgamesj) het recht op de eerste huwelijksnacht opeist. Er is een oud Egyptische verhaal van ongeveer 1100 BCE. over de twee kinderen van farao Merneptah: zoon Naneferkaptah en dochter Ahura<sup>10</sup>. Deze beiden wilden met elkaar trouwen, maar de farao wilden hen uithuwelijken aan de kinderen van generaals. De koningin steunde de keuze van haar kinderen: alleen een prinses is een waardig echtgenote voor een prins. De farao stemde in met de keuze van zijn kinderen: “... romantische liefde heeft de belangen van de familie verslagen om allianties met buitenstaanders veilig te stellen door huwelijken.” (Hopkins 1980, p. 346, Frandsen 2009, p. 49). De Ilias (ongeveer 750 BCE) gaat over verliefdheid en wrok: de held Achilles is woedend omdat zijn liefje Briseïs door de legeraanvoerder was ingepikt. Ook de Odyssee gaat over liefde en trouw: vooral de trouw van Penelope, de vrouw van Odysseus, maar het is ook het verhaal over de man die per sé naar zijn vrouw en zoon wil terugkeren – en onderweg verscheidene seksuele avontuurtjes heeft. Het is onbekend wanneer het Hooglied uit de Tenach (het Oude Testament) geschreven is; men denkt tussen de 8e en 3e eeuw BCE. Het Hooglied beschrijft de verliefdheid inclusief het erotisch verlangen tussen bruid en bruidegom. Sommigen interpreteren het Hooglied als een allegorie voor de Liefde van God voor het volk Israël. Maar allegorie of niet, de schrijver verwoordt verliefdheid, zoals we die nu kennen. De bruidegom eindigt met: “*Alles aan u is mooi, mijn vriendin, er is geen enkel gebrek aan u.*”

<sup>10</sup> Deze gegevens stemmen niet overeen met historische beschrijvingen.

### Fases van romantische liefde

Getuigenissen uit allerlei culturen spreken van de fases in romantische liefde:

- Een man uit de communistische Volksrepubliek China “*Het begin was vreselijk. Ik wist niet wat te doen. Ik vond mijn lief het mooiste meisje dat ik ooit gezien had, maar ik dacht niet dat ze me zou willen. Daar bleef ik maar over denken en piekeren. Toen vroeg ik haar of ze me nog een keer wilde zien. Ik was ervan overtuigd dat ze niet wilde, maar ze wilde wel. Ik was zo gelukkig. Dagen en dagen dacht ik aan niets anders dan hoeveel ik van haar hield.*” (Jankowiak 1995, p. 172).
  - Een vrouw uit de Volksrepubliek China: “*Nadat ik was voorgesteld, was ik niet teleurgesteld, maar ik was bang dat ik niet mooi genoeg was voor hem. Toen hij me enkel dagen niet bezocht, zonk ik in een diepe depressie die pas ophield toen hij me vroeg hem weer te zien. Na enkele ontmoetingen, trouwden we. Het was een heerlijke tijd. Alles was gemakkelijk en gelukkig. Hoewel ik tevreden ben met mijn huwelijk, zijn we nu wel drukker en afstandelijker.*” (Jankowiak 1995, p. 172)
  - Een !Kung vrouw Nisa: “*Als twee mensen samen komen, staan hun harten in vuur, en hun passie is erg groot. Na een poosje verkoelt het vuur, en zo blijft het dan. Ze blijven van elkaar houden, maar anders – warm en afhankelijk.*” (Fisher 2006, p. 99)
- Berscheid en Walster (1978) onderscheiden ‘romantische of gepassioneerde liefde’, en ‘kameraadschappelijke liefde’. Zij onderscheiden twee stadia van romantische liefde: (1) verlangen, en (2) het stadium van ‘beantwoorde liefde’. Ik onderscheid vier fases:
1. Een persoon wordt verliefd op een ander, zonder te weten of dit gevoel beantwoord wordt. Dit heet ‘romantisch verlangen’.
  2. Beide personen weten dat de verliefdheid wederzijds is. Deze fase heet ‘romantische passie’. Als de ouders of samenleving het toestaan, is er in deze fase veel seks. Er zijn grote verschillen tussen culturen of, hoe en waar men zijn verliefdheid mag tonen. De duur van deze fase is variabel, en hangt ook af van de komst van kinderen. Intense verliefdheid duurt meestal 1,5 – 3 jaar (Tennov 1979, Money 1980).
  3. Daarna komen beiden meestal in een rustigere fase van wederzijdse genegenheid en betrokkenheid, eventueel met kinderen. Dit kan zich in verschillende richtingen ontwikkelen. (1) De wederzijdse genegenheid blijft bestaan, tot een van beiden overlijdt (‘en ze leefden nog lang en gelukkig’). In het dagelijks spraakgebruik wordt dit wel kortweg

'liefde' genoemd; maar om verwarring te vermijden noem ik dit 'rijpe liefde'. (2) Een van de partners wordt verliefd op een derde, en hij/zij geeft toe aan die verliefdheid, en die verliefdheid wordt beantwoord. ('Een van beiden heeft een minnaar.'). Dat kan het einde zijn van de oorspronkelijke relatie, maar niet altijd. (3) Er ontstaat een fase van genegenheid en tolerantie met minder passie. (4) Er ontstaat een fase van sleur en onverschilligheid, die lang kan duren. (5) De gelieven krijgen een hekel aan elkaar, en gaan uit elkaar, of ruziën tot een van beiden overlijdt.

4. Tenslotte kan een man of vrouw het sterven van de partner liefdevol begeleiden.

In de Oneida commune (New York, 1848 – 1880) werd vrije seks gepropageerd, maar romantische liefde en seksuele exclusiviteit werd afgekeurd; toch stak ook daar verliefdheid en jaloezie de kop op (Carden 1969, p. 58-61). Berscheid en Walster (1978) omschrijven 'kameraadschappelijke liefde' als "*de affectie die we voelen voor hen met wie onze levens diep verweven zijn.*" Als iemand minstens enkele jaren een vaste partner heeft met positieve interacties en zonder (ontdekte) ontrouw, wordt dit hier 'rijpe liefde' genoemd. Ik ben niet gelukkig met het voorstel van Reis en Aron (2008, p. 85) om de begrippen romantische en rijpe liefde ook te gebruiken voor de relaties tussen verwanten en vrienden. Verliefdheid en rijpe liefde zijn unieke relaties die in alle onderzochte culturen voorkomen (Levine e.a. 1995). Fisher (1998) beschrijft het neurale en hormonaal systeem dat wellicht een rol speelt bij romantische passie.

#### **'Just like the first time, I'm helpless again'**

In de fase van romantisch verlangen, voordat men weet dat de verliefdheid beantwoord wordt, vinden we verrassend genoeg "*soms verlamrende, maar altijd ongemakkelijke verlegenheid bij die speciale ander*" (Tennov 1979). Waarom zitten mensen zo in elkaar dat ze juist in die belangrijke situatie zo onhandig zijn? Bij beginnende verliefdheid moet men erop kunnen vertrouwen dat men niet bedrogen wordt. Bedrog is immers een strategie om een ander voor zich te winnen en in bed te krijgen (O'Sullivan 2008). Dit heet in de ethologie het probleem van het geven van betrouwbare signalen (Wachtmeister en Enquist 2000): het uitzenden van betrouwbare signalen waarbij bedrog minder waarschijnlijk is. Juist die echte, onhandige verlegenheid, die nauwelijks nagebootst kan worden, is een teken van oprechtheid. Tegelijkertijd is het belangrijk dat men zijn verliefdheid niet voortijdig verraadt door eenduidig verliefd gedrag. Veel mensen

herkennen zich in de zin "Ik ben weer even hulpeloos als de eerste keer" uit het liedje '*The heat is on*'. Vermoedelijk geldt deze ontroerende onhandigheid niet voor iedereen. Ervaren rokkenjagers en nymfomanen hebben hier vast minder last van.

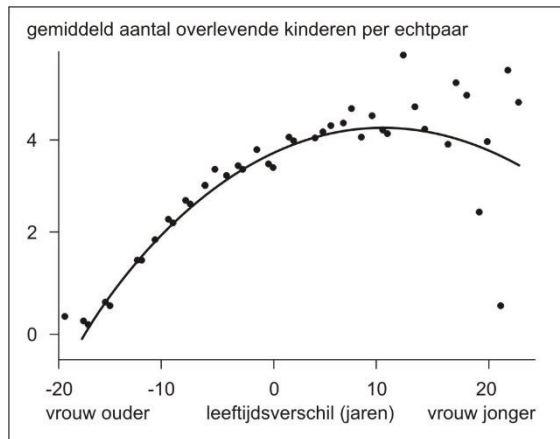
#### **4.4.2. Jaloezie**

Als mannen en vrouwen een vaste partner hebben, vinden ze het meestal verschrikkelijk als hun partner seksueel of emotioneel ontrouw is. Ook bij monogame diersoorten jagen mannetjes en vrouwtjes seksuele concurrenten weg. Buss (2000) meent dat deze jaloezie wortels in de evolutie heeft. In natuurlijke selectie is het aantal eigen nakomelingen dat men tot volwassenheid kan brengen, cruciaal. Er zijn consistente geslachtsverschillen in jaloezie: mannen vinden seksuele ontrouw erger dan emotionele ontrouw, terwijl het bij vrouwen precies omgekeerd is (Buss 2000, Okami en Shackelford 2001). Seksuele ontrouw van de vrouw is biologisch schadelijk voor de man, wanneer hij investeert in kinderen die niet van hem zijn. Emotionele ontrouw van de man kan biologisch schadelijk voor de vrouw zijn, wanneer hij middelen van bestaan afstaat aan andere vrouwen. Ook in gemeenschappen waar het polygyne huwelijk het godsdienstige ideaal is, zoals bij de Mormonen, worden gehuwde vrouwen toch jaloers als hun man een tweede vrouw neemt (Jankowiak en Allen 1995). Ook om een andere reden is jaloezie belangrijk: het is de belangrijkste reden voor moord en doodslag tussen partners (Daly en Wilson 1988, 1996). Jaloezie is een vervelende, pijnlijke emotie; jaloezie richt veel ellende aan. Daarom oordelen velen negatief over jaloezie, maar voor sommigen is jaloezie een teken van 'echte liefde'. Buss (2000) betoogt dat jaloers gedrag voor het bereiken van evolutionaire doelen even belangrijk is als verliefdheid en seks.

#### **4.4.3. Mensenmannen hebben een voorkeur voor jongere vrouwen**

Bij de mens hebben mannen een uitgesproken voorkeur voor jonge vrouwen. Dat lijkt een aanpassing aan de monogame leefwijze. Als een man een relatie start met een jonge vrouw, kan hij meer kinderen bij haar verwekken dan bij een relatie met een oudere vrouw. Bij de mens draagt trouwen met een jonge vrouw inderdaad bij tot voortplantingssucces voor de man. De Sami ('Lappen') in Finland leven monogaam, en buitenechtelijke seks wordt niet getolereerd; binnen huwelijken werden gemiddeld





*Figuur 10. Het verband tussen het leeftijdsverschil tussen man en vrouw en het voortplantingssucces uitgedrukt als het aantal kinderen die tot 18 jaar overleefden bij de Sami ("Lappen") in Finland. Hier zijn de data van Helle e.a. (2008) overgenomen.*

de meeste kinderen geboren als de man 10 jaar ouder was dan de vrouw (figuur 10, Helle e.a. 2008). Mannetjes van orang-oetans en chimpansees daarentegen wijzen pas-voorvrouwen af, die inderdaad in het begin minder voortplantingssucces hebben (Muller e.a. 2006, Knott en Kahlenberg 2007).

## 5. Groepen bij apen en mensen

### 5.1. Gemeenschappen bij apen en mensen

#### De maximale groeps grootte

Voor apen en mensen in kleinschalige gemeenschappen gelden beperkingen voor de maximale groeps grootte.

1. Hoeveel mensen/dieren kunnen gevoed worden door het groepsareaal?
2. Hoeveel tijd heeft een individu om sociale contacten te onderhouden met groepsleden?
3. Hoeveel cognitieve capaciteit heeft een individu om sociale contacten bij te houden?

Dunbar (1992) concludeerde dat voor primaten de grootte van de neocortex samenhangt met de groeps grootte. Hij extrapoleerde dat mensen sociale contacten kunnen onderhouden met maximaal 150 mensen; dat getal is een eigen leven gaan leiden als 'het aantal van Dunbar' (Dunbar 2010). Op dagelijkse basis hebben mensen contacten met een kleiner aantal. Overigens is het maximaal aantal individuen in gemeenschappen van makaken, bavianen, chimpansees en bonobo's ook rond de 150 (zie boven). Wellicht kunnen deze apen en mensapen met hun breinen relaties met

maximaal 150 verschillende groepsleden verwerken.

Bij jager/verzamelaars bevatten de lokale groepen (*bands*) gemiddeld 30 – 40 individuen, met uitschieters naar boven (Marlowe 2005). Bij primitieve land- en tuinbouwers zijn de dorpen groter: 200 – 400 individuen. Volgens Chagnon wordt de maximale grootte niet zozeer bepaald door voedselproductie. "Het lijkt erop dat er een bovengrens is aan de grootte van een groep die kan samenwerken op basis van verwantschap, afstamming en huwelijk". (Chagnon 1968, p. 73)

#### Sociale complexiteit

We hebben eerder gezien dat bij mantelbavianen de sociale basiseenheid de éénmansharem is, maar dat verscheidene harems samen een groep van hogere orde vormen, een 'troep', en dat verscheidene troepen samen een 'kudde' van honderden individuen vormen. De harems en troepen vormen wel sociale eenheden, maar de kuddes zijn eerder losse samenraapsels.

Bij de mens is de meest voorkomende sociale basiseenheid het gezin, maar ook bij de mens vormen verscheidene gezinnen een 'familie', en daar bovenop sociale organisaties van veel meer niveaus (Flannery 1972).

Er zijn verschillende beschrijvingen voor de ontwikkeling van een maatschappij (Swanson 1960, Flannery 1972, Keeley 1996, Johnson en Earle 1987, Roes en Raymond 2003, Moor e.a. 2007).

1. Gekoppeld aan groeps grootte en sociale geleding: men onderscheidt kerngezinnen, grootgezinnen, stammen, *chiefdoms* en staten.
2. Gekoppeld aan de verblijfplaats: familiegrond, dorp, stad, provincie, staat, verenigde staten.
3. Gekoppeld aan voedselwinning en technische vaardigheden: jagen/verzamelen, visserij, veehouderij, tuinbouw, landbouw, industrie, computertechnologie.
4. Gekoppeld aan het aantal hiërarchische groepen ('soevereine organisaties', Swanson 1960). Het kerngezin is de basisgroep. Groepen kunnen tezamen een supergroep van een hogere orde vormen. Hoe meer lagen van groepen een samenleving telt, hoe complexer de samenleving is.

Mensen en groepen mensen passen nu eenmaal niet in één schema; daardoor zijn er veel verschillende classificaties. Tabel 1 geeft een schematisch overzicht van de kenmerken van deze geledingen, grotendeels ontleend aan het schema van Flannery (1972), waarbij ik aan de onderkant het kerngezin heb toegevoegd, en aan de bovenkant de hyperpower (Chua 2007).

	<b>Kerngezin</b>	<b>Grootgezin (band)</b>	<b>Stam (tribe)</b>
Aantal individuen	Tot 20	20 - 50	Tot 1000-den
Basis groepsvorming	Gezin/huwelijk	Afstamming	Afstamming
Economie	Jagen/verzamelen, ruilhandel	Jagen/verzamelen, soms domesticatie van gewassen of dieren, ruilhandel	Vaak tuinbouw, landbouw, veeteelt, arbeidsdeling
Macht/leiding	Gezinshoofd	Wisselend leiderschap,	Soms stamhoofden
Sociale geleding	Echtpaar aan het hoofd	Families, zonder formele rang	Informeel rang
Verdediging	Mannelijke gezinsleden	Mannen van de band	Gerekuteerd uit mannen van de stam
Groepsgeweld, oorlog	Nauwelijks	Strooptocht (raid), kop-pensnellen, jachtwapens	Strooptocht (raid), kop-pensnellen, jachtwapens
Recht/rechtspraak	Onderling geregeld	Onderling geregeld	Raad van stamoudsten
Religie	Zeer zwak, soms voorouders	Zwak, voorouders, soms sjamaan	sjamaan Offers Magisch genezen

Tabel 3. Ideaaltypische eigenschappen van de afzonderlijke gemeenschappen bij mensen (vooral gebaseerd op gegevens van Flannery 1972). Let wel: het onderscheid tussen deze gemeenschappen is niet absoluut, en er zijn veel uitzonderingen

## 5.2. Ontstaan en splitsing van groepen

### Welke natuurlijke groepen?

Er zijn grote, onoplosbare problemen om objectief groeps grenzen voor mensen of dieren vast te stellen, en te definiëren wie bij de groep hoort en wie niet (sectie 2.1., LeVine en Campbell 1972). Dat wordt extra complex, doordat individuen soms van groep wisselen. Maar als men bijvoorbeeld grensconflicten tussen groepen apen observeert of de interacties tussen gemeenschappen chimpansees, dan kan men bijna altijd een individu eenduidig tot de één of de andere gemeenschap rekenen. Dat geldt voor de langer bestaande gemeenschappen, maar niet voor wisselende groepjes en coalities binnen een gemeenschap.

### Ontstaan

Bijna alle apen, mensapen en mensen leven in stabiele groepen. Baby's worden in een bestaande groep geboren. De jonge apen en mensen blijven de eerste jaren 'vanzelf' lid van hun gezin en van de groep van de moeder. Tot de puberteit blijven ze lid van die groep. Voor jonge dieren is het riskant om de moedergroep te verlaten.

Nieuwe adolescente mannetjes of vrouwtjes worden af en toe in de gemeenschap opgenomen; incidenteel verwisselen volwassen mannetjes of vrouwtjes van gemeenschap. De opname van nieuwe mannetjes of vrouwtjes is ingewikkeld, omdat de zittende mannetjes en

vrouwtjes in de groep hun eigen belangen hebben.

### Splitsing

Bij apen en mensapen is er een soort-eigen patroon dat adolescente meisjes of jongens de groep verlaten. Dat gedrag vermindert de kans op inteelt. De jongens of meisjes gaan zwerfen en proberen zich bij een andere groep dan de moedergroep aan te sluiten.

Een andere variant bij apen, mensapen en mensen is dat een grote groep opsplijt in twee groepen. Dat is waargenomen bij chimpansees in Gombe en bij de Yanomamö. Een dergelijke opsplitsing is gebruikelijk bij politieke en religieuze groeperingen.

## 5.3. Groepssamenhang

Groepscohesie of *in-group* favoritisme ontstaat 'vanzelf'. Jonge kinderen nemen in het begin de normen en waarden van hun ouders en hun omgeving automatisch over. Maar in de puberteit gaan ze soms andere ideeën aanhangen.

### Ethnocentrisme - *In-group* favoritisme

William Graham Sumner (1906) merkte op dat bij mensen iedere groep positief oordeelt over de eigen groep, en negatief over de andere groepen. De aanwezigheid van een gemeenschap (of *in-group*) veronderstelt ook de

Chieftdom	Natiestaat	Hyperpower
Tot 10.000 den	100.000 – den tot 1.000.000en	vele miljoenen
Afstamming en coalities	Gemeenschappelijk gebied	Coalitie van staten
Vaak tuinbouw, landbouw, veeteelt, bedrijven. Arbeidsdeling, gildes, herverdeling van goederen	Bedrijven, Gespecialiseerde werkers Handel in goederen en diensten	Multinationals, Wereldhandel in goederen en diensten
Erfelijke elite, opperhoofden	Elite, koning, Bureaucratie, Belastingen	Supranationale organen Belastingen
Begin van stratificatie	Stratificatie, sociale klassen	Stratificatie, sociale klassen
Ad hoc leger van bekwame krijgers	Politie, Staand leger, vaak dienstplicht	Politie, Supranationale coalities
Veldslagen (ritueel of dodelijk)	Oorlog, militaire hiërarchie, militaire training, speciale wapens	Wereldoorlog, of vaak oorlog in ver verwijderde gebieden
Gewoonterecht,	Geschreven wetten, Benoemde rechters	Supranationale wetten
Soms is de wereldlijke leider ook geestelijke leider. Soms zijn wereldlijke en geestelijke leider verschillende personen.	Staatsgodsdienst. Vaak religieus intolerant. Priesterklasse. Grote gebouwen voor religie. Offers.	Geen staatsgodsdienst Religieus tolerant Godsdienstvrijheid

Tabel 3 (vervolg)

aanwezigheid van andere gemeenschappen (of *out-groups*). In het algemeen bevoordelen leden van de *in-group* elkaar, en benadelen ze leden van de *out-group* (hoofdstuk 4.3.). Ook tussen mensengroepen waren er steeds tegenstellingen. *“Het geldt zowel voor de ruwe stammen als voor de beschaafde samenlevingen, dat ze moesten voortgaan met zelfverdediging tegen de buitenwereld en met interne samenwerking – antagonisme naar buiten en vriendschap naar binnen.”* (Spencer 1892, p. 322). De normen van de eigen groep zijn de normen waarmee men andere groepen beoordeelt. Dit noemde men ethnocentrisme<sup>11</sup> of *in-group* favoritisme. *“Een van de best-gedocumenteerde bevindingen in de sociale psychologie is dat mensen de neiging hebben om meer gunstige opvattingen en stereotypes te hebben over hun eigen groep en de leden daarvan, dan over een andere groep en diens leden. En mensen zijn geneigd meer economische en symbolische beloningen te geven aan leden van hun eigen groep dan van een andere groep. Dit alles-omvattende verschijnsel wordt ethnocentrisme genoemd, het wij-zij onderscheid, het in-group vooroordeel, in-group bevoordeling, of in-group/out-group differentiatie.”* (Rabbie 1992). Tabel 3 in hoofdstuk 4.3. geeft een overzicht van gedragingen t.o.v. de *in-group* en de *out-group* (LeVine en Campbell

1972). Mensen delen anderen onvermijdelijk in als leden van de *in-group* of van een *out-group*. *“Mensen zijn heel vindingrijk om minuscule verschillen te ontdekken op grond waarvan ze anderen kunnen verachten.”* (Pinker 1994, p. 242). Als mensen zichzelf en anderen categoriseren tot verschillende groepen, ontstaat discriminatie (Rabbie 1992).

#### **In-group en out-group bij kinderen**

Van kinderen van 3 - 4 jaar maakte 21% een egalitaire keuze naar de *in-group*, terwijl dat bij 7 - 8 jarigen toenam tot 60% (Fehr e.a. 2008). In dit opzicht is er een geslachtsverschil. Meisjes prefereren een gelijke verdeling met de *in-group* en met de *out-group*, terwijl jongens vooral leden van de *in-group* bevoordelen. Voor een onderzoek waren groepen gevormd uit kinderen van 11 jaar die elkaar niet kenden, op basis van toevallige criteria; die kinderen gingen snel de *in-group* bevoordelen en de *out-group* benadelen (Sherif e.a. 1961). Het bevoordelen van groepsgenoten komt algemeen voor bij mensen. Zo zeer dat in sommige situaties cliëntelisme een probleem is.

#### **Gemeenschappen bij mensen**

Bij kleinschalige, niet-westerse volken leven de gezinnen en families meestal bij elkaar. Vaak leven verscheidene families samen in een dorp. De leden van de gemeenschap zorgen voor voedsel, veiligheid en zorg voor de kinderen. Bij elkaar wonen leidt tot gemeenschappelijke

<sup>11</sup> Ik spreek liever algemeen over 'groepscentrisme', omdat lang niet altijd ras (ethnos) een basis is van groepsvorming.

belangen en dat leidt bij overvloed tot samenwerking, en bij schaarste tot concurrentie. Binnen groepen kan altruïstisch gedrag alleen blijven bestaan, wanneer voldoende groepsleden zelfzuchtig gedrag van anderen (bedrivers en klaplopers) afstraffen. “*Mensen zijn de meest samenwerkende soort op deze planeet, en de meest straffende. Dat is geen toeval.*” (Silk 2007). Modelstudies tonen dat onder externe bedreiging op basis van gen-centrische natuurlijke selectie parochiaal altruïsme waarschijnlijk wordt, d.i. bevoordelen van groepsleden en vijandigheid naar andere groepen (Choi en Bowles 2007). Externe dreiging is nodig om het ontstaan van altruïsme naar groepsleden te verklaren. In westerse landen krijgen misdadigers gevangenisstraffen; het verblijf in een gevangenis is duur voor de overheid/belastingbetaler, dus dat kunnen we beschouwen als ‘altruïstisch straffen’ door de samenleving.

Bij kleinschalige, niet-westerse volken is de maximale groeps grootte zo’n 150 mensen. Bij mensen – maar niet bij chimpansees – komen bondgenootschappen tussen gemeenschappen voor, die de veiligheid van de deelnemende groepen vergroten. Voor de veiligheid is het van levensbelang om tot een grote, machtige groep te behoren. In de loop van de geschiedenis hebben mensen steeds grotere combinaties van gemeenschappen gevormd tot stammen en *chiefdoms* (tabel 1). Uiteindelijk ontstonden gedurende minstens de laatste 10.000 jaar steeds grotere gemeenschappen tot natiestaten met miljoenen inwoners (Carneiro 1970, Flannery 1972, Johnson en Earle 1987). Erg grote groepen worden intern verbonden door religieuze en politieke opvattingen. Binnen een grote gemeenschap kunnen weer lokale subgroepen ontstaan die meer autonomie of zelfstandigheid opeisen, waardoor staten en *chiefdoms* uiteen kunnen vallen.

### Subgroepen binnen een gemeenschap

Binnen een gemeenschap kunnen subgroepen ontstaan, die met elkaar in competitie leven. Zo gaan binnen een land bedrijven en sportclubs onderling concurrentie aan. In sommige gemeenschappen wordt slechts één religie of één politiek opvatting toegestaan. Inderdaad kunnen religieuze en politieke tegenstellingen leiden tot tweedracht en tot godsdienst- of burgeroorlogen. Het is in democratieën steeds mogelijk dat de politieke competitie uitmondt in geweld of burgeroorlog. Religie en politiek vormen bij uitstek de bindende én scheidende krachten binnen gemeenschappen (hoofdstuk 8.2.). Er zijn bij mensen ook subgroepen op basis van geslacht. Overigens stonden de grootste gemeenschappen (*superpowers*)

binnen hun gebied verschillende religieuze opvattingen toe (Chua 2007). Dat gold voor het Perzische rijk onder Cyrus de Grote (576 – 530 BCE), voor het Romeinse Rijk en voor de Nederlanden in de Gouden Eeuw (1602 – 1672). Mensen betrappen zichzelf erop dat ze partij kiezen voor hun eigen groep, of dat nu de voetbalclub uit hun woonplaats is, het bedrijf waarvoor ze werken, of zangers uit hun land bij een songfestival. Mensen kunnen de prestaties van hun eigen groep niet eerlijk beoordelen, en daarom mogen leden van de groep die deelneemt aan de competitie, niet als scheidsrechter of als jurylid optreden.

Een speciale situatie ontstaat als er binnen een grote gemeenschap of een natiestaat minderheden bestaan. Minderheden zijn groepen die in enig opzicht anders zijn dan de meerderheid van de grote gemeenschap. Minderheden kunnen bestaan op basis van religie, afstamming (‘ras’), land van herkomst (immigranten) of seksuele voorkeur. De leden van de meerderheidsgroep behandelen minderheden soms als *out-group*.

### 5.3. Evolutie van gemeenschappen

Ook bij apen komen tegenstellingen tussen gemeenschappen voor, vaak door concurrentie om hetzelfde territorium. Bij apen leidt concurrentie om territorium tussen gemeenschappen wel tot spectaculaire grensconflicten, maar zelden tot dodelijke slachtoffers. Resus-ape behandelen leden van de *in-group* positief, en leden van de *out-group* negatief (Mahajan e.a. 2011). Een voorkeur voor eigen groepsleden komt bij apen en mensen ‘vanzelf’, en hoeft niet afgedwongen te worden. Wellicht speelt ook voorkeur voor het bekende een rol (*mere exposure effect*, hoofdstuk 3.6., McAuliffe en Dunham 2016).

De gemeenschappelijke voorouder van mens, chimpansee en bonobo had waarschijnlijk een leefwijze en sociale structuur die leek op de communes van chimpansees en/of de harems van gorilla’s. De gemeenschappen van chimpansees bevatten 20 – 150 individuen; deze gemeenschappen hebben een groepsterritorium. Met DNA-onderzoek is aangetoond dat deze gemeenschappen gemiddeld 1000 jaar als gemeenschap blijven bestaan (Langergraber e.a. 2014); dat is veel langer dan de maximale levensverwachting van een individuele chimpansee van 64 jaar. Ze leven vooral van verzamelen en soms van jagen.

Tabel 2. Het verband tussen leefwijze en seksueel gedrag bij allerlei diersoorten.

Seksueel gedrag	Leefwijze		
	Solitair	In paren	In groepen
Promiscue (geen paarband)	orang-oetang, tijger, kat	-	haring, zalm
Polygynie (harem)	-	-	kip, fazant, baviaan, leeuw, zee-olifant, bizon, gorilla
Polyandrie	-	-	jacana, naakte molrat
Polygynandrie (commune)	-	-	Chimpansee, bonobo,
Monogamie (paarband)	alleen bij soorten die slechts één maal in hun leven paren (geen paarband)	ekster, koolmees, gibbon	Gans, dwergpapegaai, zwaan, keizerpinguïn, kauw, wolf, mens

Bij de mens waren er spectaculaire veranderingen: een groter brein, taal en veel meer cultuur. In groepsleven is er continuïteit tussen de gemeenschappen van chimpansees en kleine gemeenschappen van menselijke jager/verzamelaars. Vervolgens vormden verscheidene bands van 100 - 200 mensen grotere sociale eenheden, zoals dorpen en steden. Bij de Yanomamö vormen dorpen coalities om zich te beschermen tegen vijandige dorpen. Door taal en cultuur konden bij mensen grotere sociale eenheden ontstaan. Nog grotere sociale eenheden, zoals staten, konden volgens Carneiro (1970) alleen met dwang van boven bijeen gehouden worden.

## 6. De rol van erfelijkheid in seks en voortplanting

Voortplanting is essentieel in biologische evolutie, en biologische evolutie gaat alleen over eigenschappen die in enige mate erfelijk zijn. Een rol van erfelijkheid in voortplantingsprocessen ligt dan ook voor de hand.

### 6.1. Indirecte aanwijzingen voor erfelijke invloeden

#### Verschillen tussen diersoorten

Verschillende diersoorten vertonen verschillende, soort-eigen seksuele en sociale gedragingen (figuur 3, tabel 2). Iedereen gaat ervan uit dat deze soort-eigen gedragingen deels een erfelijke basis hebben. Het meest klassieke en best onderzochte voorbeeld van voortplanting bij zoogdieren komt van de Amerikaanse woelmuizen. De prairiewoelmuis is monogaam, terwijl de bergwoelmuis en de veldwoelmuis promiscue zijn (Young en Wang 2004). Dergelijke soortverschillen zijn erfelijk. De erfelijkheid en de neurochemie van deze verschillen worden nu onderzocht. Maar hoe deze soortver-

schillen overgeërfd worden, is nog niet duidelijk (Fink e.a. 2006). Of en in hoeverre dit relevant is voor het voortplantingssysteem van andere zoogdieren, is nog onduidelijk.

#### Verschillen tussen culturen?

Als een eigenschap in nagenoeg alle culturen voorkomt, is dat een zwakke aanwijzing dat deze eigenschap deels erfelijk is. In veel landen zijn er (vaak ongeschreven en impliciete) regels voor het seksueel gedrag.

Als ondanks culturele druk een eigenschap niet onderdrukt kan worden, vormt dat een aanwijzing voor een erfelijke component. Zo heeft men bijvoorbeeld ondanks draconische straffen seks buiten het huwelijk niet kunnen uitbannen.

Men heeft wel ten onrechte uit culturele uniformiteit geconcludeerd tot erfelijke invloeden. In alle culturen vond men bijvoorbeeld dat vrouwen seksueel meer terughoudend waren dan mannen. Men meende daarom dat dit verschil vooral erfelijk zou zijn (*the myth of the coy female*, Hrdy 1981), maar er was ongetwijfeld ook een cognitieve component, die voor alle culturen gold. Overal weten vrouwen dat ze ongewenst zwanger kunnen worden. Nu er goede voorbehoedsmiddelen zijn, hebben vrouwen het risico op ongewenste zwangerschappen grotendeels in eigen hand. Ik beschouw voorbehoedsmiddelen als een grote aanwinst, maar strikt genomen is dat een onnatuurlijke situatie (geen waarde-oordeel). Door de voorbehoedsmiddelen konden er vrijgevochten vrouwelijke rolmodellen komen, die op termijn *Sex and the city*, *The Penis Song*, *Desperate Housewives* en *Hou je bek en bef me* (Merol) mogelijk maakten. Vrouwen zijn van nature niet zo terughoudend, maar ze waren tot de komst van goede voorbehoedsmiddelen – soms - verstandig genoeg om ongewenste zwangerschappen te voorkomen.

### Het Mosuo-volk

Het Mosuo-volk is een volk van zo'n 40.000 individuen in Zuidwest China, vlak bij de grens met Tibet. Zij noemen zichzelf de 'Na'. Zij leven van landbouw en veeteelt. De Mosuo leven in grootgezinnen in grote familiehuizen. Zij leven matrilineair: de zonen en dochters blijven wonen bij de familie van hun moeder (ook de volwassen mannen), en bezit erft over in de vrouwelijke lijn. De vrouwen beslissen over huiselijke zaken, en de mannen beslissen over politiek. (Het volk is dus niet matriarchaal.) Het komt voor dat een familie vrouwen of mannen van buiten 'adopteert' en hen als volwaardige familieleden beschouwt.

Dit volk is bijzonder, doordat zij geen geïnstitutionaliseerde huwelijken hebben (Walsh 2005, Stacey 2009). Er is een ceremonie waarin jongens en meisjes op de leeftijd van 12 – 14 jaar in hun systeem 'volwassen' worden. Daarna dragen mannen en vrouwen verschillende kleren, en de vrouwen krijgen een eigen slaapkamer. Het is uitsluitend de zaak van de vrouw met wie ze slaapt en met wie ze seks heeft; dat noemt men een *walking marriage*. Maar het volk is preuts: het is taboe om over seksuele partners of seksueel gedrag te praten. De vrouwen kunnen het initiatief nemen een man in haar kamer uit te nodigen, waar zij seks kunnen hebben. De man komt dan 's avonds in haar kamer en vertrek 's ochtends weer naar zijn familie. De ouders en de familie dienen zich hiermee niet te bemoeien. Mannen en vrouwen kunnen en mogen op één moment meerdere seksuele partners hebben – dat is een strikt persoonlijke zaak en het wordt niet besproken en niet maatschappelijk beoordeeld. Dan is het soms onbekend wie de vader van een kind is. De Mosuo-vrouwen mogen promiscue leven, maar de meeste Mosuo leven in een langdurig paarverband en wisselen niet vaak van partner. Mosuo-vrouwen kunnen gedurende meer dan 20 jaar een *walking marriage* met dezelfde man hebben. (Omdat spreken hierover taboe is, zijn er geen kwantitatieve gegevens hierover.) Bij de Mosuo is het de culturele norm dat de familie van een vrouw zorgt voor haar nakomelingen, en dat een man zorgt voor de nakomelingen in de familie van zijn moeder. Door dit systeem groeien kinderen op zonder hun vader maar met ooms, neven en broers aan moederszijde. Doordat de families van de moeders voor de kinderen zorgen, konden de *walking marriages* een cultureel en evolutionair stabiel systeem zijn, met de mogelijkheid van promiscuïteit op initiatief van de vrouw.

Volgens de overlevering is dit matrilineair systeem met *walking marriages* eeuwen geleden door de mannelijke adel aan de boeren opgelegd om de mannelijke boeren minder macht te geven en opstanden te voorkomen – dus door onderdrukkende mannen...

Bij vrouwen in het westen ontstond de mythe dat de Mosuo een matriarchaal aards paradijs zouden vormen voor vrije meisjes en vrouwen. Bij westerse en Chinese mannen ontstond de mythe dat de Mosuo een paradijs voor vrije seks zouden zijn. Er ontstond grootschalig toerisme dat het gesloten en preutse Mosuo-leven ontworchtte (Walsh 2005), maar wel veel welvaart bracht. Ook prostitutie door Mosuo- en andere vrouwen bloeide.

### Monogamie en erfelijkheid

Monogamie kan niet erfelijk zijn, want het is een relatie. Toch zien we bij veel soorten (vooral bij vogels) dat het één-man-één-vrouw-koppel het soorteigen voortplantingspatroon is; dat wijst op een of andere erfelijke\* basis voor monogamie. Het is bij monogame soorten erfelijk\* dat individuen op een moment één partner van het andere geslacht kiezen (bij de mens 'verliefdheid') en dat ze seksuele rivalen weggagen (bij de mens 'jaloezie'). Als individuen van beide geslachten dit gedrag vertonen, en als er ongeveer even veel mannen als vrouwen zijn, zijn man/vrouw-koppels het voorspelbare gevolg. Of een individu na paarvorming trouw blijft, hangt mede af van erfelijkheid, de persoonlijkheid, de gelegenheid tot overspel, de verstandhouding en het voortplantingssucces van het paar.

### Lichamelijke aanpassingen aan monogamie

Vergeleken met mensapen zien we in allerlei opzichten dat de mens aangepast is aan een

monogame levenswijze. Dat zien we aan het geringe seksueel dimorfisme bij de mens, maar we zien het ook aan de dikke penis, de kleine ballen, de langdurige copulaties, de relatief lage ejaculatiefrequentie en het ontbreken van spermacompetitie. Dit alles zijn erfelijke\* lichamelijke aanpassingen aan een leefwijze in man/vrouw-koppels.

### Psychische aanpassingen aan monogamie

Psychische aanpassingen aan monogamie bij de mens zijn algemeen.

- **Verliefdheid** komt in alle culturen voor en is niet uit te bannen. Er zijn weinig verschillen in het voorkomen van verliefdheid tussen volkeren (Fisher 2004). Wel zijn er grote verschillen tussen culturen of en hoe en wanneer met verliefdheid mag uiten. Verliefdheid is niet uit te bannen; dat is een aanwijzing dat er een erfelijke component bij verliefdheid is. Ik heb geen gericht onderzoek gevonden naar erfelijke bijdragen tot verliefdheid.

- **Jaloezie** steekt iedere keer de kop weer op – tegen alle afspraken en eventueel groepsdruk in. *“Omdat jaloezie en ontrouw bij alle volken voorkomen ... heeft iedere cultuur methodes voorgeschreven over hoe hiermee om te gaan.”* (Buss 2000 p. 187). *“We zullen jaloezie niet kunnen elimineren, gezien de diepe wortels van deze gevaarlijke passie. Dat zou alleen kunnen als ontrouw of verlating helemaal nooit voorkwam.”* (Buss 2000, p. 183). Het mislukken van de ‘open huwelijken’ uit de 60er en 70er jaren toonde dat jaloezie niet uitgebannen kan worden uit de levens van gelieven (Buss 2000, p. 221). Dat is een aanwijzing dat er een erfelijke component bij jaloezie is. De meeste mannen vinden seksuele ontrouw van hun vrouw erger dan emotionele ontrouw, terwijl dit voor de meeste vrouwen omgekeerd is (Buss 2000). Men vermoedt dat dit geslachtsverschil deels een erfelijke basis heeft. Ik heb geen gericht onderzoek gevonden naar erfelijke bijdragen tot jaloezie.
- Mannetjes bij orang-oetangs, chimpansees en bonobo's geven een voorkeur aan rijpe, ervaren vrouwen boven jonge vrouwen (Muller e.a. 2006 Knott en Kahlenberg 2007). Bij de mens hebben mannen echter een **voorkeur voor jonge vrouwen**: bij de mens prefereren jonge en oudere mannen jongere partners (Buss 1989). Dan is er een langere periode dat ze bij die vrouwen kinderen kunnen verwekken. Ik vermoed dat die voorkeuren erfelijke\* componenten hebben, maar dat is nog niet onderzocht. Het is boeiend te onderzoeken of vrouwen bij de mens een voorkeur hebben voor oudere of jonge mannen. Jonge vrouwen (22 - 23 jaar) prefereren oudere partners (Buss 1989). Het is de vraag of dit ook voor oudere vrouwen geldt.

## 6.2. Erfelijkheidsonderzoek

Met GWAS zijn enkele genen gevonden die een rol spelen bij het ontstaan van de menopauze en bij seksuele disfunctie bij vrouwen (Burri e.a. 2012, Perry e.a. 2013).

### Heritabiliteit en voortplantingsgedrag

In alle aspecten van seksualiteit speelt erfelijkheid een kleine tot grote rol. In biologische eigenschappen, zoals de leeftijd van de eerste menstruatie en van de menopauze, is de heritabiliteit middelgroot (0,44 – 0,51, Kirk e.a. 2001, Mustanski e.a. 2007). Ten onrechte

denken sommigen dat de grootte van heritabiliteit onafhankelijk van de omgeving is. Maar in de formule van de heritabiliteit zit ook de bijdrage van de omgeving. Zo zien we dat de heritabiliteit voor vrouwen in het al dan niet krijgen van kinderen in Denemarken voor de demografische transitie (1940) groot is (0,70), en na de demografische transitie middelgroot (0,45, Kohler e.a. 1999).

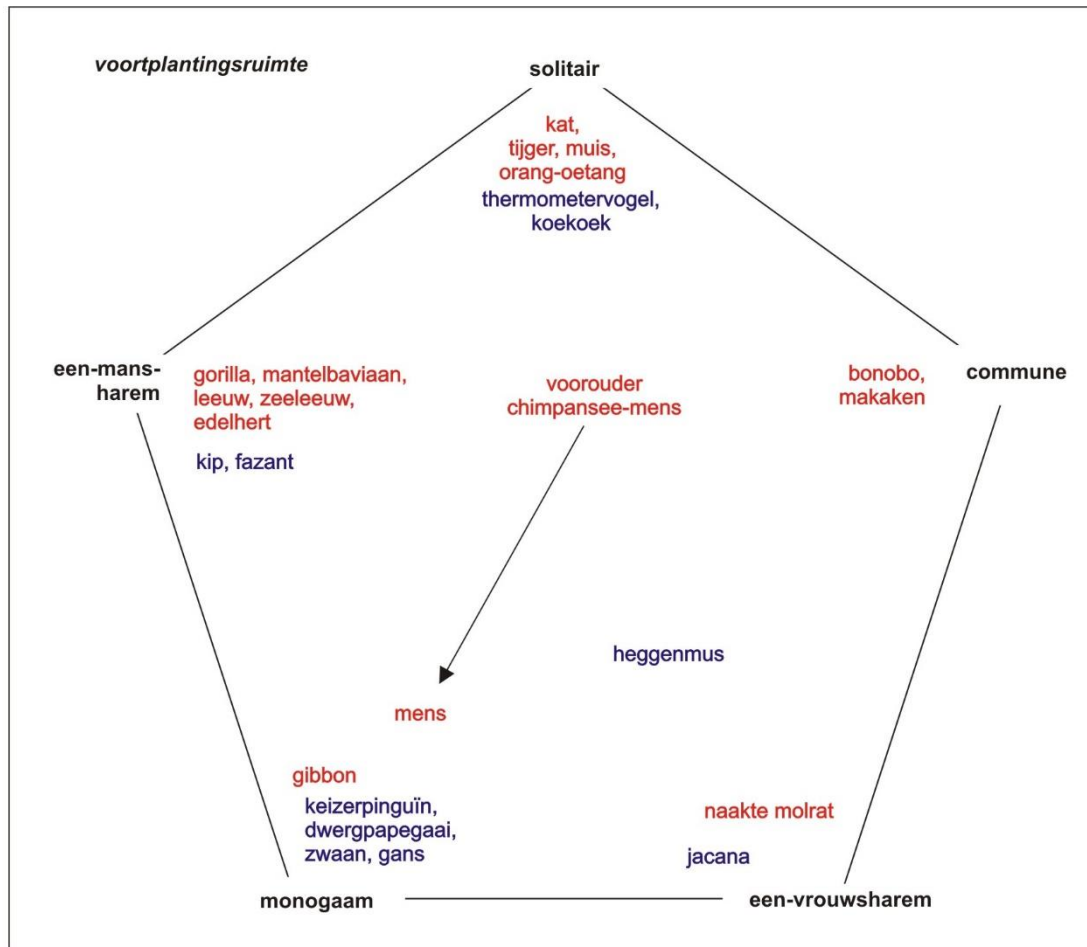
In Darwinistische evolutie is het aantal nakomelingen dat men krijgt, een belangrijke parameter. Voor vrouwen is het aantal kinderen in middelgrote mate erfelijk: de heritabiliteit varieert van 0,38 – 0,42 (Kohler e.a. 1999). Voor mannen heeft erfelijkheid een kleine invloed op het aantal kinderen (heritabiliteit 0,17, Kohler e.a. 1999).

Voor het ontstaan van monogamie bij de mens zijn speciaal ontrouw, het aantal relaties en de duur van de relaties belangrijk. Het aantal seksuele partners is voor mannen en vrouwen deels afhankelijk van de cultuur: mag men met meer dan een persoon trouwen, en wordt seks buiten het huwelijk bestraft? Het aantal seksuele partners is ook deels afhankelijk van erfelijkheid: de heritabiliteit hiervan is in het westen middelgroot (0,38 – 0,42 bij vrouwen, en 0,55 bij mannen, Cherkas e.a. 2004, Mustanski e.a. 2007). Tot nu toe hebben alleen Cherkas e.a. (2004) ontrouw onderzocht, en wel alleen bij vrouwen (in de UK). Van deze groep rapporteerde ongeveer 22% dat ze ooit hun partner ontrouw geweest zijn; hierin was de heritabiliteit middelgroot (0,41). Eerder hebben we gezien dat het aantal seksuele partners en de frequentie van ontrouw gekoppeld is aan persoonlijkheid; ook dit is in zekere mate erfelijk (hoofdstuk 3.4.).

## 7. Scenario's: de evolutie van sociaal en seksueel gedrag

### 'Het' voortplantingssysteem van diersoorten

Van iedere diersoort kan men formuleren wat het meest voorkomende voortplantingssysteem is. Bij sommige soorten voldoen alle individuen aan één systeem. Bijvoorbeeld alle keizerpinguïns zijn monogaam, en alle tijgers solitair en promiscue. Gorilla-mannen hebben een harem, behalve die mannen die geen of slechts één vrouw hebben bemachtigd. Bij heggenmussen komen allerlei voortplantingsverbanden voor. Ook bij primaten komen polygynie, promiscuïteit en monogamie voor.



Figuur 11. De 'voortplantingsruimte': het dominante voortplantingspatroon voor enkele soorten vogels (blauw) en zoogdieren (rood). De evolutie van voortplantingsgedrag kan weergegeven worden als een traject in deze ruimte.

Natuurlijke selectie werkt alleen als er binnen een populatie of binnen een soort variatie is, en als die eigenschap deels erfelijk is. De evolutie van voortplantingsgedrag kan men grafisch uitbeelden als een wandeling in de 'voortplantingsruimte' (figuur 11).

### Groepsleven bij primaten

Primaten leven zo'n 52 miljoen jaar in groepen, en dit groepsleven is een stabiele eigenschap van primaten gebleven (Shultz e.a. 2011). Er zijn voorlopig wel speculaties, maar nog geen empirisch gesteunde hypothesen waardoor primaten in groepen leven, en in welke groepsvarianten. Voor apen en mensen geldt: vooral mannen met een positie hoog in de rangorde krijgen meer kinderen, en meer van hun kinderen overleven (zie hoofdstuk 4.3.).

### Kindermoord

Bij veel soorten apen komt kindermoord voor als gedrag dat evolutionair nuttig is voor de dader (hoofdstuk 6.2.). Kindermoord kwam in

de evolutie voor, lang voordat mensapen ontstaan waren. De zorg voor de kinderen is voor gorilla's, chimpansees en bonobo's vooral de taak van de moeders, maar vrouwtjes stonden wel voor het probleem hoe hun kinderen te beschermen tegen moordzuchtige mannetjes. **Gorilla**-vrouwtjes blijven met hun kinderen binnen de groep onder bescherming van de zilverrug (Harcourt en Greenberg 2001). **Bonobo**-vrouwtjes hebben dit opgelost door met zeer veel mannetjes te paren, en zo verwarring over het vaderschap te zaaien, en door coalities met andere vrouwtjes te sluiten. Bij **chimpansees** leven de vrouwtjes met hun kinderen teruggetrokken en meer in het centrum van hun gemeenschappelijk territorium. Vaak paren ze met verscheidene mannetjes van de eigen gemeenschap. Bij chimpansees vormen mannetjes en vrouwtjes incidenteel koppeltjes voor enkele dagen, speciaal in de periode dat de vrouwtjes maximaal vruchtbaar zijn.



Ook voor de voormoeder van de **mens** was veiligheid van haarzelf en haar kinderen belangrijk (Campbell 1999).

### Vaderzorg

Als mannetjesapen hun eigen nakomelingen onderscheiden van de nakomelingen van andere mannetjes, dan is de kans groot dat die mannetjes in hun eigen nakomelingen investeren en deze bevoordelen. Maar bij de meeste apensoorten maken de mannetjes dit onderscheid niet, en investeren weinig in de jongen van hun groep. Alleen de monogame gibbon-mannetjes investeren veel in de kinderen van hun vrouwtjes die waarschijnlijk hun nakomelingen zijn. Chimpansee-mannetjes verdedigen baby's en kinderen die hun nakomelingen kunnen zijn (hoofdstuk 6.2.). Volgens het neodarwinisme is vaderzorg ontstaan, toen het mannetje in zijn eigen nakomelingen kon investeren. Bij mensen geeft de gezamenlijke inspanning van moeder en vader vermoedelijk een beslissend voordeel voor de kinderen.

### Verschuiving van patronen

Zoals de meeste apen, leefden de voorouders van de mensapen ongetwijfeld in groepen. Juist zoals bij de orang-oetang, de gorilla en de chimp, was hun gemeenschappelijke voorouder ongetwijfeld patriarchaal en patrilokaal. Chimpansee-mannetjes hadden drie opties voor voortplanting: polygynie, promiscuïteit of tijdelijke koppeltjes. Ook bij mensen bestaan die drie opties nog, maar in andere frequentie en in andere vorm (figuur 5).

**Polygynie** is bij chimpansees het dominante voortplantingspatroon. In de meeste culturen van mensen is polygynie toegestaan, maar alleen de rijke mannen kunnen meer dan één vrouw trouwen. In het westen polygyne verbanden met kinderen nauwelijks voor.

**Promiscuïteit** is bij chimpansees een vrij succesvol patroon. Promiscuïteit leidt bij mensen tot nageslacht (1) bij alleenstaande meisjes/vrouwen die onbedoeld zwanger worden (daarover zijn geen cijfers), en (2) bij vrouwen met een relatie die van een andere man zwanger worden (er is grote spreiding, maar men schat dit op 5% van de geboorten).

**Monogamie:** koppels met (enige) seksuele exclusiviteit. Bij chimpansees vormen volwassen mannen en vrouwen min of meer vrijwillig tijdelijke koppels, al komt ook dwang voor. Dit lijkt een voorganger van de monogame relaties bij mensen. Bij mensen worden de koppels gevormd door de betrokken man en vrouw, hun ouders of de gemeenschap

- **Frequentie.** Van de chimpansee-baby's zijn 5% – 30% geboren uit koppeltjes, in menselijke samenlevingen – ook buiten het

westen – leven 60% - 83% van de mannen en vrouwen in een man/vrouw-paar.

- **Leeftijd.** Bij chimpansees ontstaan deze koppels meestal, maar niet altijd, tijdens de vruchtbare periode van de vrouwtjes. Bij mensen ontstaan relaties ongeacht de leeftijd van mannen en vrouwen, al hebben mannen wel een voorkeur voor jonge vrouwen.
- **Duur.** Bij chimpansees blijven de koppels 3 – 50 dagen bestaan. Bij mensen daarentegen worden veel relaties aangegaan voor veel jaren. In de praktijk duren veel relaties niet levenslang, hoewel sommige overheden en religies echtscheiding onmogelijk proberen te maken. Ook als echtscheiding niet toegestaan is, komt verlatting voor. En een uiterste uitweg is partnerdoding.

Al met al is monogamie nu de dominante leefwijze voor mensen, bij alle volken. De vraag is dan: door welke selectiedrukken is bij de mens het dominante voortplantingspatroon verschoven van polygynie/promiscuïteit naar monogamie?

### Monogamie van de mens: hypothesen

Er zijn veel suggesties welke factoren bijgedragen kunnen hebben tot het ontstaan van het betrekkelijk monogame gedrag van mensen (Kaplan e.a. 2000, Opie e.a. 2013, Lukas en Clutton-Brock 2013, de Waal en Gavrilets 2013, Gray 2013). Apen en mensapen leven in groepen waarin mannetjes kinderen doden die zeker niet hun biologische nakomelingen zijn (hoofdstuk 6.2.). Als mannetjes hun eigen nakomelingen beschermen tegen die kindermoord, is dat biologisch voordelig (Van Schaik en Kappeler 1997, Opie e.a. 2013). Bij chimpansees beschermen de mannetjes de nakomelingen die uit hun koppeltjes zijn geboren. Die bescherming door de vader kan een selectiedruk voor monogamie geweest zijn.

In de evolutie van de mens vanaf *Homo habilis* zijn tussen 1,8 en 0,4 Mya de hersenen groter geworden (hoofdstuk 7.2.). Dergelijk grote hersenen hebben consequenties: (1) er is meer voedsel/energie nodig, en (2) de baby's van mensen worden prematuur geboren, anders zou hun grote hoofd het geboortekanaal niet kunnen passeren; mensenbaby's kunnen veel minder dan baby's van chimpansees. De baby's van mensen zijn 'secundaire nestblijvers'. Daardoor hadden moeders van onze voorouders meer hulp en bescherming nodig dan chimpansee-moeders. Voor de veiligheid van haar jongen moest de voormoeder van de mensheid een mannetje liefst verscheidene jaren aan zich binden, vermoedelijk met seks. Het risico van kindermoord zou dan een oorzaak zijn voor het ontstaan van langdurige

man/vrouw-koppels in de lijn naar de mens (Opie e.a. 2013). Voor vrouwen is het belangrijk om een machtige man aan zich te binden als bescherming van haar kinderen. Bij de partnerkeuze vinden ook de huidige vrouwen bescherming door de man belangrijk (Greiling en Buss 2000). Toen monogamie geleidelijk het dominante patroon werd, was het evolutionair succesvol voor mannen om een koppeltje te vormen met een jonge vrouw. Dan kon het koppeltje langer blijven bestaan, en meer kinderen voortbrengen. Daardoor zou bij mensen mannen de voorkeur voor jonge vrouwen ontstaan zijn (sectie 4.4.3.). Ik speculeer dat monogamie het dominante patroon werd, toen het grote brein van mensen en daardoor hulpeloze baby's ontstaan waren. Daarmee zou in de lijn naar de mens een monogame leefwijze tussen 1,8 en 0,4 Mya ontstaan zijn.

### **Monogamie is bij verscheidene soorten ontstaan**

Verscheidene malen in de evolutie is er monogamie ontstaan met een erfelijke\* basis.

- Minstens 65 miljoen jaar geleden is er in de evolutie van vogels monogamie ontstaan, die bij minstens 90% van de soorten is blijven bestaan. Konrad Lorenz spreekt expliciet over verliefdheid bij grauwe ganzen. *“Slechts éénmaal in zijn leven presenteert een mannetjes grauwe gans zijn triomfritueel voor een vreemdeling, met de belofte van eeuwige liefde en vriendschap, en*

*dat gebeurt als een temperamentvol jong mannetje plotseling verliefd wordt (zonder aanhalingstekens!) op een vreemd meisje.”* (Lorenz 1963, p. 273).

- Bij kleine Amerikaanse aapjes is monogamie 10 – 20 miljoen jaar geleden ontstaan.
- De gemeenschappelijke voorouder van de gibbons was waarschijnlijk monogaam; in deze lijn is monogamie zo'n 10 miljoen jaar oud.
- De afstammingslijnen van chimpansee en mens zijn 6 miljoen jaar geleden uit elkaar gegaan. In de lijn van de mens is waarschijnlijk tussen 1,8 en 0,4 Mya relatieve, seriële monogamie ontstaan.

Monogamie is vele malen in de evolutie ontstaan: telkens wanneer een samenwerkend ouderpaar de competitie met alleenstaande moeders kon winnen door verschillende oorzaken, zoals het verstrekken van voedsel en bescherming. We nemen aan dat bij vogels al 65 miljoen jaar een selectiedruk werkzaam was die monogamie bevorderde. In die tijd kon striktere monogamie met minder conflicten ontstaan dan in de korte tijd bij mensen. Bijvoorbeeld bij keizerpinguïns, zwanen en dwergpapegaaien komen minder ruzie tussen echtelieden voor dan bij de mens. Bij verscheidene andere soorten is monogamie ontstaan met minder conflicten, minder overspel, minder echtscheiding, en meer liefde dan bij mensen.

## 5.2. Inteelt, uitteelt en incest bij dieren en mensen.

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Binnen alle volken zijn regels gemaakt met wie men wel en niet mag trouwen.  
Sommige van deze regels bevorderen inteelt, andere gaan inteelt tegen.*

### Samenvatting

Optimale sekspartners voor voortplanting zijn individuen die niet te nauw en niet te ver verwant zijn. Bij te verre verwantschap hebben we misschien te maken met een andere soort, en dan zijn nakomelingen onvruchtbaar. Bij te nauwe verwantschap volgen soms de nadelen van inteelt. Nadelige gevolgen van inteelt zijn extra sterfte, erfelijke ziektes, minder vitaliteit en minder vruchtbaarheid van het nageslacht. Kwantitatieve gegevens worden gepresenteerd over de gevolgen van inteelt. Incestvermijding komt voor bij mensen en dieren. Bij veel diersoorten is er relatief weinig inteelt, doordat mannetjes of vrouwtjes hun geboortegroep verlaten, en doordat individuen instinctief minder paren met de individuen met wie ze zijn opgegroeid (die instinctieve inteelt-vermijding heet het Westermarck-effect).

Bij mensen blijkt het Westermarck-effect ook uit de seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst tussen verwanten die gescheiden opgroeiden en als volwassenen zijn herenigd. Er zijn in allerlei culturen verschillende huwelijksregels. Deze huwelijksregels worden wel 'incesttaboes' genoemd, maar dat is een foute term. Meestal gaan die huwelijksregels niet over huwelijken tussen nauwe verwanten. Sommige huwelijksregels bevorderen juist inteelt en andere gaan inteelt tegen.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Algemene principes
  - 2.1. Identificeren van soortgenoten
  - 2.2. Identificeren van verwanten
- 3. Partnerkeuze en inteelt bij dieren
  - 3.1. Huisdieren en proefdieren
  - 3.2. De keuze van sekspartners door dieren in het wild
- 4. Partnerkeuze en inteelt bij mensen
  - 4.1. Huwelijksregels
  - 4.2. De praktijk
  - 4.3. *Phenotype matching* bij de mens
  - 4.4. Het Westermarck-effect
  - 4.5. De gevolgen van inteelt en uitteelt bij de mens
- 5. Biologische en culturele evolutie van voortplanting
  - 5.1. Biologische evolutie van inteeltvermijding
  - 5.2. Culturele evolutie van inteeltvermijding
  - 5.3. Een hypothetische tijdschaal

### 1. Inleiding

#### Incest

Incest en inteelt zijn onderwerpen waar mensen zo emotioneel op reageren, dat een afstandelijk bespreking moeilijk is. Het klassieke voorbeeld van incest is de mythe van **Oedipus**. Het Lot had beschikt dat Oedipus zijn vader zou doden en zijn moeder zou huwen. Zonder het te weten doodde Oedipus inderdaad zijn vader, en trouwde met zijn moeder, lokaste. Hij werd daardoor koning van Thebe, en verwekte vier kinderen bij haar. Vanwege deze incest werden Oedipus, lokaste, hun kinderen en de stad Thebe zwaar gestraft. De Oedipus-legende is door **Sigmund Freud** (1913) be-

schouwd als de grondslag voor de psychoanalyse: het Oedipus-complex. In de loop van zijn leven heeft Freud deze theorie enkele malen aangepast (Simon en Blass 1991).

Voor **Immanuel Kant** was incest een 'vleselijke zonde' (*crimen carnis*), maar het was geen tegennatuurlijk misdrijf. „*Volgens het natuurinstinct is incest een 'natuurlijke vleselijke zonde' (crimen carnis secundum naturam) want het is gemeenschap tussen beide geslachten, dus het is niet tegennatuurlijk, want dieren maken hier geen onderscheid en bedienen zich van het andere geslacht zonder onderscheid.*” (Kant en Collins 1974, p. 391). Kant wist weinig van dieren.

Lange tijd meenden filosofen en antropologen dat mannetjesdieren seks hadden bij iedere gelegenheid, terwijl bijvoorbeeld Aristoteles en Darwin al wisten dat er bij dieren ook inteeltvermijding voorkomt. **Claude Lévi-Strauss** meende (1) dat er geen beperkingen waren voor het seksueel gedrag van dieren, (2) dat het incest-taboe de eerste beperking van seksueel gedrag inhield, (3) dat het een cultureel verbod was dat uitsluitend voor mensen gold, en (4) dat 'de mens pas mens werd bij het ontstaan van het incestverbod'. Dit zijn misvattingen (zie tekstkader 'Lévi-Strauss').

### Inteelt

Overal doen verhalen de ronde over dorpen, dalen of eilanden waarvan de inwoners generaties lang met elkaar trouwden en waar geen import van nieuwe mannen of vrouwen was. Grootschalige achterlijkheid en idiotie zouden het gevolg zijn. Dergelijke gemeenschappen zijn nooit gevonden. Als er een dorp zou zijn met grootschalige achterlijkheid, dan zou dat dorp al lang uitgestorven of uitgeroeid zijn. Die verhalen zijn alleen maar gemaakt om de eigen gemeenschap beter te laten lijken dan andere gemeenschappen.

### Een empirische benadering

De enige manier om toetsbaar over incest of inteelt te spreken is strikt empirisch.

'Incest' is een negatief cultureel waardeoordeel over een seksuele handeling. 'Incest' wordt in twee betekenissen gebruikt.

- In het alledaags westerse taalgebruik betekent incest 'seks tussen nauwe verwanten', zoals vader-dochter of broer-zus. Maar, let wel, zelfs dit is niet in alle culturen verboden.
- In de antropologie wordt het woord 'incest' gebruikt voor een seksuele handeling die volgens de culturele regels van het volk verboden is. In de praktijk komen alle denkbare huwelijksregels wel ergens voor (tabel 4).

Ik vermijd hier verder het woord 'incest', maar ik spreek (1) over seks tussen nauw-verwanten, of (2) over cultureel verboden seks. We zien in sectie 4.3. dat het vrij vaak voorkomt, dat nauwe verwanten die gescheiden opgroeien, later een seksuele liefdesrelatie krijgen – in veel gevallen zonder dat ze weten dat ze verwant zijn. De betrokkenen en hun hulpverleners noemen dit liever 'seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst' dan 'incest'.

**Inteelt** is relevant bij huwelijks- en zwangerschapsadviezen en voor kwekers van dieren en planten. Bij inteelt is de mate van verwantschap relevant.

## 2. Algemene principes

### De selectie van seks-partners

De selectie van seks-partners bij dieren is gebaseerd op intuïtieve keuzes.

1. Is dit een soortgenoot van me (sectie 2.1.)?
2. Is dit een goede ouder voor mijn kinderen (*good genes* en eventueel goede ouderzorg)? Dat bespreek ik hier niet.
3. Is dit een nauwe verwant (sectie 2.2.)?

De selectie van seks-partners bij mensen is ook gebaseerd op intuïtieve keuzes, en op invloeden van de ouders en de samenleving.

### 2.1. Identificeren van soortgenoten

#### Het biologische soortbegrip

Meestal gebruikt men de volgende definitie van een soort: een soort bestaat uit alle individuen die zich onder natuurlijke omstandigheden onderling kunnen voortplanten en daarbij vruchtbare nakomelingen krijgen. Het biologische soortbegrip hangt samen met seksuele voortplanting (King 1993). Als één populatie organismen in twee populaties opsplijst, evolueren beide populaties verder. Beide populaties gaan letterlijk uit elkaar groeien.

1. Als individuen uit beide populaties kort na de splitsing bij elkaar komen, zijn de paringen normaal vruchtbaar, en is het nageslacht vruchtbaar. Dan behoren beide populaties nog tot dezelfde soort – immers zo is het begrip 'soort' gedefinieerd. Naarmate populaties van één soort minder verwant zijn, worden bastaarden van kruisingen geleidelijk minder vruchtbaar. Bij muizen was die onvruchtbaarheid gerelateerd aan gebieden op de chromosomen (White e.a. 2012).
2. Als individuen uit beide populaties vele generaties na de splitsing bij elkaar komen, zijn de paringen vaak vruchtbaar, maar is het nageslacht onvruchtbaar. Dan behoren beide populaties niet meer tot dezelfde soort, maar wel tot hetzelfde genus (geslacht<sup>1</sup>), want zo is het begrip 'genus' gedefinieerd. We zullen in de secties 3.2.2. bij dieren en 4.5.2. bij mensen zien dat deze afname van vruchtbaarheid een geleidelijk proces is.
3. Als individuen uit beide populaties nog langere tijd na de splitsing bij elkaar komen, zijn de paringen (in principe) niet meer vruchtbaar. Dan behoren beide populaties niet meer tot hetzelfde genus.

<sup>1</sup> Het is spijtig dat het Nederlandse woord voor 'genus' 'geslacht' is, want het zelfstandig naamwoord 'geslacht' wordt ook voor 'seks' of 'gender' gebruikt.

**Verwantschap**

Er zijn in het westen veel verschillende manieren om de mate van verwantschap te benoemen.

Gangbare indelingen zijn:

- Telling volgens het **Romeinse recht**. Men stelt de meest nabije gemeenschappelijke voorouder vast, en telt voor beide personen het aantal geboortes tot de gemeenschappelijke voorouder op. Het Nederlandse burgerlijk recht volgt de Romeinse telling.
- Telling volgens het **Canonieke recht**, zoals vastgelegd in het concilie van Lateranen (1215). Men stelt de meest nabije gemeenschappelijke voorouder vast, en welke persoon het verst verwijderd is van de gemeenschappelijke voorouder; vervolgens telt men voor deze persoon het aantal geboortes tot de gemeenschappelijke voorouder op. Voor personen van dezelfde generatie is de graad volgens het Canonieke recht de helft van de graad volgens het Romeinse recht. Het burgerlijk recht in België en Frankrijk volgt de Canonieke telling.

In figuur 1 meld ik de graden van verwantschap volgens de Romeinse telling. De Nederlandse termen 'neef', 'nicht', 'achterneef' en 'achternicht' e.d. zijn niet-eenduidig en leiden tot verwarring. De meeste Engelse termen zijn preciezer (zie figuur 7).

Voor Nederlandse teksten: zie [www.geneaknowhow.net/faq/recht/verwantschap.htm](http://www.geneaknowhow.net/faq/recht/verwantschap.htm) en [www.geneagri.nl/overdesite/gradentl.htm](http://www.geneagri.nl/overdesite/gradentl.htm).

Voor Engelse teksten zie [www.ancestry.com](http://www.ancestry.com) of [www.cyndislist.com/cousins.htm](http://www.cyndislist.com/cousins.htm).

	Verwantschaps- graad, Romeins	Verwantschaps- graad, Canoniek	Verwantschaps- coëfficiënt (r)	Inteelt- coëfficiënt (F)
Ééneijige tweeling			1 (1)	
Ouder/kind	1	1	½ (0,5)	¼
Broer/zus	2	1	½ (0,5)	¼
Halfbroer/zus	2	1	¼ (0,25)	1/8
Oom/nicht	3	2	¼ (0,25)	1/8
Dubbele neef/nicht	4	2	¼ (0,25)	1/8
Neef/nicht ( <i>first cousin</i> )	4	2	1/8 (0,125)	1/16
Achterneef/nicht ( <i>first cousin once removed</i> )	6	3	1/16 (0,0625)	1/32
Achterachterneef/nicht ( <i>second cousin</i> )	8	4	1/32 (0,03125)	1/64

Dieren moeten intuïtief, 'op het gevoel' (zonder determinatielijsten) een sekspartner uitzoeken. Het is belangrijk dat de sekspartner een soortgenoot is, anders leidt de paring tot onvruchtbaar nageslacht. Door erfelijke leersystemen blijven evoluerende dieren hun soortgenoten herkennen (hoofdstuk 3.2.).

**Soortkruisingen zijn niet altijd nadelig**

Overigens zijn soortkruisingen niet altijd nadelig. Er zijn twee uitzonderingen.

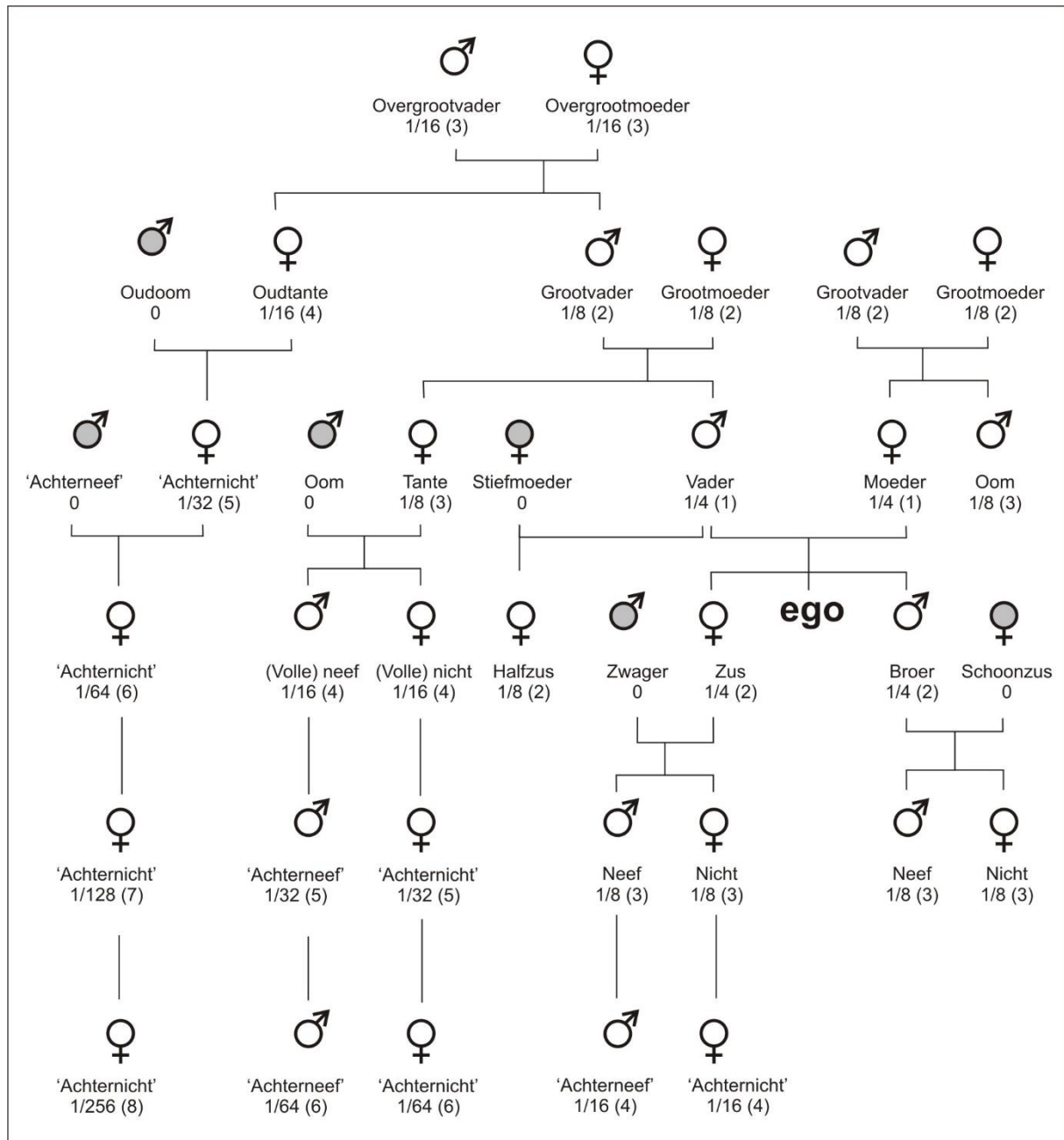
**Onterecht soortonderscheid.** Vogelaars zien in het wild regelmatig hybriden van soortkruisingen (Cockrum 1952). Deze zijn soms minder vruchtbaar (Baker en Boylan 1999). Hebben de betrokken vogels een 'determinatiefout' gemaakt, of worden ze minder kieskeurig als ze er niet in slagen een voorkeurspartner te bemachtigen? Vogelkenner onderscheiden vaak soorten op basis van uiterlijk of zang, zonder onderlinge vruchtbaarheid te testen. De 'vogelsoorten' die de vogelaar onderscheidt, zijn niet altijd afzonderlijke soorten volgens de geneticus.

**Nieuwe soortvorming.** Er zijn verscheidene voorbeelden van nieuwe soorten die ontstaan zijn door een soortkruising (Pennisi 2016).

Soms zijn die nakomelingen onderling seksueel vruchtbaar, of ze planten zich ongeslachtelijk voort (parthenogenese). Na soortkruisingen bij hagedissen ontstaan nieuwe soorten die zich ongeslachtelijk voortplanten (Cole 1984, Sinclair e.a. 2010). Binnen deze ongeslachtelijke lijnen (klonen) is de erfelijke variatie klein. In een stabiele omgeving kan dit gedurende veel generaties succesvol zijn. Het is de vraag of deze individuen zich ongeslachtelijk blijven voortplanten, en of deze nakomelingen zonder seksuele voortplanting op de lange termijn de competitie kunnen winnen met hagedissen die zich wel seksueel voortplanten.

**2.2. Identificeren van verwanten****2.2.1. Verwantschap**

Verwantschap is een belangrijk concept in modellen en theorieën over evolutie. Er zijn twee verschillende methoden om de mate van bloedverwantschap tussen mensen of dieren te meten: (1) aan de hand van de stamboom, en (2) aan de hand van het DNA.



Figuur 1. Stamboom met daarin de Nederlandse namen van verwanten, de inteeltcoëfficiënt t.o.v. EGO en tussen haakjes de Romeinse graden van verwantschap. De grijze tekens staan voor niet-bloedverwanten.

### Verwantschap volgens stambomen

Op basis van een stamboom kan men voor ieder paar individuen de mate van verwantschap berekenen. Daarvoor zijn er twee methodes gangbaar (zie tekstkader 'Verwantschap'):

- de traditionele 'graden van verwantschap' volgens het Romeinse of het Canonieke recht;

- de inteeltcoëfficiënt (F) of de verwantschapscoëfficiënt (r) uit de populatiegenetica<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> De waarde van de verwantschapscoëfficiënt is in de meeste situaties ongeveer tweemaal de inteeltcoëfficiënt. Ik gebruik liever het begrip inteeltcoëfficiënt, F, omdat het gangbare symbool voor de verwantschapscoëfficiënt (r) ook gebruikt wordt voor correlatiecoëfficiënt

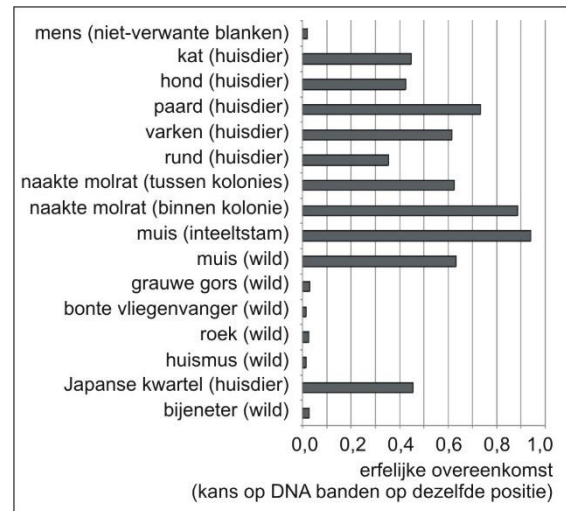
Als de stamboom simpel is (zoals in figuur 1), is de inteeltcoëfficiënt de kans dat beide individuen dezelfde allelen van een gen hebben, doordat die allelen van hetzelfde allel afstammen. De inteeltcoëfficiënt ( $F$ ) is een continue parameter, die varieert tussen 0 en 1. Figuur 1 toont de inteeltcoëfficiënten in een dergelijke stamboom, en de verwantschapsgraad volgens de Romeinse telling tussen haakjes.

### Beperkingen van de inteeltcoëfficiënt uit stambomen

De berekening van de inteeltcoëfficiënt heeft de volgende beperkingen.

1. Men gaat uit van de aanname dat de stamboom de werkelijke afstammingsrelaties afbeeldt, maar we weten dat dit niet altijd het geval is.
2. Men gaat uit van de aanname dat de stamouders niet onderling verwant zijn, en andere aangetrouwde familieleden ook niet (recent) verwant zijn. Maar "Een persoon heeft 2 ouders, 4 grootouders, 8 overgrootouders enz. Over 32 generaties is het aantal voorouders groter dan de wereldbevolking. Dat kan natuurlijk niet. Ongeacht de universele incesttaboes, zijn al onze voorouders min of meer ver aan elkaar verwant." (Dobzhansky 1972, p. 65). Als je ver genoeg terug gaat, zijn alle mensen (en ook alle dieren en alle levende wezens) aan elkaar verwant (Theobald 2010); dus stammen ALLE allelen af van de allelen van het eerste organisme.
3. Men gaat uit van de aanname dat de paringen random waren in een oneindig grote populatie (geen assortatieve paarvorming). Maar we weten dat er steeds selectieve partnerkeuze is.
4. Het was al lang bekend dat de inteeltcoëfficiënt volgens de stamboommethode relaties waarvan we weten dat ze verschillend zijn, bijvoorbeeld als er sprake is van een dubbele neef/nicht-huwelijk, toch als hetzelfde berekenen (Wright 1922).
5. Als men de inteeltcoëfficiënt tussen twee individuen volgens de stamboommethode berekent, vindt men (zoals verwacht) steeds hogere waarden, naarmate men meer generaties in het onderzoek betreft (Allen 1965).

Dit zijn onoplosbare problemen gekoppeld aan de inteeltcoëfficiënt, die binnen de stamboommethode niet oplosbaar zijn (Wright 1922). Tot voor kort was de inteeltcoëfficiënt volgens de stamboommethode de minst slechte methode om verwantschap te berekenen. Maar men kan nu bloedverwantschap beter meten met DNA dan met inteeltcoëfficiënten uit stambomen.



*Figuur 2. Erfelijke variatie bij sommige vogels en zoogdieren, uitgedrukt als het aantal DNA-banden op dezelfde positie bij DNA-fingerprinting, gebaseerd op gegevens van Reeve e.a. (1990); bij huisdieren is de overeenstemming (= inteelt) veel groter dan tussen de meeste dieren in het wild, maar er zijn uitzonderingen.*

De relevantie van bloedverwantschap voor het optreden van erfelijke afwijkingen wordt besproken in sectie 3.1. voor dieren, en in sectie 4.5.1. voor mensen.

### DNA-maten voor verwantschap

Het meten van verwantschap kan ook fundamenteel anders benaderd worden: met DNA-onderzoek (figuur 2, Jeffreys e.a. 1985, Ackerman e.a. 2017). Ieder organisme heeft een unieke 'DNA-vingerafdruk'. Men kan de overeenkomsten in DNA-strengen meten. Die overeenkomst kan men in 3 situaties meten.

1. De DNA-overeenkomst tussen twee individuen, bijvoorbeeld tussen man en vrouw die kinderen willen krijgen.
2. Ook binnen afzonderlijke individuen kan men de mate van homozygositeit meten: in welke mate zijn beide chromosomen in een chromosomenpaar identiek. Dus in welke mate zijn beide chromosomen identiek door afstamming. Het komt voor dat beide chromosomen over een grote lengte identiek zijn. Dat kwam voor bij 28%-90% van de mensen in gemeenschappen met veel inteelt, en slechts bij 2%-26% van de mensen in gemeenschappen met weinig inteelt (Pemberton e.a. 2012). Door recente inteelt ontstaan lange strengen homozygoot DNA, waarin relatief veel allelen voorkomen voor milde of ernstige erfelijk afwijkingen (Szpiech e.a. 2013).

3. Als eenmaal de mate van homozygositeit binnen één individu bepaald is, kan men de gemiddelde DNA-overeenkomst voor individuen binnen een populatie berekenen (Reeve e.a. 1990). Figuur 2 toont die overeenkomsten voor enkele soorten vogels en zoogdieren. Het valt op dat er grote verschillen zijn. De overeenkomsten zijn het grootst bij inteeltstammen van muizen, maar ook daar is de overeenkomst niet 100%. Verder zijn er vooral grote overeenkomsten bij huisdieren. Bij mensen (in dit geval blanken) en dieren in het wild zijn er meestal weinig overeenkomsten. Uitzonderingen zijn de naakte molrat en wilde muizen. De verwantschap tussen naakte molratten kan verklaard worden uit hun voortplantingssysteem (sectie 3.2.4.). We moeten nog bezien of de grote overeenkomst tussen wilde muizen reproduceerbaar is.

De waarde van homozygositeit is een exacte maat voor de mate van verwantschap. Hierbij spelen de problemen die voor de inteeltcoëfficiënt uit stamboomgegevens gelden, niet meer. Tegenwoordig kan men de DNA homozygositeit omrekenen tot een inteeltcoëfficiënt, zoals die in tabel 2 wordt gepresenteerd (Leutenegger e.a. 2003).

### 2.2.2. Inteelt

#### Inteelt en *selfish genes*

Door 'The genetical theory of natural selection' (Fisher 1930) en 'Genetics and the origin of species' (Dobzhansky 1937) is er een nieuwe consensus onder wetenschappers ontstaan over de evolutieleer: het neodarwinisme. Er zijn kwantitatieve populatie-genetische modellen geformuleerd: "*Het elementaire evolutieproces ... is verandering in gen-frequentie.*" (Wright 1933). Dit is verder ontwikkeld tot de theorie van verwanteselectie (Maynard Smith 1964)<sup>3</sup>. In de loop der evolutie zijn die allelen succesvol, waarvan de frequentie verhoogd is ten koste van alternatieve allelen van hetzelfde gen, ongeacht in welke individuen die allelen voorkomen. Dit is gepopulariseerd tot de metafoor van *selfish genes* (Dawkins 1976). Hoe kunnen dieren nageslacht maken met zoveel mogelijk hun eigen allelen? Het antwoord is simpel: door te paren met nauwverwante dieren, dus zoveel mogelijk inteelt (May 1979, Kokko en Ots 2006). Dan hebben de nakomelingen inderdaad het meeste van de eigen allelen. "*Verwanteselectie heeft een potentieel implosief evolutionair gevolg. Als er geen*

*beperkingen zouden zijn, zou er een sterk selectievoordeel zijn van inteelt, gecombineerd met herkenning van en samenwerking tussen verwanten. De ideale omstandigheden zouden zijn incestueuze paringen tussen ouders en hun kinderen, en tussen broers en zussen, binnen nauw verbonden familiegroepen die zich zelfzuchtig gedragen tegen equivalente eenheden. Zo'n voortplantingssysteem zou het ontstaan van extreem altruïsme en extreme samenwerking tussen gezinsleden bevorderen, omdat een groot deel van de genen van de altruïsten en van de ontvangers van het altruïsme door gemeenschappelijke afstamming identiek zouden zijn. Maar natuurlijk er is een grote beperking; dat is de welbekende afname in vitaliteit door de afname van heterozygositeit.*" (E.O. Wilson 1976, p. 211). Hoe ontstaat een evenwicht tussen de voordelen van verwanteselectie en de nadelen van inteeltdepressie? Daar gaat dit hoofdstuk over.

#### Theoretische gevolgen van inteelt

In iedere populatie zijn er wel schadelijk recessieve allelen, afhankelijk van de voorgeschiedenis van die populatie (Bengtsson 1978, zie sectie 4.5.1.). Zolang er een dominant allel tegenover dit schadelijke allel staat, heeft zo'n schadelijk allel geen negatief effect. Stel nu dat een man een recessief allel voor een bepaalde ziekte heeft, dat zo zeldzaam is dat het verder niet in de populatie voorkomt. De kans voor iedere dochter of zoon dat zij of hij dit schadelijke allel heeft is  $\frac{1}{2}$ . Stel verder dat zijn zoon met zijn dochter trouwt; dan is de kans dat zij beiden dit schadelijke allel hebben  $\frac{1}{4}$ . Maar als zij beiden dit allel hebben dan is voor iedere nakomeling de kans  $\frac{1}{4}$  dat deze ook werkelijk de ziekte krijgt.

Hoe groot is de kans bij een gegeven ouderpaar dat twee (gunstige of ongunstige) allelen die van hetzelfde allel afstammen, in één nakomeling samenkomen? Die twee allelen zijn dan 'identiek door afstamming'. De kans dat twee dergelijke allelen bij elkaar komen, heeft te maken met de mate van verwantschap van beide ouders. De gebruikelijke onderbouwing van het afwijzen van inteelt is dat bij inteelt de kans groter wordt dat recessieve schadelijke allelen samen komen, wat tot erfelijke aandoeningen leidt (Fareed en Afzal 2017). Maar bij inteelt is ook de kans groter dat gunstige recessieve allelen samenkomen – met gunstige gevolgen. Dat is op zich een logisch correcte tegenwerping tegen het idee dat inteelt schadelijk is. We zullen in sectie 4.5.1. echter empirische gegevens presenteren dat inteelt bij mensen meestal schadelijk is.

Inteelt heeft nog een andere theoretische nadelen (zie tekstkader 'Nadelen van inteelt').

<sup>3</sup> In hoofdstuk 4.1. licht ik toe waarom ik liever niet over de *inclusive fitness* theorie van Hamilton (1964a,b) spreek.



**Nadelen van inteelt** (Bateson 1983, aangepast)

1. Grotere kans dat schadelijke recessieve allelen bij elkaar komen, zodat erfelijke ziektes ontstaan.
2. Er zijn minder verschillende allelen op dezelfde erfelijke locus, zodat minder combinaties kunnen ontstaan die gunstig kunnen zijn.
3. De nakomelingen zijn niet variabel genoeg om een variabele omgeving het hoofd te bieden.
4. De nakomelingen hebben meer onderlinge overeenkomst, waardoor de onderlinge competitie toeneemt.
5. Bij inteelt neemt de variatie in immuun-eiwitten (MHC) af, en is er afweer tegen minder pathogene organismen.

Van sommige genen is de heterozygoot in het voordeel, zoals bij sikkelcelanemie<sup>4</sup>, maar bij inteelt neemt de frequentie van heterozygoten af. Bij inteelt neemt ook de algemene variatie af; daardoor kunnen organismen minder weerstand bieden aan veranderende omgevingen. Bij inteelt neemt het aantal verschillende immuun-eiwitten af. Dan hebben organismen afweer tegen minder ziekteverwekkers.

**Eliminatie van schadelijke allelen?**

Inteelt vergroot de kans op het verschijnen van erfelijk recessieve ziektes. Als individuen met die ziektes minder nakomelingen krijgen, is inteelt (in principe) een methode om allelen voor erfelijke ziektes te elimineren. Het verwijderen van schadelijke allelen door inteelt wordt *purging* genoemd (Leberg en Firmin 2008). *“Als een eerder uitgeteelde samenleving begint te intelen [...], dan zullen de schadelijke recessieve allelen die tijdens de uitteelt geaccumuleerd zijn, zich uiten door de homozygositeit, en er zal vrij sterke inteeltdepressie zijn. Maar na enige tijd zullen deze allelen uit de populatie geëlimineerd worden, zodat een nieuw evenwicht bereikt wordt, en er zal weinig tot geen inteeltdepressie meer zijn [...], of de populatie sterft natuurlijk uit – en dat doen veel populaties.”* (Moore en Ali 1984). Als men eenmaal een succesvolle inteeltstam heeft, bijvoorbeeld van muizen of ratten, kan men de leden van die stam zonder probleem verder intelen (sectie 3.1.).

<sup>4</sup> Het gen voor hemoglobine komt voor in twee varianten: HbA en HbS. Mensen met twee HbS-allelen hebben de ziekte sikkelcelanemie: ze hebben afwijkende rode bloedcellen en bloedarmoede, maar ze zijn beschermd tegen malaria. Mensen met één HbA- en één HbS-allel hebben normale rode bloedcellen en geen bloedarmoede, maar ze zijn wel beschermd tegen malaria. Mensen met twee HbA-allelen hebben normale rode bloedcellen, maar ze zijn niet beschermd tegen malaria.

**Het herkennen van verwanten**

Volgens het neodarwinisme gaat het in de evolutie vooral om het voortbestaan van allelen, en daarvoor is het gunstig om verwanten te bevoordelen (hoofdstuk 4.1. en 4.3.). Dat veronderstelt wel dat dieren hun verwanten kunnen herkennen. Maar dieren hebben geen helder idee van verwantschap. Volgens mij is het een antropomorfe uitdrukking om bij dieren over verwantenherkenning te spreken. Dieren differentiëren hun soortgenoten aan de hand van de volgende principes:

- Is hij/zij een nestgenoot, of een kind van mijn moeder of vader? Dit proces wordt ‘eerder samengaan’ genoemd. In de eenvoudigste situatie herkent een moeder haar eigen kinderen; en deze kinderen herkennen hun moeder en hun nestgenoten. Herkenning door eerder samengaan veronderstelt dat dieren elkaar individueel onderscheiden.
- Lijkt hij/zij op mezelf of op mijn vader, moeder, broers of zussen? Dit proces wordt *phenotype matching* genoemd. Bateson (1982, 1983<sup>5</sup>) heeft gesuggereerd dat er tussen individuen met erg grote erfelijke gelijkenis minder seksuele aantrekking zou zijn, maar dat wordt tegengesproken door de seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst tussen verwanten die gescheiden opgegroeid zijn (sectie 4.3.).

**2.2.3. Praktijk: verwantschap en inteelt****Evolutie, bijna uitsterven en flessenhalzen**

Evolutie is een grillig proces: populaties groeien en krimpen. En populaties splitsen zich af of versmelten. Soms is een soort zo succesvol dat zeer veel nakomelingen overleven. Dan zijn er veel (verwante en niet-verwante) soortgenoten voorhanden om mee te paren.

<sup>5</sup> Nadere inspectie van de tabellen van Bateson overtuigt mij niet dat zijn conclusies uit zijn gegevens volgen.

**Nadelen van uitteelt** (Bateson 1983, aangepast)

1. Allelen waardoor een organisme aangepast is aan een concrete omgeving, raken verloren of onderdrukt.
2. Een samenstel van allelen die gezamenlijk nodig zijn voor aanpassing, wordt opgesplitst door recombinatie.
3. Bij polygyne soorten, verliest de verspreidende sekse het voordeel dat extra nauw verwante nakomelingen aanwezig zijn, en dat de allelen van diens ouders frequenter zijn in de volgende generatie.
4. Infectie door pathogene organismen op of in de partner wordt meer waarschijnlijk.
5. Migratie naar een andere populatie is riskant en het succes is onzeker.
6. Vaardigheden die de verspreidende sekse heeft verworven, passen niet in de nieuwe omgeving.
7. Ouderzorg wordt verstoord doordat gewoonten die beide partners in verschillende omgevingen hebben verworven, niet bij elkaar aansluiten.

Maar in twee situaties zijn paringen tussen verwante individuen niet te vermijden.

1. Het kan voorkomen dat een klein aantal individuen een nieuwe, geïsoleerde plek bereikt, en deze succesvol bevolkt. We zullen daar voorbeelden van zien in sectie 3.2.4. voor dieren, en in sectie 4.5.1. voor mensen. Als een groep een episode doormaakt dat een klein aantal individuen de voorouders zijn van een grotere groep, noemt men dat een flessenhals (*bottleneck*).
2. Soms is een soort bijna uitgestorven, maar enige tijd later komen er toch weer meer individuen. Een voorbeeld daarvan is de wisent, de Europese bizon. Deze was in 1921 in het wild uitgestorven, terwijl er in dierentuinen nog 56 exemplaren leefden, die deels verwant waren. Door een speciaal fokprogramma is het aantal toegenomen: nu leven er weer kudde van enkele duizenden wisenten in Oost-Europa.

Als de leden van een populatie afstammen van relatief weinig voorouders, en als paringen met leden van andere populaties niet mogelijk zijn, dan zijn de opties intelen of uitsterven. De voorouders van de huidige jachtluipaarden hebben op grote schaal ingeteeld (sectie 3.2.4.).

**De gevolgen van inteelt**

Informatie over de gevolgen van inteelt is belangrijk voor het behoud van bedreigde diersoorten, voor het kweken in dierentuinen, voor het kweken van optimale rasdieren, en voor het geven van voortplantingsadvies aan mensen.

Bij inteelt is de kans groter dat schadelijke recessieve allelen bij elkaar komen, maar door inteelt met de juiste selectie kunnen die allelen (in principe) juist geëlimineerd worden. Er is een inteeltexperiment uitgevoerd met fruitvliegjes. Een deel van deze vliegjes zat in een omgeving met veel onderlinge competitie, en een ander deel juist niet (Swindell en Bouzat 2006). Bij de vliegjes in een niet-competitieve omge-

ving werd het nageslacht minder gezond en minder vruchtbaar, maar in de competitieve omgeving bleven ze gezond en vruchtbaar. Ook in een experiment met meeltorren bleven stammen met sterkere selectie voor mannetjes langer voortbestaan (sectie 3.1.). In de competitieve omgeving werden schadelijke allelen sneller verwijderd. Bij sommige speciaal gekweekte dieren vond men geen nadelige gevolgen van inteelt, maar in deze gevallen "is er een strenge selectie geweest waardoor de zwakken en onvruchtbaren geëlimineerd zijn, en na zulke selectie zijn de nadelige gevolgen van inteelt ongetwijfeld voor lange tijd verhindert, maar dit bewijst geenszins dat er geen nadelige gevolgen geproduceerd zijn." (Wallace 1889, geciteerd uit Westermarck 1891, p. 337).

**De gevolgen van uitteelt**

Er zijn gunstige en ongunstige gevolgen beschreven van uitteelt. Kruisingen tussen populaties hebben vaak gunstige gevolgen: de bastaarden zijn superieur aan de oorspronkelijke populatie, bijvoorbeeld in vitaliteit, gezondheid of vruchtbaarheid. Dit noemt men heterosis. Maar kruising tussen populaties kan ook nadelige gevolgen hebben (zie tekstkader 'Nadelen van uitteelt'). Als leden van verschillende populaties gekruist worden, kan het voorkomen dat de nakomelingen juist minder vitaal en minder vruchtbaar zijn (Edmands 2007). De gebruikelijke interpretatie is dat binnen populaties de allelen goed op elkaar afgestemd zijn, maar dat door kruising groepen allelen bij elkaar komen die niet goed bij elkaar aansluiten. Dit wordt later besproken bij luipaardkickers (sectie 3.3.2.) en mensen (sectie 4.5.2.). Het meest treffend zien we dat bij soortkruisingen, waarbij de genen van beide partners zo verschillend zijn dat de nakomelingen meestal onvruchtbaar zijn. Maar een soortkruising kan ook de eerste stap zijn in de vorming van een nieuwe soort (Pennisi 2016).

### 2.2.4. Vermindering van de kans op inteelt

#### Gedrag

Er zijn twee verschillende manieren waardoor dieren de kans op inteelt verkleinen.

**Blijven of verspreiden?** Individuele dieren hebben de volgende gedragsopties (Bengtsson 1978).

- Blijven in hun geboortegebied en daar proberen voort te planten. Dit heeft het voordeel dat de kans op overleven groter is, maar het nadeel dat de kans op inteelt groter is.
- Vertrekken uit hun geboortegebied en proberen voort te planten in een nieuw gebied. Dit heeft het voordeel dat de kans op inteelt kleiner is. Maar dit is riskant gedrag. Relatief veel zwervers overlijden of vinden geen sekspartners.

Bij veel soorten verlaten vooral de mannetjes, of vooral de vrouwtjes bij geslachtsrijpheid hun geboortegebied (Darwin 1876, Westermarck 1891). Dat is beschreven bij insecten, vissen, amfibieën, vogels en zoogdieren (Pusey en Wolf 1996). Bij sommige soorten vertrekken de zoons of dochters op eigen initiatief, en bij andere soorten worden de zoons of dochters weggejaagd. Als zoons of dochters de groep verlaten, vermindert dat de kans op inteelt. Bij koolmeesjes is verspreiding gevonden, maar *“individuele koolmeesjes lijken paringen met verwanten niet te vermijden: zij verspreiden en paren dan met wie ze maar ontmoeten.”* (Moore en Ali 1984). Na verspreiding wordt de kans om een nauwe verwant te treffen wel kleiner.

**Vermijden van seks met verwanten.** Bij veel diersoorten hebben individuen zelden seks met nauwe verwanten (sectie 3.2.). Aristoteles (*Historia animalium*) meldde dat de mannetjes van kamelen en paarden weigerden met hun moeder te paren. Ook Darwin (1876, p. 334) meldt voorbeelden dat reuen en hengsten weigeren te paren met nauwverwanten.

## 3. Partnerkeuze en inteelt bij dieren

### 3.1. Huisdieren en proefdieren

#### Inteeltdepressie

Kwekers hebben nadelige gevolgen van inteelt bij planten en dieren beschreven. Bij voortdurende inteelt overleven er minder nakomelingen, neemt de vruchtbaarheid af, en hebben de nakomelingen vaker last van infectieziektes (Ralls e.a. 1988, Liberg e.a. 2005, Swindell en Bouzat 2006, Edmands 2007, Dolgin e.a. 2007, zie ook sectie 3.1.). Darwin (1876) en Westermarck (1891, p. 335-338) beschreven dat inteelt bij planten en dieren meestal leidt tot

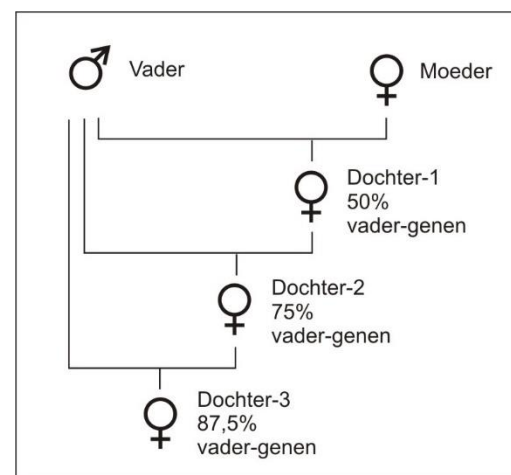
zwakker nageslacht: inteeltdepressie. Ralls e.a. (1988) hebben bij 38 soorten zoogdieren met bekende stamboom uit 7 dierentuinen of onderzoekinstellingen gemeten of inteelt tussen broer en zus, of tussen ouder en kind tot extra sterfte bij het nageslacht leidt. Er was een groot verschil tussen soorten. Bij sommige soorten - zoals de ringstaartlemur en de manenwolf - had inteelt geen invloed op de sterfte bij nakomelingen. Bij andere soorten - zoals de bruinrugtamarin en de moormaki - was de sterfte bij inteelt meer dan 50 procentpunten hoger dan bij niet-verwante individuen. Gemiddeld was de oversterfte 33 procentpunten bij inteelt tussen ouders en hun kinderen of tussen broer en zus. Soms is nauwe inteelt bij dieren desastreus, en soms heeft men geen schadelijke gevolgen van nauwe inteelt waargenomen.

#### Line breeding

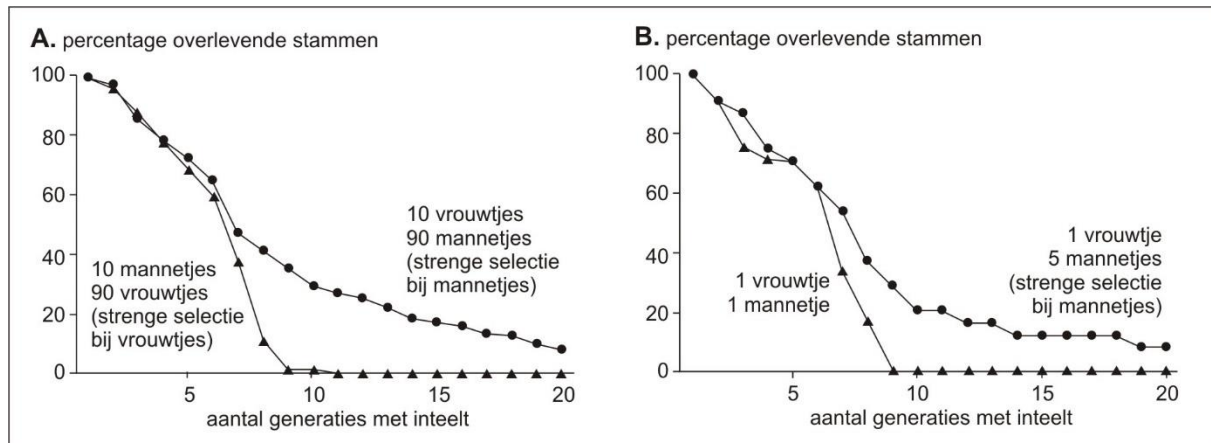
Sommige kwekers gebruiken *line breeding* om gewenste eigenschappen die in één individu aanwezig zijn, in het nageslacht extra frequent te laten voorkomen. Daartoe kruisen ze een individu met zijn kinderen en kleinkinderen, en eventueel verder (figuur 3). Daardoor komt een steeds hoger percentage van de genen van één ouder in het nageslacht.

#### Inteeltstammen van muizen

Het is niet *a priori* te voorspellen of inteelt schadelijk is. Dat komt doordat het erfelijke uitgangsmateriaal grotendeels onbekend is, en doordat concrete allelen toevallig verdwijnen of



Figuur 3. **Line-breeding**, met daarbij hoeveel procent van de vader-genen bij de dochter, kleindochter en achterkleindochter voorkomen. Dergelijke inteelt komt voor bij kwekers van paarden, bij Zoroastranen, Mormonen en sla-venhouders (Weinberg 1955, p. 36), en in romans (Jones 1975).



Figuur 4. De gevolgen van broer/zus-inteelt bij meeltorren: na enkele generaties zijn de meeste stammen uitgestorven. Als er strenge selectie voor mannetjes is, overleven de stammen iets langer (gegevens van Lumley e.a. 2015).

overblijven bij inteelt. In 1960 is een experiment gepubliceerd over broer/zus-inteelt bij muizen over veel generaties (Bowman en Falconer 1960). Hiervoor werden 20 lijnen muizen gedurende veel generaties ingeteeld. In de meeste lijnen nam de vruchtbaarheid af bij deze zware inteelt: na 5 generaties waren 17 van de 20 lijnen uitgestorven. Later stierven nog 2 lijnen uit. Één lijn bleef leven en behield zijn vruchtbaarheid. Bij deze lijn (1 van de 20) had langdurige, zware inteelt geen nadelig gevolg, tenminste niet in de beschermde omgeving van het laboratorium. Door dergelijke procedures zijn er inteeltstammen gemaakt van muizen en ratten die veel decennia als proefdier gebruikt worden.

### Inteelt bij meeltorren

De gevolgen van broer/zus-inteelt gedurende meer dan 40 generaties zijn onderzocht bij de kastanjebruine rijstmeelkever. Er ontstonden inteeltstammen, maar het percentage overlevende stammen nam geleidelijk af (figuur 4, Lumley e.a. 2015); dit is inteeltdepressie. De mate van inteeltdepressie hing af van de geslachtsverhouding in de kweekruimtes. Er werden 4 verschillende situaties onderzocht: 10 vrouwtjes met 90 mannetjes, 10 mannetjes met 90 vrouwtjes, 1 vrouwtje met 5 mannetjes, en 1 mannetje met 1 vrouwtje. Stammen waarbij veel mannetjes om weinig vrouwtjes concurreerden, overleefden het langst. Omgekeerd waren stammen waarbij veel vrouwtjes om weinig mannetjes concurreerden, toch snel uitgestorven. Dus bij sterke selectie onder de mannetjes zijn de nadelige gevolgen van inteelt iets kleiner.

### Goudhamsters

De goudhamster is een populair huisdier. Alle goudhamsters stammen waarschijnlijk af van een nest van één vrouwtje met 12 jongen die in 1930 in Syrië gevangen zijn. Alle huidige goudhamsters zijn dus het product van verre-gaande inteelt. Hun vruchtbaarheid is groot. Er zijn inmiddels veel varianten (rassen) van goudhamsters. Waarschijnlijk is veel van deze variatie veroorzaakt door mutaties die na 1930 zijn opgetreden.

### Conclusie: inteelt en het nageslacht bij dieren

Volgens de theorie heeft inteelt nadelige gevolgen voor het nageslacht. Maar in individuele gevallen is bij dieren de invloed van inteelt op het nageslacht niet te voorspellen. Dat geldt zelfs voor nauwe inteelt tussen ouder en kind, of tussen broer en zus. De gevolgen van inteelt zijn afhankelijk van het genetisch materiaal, en dat is grotendeels onbekend. Soms is inteelt zeer schadelijk en soms helemaal niet.

### 3.2. De keuze van sekspartners door dieren in het wild

Vroeger meende men dat dieren een gedetailleerde erfelijke *template* van een geschikte sekspartner zouden hebben. Nu is duidelijk dat veel dieren erfelijke\* gespecialiseerde leersystemen hebben waarmee ze hun sociale partners en sekspartners identificeren (hoofdstuk 3.2.).

Hieronder bespreek ik voorbeelden van de praktijk van de keuze van sekspartners bij verschillende soorten gewervelde dieren. De voorbeelden zijn zo gekozen dat ze de algemene principes toelichten en dat ze de grote variaties in de natuur tonen.

### 3.2.1. Vissen

#### Stekelbaarsjes

**Sociale imprinting.** Er is een verschil tussen sociale en voortplantingsvoorkeuren van het driedoornig stekelbaarsje. Stekelbaarsjes zwemmen in scholen, wat voor- en nadelen voor de individuen heeft (Frommen e.a. 2007, hoofdstuk 5.1.). Als stekelbaarsjes voor schoolvorming de keuze hebben tussen bekende verwanten en onbekende niet-verwanten, kiezen ze vooral voor de bekende verwanten om een school te vormen. Als ze de keuze hebben tussen onbekende verwanten en onbekende niet-verwanten vormen ze toch vooral scholen met hun verwanten: kennelijk hebben verwanten stimuli die schoolvorming bevorderen. In scholen van verwante individuen is er minder agressie en meer samenwerking dan in scholen van niet-verwante individuen. Als stekelbaarsjes echter ingeteeld zijn, hebben ze geen voorkeur meer voor verwanten of niet-verwanten (Frommen e.a. 2007). Dit alles wijst erop dat stekelbaarsjes scholen vormen op basis van *self-referent phenotype matching* voor 'geur'; bij ingeteelde stekelbaarsjes is er weinig verschil tussen chemische stimuli.

**Seksuele imprinting.** De voorkeuren voor sekspartners zijn anders. Voor sekspartners kregen vrouwtjesstekelbaarsjes de keuze tussen een bekende broer en een onbekend mannetje. Dan kiezen ze vooral voor het onbekende mannetje: ze zijn gemiddeld twee maal vaker bij het onbekende mannetje dan bij de bekende broer; kennelijk zenden individuen stimuli uit die de kans op paringen met verwanten verminderen (Frommen en Bakker 2006). Ook voor de keuze van sekspartners gebruiken vrouwtjes stekelbaarsjes *self-referent phenotype matching*, maar dan juist voor de voorkeur voor het ongelijke. Overigens is het wel waarschijnlijk dat de reacties van mannetjes en vrouwtjes op de rode buik van het mannetje, en van mannetjes op de opgezwollen buik van de vrouwtje door erfelijk vastgelegde tekenstimuli veroorzaakt worden.

#### Zebravisjes

Als volwassen vrouwtjes van zebravissen de keuze hebben voor sekspartner tussen een onbekende broer en een onbekend niet-verwant mannetje, kiezen ze vooral het niet-verwante mannetje (Gerlach en Lysiak 2006). Ze selecteren op basis van 'geur'. Maar mannetjes zebravissen hebben daarentegen geen voorkeur voor verwante of niet-verwante vrouwtjes. Vrouwtjes van stekelbaarsjes en zebravissen vermijden inteelt door minder te paren met individuen die hetzelfde ruiken als

zijzelf of hun familie. Daarom denk ik dat inteeltvermijding ouder is dan de afsplitsing van vissen en viervoeters (400 Mya, *megayears ago*, miljoen jaar geleden).

### 3.2.2. Amfibieën

#### De gevolgen van uutteelt bij luipaardkikkers: soortvorming in actie

Ook paringen tussen verre verwanten van dezelfde soort hebben nadelen. De luipaardkikker leeft in een groot, gevarieerd deel van Noord-Amerika: in hete en koude gebieden, in droge en vochtige gebieden, en in het laagland en in de bergen. Luipaardkikkers uit 6 verschillende USA staten (Vermont, New Jersey, Florida, Wisconsin, Louisiana en Texas) zijn verzameld, en kruisingen zijn in het laboratorium onderzocht (dus binnen de soort maar met individuen uit verschillende staten, Moore 1946). Kruisingen tussen individuen uit nabije staten gaven normale nakomelingen. Maar naarmate de afstand tussen de geboortegronden van de ouders groter was, groeiden de nakomelingen trager en hadden meer afwijkingen – en wel zo ernstig dat ze in het wild waarschijnlijk niet hadden overleefd. Dit toont het proces van geleidelijke soortvorming – en dus erfelijke isolatie.

### 3.2.3. Vogels

#### Inteeltvermijding bij Canadese ganzen.

Inteeltvermijding is experimenteel onderzocht bij Canadese ganzen. Eieren van deze soort werden naar nesten van andere Canadese ganzen verplaatst. Als niet-verwante mannetjes en vrouwtjes samen opgroeien in hetzelfde nest, paren ze niet. Als broer en zus in een verschillend nest opgroeien, en als ze later bij elkaar komen, paren ze wel (Aberle e.a. 1963). Bij Canadese ganzen is er soortherkenning op basis van *family-referent phenotype matching*, en is er inteeltvermijding op basis van eerder samengaan.

#### Verschillen tussen soorten mezen

Het ontstaan van de voorkeur voor sekspartners is experimenteel onderzocht bij meesjes (Slagsvold e.a. 2002). Eitjes van koolmeesjes werden in het wild in nesten van pimpelmeesjes gelegd en door pimpelmeesjes uitgebroed. Als volwassenen behandelden deze koolmeesjes pimpelmeesjes als hun soortgenoten, en zij probeerden ermee te paren. Toch is dit patroon niet algemeen. Als men omgekeerd eitjes van pimpelmeesjes door koolmeesjes laat uitbroeden, houden de meeste pimpelmeesjes een voorkeur voor de eigen soort en niet voor koolmeesjes. Er zijn dus soortverschillen tus-

sen verwante vogelsoorten. Koolmezen hebben *family-referent phenotype matching*, maar pimpelmezen niet. De voorkeuren van pimpelmezen moeten nog verder onderzocht worden: kiezen zij op basis van *self-referent phenotype matching*, of op basis van erfelijk vastgelegde soort-eigen stimuli?

#### **Parent-referent phenotype matching bij zebrovinken**

De voorkeuren voor sekspartners zijn experimenteel onderzocht bij zebrovinken. Onderzoekers plakten bij broedpaartjes van zebrovinken een rode of een blauwe veer op hun voorhoofd. Van de nakomelingen hiervan vertoonden de vrouwtjes een voorkeur voor mannetjes met een rode of blauwe veer, respectievelijk (Witte en Sawka 2003, Witte en Capers 2006). Voor de vrouwtjes was er dus *parent-referent phenotype matching*. Maar voor de mannetjes hadden kleurige veren bij het broedpaar geen invloed op hun voorkeur. Er is een witte variant van zebrovinken, waarbij het vrouwtje van nature een lichtoranje snavel heeft, en het mannetje dieper oranje tot rood. De snavels van de broedparen werden geleverd met nagellak. Er waren twee groepen broedparen: vrouwtjes oranje / mannetjes rood; en vrouwtjes rood / mannetjes oranje. Toen de mannetjes hieruit volwassen waren, werd hun voorkeur voor vrouwtjes met verschillende snavelkleuren gemeten. Daarbij waren er 8 tinten variërend van lichter oranje dan normaal tot dieper rood dan normaal. Als een mannetje grootgebracht was door een vrouwtje met een rode snavel, prefereerde hij vrouwtjes met nog dieper rode snavels; en omgekeerd, als een mannetje grootgebracht was door een vrouwtje met een oranje snavel, prefereerde hij vrouwtjes met nog lichter oranje snavels (ten Cate e.a. 2006). Witte zebrovinken onderscheiden mannetjes en vrouwtjes op basis van eerdere ervaringen. Er is dus *parent-referent phenotype matching*, maar met een voorkeur voor extremere verschillen.

#### **3.2.4. Zoogdieren**

Bij allerlei knaagdieren komen minder paringen voor tussen nestgenoten dan tussen niet-nestgenoten (Pusey 1987, Pusey en Wolf 1996). Met DNA-onderzoek is aangetoond dat prairiehonden en grienden (een soort dolfijn) minder gepaard hebben met bloedverwanten dan volgens toeval zou gebeuren (Amos e.a. 1993).

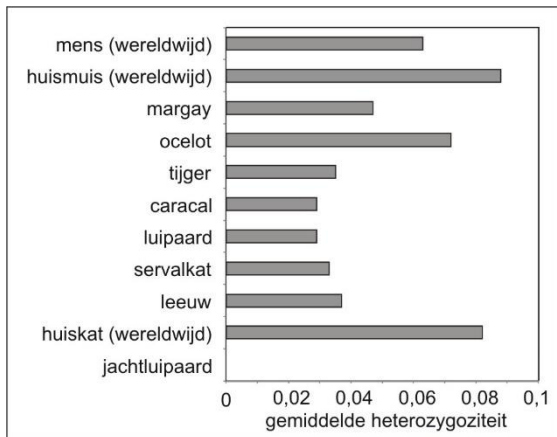
#### **Naakte molratten**

Naakte molratten hebben een bijzonder voortplantingssysteem (Jarvis 1981, Faulkes e.a.

1997). Zij leven in grote, ondergrondse kolonies van 25 – 300 individuen met één vruchtbaar vrouwtje, de 'koningin', die nakomelingen krijgt, en een of twee mannetjes die met de koningin paren. De overige leden van de kolonie zijn nakomelingen van de koningin; zij zijn niet seksueel actief, maar zij dragen wel bij aan de verzorging van de jongen, aan de verdediging van het nest, en aan het verzamelen van voedsel. De sociale structuur bij de naakte molrat lijkt op die bij de sociale insecten, zoals mieren en honingbijen. Er zijn in het wild vooral grote kolonies van naakte molratten gevonden; daarom neemt men aan dat kolonies van naakte molratten vooral ontstaan doordat een grote kolonie opsplijt. De erfelijke variatie binnen en tussen kolonies van naakte molratten is zeer klein: op basis van DNA-gelijkenis is voor naakte molratten een inteeltcoëfficiënt geschat van 0,45 (Reeve e.a. 1990, zie ook figuur 2). Dat is de grootste waarde die voor een wilde populatie gemeten is; groter dan tussen broer en zus bij mensen, en is bijna even groot als bij een inteeltstam muizen. Dit wordt toegeschreven aan inteelt gedurende veel generaties (maar hierover is nog discussie Ciszek 2000, Braude 2000). De niet-voortplantende nestleden van naakte molratten verhinderen de komst van nieuwkomers; zij belemmeren de komst van nieuwe genen en bevoordelen zo hun eigen genen (O'Riain en Jarvis 1997). Maar als de koningin de keuze heeft, prefereert ze een nieuwkomer (Clarke en Faulkes 1997, Ciszek 2000). Het is in overeenstemming met de theorie van verwantenselectie dat de kolonieleden nieuwkomers afweren, en het is in overeenstemming met de theorie van inteeltvermijding dat de koningin nieuwkomers prefereert. Kennelijk wint de koningin zelden: de nestgenoten lijken succesvol in het afweren van nieuwkomers, en daardoor is de inteeltcoëfficiënt zo hoog. Het voorbeeld van de naakte molratten toont aan dat langdurige strenge inteelt in bijzondere omstandigheden succesvol kan zijn bij zoogdieren in het wild.

#### **Jachtluipaarden**

Jachtluipaarden zijn prachtige, razendsnelle roofdieren. Zij leven vooral ten zuiden van de Sahara, maar zij zijn een bedreigde diersoort. Jachtluipaarden hebben onderzoekers verrast doordat zij binnen de soort een extreem kleine genetische variatie hebben: van 52 gen-loci bij 55 individuen was er niet één heterozygoot, terwijl bij andere onderzochte zoogdieren de gemiddelde heterozygotiteit varieerde van 2,9% tot 8,8% (figuur 5). Bij jachtluipaarden kon huid van het ene individu zonder problemen bij een ander individu getransplanteerd worden, wat wijst op immunologische overeenkomst



*Figuur 5. De gemiddelde heterozygositeit bij enkele soorten zoogdieren, vooral katachtigen, gebaseerd op gegevens van O'Brien e.a. (1985). Voor verscheidene gen-loci van veel individuen is het percentage heterozygote allelen gemeten. Let wel: voor jachtluipaarden is dit echt 0%.*

(O'Brien e.a. 1983, 1985). Men schat dat ongeveer 12 kya (*kiloyears ago*) jachtluipaarden bijna uitgestorven waren (O'Brien e.a. 1987, Menotti-Raymond en O'Brien 1993, Driscoll e.a. 2002) en dat de populatie sinds die tijd langzaam aan het herstellen is. Er zijn allerlei tekenen van inteelt. Er is weinig variatie in immuun-eiwitten (Yuhki en O'Brien 1990), waardoor er bescherming tegen minder infectieziekten is. De kwaliteit van het sperma is gering en er sterven veel jonge dieren; dat geldt voor jachtluipaarden in dierentuinen en in het wild (O'Brien e.a. 1985). Jachtluipaarden zijn een voorbeeld van evolutie in werking: een soort sterft bijna uit, inteelt is onvermijdelijk, en de soort komt moeizaam terug, waarbij het overleven op lange termijn nog lang niet zeker is.

### Dolfijnen in het wild

Bij tuimelaars in Australië is de mate van inteelt bij dolfijn-moeders en hun nakomelingen gemeten aan de hand van het DNA. Naarmate er meer inteelt was, overleefden de nakomelingen slechter; het verschil was groot: wel een factor 2 (Frère e.a. 2010). Bij grotere inteelt nam de leeftijd van het spenen toe.

### Edelherten op een Schots eiland

Voor de westkust van Schotland ligt het eiland Rum van ruim 100 km<sup>2</sup>. Hier leven edelherten in het wild. In een onderzoek werden alle edelherten betrokken die sinds 1981 geboren waren, d.i. de tijd dat het maximale aantal edelherten voor dat gebied bereikt was. Daardoor was er stevige concurrentie tussen de dieren. Van 2530 edelherten waren er DNA-gegevens,

zodat voor hen de mate van inteelt geschat kon worden. Hiervan waren er 10 individuen die de nakomeling waren van een vader-/dochter-paring. In allerlei opzichten was inteelt ongunstig: onder andere (1) het geboortegewicht, (2) de overleving gedurende de eerste 2 levensjaren, (3) het voortplantingssucces, en (4) overleving van de nakomelingen (Huisman e.a. 2016). Vooral in het voortplantingssucces gedurende het hele leven was er een groot effect. Het levenslang voortplantingssucces is de beste maat voor evolutionair succes. Voor vrouwtjes met de meeste inteelt was het levenslang voortplantingssucces gedaald tot 28%, en voor mannetjes zelfs tot 5%.

### Konijnen in Australië

In 1859 heeft Thomas Austin 12 konijnen in Australië losgelaten om erop te kunnen jagen, met desastreuze gevolgen (Williams e.a. 1995). De konijnen hebben zich enorm uitgebreid ten koste van de oorspronkelijke soorten: zij vormen een echte plaag, die nauwelijks kon worden bestreden. Doordat de populatie startte met een klein aantal individuen, heeft er op grote schaal inteelt plaatsgevonden. Dit is een voorbeeld van enorme groei van een populatie ondanks strenge inteelt. Als we de voorbeelden van de jachtluipaarden en de Australische konijnen vergelijken, valt op dat inteelt soms tot grote problemen leidt, en soms tot enorme successen – in termen van het aantal nakomelingen. Er zijn veel andere voorbeelden dat geïmporteerde soorten planten en dieren (exoten) zich sterk verspreiden en een plaag vormen ten koste van de inheemse soorten. Bij deze exoten heeft een populatie met inteelt de concurrentiestrijd met aanwezige soorten toch gewonnen.

### 3.2.5. Primaten

Het verband is onderzocht tussen mate van inteelt en kindersterfte voor de leeftijd van 6 maanden bij 16 primatensoorten in dierentuinen en onderzoeksinstellingen (Ralls en Ballou 1982). Bij 15 van de 16 kolonies was de sterfte bij ingeteelde nakomelingen tot 2 maal groter dan bij niet-ingeteelde nakomelingen.

### Makaken

Er zijn veel verschillende soorten makaken met verschillend sociaal gedrag. Zij leven allen in communes (hoofdstuk 5.1.) met veel mannetjes en veel vrouwtjes. In het wild verlaten de meeste zonen rond de puberteit de groep en komen mannetjes uit andere groepen; daarvoor zijn er voor de vrouwtjes voortdurend nieuwe mannetjes (Sade 1968). Als migratie tussen gemeenschappen mogelijk is, wordt

daardoor de kans op inteelt kleiner. De dochters blijven in de kolonie, dus in principe is inteelt tussen vader en dochter mogelijk, maar tussen broer en zus minder, doordat de broers meestal vertrekken. Voor het onderzoek naar inteelt bij makaken moeten we onderscheid maken tussen groepen in het wild en groepen die in gevangenschap gehouden worden. DNA-onderzoek toont dat ook mannetjes makaken in gevangenschap relatief weinig kinderen bij hun dochters verwekken (Pusey 2005).

**Resusapen.** Bij resusapen hebben de vrouwtjes een voorkeur voor mannetjes die ze niet uit hun vroege jeugd kennen, dus die niet hun vader kunnen zijn (Manson en Perry 1993). In hun vruchtbare periode verblijven ze vooral bij niet-verwante mannetjes, en weren ze mannetjes af waarmee ze misschien verwant zijn. Bij resusapen in het wild paarden zonen die in de gemeenschap bleven, zelden met hun moeder (Sade 1968). Maar één mannetje dat in de groep bleef, werd na gevechten dominant over zijn moeder, en paarde toch met haar, waarbij hij het initiatief nam (Sade 1968). In een andere kolonie resusapen in gevangenschap was er slechts één volwassen mannetje, terwijl ook zijn moeder aanwezig was. Gedurende verscheidene oestruscycli presenteerde de moeder zich seksueel waarbij de zoon aanvankelijk niet paarde, ook niet na aandrang, maar uiteindelijk had zij toch succes (Meier 1969, p. 69, "*If you can't be with the one you love, love the one you're with*", Stephen Stills, 1970).

**Japane makaken.** Bij Japanse makaken komt homoseksueel gedrag tussen vrouwtjes algemeen voor. Opmerkelijk genoeg is er ook inteeltvermijding voor homoseksueel gedrag; vrouwtjes beklimmen hun zussen niet (Chapais e.a. 1997).

**Berberapen.** Het verband tussen seksueel gedrag en verwantschap is onderzocht in een kolonie half-wilde berberapen (Kuester e.a. 1994). Bij berberapen is er een nauwe sociale band in de vrouwelijke lijn. Bij verwanten aan moederszijde kwamen paringen slechts voor in 3% van de mogelijke combinaties met  $F \geq 0,015$ . Bij verwanten aan vaderszijde was er geen enkele inteeltvermijding (Kuester e.a. 1994).

### Bavianen

Er zijn verscheidene soorten bavianen met verschillende sociale structuren (Stammach 1987, Jolly 2007). Alle bavianen leven in 'troepen'<sup>6</sup> van enkele tientallen individuen: volwas-

sen mannen en vrouwen en hun kinderen. Mannetjes en vrouwtjes bavianen vertonen gedrag dat inteelt minder waarschijnlijk maakt. Bij bavianen verlaten de meeste mannetjes hun troep als zij geslachtsrijp worden. Vrouwtjes blijven bij hun troep (Packer 1979). Bavianen vermijden seks met de nakomelingen van hun moeder; ze kunnen deze onderscheiden, omdat ze van jongs af gezamenlijk opgegroeid zijn met de nakomelingen van hun moeder. Een vrouwtjes anubis-baviaan heeft in haar vruchtbare periode een voorkeur voor mannetjes die pas tijdens haar leven in de troep gekomen zijn, en die dus niet haar vader of broer kunnen zijn (Packer 1979). Er was weinig geslachtsverkeer tussen mannetjes en de vrouwtjes die hun dochters konden zijn (Pusey 2005). Er waren weinig nakomelingen uit inteeltrelaties, en de meeste daarvan leefden kort (Pusey en Wolf 1996). Bij mandriels waren er relatief weinig nakomelingen uit relaties met  $F = \frac{1}{4}$  (vader/dochter, moeder/zoon, zus/broer, Charpentier e.a. 2005).

### Gibbons

Gibbons leven in monogame paartjes met hun kinderen in hun territorium. Als de zoons en dochters geslachtsrijp worden, zijn er verscheidene opties: (1) ze worden uit het territorium verjaagd door de ouder van hetzelfde geslacht, (2) ze verwerven een naburig territorium, al dan niet met hulp van hun ouders, (3) ze vertrekken en gaan zwerven, (4) of ze blijven langere tijd bij hun gezin (Tilson 1981, Bartlett 2007). Zwervende mannetjes vervangen of verdringen mannetjes in andere territoria, of blijven alleen (Brockelman e.a. 1998). Als de vader of moeder overlijdt of verdwijnt, komen paringen met een van hun kinderen voor: hieruit werd een kennelijk gezond kind geboren (Tilson 1981). Wellicht zijn de nadelen van inteelt voor gibbons lager dan de risico's van verspreiding.

### Gorilla's

Gorilla's leven in polygyne harems. In zo'n harem is de zilverrug het enige mannetje dat aan de voortplanting deelneemt. De dochters blijven meestal in de harem; dus in principe is inteelt tussen vader en dochter mogelijk. Er zijn echter weinig copulaties waargenomen tussen de zilverrug en zijn dochters (Pusey 2005). Maar in kleine, geïsoleerde populaties van berggorilla's is inteelt onvermijdelijk: dan zijn de chromosomenparen over 34%-38% van hun lengte homozygoot (Xue e.a. 2015). Dat is een sterkere inteelt dan in de meest ingeteelde mensen-gemeenschappen.

<sup>6</sup> Zie hoofdstuk 5.1. voor de sociale structuur bij bavianen.



### Chimpansees

Chimpansees leven in gemeenschappen van veel mannetjes en veel vrouwtjes, en hun kinderen. Voor de geslachtsrijpheid trekken meisjes veel met hun (half)broers op. Maar rond de geslachtsrijpheid vertrekken de meeste meisjes, en daardoor is inteelt met hen zeldzaam. Vrouwtjes van een gemeenschap reageren meestal met agressie op een nieuw vrouwtje; zo'n nieuw vrouwtje is immers een potentiële concurrent. De mannetjes interveniëren dan vaak ten gunste van het nieuwe vrouwtje, dat voor hen een extra kans op nakomelingen is (Pusey 1980, Nishida 1989). Als geslachtsrijpe vrouwtjes toch in de gemeenschap blijven, hebben ze minder contact met hun (half)broers (Pusey 1980). Bij chimpansees zijn paringen tussen een vrouwtje en haar volwassen zonen mogelijk, maar zeldzaam, doordat de mannetjes meestal geen initiatief nemen en de vrouwtjes zich verzetten (Goodall 1986, p. 467, Pusey 1980, 2005, Constable e.a. 2001). Maar in de gemeenschap van Gombe bleven twee dominante volwassen mannetjes met hun moeder paren. Van de 14 onderzochte chimpansees was er één verwekt door een zoon van zijn moeder (Constable e.a. 2001). Dit jong stierf in zijn jeugd bij een epidemie van hondenschurft; het verband met inteelt is onduidelijk. Als vrouwtjes toch in de gemeenschap bleven, waren paringen met hun volwassen broers mogelijk. Sommige mannetjes copuleerden nooit met hun zussen, en andere mannetjes vrij vaak; bij dergelijke copulaties verzetten de zussen zich vaak; dat is seksueel geweld (Pusey 2005).

### Bonobo's

Ook bonobo's leven in gemeenschappen van veel mannetjes en veel vrouwtjes, en hun kinderen. Er is minder onderzoek gedaan bij bonobo's in het wild dan bij chimpansees. Daardoor is er minder bekend over bonobo's. Ook bij bonobo's verlaten de jonge vrouwtjes voor de geslachtsrijpheid de groep, waarmee voor hen de kans op inteelt minder wordt. Maar als de mannetjes volwassen worden, zijn paringen tussen moeder en zoon mogelijk. Bonobo's paren weliswaar in alle denkbare combinaties, maar er zijn nog geen paringen in het wild tussen moeder en haar volwassen zoon waargenomen (Hohmann e.a. 1999). We moeten wel bedenken dat er pas na langer onderzoek moeder/zoon-paringen bij chimpansees zijn waargenomen. Zoveel onderzoek is er nog niet bij bonobo's gedaan. Bij bonobo's in gevangenschap is met DNA vastgesteld wie de vader en moeder was. In 31% van de bonobo's waren vader en moeder verwant (vader-dochter, moeder-zoon, broer-zus of verder

verwant tot  $F = 0,0625$ ). Van de inteelt-bonobo's stierf 35% binnen één jaar, en van de niet-inteelt-bonobo's 13% (Van Coillie e.a. 2008).

## 4. Partnerkeuze bij mensen

### 4.1. Huwelijksregels

#### De gemeenschappen van onze voorouders

Zo'n 6 miljoen jaar geleden leefden de gemeenschappelijk voorouders van chimpansees, bonobo's en mensen. Zij zagen er ongetwijfeld uit als harige mensapen. Zij leefden waarschijnlijk in groepen van 20 – 150 mannetjes, vrouwtjes en hun kinderen in een groepsterritorium. Volwassen individuen hadden vermoedelijk zelden seks met nauwe verwanten. Bij de puberteit verlieten de meisjes meestal hun geboortegebied. In allerlei concrete situaties gebruikten ze kreten en geluiden met verschillende betekenissen, zoals de huidige chimpansees, maar ze hadden nog niets dat leek op de taal van de huidige mensen (hoofdstuk 7.2.).

#### Huwelijksregels en inteelt-vermijding

Toen er eenmaal mensen met grote hersenen en taal ontstaan waren, werden in iedere samenleving expliciete huwelijksregels gemaakt. Bij ieder volk zijn er regels over wie met wie mag of moet trouwen (Lévi-Strauss 1949, Keesing 1975). Een deel van deze regels zijn verbodsregels, een deel benoemt de voorkeurshuwelijken, en een deel de verplichte huwelijken. Lévi-Strauss (1949) noemde huwelijksregels het 'incest-verbod'. Hij kende het incestverbod mythische proporties toe: *"alleen in het incest-verbod vinden we een overgang van natuur naar cultuur, van dierlijk naar menselijk leven"* (Lévi-Strauss 1956, p. 278). Het is jammer dat men huwelijksregels de naam 'incestverbod' gegeven heeft, omdat de associatie met het begrip 'incest', in de gangbare betekenis, onvermijdelijk, maar vaak onjuist is: *"de voorschriften die antropologen 'incest taboes' noemen, verbieden zelden huwelijke tussen nauwe verwanten."* (Thornhill 1991, p. 248). Sommige huwelijksregels bevorderen inteelt, en andere gaan inteelt tegen (sectie 5.2.2.).

**Claude Lévi-Strauss**

Lévi-Strauss was een Belgisch antropoloog. Hij claimde dat het incestverbod het eerste morele voorschrift was in de evolutie van de mens: “...als de sociale structuur al een begin had, kan dit alleen bestaan hebben in het incestverbod omdat [...] het incestverbod in feite een transformatie is van de biologische condities van paren en voortplanten – en we weten dat er daarvoor geen regels bestaan bij dieren. Dit dwong hen om uitsluitend in een kunstmatig net van taboes en verplichtingen vereeuwigd te worden. Daar, en uitsluitend daar, vinden we de overgang van natuur naar cultuur, van dier naar mens...” (Lévi-Strauss 1960, p. 278). Lévi-Strauss koesterde zijn hypothese dat ‘de mens pas mens werd bij het ontstaan van huwelijksregels (of het incestverbod)’.

Lévi-Strauss wist dat inteelt-vermijding bij makaken beschreven was: “... de observaties van Hamilton tonen dat vertrouwde zelfs bij makaken het seksueel verlangen vermindert.” (Lévi-Strauss e.a. 1969, p. 31). Maar hij meende ten onrechte dat er bij mensapen zeker geen inteeltvermijding was. “Al is er grote onzekerheid over het seksueel gedrag van de mensapen en over het monogame of polygame leven van gorilla’s en chimpansees, het is zeker dat deze grote mensapen totaal geen seksueel onderscheid maken tussen hun nauwe verwanten.” (Lévi-Strauss e.a. 1969, p. 31). In de tijd van Lévi-Strauss was er weinig bekend over het gedrag van apen en mensapen.

**4.1.1. Algemene principes****Verwantschap als cultureel begrip**

‘Verwantschap’ wordt gebruikt als een biologisch, of een sociaal begrip. Morgan (1871) analyseerde de woorden die verschillende volken gebruiken om verwantschappen te beschrijven. Het blijkt dat sommige talen veel meer verschillende woorden hebben om verwantschappen te differentiëren (figuur 6). Ook aangetrouwde en geadopteerde personen kunnen als verwanten worden benoemd, en ook bijvoorbeeld een voedster. Woorden voor bloedverwantschap, zoals ‘dochter’, ‘zoon’, ‘oom’, ‘tante’, enz. worden ook in een sociale context voor niet-bloedverwanten gebruikt (Sahlins 2012). Bij verscheidene volken wordt het woord ‘vader’ gebruikt voor alle broers van de biologische vader, of ook van de biologische moeder. De woorden ‘oom’ en ‘opa’ worden ook gebruikt voor niet-bloedverwanten met wie men een positieve relatie heeft. In het Nederlands en Engels gebruikt men hetzelfde woord voor grootvader aan vaders- of moederskant, terwijl het Zweeds onderscheid maakt tussen ‘farfar’ en ‘morfar’.

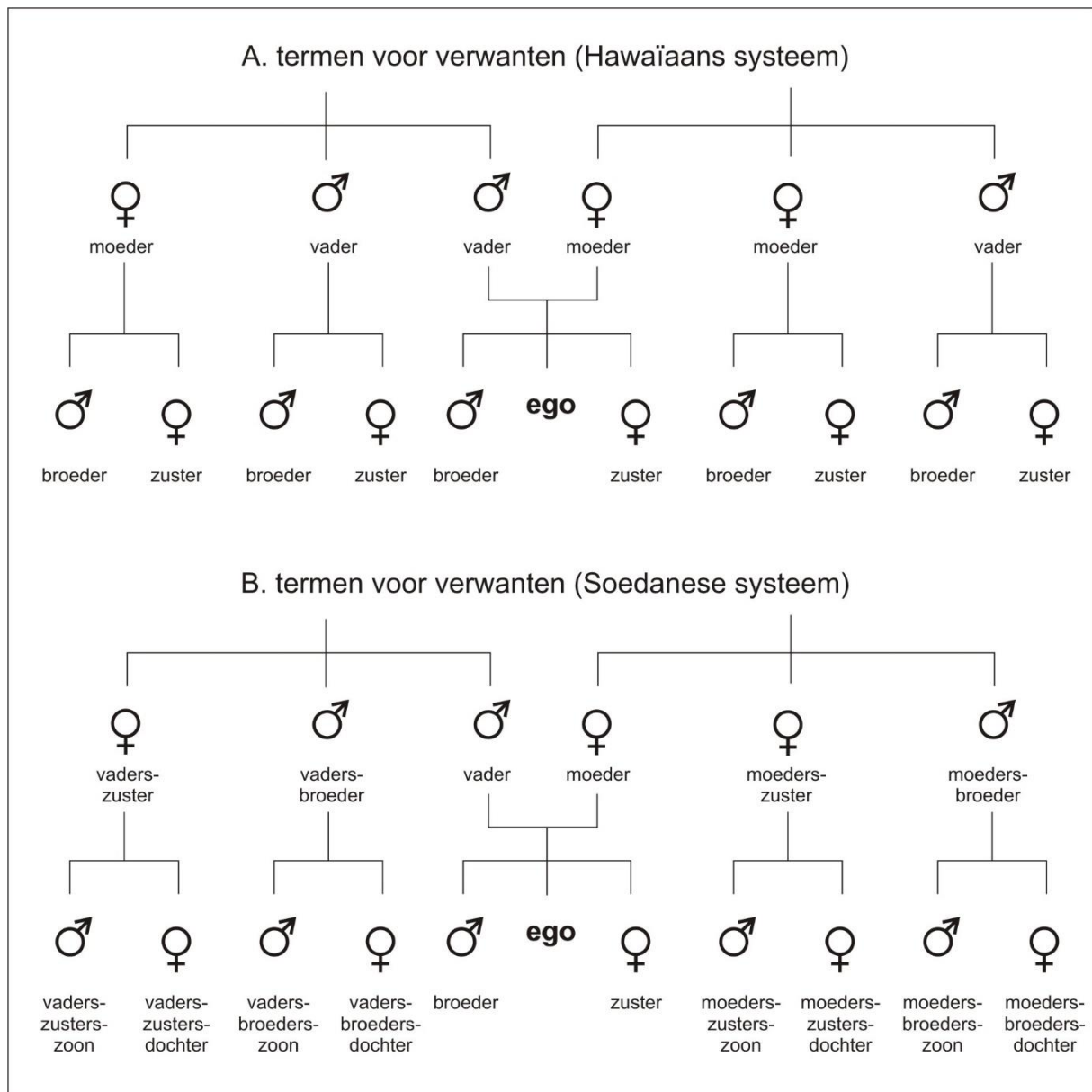
**Endo- en exogamie**

Bij veel groepen mag men uitsluitend met een lid van de eigen groep trouwen (**endogamie**). Cruciaal is hier (en in andere gevallen) wat als ‘de eigen groep’ wordt gedefinieerd (hoofdstuk 4.3.). Binnen veel religies zijn uitsluitend huwelijken binnen dezelfde religie toegestaan. In het westen was er een sterke groepsdruk op katholieken en protestanten om alleen binnen hun geloof te huwen. De protestantse vorsten in het UK en Nederland mogen uitsluitend met een protestant trouwen. In het huidige Israël geldt de Joodse wet, dat Joodse mannen en vrouwen uitsluitend met Joden mogen trouwen;

er is wel een kerkelijk, maar geen burgerlijk huwelijk. Jehova’s Getuigen moeten met een ander lid van de Jehova’s Getuigen huwen; doen ze dat niet, dan worden ze uit de geloofsgemeenschap verstoten. In het kastensysteem van de Hindoes was men verplicht binnen de eigen kaste te huwen – dus endogamie voor de kaste. Maar binnen de kasten onderscheidt men afstammingslijnen in de mannelijke lijn. Kinderen van broers mogen niet onderling huwen – dus **exogamie** voor een deel van de biologische familie. In Zuid-Afrika onder de Apartheid mocht men uitsluitend een lid van het eigen ras huwen, waarbij men gemakshalve negeerde dat het begrip ras bij mensen niet wetenschappelijk onderbouwd kan worden. Ook in de USA waren interracial seks en huwelijken lange tijd bij wet verboden. Bij de *native* Amerikanen en Australiërs zijn er veel clans met een mythische voorouder, een **totem** (McLennan 1869). Deze stammen benoemen zichzelf vaak met de naam van dit totemdier. Seks of een huwelijk met een lid van dezelfde clan is taboe (Frazer 1910). Totem-exogamie heeft niets te maken met inteeltvermijding. Het totem-huwelijksverbod verbiedt huwelijken tussen verre bloedverwanten binnen een totem, en het staat huwelijken met nauwe bloedverwanten buiten de totem toe (van den Berghe 1983).

**4.1.2. Huwelijksregels bij verschillende volken****De farao’s in Egypte**

In het antieke Egypte was monogamie de norm, al had de farao veel bijvrouwen (Betzig 2010). Bij gewone Egyptenaren waren huwelijken tussen broer en zus zeldzaam, terwijl neef/nicht-, oom/nicht-, en tante/neef-huwelijken vrij frequent waren. Maar bij de farao’s van de 17<sup>e</sup>



*Figuur 6. In allerlei culturen gebruikt men verschillende terminologieën om verwanten te benoemen. Als voorbeeld toon ik de systematiek van het Hawaïaanse systeem dat in naamgeving het minst differentieert, en van het Soedanese systeem dat in naamgeving het meest differentieert.*

en 18<sup>e</sup> dynastie (1650 – 1295 BCE) kwamen ook broer/zus-huwelijken voor (Scheidel 1996). Toen geloofde men dat ‘de koninklijke bloedlijn versterkt werd’ door broer/zus-huwelijken. Een beroemde farao uit die periode is Toetanchamon. DNA-onderzoek toont aan dat zijn vader en moeder broer en zus waren (Hawass e.a. 2010). Bij Toetanchamon zijn afwijkingen aan de botten van zijn voeten aangetroffen; in zijn familie zijn andere misvormingen aangetroffen (Hawass e.a. 2010). Wellicht zijn 2 dochters van hem dood geboren. Ook bij de latere Ptolemeïsche dynastie (305-30 BCE) waren broer/zus-huwelijken frequent; de beroemdste persoon hieruit was Cleopatra (eigenlijk Cleo-

patra VII), die aanvankelijk met haar broers getrouwd was. Bij haar broers kreeg ze geen kinderen, maar later wel één bij Caius Julius Caesar, en drie bij Marcus Antonius. Er zijn geen gegevens over het opgroeien van faro-kinderen: probeerde men seksuele desinteresse tussen broer en zus te voorkomen door hen gescheiden te houden?

#### **De bevolking in Romeins Egypte**

In het oude Egypte waren broer/zus-huwelijken buiten de koninklijke familie lange tijd zeldzaam. Maar tijdens de Romeinse bezetting van Egypte (1<sup>e</sup> en 2<sup>e</sup> eeuw) waren er veel broer/zus-huwelijken bij de gewone Egyptische be-

volking: 30% in de steden, en 9% op het platteland (Hopkins 1980, Shaw 1992, Scheidel 1996); bij zo'n huwelijk was de man bij voorkeur ouder dan de vrouw. Lang niet iedereen kon met broer of zus trouwen, want vaak waren er niet genoeg (of te veel) oudere broers in een gezin. Daarom is 30% broer/zus-huwelijken in de steden ongeveer het maximaal haalbare: waarschijnlijk was het broer/zus-huwelijk toen de sociale norm in de steden (Scheidel 1996). In die periode is een ononderbroken reeks broer/zus-huwelijken van 4 generaties beschreven. Bij deze populatie was de kindersterfte op zich al groot: 52,6%. Bij de broer/zus-huwelijken was de kindersterfte 60,2% – 69,7% (Scheidel 1996). Er was dus extra sterfte in de inteelthuwelijken. Vooralsnog is het een raadsel waarom de gewone Egyptenaren tijdens de Romeinse bezetting een tijd lang de voorkeur gaven aan broer/zus-huwelijken (Frandsen 2009). Toen de Romeinse bezetters het Romeinse recht strenger afdwongen vanaf het jaar 212 CE, namen broer/zus-huwelijken af. Dergelijke huwelijken werden alleen bestraft als er kinderen verwekt waren (Hopkins 1980).

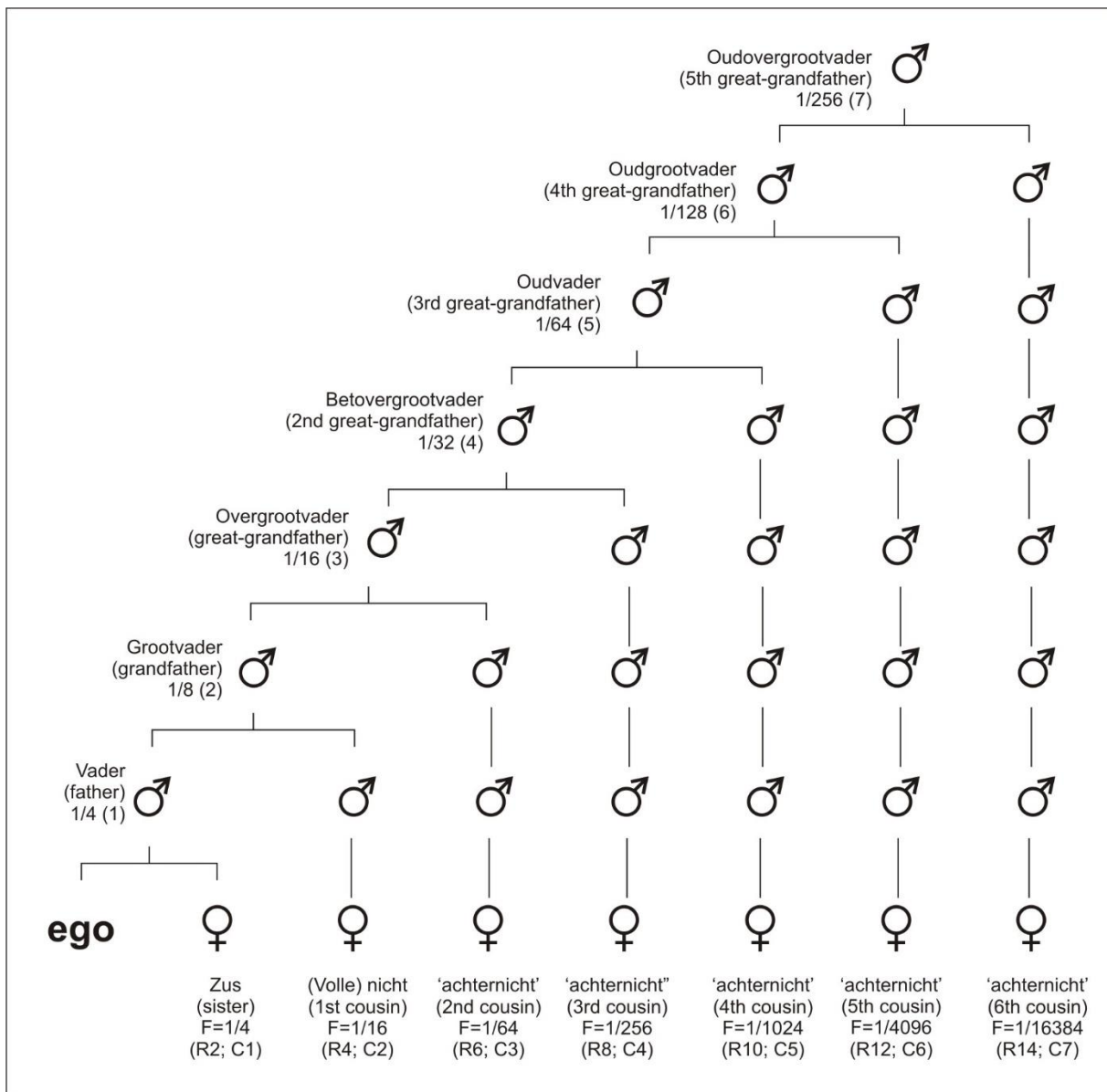
### Huwelijken in het Zoroastrisme

In de Perzische rijken was het Zoroastrisme de staatsgodsdienst. De Perzen geloofden in de ongeschapen god Ahoera Mazda (Ohrmazd), de god van het Goede, en de eveneens ongeschapen Ahriman, de god van het Kwaad. De grote mythische profeet van Ahoera Mazda was Zarathustra, in het Grieks Zoroaster, daardoor heet het geloof 'zoroastrisme'. Het hoofdelement in het Zoroastrisme is de strijd tussen Ahoera Mazda en Ahriman: tussen Goed en Kwaad. Volgens Zoroaster schreef Ahoera Mazda hem het *xwedodah* voor, het 'naastverwanten-huwelijk'. Daarop antwoordde Zoroaster: *"Ik vind het slecht, hard en vreemd om het naastverwanten-huwelijk zo frequent te maken."* Ahoera Mazda antwoordde *"Ik zou het met u eens zijn, ware het niet dat dit het meest voortreffelijke van alles is."* (Frandsen 2009, p. 73). Hiermee herhaalden mensen de praktijk van de schepping. *"Dit was de meest oorspronkelijke vorm van voortplanting, en de mensheid zou deze praktijk nooit verlaten moeten hebben."* (Frandsen 2009, p. 73; zie tekstkader 'Inteelt in scheppingsverhalen en religieuze geschriften'). Het ideale huwelijk was tussen moeder/zoon, vader/dochter, en broer/zus. Zo'n naastverwanten-huwelijk was de belangrijkste manier waarop mensen de positie van de goede Ahoera Mazda in de schepping konden versterken ten koste van de positie van Ahriman (Skjaervø 2011). Geslachtsgemeenschap was belangrijk, ongeacht

of hieruit nageslacht voortkwam (Frandsen 2009, p. 68). Ahriman, de god van het Kwaad, probeerde het naastverwanten-huwelijk te voorkomen, omdat dit zijn positie verzwakte, en hij hier geen verweer tegen had (Frandsen 2009, p. 68). Het naastverwanten-huwelijk, was de belangrijkste religieuze plicht. Ahoera Mazda, Zoroaster en de priesters (Magi) erkenden wel dat het naastverwanten-huwelijk een moeilijke opdracht was, ook voor de meest toegewijde gelovigen (Scheidel 2005, Frandsen 2009). Het huwelijksvoorschrift in het Zoroastrisme is uniek: er is en was geen andere beschaving die dergelijke sterke inteelt voorschreef<sup>7</sup>. Volgens het Zoroastrisme leidt het huwen met naastverwanten tot maximale liefde en genegenheid (Frandsen 2009, p. 73). In het Zoroastrisme was het een zonde om ongehuwd te zijn. Er was polygynie toegestaan; een man kan gelijktijdig met zijn moeder, zus en dochter getrouwd zijn, maar ook met andere vrouwen die niet met een naastverwanten man konden of wilden trouwen. Was er werkelijk op grote schaal geslachtsgemeenschap tussen naastverwanten? *"Het valt niet te ontkennen dat deze praktijk in historische tijden werd uitgevoerd door koningen en priesters, en op onbekende schaal door de algemene bevolking."* (Skjaervø 2011). Er waren veel eigentijdse getuigenissen van omringende volken, waaruit men nu concludeert dat het naastverwanten-huwelijk inderdaad een gangbare praktijk was (Scheidel 1996, Frandsen 2009). Er zijn geen gegevens over het opgroeien van kinderen: probeerde men seksuele desinteresse tussen verwanten te voorkomen, bijvoorbeeld door de kinderen gescheiden te laten opgroeien?

Van 559 BCE tot 651 CE was het Zoroastrisme de staatsgodsdienst in Perzië, maar daarna domineerde de Islam. In de Islam was het naastverwanten-huwelijk streng verboden, en het nam geleidelijk af in Perzië. Vanwege vervolging door moslims migreerden veel Zoroastranen naar India. In het Perzië vanaf de 15<sup>e</sup> eeuw beschouwde men een neef/nicht-huwelijk als een naastverwanten-huwelijk. Er is nog geen systematisch DNA-onderzoek gedaan aan Zoroastranen die tussen 559 BCE en 651 CE overleden zijn; met dergelijk onderzoek kan men achterhalen hoe vaak en gedurende hoeveel generaties naastverwanten-huwelijken bij Zoroastranen inderdaad voorkwamen. De huidige Zoroastranen in Iran en India vertonen genetisch meer overeenkomsten dan andere volken; de grootste geneti-

<sup>7</sup> Omdat dit het religieus voorschrift was, was dit – per definitie – geen incest.



Figuur 7. Een stamboom over 7 generaties. In het Nederlands zijn de namen voor verwanten in opgaande lijn tot de 64<sup>e</sup> generatie eenduidig en goed gedefinieerd (<http://stamboomvragenforum.nl/index.php?action=printpage;topic=114.0>). Overeenstemming over de naamgeving in neergaande lijn is er minder. Voor de namen voor zijlijnen is er zo weinig overeenstemming dat wel voorgesteld is om alles in het Nederlands 'achterneef'/'achternicht' te noemen. De Engelse terminologie is exacter: 1st, 2nd, 3rd enz. cousins worden hierin gedefinieerd.

sche overeenstemming was tussen Zoroastriëse priesters in India (Lopez e.a. 2017). Dit wijst in ieder geval op sterke endogamie.

#### Het klassiek Romeinse huwelijksrecht

Volgens het Romeinse huwelijksrecht was bloedverwantschap een huwelijksbelemmering; dat gold voor verwantschap tot de zesde graad (in de Romeinse telling), d.i. *second cousins* (F = 1/64, figuur 7). Dat gold ook voor aangehuwde verwanten en voor verwantschap door adoptie. Men mocht op één moment met

slechts één persoon getrouwd zijn, maar echtscheiding was mogelijk. De keizer had daarnaast veel bijvrouwen (Betzig 2010). Aanvankelijk waren huwelijken tussen de verschillende klassen (patriciërs en plebejers) verboden (endogamie), maar dit verbod werd snel opgeheven. Een Romeins burger mocht niet met een slaaf of met een vrijgelaten slaaf huwen.

#### Joodse huwelijksregels

De Joodse huwelijksregels zijn te vinden op 3 plaatsen in de Tenach (het Oude Testament):

### **Inteelt in scheppingsverhalen en religieuze geschriften**

In het **Egyptische scheppingsverhaal** kreeg de schepper Kheperi twee kinderen, Shu en Tefnut, die gemeenschap met elkaar hadden en Geb en Nut verwekten; Geb en Nut hadden gemeenschap en verwekten Osiris, Seth, Isis en Nephthys. Osiris en Isis huwden met elkaar.

Het **Griekse scheppingsverhaal** startte met het oerprincipe Gaia. De zoon en echtgenoot van Gaia was Uranos. Hun kinderen, Kronos en Rhea, hadden gemeenschap en kregen de kinderen Demeter, Hera, Hades, Hestia, Poseidon en Zeus. De oppergod Zeus trouwde met zijn zus Hera en had daarnaast vele minnaressen.

In het **Zoroastrisme** was de goede Ahoera Mazda (of Ohrmazd) de ongeschapen schepper. Ahoera Mazda schiep 6 Amesha Spentas, de oerprincipes van de wereld. Een van deze 6 was Spandarmat, die overeenkomt met Moeder Aarde. Uit het zaad van Ahoera Mazda op Spandarmat (die zijn dochter maar door deze daad ook zijn vrouw was) ontsprong Gayomart, de 'Blessed Man', die evenwel geen menselijk vorm had. Toen Gayomart stierf, viel zijn zaad op de Aarde (Spandarmat, die zijn moeder maar door deze daad ook zijn vrouw was), en hieruit ontstonden de eerste man en vrouw, Mashye en Mashyane. Zij hadden seks en kregen een tweeling, een jongen en een meisje, die zo aantrekkelijk waren dat hun ouders hen opaten. Daarom zorgde Ahoera Mazda dat pasgeboren baby's minder aantrekkelijk waren, zodat ze konden overleven. Vervolgens kregen Mashye en Mashyane nog 6 tweelingen, steeds een jongen en een meisje, die met elkaar trouwden en kinderen kregen. Door het naastverwanten-huwelijk moesten mensen de schepping herhalen.

In het **boek Genesis** van de Tenach (het Oude Testament) hadden zonen en dochters van Adam en Eva geen andere keuze dan met elkaar huwen. Dat deden ze ook. Ook de zonen en dochters van Noach konden alleen met elkaar huwen. Dat deden ze ook. Volgens Genesis was de aartsvader Abraham getrouwd met zijn halfzus van vaderszijde.

Leviticus 18, Leviticus 20 en Deuteronomium 27. Er zijn overeenkomsten en verschillen tussen deze drie bronnen; voor een overzicht, zie <http://en.wikipedia.org/wiki/incest>. Sommige van deze regels hebben niets te maken met biologische verwantschap en het risico op erfelijke afwijkingen bij het nageslacht. Zo mogen mannen en vrouwen volgens de Tenach niet trouwen met hun schoon- of stiefouder, of met hun schoon- en stiefkinderen. De Tenach verbiedt niet expliciet huwelijken tussen vader en dochter, of tussen moeder en zoon, maar volgens de Talmoed (de officiële uitleg van de wet) is dat zo evident fout dat het niet verboden hoeft te worden.

### **Christelijke huwelijksregels**

In het Christendom waren er aanvankelijk zeer strenge huwelijksbeperkingen: huwelijken waren toegestaan als er minstens 7 generaties tussen beide partners lagen<sup>8</sup>. Dit was gebaseerd op een uitspraak van Isidorus van Sevilla rond het jaar 600. (Het moest het heilige getal 7 zijn, want God had de wereld in 6 dagen geschapen en rustte de 7<sup>e</sup> dag.) Dit is uniek: er is geen andere beschaving die zo sterke uiteelt voorschreef. Het vergde zorgvuldige huwelijkslijsten over veel generaties om dergelijke verre verwantschap te traceren. Overtredingen van deze regel konden bestraft worden met verwijdering uit de kerk of ontbin-

ding van het huwelijk. De 7<sup>e</sup>-graads regel leidde tot problemen, daarom is deze regel later bij het 4<sup>e</sup> Concilie van Lateranen in 1215 versoepeld tot de 4<sup>e</sup> graad van de Canonieke telling ( $F = 1/256$ , *3rd cousins*). (Het moest het bijzondere getal 4 zijn, omdat er 4 *humores* en 4 elementen waren.) Voor huwelijken tussen nauwer verwante personen moest men toestemming (dispensatie) bij de kerk aanvragen. Vooral voor adellijke personen werd dispensatie verleend. In principe erkende de Roomse kerk geen echtscheidingen.

### **Huwelijksregels in de Islam**

In de Islam is het huwelijk zeer belangrijk. "En dit is onder Zijn tekenen, dat Hij uit uw midden echtgenoten voor u schiep, opdat gij er rust in moogt vinden, en Hij heeft liefde en tederheid onder u geplaatst." (Koran 30:21). "O gij jonge mannen! Een ieder die in staat is om te trouwen dient te trouwen, want dit zal hem helpen om zijn blik neer te slaan en zijn schaamte te bewaren." (Al-Boekhari). Binnen de Islam is het huwelijk de enige toegestane relatie tussen man en vrouw. Een man mag met maximaal 4 vrouwen trouwen, maar hij moet deze vrouwen gelijk behandelen. Seks buiten het huwelijk is streng verboden en wordt (in principe) zwaar bestraft. In de Islam is het verboden dat een man huwt met zijn moeder, dochter, zus, zus van vader of moeder, dochter van zijn broer of zuster, halfzussen, zijn schoonmoeder, zijn schoondochter, zijn stiefdochter en stiefmoeder. Dus ook huwelijken met enkele niet-bloedverwanten zijn verboden. De Profeet

<sup>8</sup> Dan is  $F = 0,00006 = 1/16384$ , fig 2, of de 7<sup>e</sup> graad volgens de Canonieke telling, de 14<sup>e</sup> graad in de Romeinse telling, *6th cousins*.

Mohammed heeft huwelijken tussen neef en nicht toegestaan, maar niet aanbevolen. In veel moslimlanden wordt het neef/nicht-huwelijk cultureel gestimuleerd (zie 4.5.1.). De Koran verbiedt huwelijken met polytheïsten (vers 2,221). Volgens de gangbare interpretatie echter mag een moslimman wel met een Jodin of Christenvrouw trouwen, maar een moslima moet met een moslim trouwen. Het idee hierachter is dat de man het geloof van zijn gezin bepaalt.

### Mormoonse huwelijksregels

De Christelijke geloofsgemeenschap De Heiligen der Laatste Dagen ('Mormonen') is in 1830 in New York gesticht. Bij hen waren huwelijken tussen alle verwanten toegestaan. Voor de nakomelingen van Adam en Eva of van Noach waren nauwe verwanten de enige beschikbare huwelijkspartners (zie tekstkader 'Inteelt in scheppingsverhalen en religieuze geschriften'); daarom zou het huwelijk met naastverwanten natuurlijk zijn, en niet door God verboden. Omdat ook polygynie was toegestaan, kon een man gelijktijdig met vrouwen gehuwd zijn die in directe lijn van elkaar afstammen, zoals moeder en dochter (zoals bij *line-breeding*, figuur 4). Tussen 1846 en 1869 migreerden de Mormonen naar Utah, maar in 1892 werd het huwelijk tussen nauwe verwanten door de staat Utah verboden (Weinberg 1955, p. 36).

### Inteelt in koninklijke families

Volgens sommige scheppingsverhalen hadden de goddelijke scheppers seks met hun nakomelingen bedreven – en hun goddelijke nakomelingen op aarde (keizers en koningen) moeten dat ook doen. In koninklijke families van verscheidene volken kwamen huwelijken tussen naaste verwanten voor, terwijl dit voor gewone mensen niet was toegestaan. Dat is boven beschreven voor de Egyptische farao's. Een goddelijke heerser van de Inca's trouwde met zijn zus, evenals de Keltische prins in het oude Ierland. Dat kwam ook voor bij de heersers van de Calusa (een indianenstam in Florida), op Hawaï en Madagaskar (Weinberg 1955, p. 34-35, Goggin en Sturtevant 1964). In Afrika huwden de koningen van Gonzales en Gabon met hun dochters, terwijl de koninginnen met hun zoons huwden. Sommigen trekken in twijfel of in koninklijke families ouder/kind- of broer/zus-huwelijken met seks en nakomelingen wel regelmatig voorkwamen (Bixler 1982). Zij suggereren dat het soms halfbroer/halfzus betrof, maar ook halfbroers/halfzussen zijn nauw verwant ( $F = 1/8$ ). Of men suggereert dat het in koninklijke families alleen schijnhuwelijken zonder seks betrof. Alleen met DNA-onderzoek kan men aantonen of er sprake is

van een broer/zus-huwelijk met nakomelingen; en dat is voor de ouders van Toetanchamon bevestigd (Hawass e.a. 2010). Meestal had de koning veel bijvrouwen. Inteelthuwelijken binnen de koninklijke lijn zouden noodzakelijk zijn om 'het koninklijk bloed zuiver te behouden'. De heerser had zo'n hoge, en soms zelfs goddelijke, status, dat geen enkele andere huwelijkskandidaat waardig genoeg was (Westermarck 1891, p. 333).

### Linguïstische exogamie

Een opmerkelijke variant treffen we aan bij sommige volken in het Amazone-gebied. Bij die volken mag men alleen huwen met een partner die een andere taal spreekt: linguïstische exogamie (Jackson 1983, Hunley e.a. 2007). Eigenlijk is dit een bizarre regel die contact tussen echtelieden onnodig belemmert. Maar net als alle huwelijksregels wordt ook deze overtreden.

### Patri- of matrilokaal?

Veel culturen zijn patri- of matrilokaal d.w.z. het pasgetrouwde stel blijft respectievelijk in de familie van de man of de vrouw. Dit is wel vergeleken met sekse-afhankelijk verspreiding bij allerlei diersoorten, maar dat is een onjuiste vergelijking, want sekse-afhankelijk verspreiding bij dieren gaat juist vooraf aan de vorming van seksuele relaties. Overigens leert de praktijk dat het onderscheid patri- versus matrilokaal nogal ideaaltypisch is: individuen gaan hier vaak flexibel en pragmatisch mee om (Lee 1979, Chagnon 1983).

### Huwelijksregels in de Nederlandse wet

De Nederlandse wet verbiedt huwelijken tussen bloedverwanten in de opgaande en neergaande lijn; hetzelfde verbod geldt voor adoptiekinderen (Burgerlijk Wetboek, boek 1, artikel 41). In geval van adoptiekinderen kan de minister ontheffing verlenen om gewichtige redenen, wat meestal zwangerschap betekent. Het Nederlandse strafrecht (artikel 249) verbiedt seks ('ontucht') met minderjarige kinderen en adoptiekinderen, en met personen die aan iemands gezag zijn toevertrouwd, zoals onderwijzer, leidinggevende, opzichter, arts, verpleger, e.d.

## 4.2. De praktijk

Thorndike (1923, p. 22) meende dat inteeltvermijding een *Human Universal* is: "*Er is waarschijnlijk geen natuurlijke neiging dat je niet de liefde bedrijft met iemand bekend als het kind van je moeder. Toch is die neiging veel meer bijna universeel dan vele andere die aangetoond instinctief zijn.*"

### **Inteelt en seksueel misbruik**

Er rust bijna overal een taboe op seks tussen vader en dochter, en tussen broer en zus. Door dit taboe is het moeilijk om betrouwbare gegevens over dergelijk seksueel contact te krijgen. Volgens gegevens van justitie waren er tussen 0,2 - 9 gevallen per miljoen inwoners in Zweden, Nieuw Zeeland, Canada, het UK en de USA (Weinberg 1955, p. 37-39). Bij onderzoek met enquêtes vindt men veel hogere frequenties: 0,25% - 2% van de vrouwen in westerse landen zegt ooit geslachtsgemeenschap gehad te hebben met vader of broer (Kinsey e.a. 1953, Russell 1983, van den Berghe 1983, Erickson 2005): ongeveer even vaak met de vader als met een (meestal oudere) broer<sup>9</sup>. Bij justitie worden echter vader-/dochter-cases 5 – 10 maal vaker aangemeld dan broer/zus-cases (Weinberg 1955, van den Berghe 1983, p. 96). Bijna altijd was er drang of dwang, die het jongere meisje niet kon weerstaan. Naar schatting is 0,01‰ – 0,1‰ van de geboortes in het westen het product van seks tussen vader-dochter of broer-zus (Adams en Neel 1967, Cavalli-Sforza en Bodmer 1971). Het is aannemelijk dat een deel van de zwangerschappen van nauwe verwanten door spontane of kunstmatige abortus beëindigd is. Overigens worden niet alle nakomelingen uit dergelijke paringen onderkend, omdat de familie soms bedrog pleegt bij de aangifte (Wells e.a. 1988). Het is nog een open vraag of erfelijkheid een rol speelt in de kans dat iemand in feite met een nauwe verwant seks heeft. Ik heb geen statistische gegevens over seks en huwelijken tussen naaste verwanten bij niet-westerse volken – vermoedelijk lag dat te gevoelig.

Het meest gerucht makende recente voorval is wel van Josef Fritzl in Oostenrijk, dat in 2008 ontdekt werd. Deze man heeft met zijn dochter Elisabeth vanaf haar 11<sup>e</sup> jaar seks gehad, en heeft haar tussen haar 18<sup>e</sup> en 42<sup>e</sup> jaar heimelijk opgesloten in een speciaal gebouwde kelder; daar heeft hij 7 kinderen bij haar verwekt, zoals DNA-onderzoek bevestigde. Van de 7 kinderen overleed er één kort na de geboorte.

### **Als alleen verwanten als partner beschikbaar zijn**

Soms zijn er alleen verwanten aanwezig als huwelijkspartner. De Joodse Tenach vermeldt het verhaal van Lot en zijn dochters (Genesis

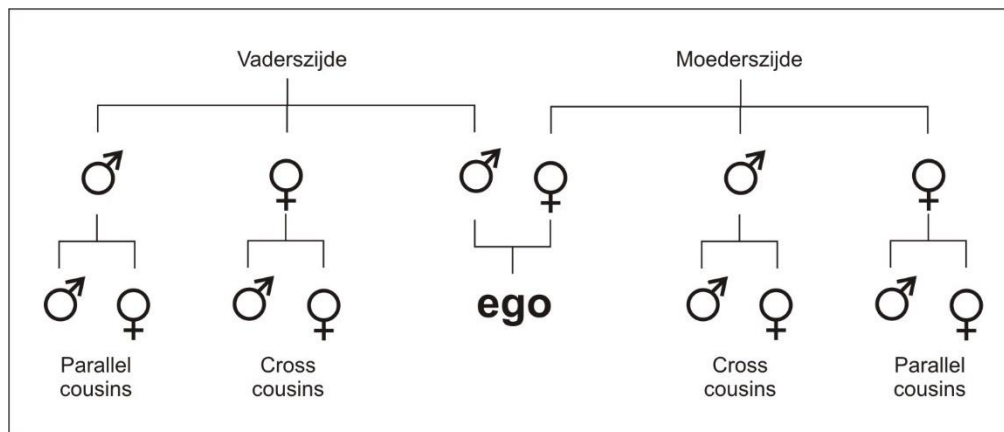
19). Na het vertrek van Lot en zijn dochters uit Sodom, waren er voor zijn dochters geen geschikte huwelijkskandidaten beschikbaar, en zijn dochters besloten hun vader dronken te maken en seks met hem te hebben. Hieruit werden twee zonen geboren. Dit verhaal wordt in de Joodse en Christelijke traditie erkend; in de Joodse geschriften werden de dochters hiervoor niet bestraft. In de islam-traditie wordt dit verhaal niet erkend, *“omdat God nooit een profeet in zulk een lastige situatie gebracht heeft dat zijn dochters hem dronken zouden voeren en ontucht met hem zouden plegen”*. Er zijn meer voorbeelden van “nood breekt wet”. *“In de 18e eeuw was het in de Amerikaanse kolonisatiegrens, en in geïsoleerde delen van het Britse platteland, niet ongebruikelijk dat de oudste dochter haar moeder opvolgde als echtgenote van haar eigen vader.”* (May 1979, p. 193).

### **Neef/nicht-huwelijken**

Er zijn grote verschillen in de waardering van neef/nicht-huwelijken. In 8 staten van de USA zijn neef/nicht-huwelijken een misdrijf, en in 22 staten is dit een overtreding, terwijl neef/nicht-huwelijken in andere staten zijn toegestaan (Farrow en Juberg 1969, Bittles 2005). Omgekeerd beschouwt men in veel samenlevingen een huwelijk tussen sommige neef/nicht-combinaties als het optimale huwelijk; dat geldt voor moslims, Hindoes in Zuid-India, Han-Chinezen en veel kleinschalige niet-westerse volken. Neef/nicht-huwelijken kwamen voor in arme en rijke families: in de arme families was hierdoor de bruidsschat minder een probleem, en in de rijke families werd zo opsplitsing van familiebezit voorkomen. Bij de Yanömamö was het ideale huwelijk voor een man met zijn vaders-zusters-dochter of met zijn moedersbroers-dochter (dit zijn *cross-cousins*). Maar het is verboden dat een man trouwt met zijn vadersbroers-dochter of met zijn moeders-zusters-dochter (dat zijn *parallel-cousins*, figuur 8). Door praktische beperkingen werden deze huwelijksregels vaak overtreden om überhaupt een geschikte partner te kunnen vinden (Lévi-Strauss 1949). Chagnon (1983, p. 143) beschrijft een voorval dat een man trouwde met de achterkleindochter van zijn oudoom (zie figuur 9). Dit werd als verboden huwelijk beschouwd, en het leidde tot een groot conflict en uiteindelijk de opsplitsing van het dorp. Let wel: dit staat volledig los van bloedverwantschap: bij de Yanömamö was het ideale huwelijk tussen *cross-cousins* ( $F = 1/8$ ), terwijl voor dit ‘incestueuze’ huwelijk de verwantschap veel kleiner was ( $F = 1/128$ ).

<sup>9</sup> Het komt ook voor dat jongens slachtoffer zijn van seksueel geweld binnen het gezin, maar 5 maal minder dan meisjes; ook dan is meestal een man de dader. Het komt voor dat vrouwen of meisjes de dader zijn, maar zeer zelden (Salazar e.a. 2005).





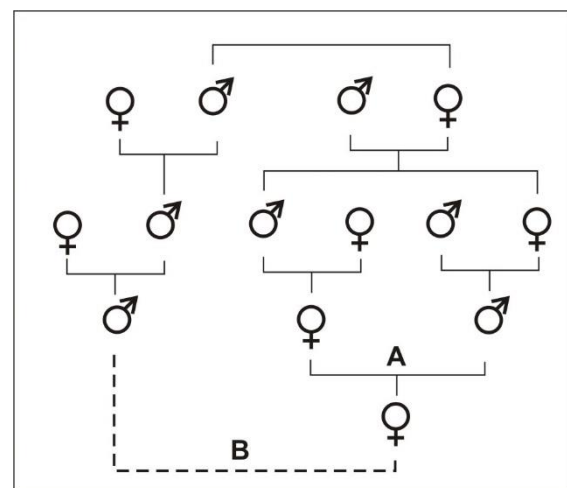
Figuur 8. Verschillende varianten bij neef-/nicht huwelijken. In het Engels en bij veel volken worden cross en parallel cousins strikt onderscheiden, en bij veel volken mag het ene type cousins wel trouwen, maar het andere niet.

**De regels en de praktijk bij de Trobianders**  
Malinowski (1929) heeft beroemd onderzoek gedaan bij de Trobrianders (op een eilandengroep ten noordoosten van Nieuw-Guinea). Er zijn verscheidene huwelijks- en seksverboden; overtreding van deze verboden zou leiden tot een bovennatuurlijke straf, die door magie teniet kon worden gedaan, tot sociale straffen, of tot zulke schande dat de dader geacht werd zelfmoord te plegen. Het belangrijkste taboe is een huwelijk tussen broer en zus. In feite wordt er toch vrij vaak getrouwd tussen verwanten, vooral binnen de Malasi-clan. De Trobianders geven (zoals alle mensen) een fraaiere beschrijving van hun eigen samenleving dan de werkelijkheid. In iedere samenleving met zelfrespect verklaren de leden dat hun leven wel volgens de regels verloopt: ze bevuilen niet hun eigen nest. "Die verhalen leiden tot de antropologische leerstelling dat de oorspronkelijke volken onberispelijk zouden zijn, immmanent wettelijk, en inherente en automatische volgers van de gewoontes." (Malinowski 1929, p. 429). In de praktijk werden verboden huwelijken zelden zwaar bestraft, terwijl andere misdrijven, zoals belediging van het stamhoofd, wel met de dood bestraft konden worden.

**Gemiddelde verwantschap binnen groepen**  
Chagnon (1983) heeft de gemiddelde inteeltcoëfficiënt uit stambomen berekend voor 13 Yanömamö-dorpen, die tot twee afstammingslijnen behoorden. In een lijn varieerde de gemiddelde inteeltcoëfficiënt van 0,031 – 0,045, maar in een andere lijn was die hoger van 0,046 – 0,0,83 (ter vergelijking: voor neef/nicht zonder verwante voorouders geldt  $F = 0,0625$ ). Deze hoge verwantschap in de eerste lijn was te herleiden tot één stamvader die 11 vrouwen had, en 43 kinderen die overleefden, en tot de

regel dat bij voorkeur *cross cousins* huwden. In dorpen met hogere verwantschap was meer sociale cohesie en waren er minder opsplitsingen. Ik hoop dat dergelijke verbanden tussen biologische verwantschap en sociale cohesie ook in andere groepen empirisch onderzocht worden.

Tabel 1 toont de inteeltcoëfficiënt voor enkele plaatsen, volken en landen, berekend aan de hand van stambomen. Er zijn grote verschillen, die vooral samenhangen met culturele huwelijksregels en met de grootte van de populatie. In de Indiase staat Andhra Pradesh was er een klein verschil tussen religies: Brahmanen



Figuur 9. Stamboom bij de Yanömamö. Het huwelijk bij A is tussen cross cousins, wat het ideaal bij de Yanömamö was. Het huwelijk B, met de stippellijn, is volgens de Yanömamö verboden (incest), en leidde tot een groot conflict en opsplitsing van het dorp (Chagnon 1983).

Tabel 1. De inteeltcoëfficiënt voor enkele plaatsen en volken, berekend vanuit bekende stambomen. (Strikt genomen mag dit niet zo vergeleken worden, omdat deze getallen op verschillende manieren berekend zijn.)

Plaats, land, volk	Inteeltcoëfficiënt (F)	Bron
<b>Niet-westerse volken</b>		
Mumbai (India)	0,001 – 0,013	Sanghvi 1966
Inuit	0,003	May1979
Navaho (N. Amerika)	0,014	Allen 1965
Andrah Pradesh (India)	0,015 – 0,048	Sanghvi 1966
Saoedi-Arabië platteland	0,0312	Abdulkareem e.a. 1998
Saoedi-Arabië Riyad region	0,0227	Al Husain en Al Bunyan 1997
Tristan da Cuñha	0,035	May1979
Namowei-teri (Yanömamö)	0,030 – 0,045	Chagnon 1983
Shamatari (Yanömamö)	0,046 – 0,0835	
<b>Europese populaties</b>		
Nederland	0,00009	McCullough en O'Rourke 1986
Engeland en Wales	0,00026	
België	0,0005	
Noord-Italië	0,00065	
Corsica	0,00235	
<b>Geïsoleerde groepen in Europa</b>		
Bologna valleien	0,0003	McCullough en O'Rourke 1986
Orkney eilanden	0,0018	
Andorra	0,0031	
Las Hurdes (Spanje)	0,0042	
Hohenzollern	0,013	
Irish Tinkers (Dublin)	0,032	
<b>Religieuze groepen</b>		
Amish	0,0166	Dorsten e.a. 1999
Hutterites	0,02	May1979
Dunkers (Pennsylvania)	0,025	
Samaritanen	0,046	Roberts en Bonne 1973

(hoogste kaste) 0,019; Harijans (laagste kaste) 0,029; Moslims 0,025; Christenen 0,029 (Sanghvi 1966). In Nederland was de gemiddelde inteeltcoëfficiënt zeer laag: 0,00009 (McCullough en O'Rourke 1986). Tabel 2 toont de inteeltcoëfficiënt voor 52 verschillende volken, berekend aan de hand van DNA-gegevens (data van Leutenegger e.a. 2011). Deze varieerde van < 0,0005 tot 0,095.

#### Ook een voorkeur voor het vreemde?

Mensen hebben uit zichzelf minder vaak seks met individuen waarmee ze zijn opgegroeid; dat leidt tot enige exogamie<sup>10</sup>. Er zijn veel anekdotes dat niet alleen overeenkomsten tussen mensen, maar dat ook verschillen tot extra seksuele aantrekking leiden. *“Liefde ... ontstaat alleen uit tegenstellingen; en hoe groter die tegenstellingen zijn, hoe sterker de aantrekking. Dat zou ik met duizend levens-*

*verhalen kunnen bewijzen”* (Bernardin de Saint-Pierre 1784, geciteerd uit Westermarck 1891, p. 353 - 354). Darwin vermoedde dat er bij de mens ook een neiging naar exogamie is: *“... het zou best kunnen dat mannen in vroege tijden meer opgewonden werden door vreemde vrouwen dan door hen met wie ze gewoonlijk leefden.”* (Darwin 1875, p. 104). Daarnaast is er sterke ondersteuning voor seksuele aantrekking tussen gelijkende partners (zie sectie 4.3.), maar zover ik weet, is seksuele aantrekking door verschillen tussen mensen niet wetenschappelijk onderzocht. Ik weet alleen dat er seksfilms met interracial seks zijn – dus kennelijk is daar een markt voor.

<sup>10</sup> In termen van beleving: men heeft enige voorkeur voor het vreemde.

Tabel 2. De inteeltcoëfficiënt voor 52 verschillende volken, berekend aan de hand van DNA-gegevens (data van Leutenegger e.a. 2011).

			Inteeltcoëfficiënt (F)	
Afrika		Biaka-Pygmeeën	0,005	
		Mbuti-Pygmeeën	0,005	
		San	0,004	
		Bantoe-Noordelijk	0,003	
		Bantoe-Zuidelijk	0,002	
		Yoruba	0,001	
Europa		Mandenka	0,003	
	Frankrijk	Fransen	0,004	
		Frans-Basken	0,004	
	Italië	Noord-Italianen	0,002	
		Toscanen	0,002	
		Sardinië	0,006	
	Orkney eilanden	Orcadiërs	0,002	
	Rusland	Russen	0,001	
		Adygei	0,003	
	Midden Oosten	Algerije	Mozabieten	0,014
Israël		Bedoeïnen	0,041	
		Druzen	0,032	
		Palestijnen	0,020	
Azië	Pakistan	Balochi	0,049	
		Brahui	0,024	
		Brurusho	0,009	
		Hazara	0,012	
		Kalash	0,026	
		Makrani	0,042	
		Pathan	0,032	
		Sindhi	0,031	
		China	Dai	0,007
			Daur	0,000
			Han	0,000
			Hezhen	0,005
			Lahu	0,008
			Miaozu	0,002
	Naxi		0,000	
	Oroqen		0,002	
	She		0,003	
	Tu		0,001	
	Tujia		0,009	
	Oigoeren		0,004	
	Xibo		0,000	
	Yizu	0,002		
		Mongolië	Mongolen	0,000
		Siberië	Yakut	0,008
		Cambodja	Cambodjanen	0,003
		Japan	Japanners	0,005
	Amerika	Brazilië	Karitiana	0,059
Surui			0,095	
Colombia		Colombianen	0,030	
Mexico		Maya	0,005	
	Pima	0,040		
Oceanië	Bougainville	Rotokas-sprekers	0,003	
	Nieuw-Guinea	Papoea's	0,013	

### 4.3. *Phenotype matching* bij de mens

#### Gelijkenis tussen partners

In allerlei opzichten zijn er overeenkomsten tussen de meeste huwelijkspartners (Bereczkei e.a. 2002, 2004): dat betreft onder andere uiterlijk, 'ras', socio-economische status, IQ, scholing, persoonlijkheid, aantrekkelijkheid, beroepskeuze en lichaamsmaten. De correlaties zijn weliswaar klein, maar statistisch significant. Voor een onderzoek kregen proefpersonen de foto te zien van een man of een vrouw, en vervolgens de foto's van 4 vrouwen of mannen respectievelijk, waaronder de partner; de proefpersonen moesten uit de 4 foto's de vermoedelijke echtgenoot selecteren. Dat lukte een beetje: die selectie was 6 – 9 procentpunten beter dan volgens toeval; dit kleine verschil was wel statistisch significant (Bereczkei e.a. 2002, 2004). Er is dus enige uiterlijke overeenkomst tussen getrouwde mensen ("soort zoekt soort").

#### *Parent-referent phenotype matching*

Het volksgeloof wil dat mannen op vrouwen vallen die op hun moeder lijken, en vrouwen op gelijkenis met hun vader. Dat is wetenschappelijk onderzocht met hetzelfde fotoselectie-experiment als boven beschreven. Die overeenkomsten tussen de ouder van het andere geslacht en de eigen partner zijn groter dan tussen de echtelieden zelf. Als proefpersonen een foto van de vader van een vrouw hadden, selecteerden ze haar echtgenoot 13 procentpunten beter dan volgens toeval (Bereczkei e.a. 2004). Als proefpersonen een foto van de moeder van een man hadden, selecteerden ze zijn echtgenote 16 procentpunten beter dan volgens toeval (Bereczkei e.a. 2002, 2004). Naarmate mannen en vrouwen positiever oordeelden over hun moeder of vader (respectievelijk), selecteerden zij een partner die meer op hun moeder/vader leek. Voor vrouwen is er een kleine, maar statistisch significante correlatie tussen haar- en oogkleur van de vader en van de partner ( $r = 0,13$  en  $r = 0,20$  resp.). Ook voor mannen is er een kleine, maar statistisch significante correlatie tussen haar- en oogkleur van de moeder en van de partner ( $r = 0,15$  en  $r = 0,16$  resp., Little e.a. 2003). Vrouwen die een goede verstandhouding met hun vader hadden, vonden gezichten meer aantrekkelijk waarvan de gezichtsmaten overeenkwamen van die van hun vader (Wiszevska e.a. 2007).

#### Seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst

Er zijn veel anekdotes van seksuele aantrekking tussen broer en zus die gescheiden opgroeien en elkaar als volwassenen ontmoeten.

Na adoptie komt het vaker voor dat broer en zus trouwen, ook bij tweelingen, zonder dat zij hun verwantschap weten (Segal 2008). Soms ontdekten de echtelieden na vele jaren huwelijk bij toeval dat ze broer en zus waren: bijvoorbeeld doordat de biologische moeder op zoek ging naar haar kinderen, of doordat het bij erfelijkheidsonderzoek ontdekt werd. Na vroege scheiding komt het voor dat vader en dochter verliefd worden terwijl ze weten dat ze vader en dochter waren, en verder leven als een getrouwd paar (Weinberg 1955, p. 95). Dat gold ook voor de schrijfster Anaïs Nin en haar vader Joaquin Nin. Zij heeft de ontmoeting met haar vader toen zij 30 jaar was, beschreven in haar dagboeken. Beiden waren gefraspeerd door de gelijkenis; voor beiden voelde het niet als een vader/dochter-relatie aan. Zij werden verliefd en kregen een relatie (Erickson 2005). Dit noemt men seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst (*genetic sexual attraction*<sup>11</sup>).

Er zijn enkele pogingen ondernomen om seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst wetenschappelijk te onderzoeken. Weinberg (1955, p. 78-79) heeft 6 broer/zus-paren beschreven die vanaf hun vroegste jeugd gescheiden opgegroeid zijn, en die op volwassen leeftijd herenigd zijn. Ze werden verliefd en kregen een seksuele relatie; er zijn geen aanwijzingen voor dwang of schuldgevoelens, terwijl ze wisten dat ze broer en zus waren. Enkelen hiervan zijn getrouwd. In 1975 werd in het UK de wet van kracht dat adoptiekinderen van 18 jaar of ouder hun biologische verwanten mochten kennen. Tot ieders verrassing ontstonden er bij meer dan de helft van de gevallen sterke erotische gevoelens, dus tussen ouders en kinderen, tussen broers en zussen, of tussen zussen onderling, die wisten wat hun biologische relatie was. Het was opvallend dat de ander vaak zo vertrouwd aanvoelde (Greenberg en Littelwood 1995). Het ligt voor de hand dat er bij seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst tussen adoptiekinderen sprake is van *self-referent phenotype matching*. "Ze vinden allen dat zij op de een of andere manier zichzelf in de ander ontdekken..." (Greenberg en Littelwood 1995), wat inderdaad zou kunnen wijzen op *self-referent phenotype matching*. Men zou per individu details van de geboorte en de adoptie moeten overzien, om te weten of er ook sprake kan zijn van *parent-referent phenotype matching*.

<sup>11</sup> Gonyo (1987) gebruikte deze uitdrukking voor het eerst (geciteerd uit Greenberg en Littlewood 1995).

**Beleving: afkeer of afschuw voor seks tussen verwanten?**

De oude denkers verwoordden hun ideeën over de aard van de mens vanzelfsprekend in termen van belevingen, emoties en motivaties. Plato meldde dat de gedachte aan seks tussen verwanten niet eens in mensen opkwam. Thomas van Aquino (1273) meldde dat *'een incestueus huwelijk tegen de natuurwet (lex naturalis) en tegen het natuurlijk instinct (instinctus naturae) is'* (zoals dat toen verwoord werd, geciteerd uit Arnhart 2005). Later hebben Mandeville (1714) en Hutcheson (1725) gediscussieerd of er van nature al dan niet een afschuw voor seks tussen verwanten is.

Uitspraken over gedrag zijn in principe toetsbaar, maar uitspraken over belevingen niet. Laten we eerst kijken naar het gedrag van chimpansees. Bij chimpansees verlaten de meisjes rond de geslachtsrijpheid de eigen gemeenschap; dus er is weinig kans voor vader/dochter- of broer/zusparingen. Weinig mannetjes chimpansees nemen het initiatief om met hun moeder te paren, maar incidenteel gebeurt dat toch. In haar vruchtbare periode ontloopt de moeder haar zonen, of als die toch avances maken, verzet de moeder zich – meestal tevergeefs.

Tot zover het gedrag. Nu bega ik de wetenschappelijke zonde om over belevingen van chimpansees te spreken. De meeste mannetjes chimpansees zijn **'niet geïnteresseerd'** in seks met hun moeder, maar sommige **'willen'** toch seks met hun moeder in haar vruchtbare periode. Ook vrouwtjes chimpansees zijn **'niet geïnteresseerd'** in van seks met hun volwassen zoon. Maar als hun volwassen zoon avances maakt, hebben ze een **'afkeer'** van seks met hem. Als ze eenmaal door hun volwassen zoon verkracht zijn, ontwikkelen ze **'afschuw'** voor seks met hun zoon.

Ik vermoed dat precies hetzelfde voor mensen zou gelden, als er geen invloeden van culturele regels of andere vooroordelen zouden zijn. Weinig mannen bij de mens nemen het initiatief om met hun moeder, zuster of dochter geslachtsgemeenschap te hebben, als ze van jongs af met hen opgegroeid zijn, maar incidenteel gebeurt dat toch. Dan verzetten de vrouwen zich meestal. Bij de mens denken de meeste mannen niet eens aan seks met hun moeder, zuster of dochter; dat idee staat zo ver weg dat ze er niet eens afschuw voor ontwikkeld hebben. Alleen sommige mannen willen dan toch seks met hun zuster, dochter of moeder, en ze nemen daar het initiatief toe. De meeste vrouwen zijn niet geïnteresseerd in seks met hun vader, broer of volwassen zoon, als ze met deze verwanten zijn opgegroeid. Als deze mannen toch avances maken, hebben de meeste vrouwen daar een afkeer van. Vrouwen meldden een grotere afkeer van broer/zus-seks dan mannen (Fessler en Navarrete 2004). Maar als ze eenmaal onder dwang seks met vader, broer of zoon gehad hebben, ontwikkelen ze waarschijnlijk 'afschuw' voor seks met hen.

Als vrouwen niet met vader, broer of zoon zijn opgegroeid, ontstaat vaak verliefdheid en vrijwillige seks. De betrokkenen noemen dit niet 'incest', maar de omgeving soms wel.

Men kan een afkeer aanleren door culturele invloeden zonder eigen negatieve ervaringen voor mensen van een ander 'ras' of met een andere seksuele voorkeur. Zo kan men ook een afkeer aanleren voor seks met verwanten. Na dit leerproces beleeft men de afkeer als een authentiek, eigen gevoel. Overigens beschouwt men in sommige culturen seks en huwelijken tussen ouders en kinderen, en tussen broers en zussen eerder als iets belachelijks en bespottelijks dan als iets afschuwelijks (van den Berghe 1983, p. 92).

Er is een complex verband tussen moeder-kind hechting en seksuele aantrekking. *"De hechting die zo belangrijk is voor het overleven van baby's, verhindert dat later rijpe seksuele aantrekkingskracht ontstaat voor het object van hechting, en maakt de meeste mensen aversief 'alleen al bij de gedachte eraan'."* (Gates 2005, p. 151). Het zou boeiend zijn te weten welke stimuli een rol spelen bij seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst – en welke stimuli bij hechting zonder seksuele aantrekking.

#### 4.4. Het Westermarck-effect

##### Opgroeien en seksuele aantrekking

Edvard Westermarck (1891) heeft een standaardwerk gepubliceerd over huwelijken in alle tijden en culturen, met enkele vermeldingen

van diergedrag. Dit boek geeft een schat van antropologische gegevens over zeer variabele huwelijksregels bij volken en culturen (zie ook tabel 4), inclusief voorbeelden van culturen die huwelijken tussen nauwe verwanten ( $F \geq \frac{1}{4}$ ) toestaan of bevorderen. Westermarck is beroemd geworden door zijn conclusie dat de kans op seksuele aantrekking minder is bij mensen of dieren die in hun vroege jeugd samen opgegroeid zijn. *"Zo zou er een instinct kunnen ontstaan dat krachtig genoeg was om schadelijke seksuele verenigingen te voorkomen. Dat zou zich natuurlijk uiten als een afkeer voor seksuele vereniging met anderen met wie men opgegroeid was, en deze zouden in feite bloedverwanten zijn, zodat het gevolg survival of the fittest zou zijn. We weten niet of de mens dit gevoel geërfd heeft van zijn voorouders, of dat het pas als een unieke menselij-*

*ke verworvenheid geëvolueerd is.*" (Westermarck 1891, p. 352-353). *"De wet kan dan een zoon verbieden met zijn moeder te trouwen, of een broer met zijn zus, maar de wet kan niet voorkomen dat hij zoiets zou verlangen als dit een natuurlijk verlangen zou zijn. Waar komt die voorkeur vandaan? Het thuis wordt zuiver gehouden van incestueuze schending noch door wetten, noch door gewoonte, noch door opvoeding, maar door een instinct dat onder normale omstandigheden seksuele liefde tussen de nauwste verwanten psychisch onmogelijk maakt."* (Westermarck 1891, p. 319). Nu weten dat 0,25% - 2% van de westerse vrouwen geslachtsgemeenschap meldt met vader of broer, concluderen we dat 'psychisch onmogelijk' te sterk uitgedrukt is.

### **Empirische ondersteuning voor het Westermarck-effect**

Om het Westermarck-effect te onderzoeken, kan men onderzoeken: (1) niet-verwanten die tezamen opgroeien, of (2) nauw-verwanten die gescheiden opgroeien. Over beide situaties zijn gegevens voorhanden.

Alle kinderen in een Israëliëse **kibboets** groeiden op in leeftijdsgroepen. Er zijn bijna 3.000 huwelijken onderzocht. Hiervan waren slechts 14 huwelijken tussen kinderen uit dezelfde leeftijdsgroep, en hiervan waren er geen die de eerste 6 levensjaren samen opgegroeid waren (Shepher 1971). Bij interviews meldden leden van een kibboets vooral onderlinge positieve broer/zus-gevoelens (Spiro 1979). Ze melden zelden aversie (Shor en Simchai 2009), want mensen hebben nu eenmaal zelden aversie voor hun broers of zussen. Veel oorzaken van partnerkeuze zijn waarschijnlijk niet toegankelijk voor bewuste ervaring; de vermelde redenen zijn vaak niet de oorzaken (zie Lieberman e.a. 2003, hoofdstuk 10.3.).

In China, Korea en Taiwan was het lang de gewoonte om de aanstaande bruid op zeer jonge leeftijd (meestal binnen een jaar na geboorte) te adopteren, soms zelfs voor de geboorte van de aanstaande echtgenoot. Dit worden '**minor marriages**' genoemd, in tegenstelling tot de '**major marriages**', waarbij de man en vrouw elkaar pas zien als volwassenen. De analyse was gebaseerd op 20.000 huwelijken. Het is niet bevorderlijk voor een huwelijk als man en vrouw al zeer jeugdig samen opgroeien: er waren dan 40% minder nakomelingen, er waren 3 maal meer echtscheidingen, en de vrouwen hadden twee maal vaker buitenechtelijke seks (Wolf 2005B). Soms weigerden de betrokkenen gewoon te trouwen (van den Berghe 1983). Na een verdere analyse herformuleerde Wolf (2005B) het Westermarck-effect in termen van beleving: (1) als

mensen voor de leeftijd van 10 jaar samen leven en samen spelen, zijn er minder onderlinge erotische gevoelens, (2) dat geldt vooral als ze voor de leeftijd van 3 jaar bij elkaar gekomen zijn, en (3) vooral de leeftijd van de jongste partner wanneer ze bij elkaar komen, heeft gevolgen voor het al dan niet ontstaan van erotische aantrekkingskracht.

Volgens mij wordt het Westermarck-effect nog sterker onderbouwd door seksuele aantrekkingskracht door erfelijke overeenkomst (zie boven). Dit toont hoe sterk de instinctieve onderlinge aantrekkingskracht tussen nauwverwanten zou zijn, als ze niet vanaf hun jeugd samen opgegroeid zijn, dus zonder Westermarck-effect.

### **Een geslachtsverschil in inteeltvermijding?**

Er is waarschijnlijk een geslachtsverschil in de inteeltvermijding bij mensen. Ellis suggereerde dat vrouwen waarschijnlijk sterker inteelt vermijden dan mannen, en Westermarck was het daarmee eens (beiden geciteerd uit Wolf 2005B). Er zijn verschillen tussen mannen en vrouwen in de investering in het nageslacht, en daarmee in hun seksueel gedrag (Symons 1980, van den Berghe 1983). Het is voor een vrouw een fors evolutionair nadeel als ze bevrucht wordt door een minder geschikte man, zodat ze minder goed nageslacht krijgt, maar daar wel veel in investeert, terwijl ze in die tijd ook beter nageslacht had kunnen krijgen. Voor mannen is dat biologisch risico kleiner. Als broer en zus vanaf hun vroege jeugd samen opgegroeid zijn, wordt seks zelden door beiden verlangd. Als toch seks tussen broer en zus voorkomt, zijn het bijna altijd de mannen die het initiatief tot seks nemen. Vaak wordt seks afgedwongen door vaders of oudere broers, terwijl de dochters of zussen weerstand bieden (Erickson 2005, p. 170). Bij seks tussen nauwe verwanten in de USA was 97% van de daders man, en 92% van de slachtoffers was vrouw (Geiser 1979). Bijna altijd was het meisje degene die de seksuele relatie verbrak (Maisch 1972, p. 195). Vrouwen meldden een grotere afkeer van broer/zus-seks dan mannen (Fessler en Navarrete 2004). *"Deze asymmetrisch afwijzing van incest door vrouwen wordt voorspeld door de asymmetrische ouderinvestering in het nageslacht. Een foute partnerkeuze reduceert de fitness van een vrouw meer dan die van een man. Hoe groter de fout hoe duurdere de gevolgen voor de vrouw zijn. Aangezien incest een van de meest riskante voortplantingsstrategieën voor vrouwen is, bevordert selectie vrouwen die incest krachtig verwerpen, vooral na de puberteit."* (Van den Berghe 1983, p.98).

## 4.5. De gevolgen van inteelt en uitteelt bij de mens

### 4.5.1. Erfelijke afwijkingen bij inteelt

De gevolgen van inteelt op het nageslacht zijn zo grillig, dat echte conclusies pas mogelijk zijn na onderzoek bij grote aantallen mensen. Darwin meende in 1868 dat neef/nicht-inteelt nadelen had, maar in 1875 concludeerde hij dat de risico's erg meevielen (zie tekstkader 'Darwin over inteelt en inteeltvermijding'). Hier toon ik dat onderzoek bij grote aantallen mensen toch tot empirisch onderbouwde, kwantitatieve conclusies leidt.

#### Erfelijke ziektes bij nakomelingen van vader/dochter of broer/zus

Er zijn enkele wetenschappelijke publicaties over de gezondheid van nakomelingen van geslachtsgemeenschap tussen nauwe verwanten (samengevat door Bittles 2005). Er zijn gegevens over 193 cases verzameld. Daar

was er even veel vader/dochter-inteelt als broer/zus-inteelt, terwijl moeder/zoon-inteelt slechts éénmaal (= 0,5%) voorkwam. Met de gebruikte methoden werd slechts 46% van de kinderen als 'normaal' beoordeeld. Al met al waren er ernstige fysieke en psychische afwijkingen bij 39% van de nakomelingen, en 14% was overleden. Het hoge percentage van 39% afwijkingen komt waarschijnlijk niet alleen door inteelt op zich, maar ook door eerder bestaande ziektes, psychopathologie en afwijkingen bij de ouders, de jonge leeftijd van de moeder, en de gevolgen van mislukte abortussen. Er zijn veel meer en veel betere gegevens beschikbaar over de nakomelingen van neef/nicht-huwelijken (zie onder). Op grond van deze gegevens en op grond van kwantitatieve verwantschap schatte Bittles (2005) een verwachte extra mortaliteit bij de nakomelingen van vader/dochter of broer/zus van 16% - 20%-punten. Dit stemt redelijk overeen met het gevonden percentage van 14%-punten.

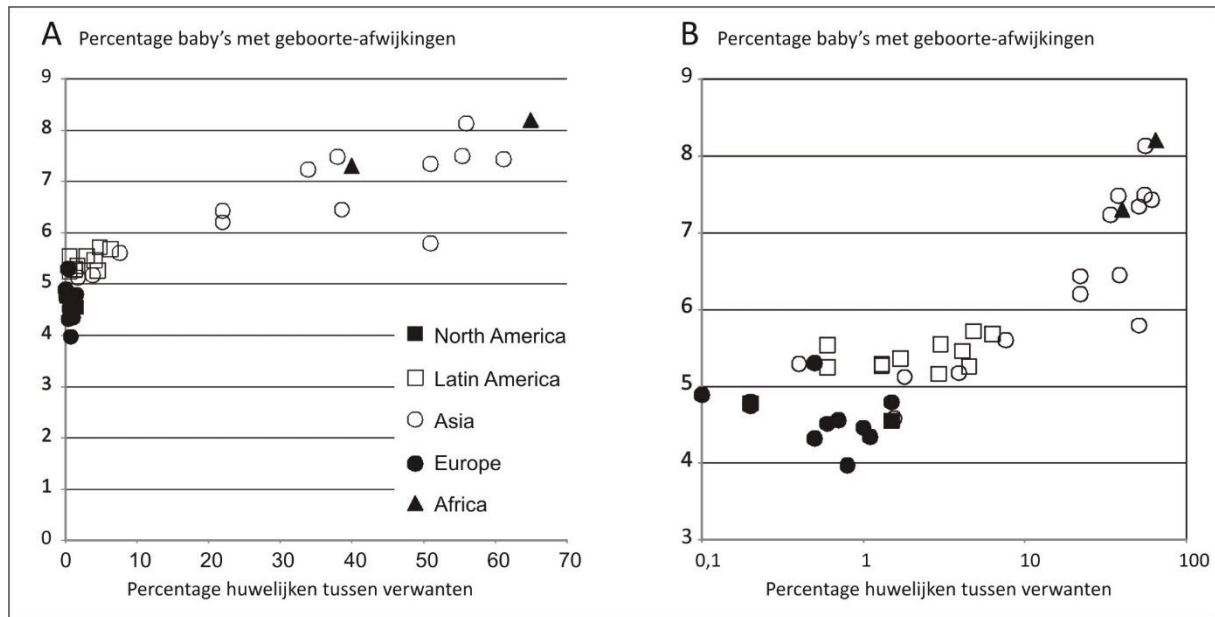
#### Darwin over inteelt en inteeltvermijding

Charles Darwin was met zijn nicht getrouwd. Hij is in de opeenvolgende drukken van *The variation of animals and plants under domestication* (1868, 1875) geleidelijk van mening veranderd over de gevolgen van inteelt en over de basis van het inteeltvermijding.

**Medische gevolgen.** In de uitgave van 1868 benadrukte hij de nadelen van inteelt en de voordelen van uitteelt. *"Er zijn inmiddels veel gegevens gepubliceerd dat de nakomelingen van ouders die niet verwant zijn, meer levenskrachtig en vruchtbaar zijn dan de nakomelingen van mensen die nauw verwant zijn."* (p. 123). Maar in 1875 schreef hij: *"Of huwelijken tussen verwanten zoals die bij beschaafde volken toegestaan zijn (bijvoorbeeld neef/nicht-huwelijken), en die bij gedomesticeerd dieren niet als nauwe inteelt worden beschouwd, enige schade bij het nageslacht opleveren, zal nooit met zekerheid bekend worden, tenzij een bevolkingsonderzoek uitgevoerd is met deze vraagstelling. Mijn zoon, George Darwin, heeft nu alles gedaan wat met statistisch onderzoek mogelijk was, en hij heeft de conclusie getrokken [...] dat de huidige aanwijzingen voor enige schade strijdig zijn, maar dat eventuele schade hooguit zeer klein is."* (p. 104). Ik denk echter dat mijn conclusies van sectie 4.5.1. zo sterk onderbouwd zijn dat de kans klein is dat deze nog op belangrijke punten gewijzigd zullen worden.

**Instinctieve inteeltvermijding.** In de uitgave van 1868 benadrukte Darwin dat inteeltvermijding bij de mens een erfelijke basis heeft. *"dus iedere geringe voorkeur die ontstaat door seksuele opwindung door iets nieuws of door een andere oorzaak, en die leidt tot uitteelt in plaats van inteelt, zou versterkt worden door natuurlijke selectie, en zou daardoor instinctief worden, want individuen met deze aangeboren voorkeur zouden meer nakomelingen krijgen. Ontaarde wilde volken zouden zo onbewust hun afkeer of zelfs hun afschuw van incestueuze huwelijken verworven hebben, in plaats dat ze door observeren en redeneren de nadelen van inteelt ontdekt zouden hebben. Dat die afschuw soms faalt, is geen valide argument tegen de bewering dat het gevoel instinctief is, want ieder instinct faalt af en toe, of wordt teniet gedaan, zoals dat soms gebeurt met ouderliefde of sociale neigingen."* (p. 123-124). Maar in de uitgave van 1875 meent hij dat er geen sterk erfelijke instinct voor inteeltvermijding is bij de mens. *"Hoewel er bij mensen geen sterk overgeërfd gevoel tegen incest lijkt te zijn, is het goed mogelijk dat mannen in vroege tijden meer opgewonden werden door vreemde vrouwen dan door de vrouwen met wie ze lang geleefd hadden."* (Darwin 1875, p. 104).

Ik denk dat mijn conclusies van sectie 5 voldoende onderbouwd zijn: mensen en veel andere dieren zitten erfelijk zo in elkaar, dat de kans kleiner is dat ze paren met individuen met wie ze opgegroeid zijn. In de praktijk is dit instinctieve inteeltvermijding.



*Figuur 10. Het verband tussen het percentage huwelijken tussen (achter)neef/nicht en het optreden van aangeboren afwijkingen bij 39 landen (gegevens van Christianson e.a. 2006 en Tadmouri 2008). Helaas zijn de gegevens van neven en nichten en van achterneven en achternichten niet opgesplitst. A. Figuur met lineaire assen, die bij het nulpunt beginnen. B. Figuur met logaritmische X-as en lineaire Y-as, die bij de waarde 3 begint.*

### Vroeggeboorte en sterfte bij neef/nicht-huwelijken

In de 19<sup>e</sup> eeuw waren neef/nicht-huwelijken in Engeland gebruikelijk. Rond 1870 was er politieke opwinding in Engeland omdat er was voorgesteld om een groot statistisch onderzoek te verrichten naar de gevolgen van neef/nicht-huwelijken voor het nageslacht. Charles Darwin en zijn neef Galton waren voorstander van zo'n onderzoek, maar het plan werd verworpen, omdat dit onderwerp te gevoelig lag (Bittles 2005). De oversterfte bij het nageslacht van neef/nicht-huwelijken is bestudeerd door Bittles en Neel (1994), gebaseerd op 23 publicaties uit 7 landen van 1953 tot 1993. Zij bestudeerden de sterfte tussen 6 maanden na conceptie en 10 jaar na geboorte. Er waren tussen landen sowieso grote verschillen in sterftekans: van 3% in Japan, tot 40% in Brazilië. De sterfte bij de kinderen uit neef/nicht-huwelijken was groter dan bij de totale bevolking. Gemiddeld was het verschil 4 procentpunten. Uit dergelijk onderzoek heeft men geschat hoeveel letale genen in de algemene populatie aanwezig zijn, d.i. recessieve genen die bij de homozygoot leiden tot overlijden: 1,4% - 2,2% van de koppels mensen in het westen hebben dezelfde letale genen (Dobzhansky 1970, Bittles en Neel 1994). Overigens leidden neef/nicht-huwelijken in India tot meer nakomelingen dan huwelijken tussen niet-verwanten; dat kwam doordat de vrouw in de neef/-

nicht-huwelijken op jongere leeftijd al kinderen kreeg. Al met al was er in India geen verschil in het aantal overlevende kinderen (Bittles e.a. 1991).

### Aangeboren afwijkingen bij (achter)neef/nicht-huwelijken

Om de kans op aangeboren afwijkingen bij huwelijken tussen bloedverwanten te berekenen, heb ik de grootste vergelijkbare bestanden verzameld voor verscheidene landen.

- Tadmouri (2008) geeft de frequentie van huwelijken tussen neef en nicht ( $F = 1/16$ ), of tussen achterneef en -nicht ( $F = 1/64$ ) in veel landen. Helaas zijn de gegevens van neef/nicht en achterneef/achternicht niet opgesplitst.
- Christianson e.a. (2006) hebben het grootste bestand gepubliceerd over aangeboren afwijkingen bij levend-geborenen over de hele wereld. Daarvoor hebben zij alle aangeboren afwijkingen geregistreerd, zowel mild als ernstig.

Deze bestanden heb ik verzameld tot gegevens over 39 landen, die in figuur 10 staan. Figuur 10A is de simpelste figuur met lineaire assen die op het nulpunt beginnen. Daarin zien we dat er een tweedeling is tussen landen met weinig (< 10%) of met veel (> 20%) huwelijken tussen bloedverwanten. Dezelfde datapunten staan in figuur 10B, met een logaritmische as, en een verticale as die niet bij 0 begint. Er is





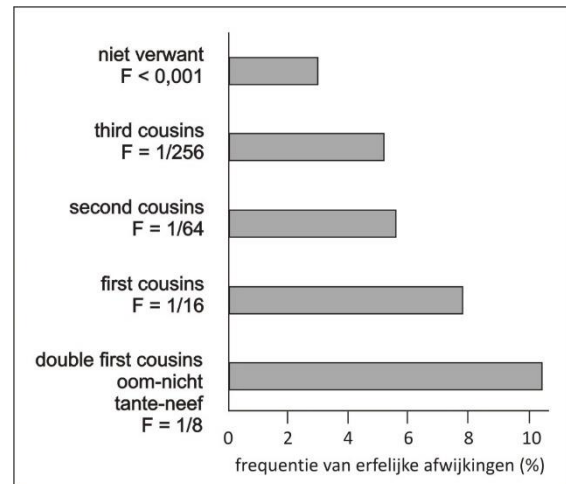
Figuur 11. Een voorbeeld van een milde erfelijke afwijking (syndactylie).

een sterk verband tussen het percentage huwelijken tussen bloedverwanten en het percentage aangeboren afwijkingen. In landen met minder dan 1% huwelijken tussen bloedverwanten is het percentage aangeboren afwijkingen gemiddeld 5%. Hierbij zitten ook milde erfelijke afwijkingen, zoals syndactylie (figuur 11). Gegeven de schadelijke genen die er nu eenmaal bij de mensen aanwezig zijn, lijkt 3% - 5% aangeboren afwijkingen het laagst haalbare percentage voor huwelijken tussen niet-verwanten. In landen met meer dan 20% huwelijken tussen bloedverwanten is het percentage aangeboren afwijkingen 1,0 – 3,4 procentpunten hoger. In deze landen zijn 20% - 65% van de huwelijken afgesloten tussen bloedverwanten. Uit deze gegevens kunnen we het extra risico schatten op aangeboren afwijkingen bij een neef/nicht-huwelijk; dat extra risico is gemiddeld 5,5 procentpunten, dus een verdubbeling.

Nadat ik deze schatting gemaakt had (in oktober 2010), zag ik de resultaten van een onderzoek met enquêtes in de UK met meer dan 11.000 baby's. Van de geënquêteerden had 3% een erfelijke afwijking<sup>12</sup>. Bij neef/nicht-huwelijken (vooral Pakistani) was dit 6%, dus ook een verdubbeling (Sheridan e.a. 2013). Ook in Brazilië nam het percentage erfelijke afwijkingen toe, naarmate de huwelijkspartners nauwer verwant waren (figuur 12, Weller e.a. 2012). Voorlichting aan neef/nicht-koppels is dan ook gewenst. In het westen ziet men de laatste eeuw zoveel nadelen van neef/nicht-huwelijken, dat deze nu veel minder voorkomen; en veel westerse neef/nicht-paren blijven kinderloos.

Volgens de theorie zouden bij inteelt met selectie na enkele generaties de schadelijke

<sup>12</sup> Het verschil met de eerder gemelde 5% komt vooral door de gebruikte criteria voor 'afwijking'.



Figuur 12. Het percentage (vooral milde) erfelijke afwijkingen is hoger naarmate de ouders nauwer verwant zijn, gegevens uit Brazilië van Weller e.a. 2012).

genen geleidelijk verdwijnen (*purging*). In de onderzochte moslimlanden zijn er al veel generaties neef/nicht-huwelijken, maar er is nu nog een nadelig effect meetbaar, dus de nadelige allelen zijn nog aanwezig. Het lijkt erop dat bij deze volken in het verleden de gevolgen van *purging* en mutaties elkaar teniet deden, zodat de frequentie van erfelijke afwijkingen redelijk constant bleef<sup>13</sup>.

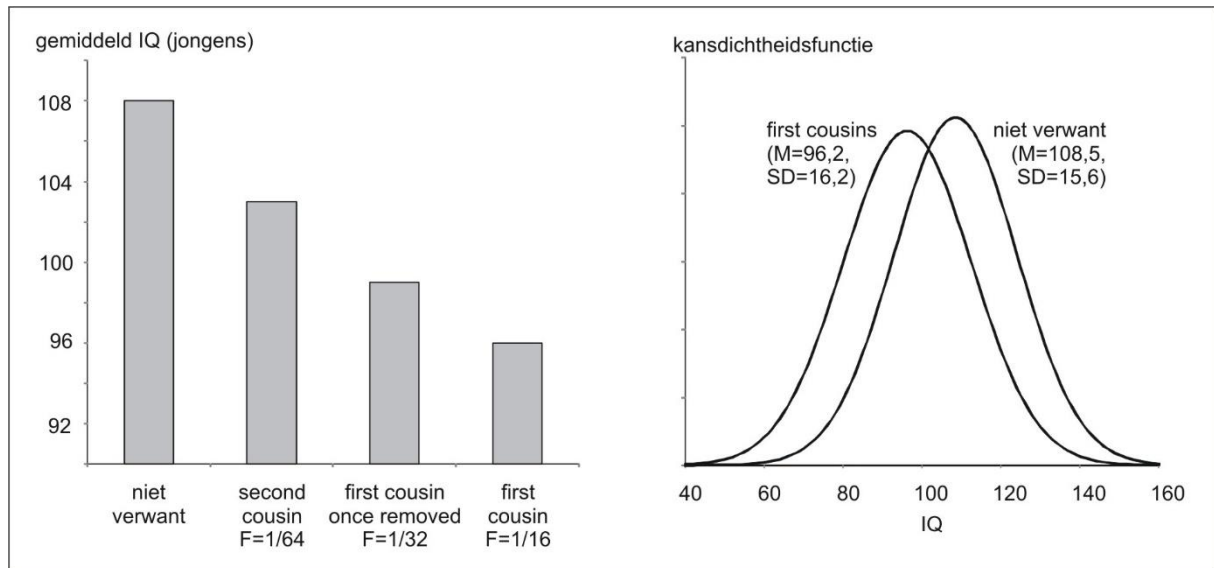
Men zou kunnen vermoeden dat er bij neef/nicht-huwelijken ook kans is dat goede genen bijeen komen, bijvoorbeeld voor sportprestaties. Maar Westermarck (1891) meldt al dat bij topsporters de nakomelingen uit neef/nicht-huwelijk ondervertegenwoordigd zijn. Dus er is geen gunstig effect van huwelijken tussen verwanten op het nageslacht gevonden.

### Geïsoleerde gemeenschappen met inteelt

Er zijn wetenschappelijke gegevens over erfelijke afwijkingen in geïsoleerde populaties.

1. In het Palestijnse bedoeïenen-dorp El-Sayyid in de Negev-woestijn komt erfelijke doofheid voor (Scott e.a. 1995, Sandler e.a. 2005). Dit dorp is 200 jaar geleden gesticht door één stamvader. Na 7 generaties zijn er nu 3500 leden, waarvan ongeveer 2% doof is. De stichter had 5 zonen, en het allel voor recessieve doofheid kon worden herleid tot twee van deze zonen.

<sup>13</sup> Het lijkt erop dat in de evolutie een mutatiefrequentie is ontstaan, zodat de mutatiebelasting voor de volgende generatie acceptabel bleef, maar dat voldoende variatie voor evolutie bleef ontstaan.



Figuur 13. De gevolgen van inteelt op het IQ van het nageslacht (gegevens van Badaruddoza 2004). A. Steeds grotere inteelt leidt tot een lager gemiddeld IQ. B. De kansdichtheidsfuncties van de groepen met de meeste en de minste inteelt overlappen sterk.

- Op het Polynesische eiland Pingelap is 10% van de inwoners volledig kleurenblind. De oorsprong daarvan is getraceerd (Sacks 1997). In 1775 trof een tyfoon Pingelap, waarbij slechts 20 personen overleefden. De leider daarvan bleek een recessief allel te bezitten dat bij homozygoten volledige kleurenblindheid veroorzaakt (zelf was hij niet kleurenblind).
- Het bekendste voorbeeld uit Nederland is de Volendam-ziekte, waarvan inmiddels het gen geïdentificeerd is (Barth e.a. 2008, Namavar 2011).
- In een kleine Koerdische gemeenschap in zuid-Turkije is het Unertan-syndroom aangetroffen bij enkele individuen; dat is een combinatie van lopen op handen voeten en mentale retardatie (Tan 2008).
- Verder zijn er bijvoorbeeld nadelige gevolgen van inteelt beschreven bij de Amish in de USA, en bij families in Iran (Dorsten e.a. 1999, Motlagh e.a. 2008). Door het *founder effect* komen in Noordoost-Canadese gemeenschappen autosomaal recessieve erfelijke ziektes vaker voor (De Braekeleer en Gauthier 1996).

Dit betrof gemakkelijk herkenbare erfelijke afwijkingen in een geïsoleerde gemeenschap met een klein aantal stichters en daarna onvermijdelijke inteelt. De doofheid en de kleurenblindheid waren lastig maar niet levensbedreigend. De Volendam-ziekte en het Unertan-syndroom zijn wel ernstig.

### IQ en lengte bij neef/nicht-huwelijken

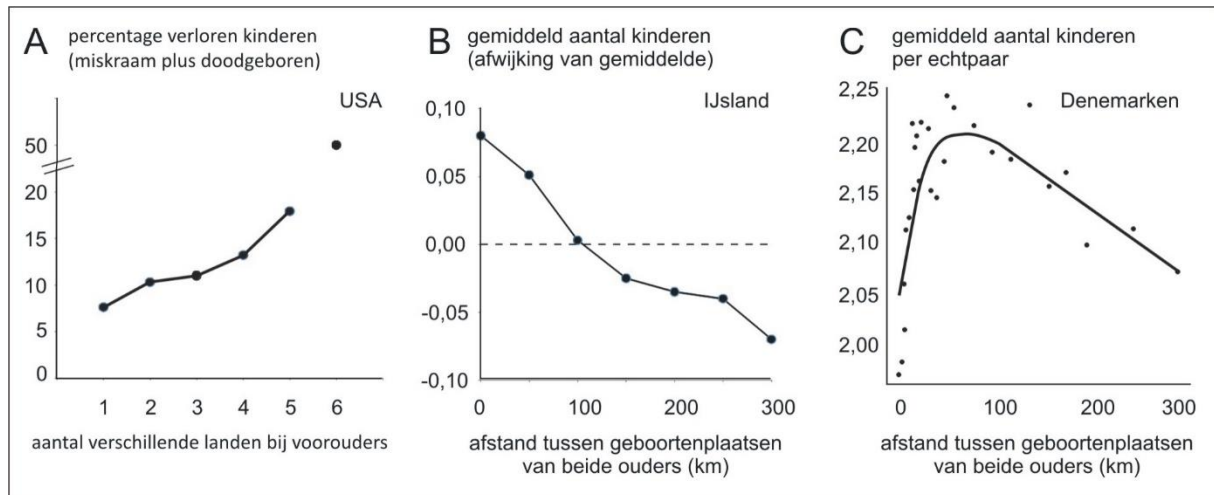
In een groot onderzoek bij kinderen tussen 6 en 11 jaar in India heeft men het verband tussen verwantschap van de ouders op het IQ van de kinderen bepaald (Badaruddoza 2004). Er waren 4 gradaties van verwantschap: *first cousins*, *first cousins once removed*, *second cousins* en niet verwant. Hoe meer de ouders verwant waren, hoe lager het gemiddelde IQ van de kinderen was (figuur 13A). Vergelijken met niet-verwante ouders was het IQ van kinderen van *first cousins* 12,2 IQ-punten lager. Figuur 13B toont de verdeling van IQs bij kinderen en niet-verwante ouders en van *first cousins*: er is een grote overlap tussen beide verdelingen. Een dergelijk verschil kan men alleen vinden als IQ minstens in enige mate erfelijk is (hoofdstuk 3.5.)

Een klein effect van inteelt op de lichaamslengte is ontdekt. In een groot onderzoek met meer dan 35.000 mensen uit verscheidene populaties in Europa of van Europese afkomst bleek dat de nakomelingen van neef/nicht-huwelijken gemiddeld 3 cm korter waren dan de nakomelingen van niet-verwante ouders (McQuillan e.a. 2012).

### Inteelt en het nageslacht

De belangrijkste conclusies zijn:

- In individuele gevallen is bij mensen de invloed van inteelt op het nageslacht niet te voorspellen. Dat geldt zelfs voor nauwe inteelt tussen ouders en kinderen, of tussen broer en zus. De gevolgen van inteelt zijn afhankelijk van het genetisch materiaal, en dat is grotendeels onbekend. En als het er-



Figuur 14. Uitteelt bij mensen leidt tot iets minder (10%) voortplantingssucces. Gegevens van Bresler 1970, Helgason e.a. 2008B en Labouriau en Amorim 2008 (figuren gebaseerd op data of hertekend).

felijk materiaal in de toekomst bekend zou zijn, zal het meestal zeer moeilijk zijn die grote hoeveelheid gegevens te interpreteren.

2. Voor grote groepen mensen zijn er wel concrete statistische getallen te melden:
  - Er zijn nu eenmaal in ieder bevolkingsgroep schadelijke allelen. Bij een huwelijk tussen niet-verwanten is daardoor de kans op (milde tot ernstige) aangeboren afwijkingen 3% - 5%.
  - De oversterfte bij nakomelingen van vader/dochter- of broer/zus-huwelijken is ongeveer 14 procentpunten.
  - De oversterfte bij nakomelingen van neef/nicht-huwelijken is ongeveer 4 procentpunten.
  - De extra kans op aangeboren afwijkingen bij nakomelingen van neef/nicht-huwelijken is 5 procentpunten.
  - Voor de nakomelingen van verdere verwantschappen dan achterneef-nicht ( $F < 1/64$ ) is het extra risico voor aangeboren afwijkingen verwaarloosbaar.

Onderzoek aan de nakomelingen van neef/nicht-huwelijken is geschikt om erfelijk recessieve autosomale aandoeningen te ontdekken. Hiermee zijn inmiddels tientallen allelen geïdentificeerd van autosomale, erfelijk recessieve, intellectuele aandoeningen (Najmabadi e.a. 2011, Musante en Ropers 2014).

#### 4.5.2. De gevolgen van uitteelt

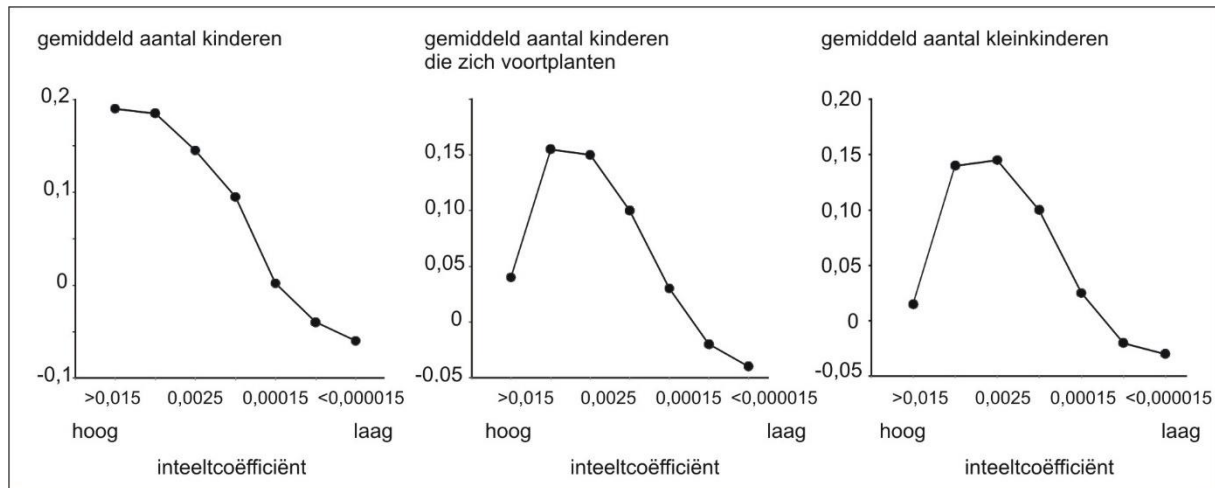
##### Nadelen van uitteelt

In de wetenschappelijke literatuur is er weinig aandacht voor uitteelt bij mensen, maar in de

paar gepubliceerde onderzoeken wordt er consistent een klein (< 10%) nadelig effect van uitteelt op de vruchtbaarheid gevonden (figuur 14). Dat is tot nu toe gevonden in de USA, IJsland en Denemarken. Dat kleine negatieve effect wordt gevonden als verre verwantschap op verschillende manieren gemeten wordt: het aantal verschillende landen bij de voorouders, de afstand tussen de geboorteplaatsen van beide ouders, of de inteeltcoëfficiënt (Bresler 1970, Helgason e.a. 2008a,b, Labouriau en Amorim 2008). Nadelige effecten van uitteelt treden op als men het aantal nakomelingen meet, of het aantal kinderen dat door miskraam of doodgeboorte verloren is (zie ook volgende alinea). De effecten zijn steeds klein. Per extra verschillend geboorteland van de voorouders nam het aantal overleden kinderen toe met 2 procentpunten (figuur 14A). De hoogste en laagste waardes verschillen minder dan 10% van het gemiddelde (figuur 14B,C); dat is voor individuele mensen onmerkbaar (het verschil tussen gemiddeld 1,9 en 2,1 kinderen). Zo'n klein verschil wordt alleen bij zeer groot onderzoek statistisch significant.

##### Optimale kruisingen bij mensen

Helgason e.a. (2008a) hebben de gevolgen van inteelt en uitteelt bij mensen in IJsland onderzocht. Er waren gegevens over meer dan 160.000 echtparen en hun nageslacht over een periode van 160 jaar. Dankzij een goede registratie in IJsland kon men de inteeltcoëfficiënt berekenen tot 10 generaties terug. De resultaten staan in figuur 15.



Figuur 15. Uitteelt bij mensen leidt tot iets minder (10%) voortplantingssucces. Als men niet alleen het aantal nakomelingen bestudeert, maar ook het aantal vruchtbare nakomelingen, blijkt ook een ongunstig effect van inteelt (figuren van Helgason e.a. 2008A, hertekend.)

Hoe verder de ouders verwant waren, hoe minder kinderen ze gemiddeld kregen (figuur 15A); de verschillen zijn klein. Speciaal verhelderend zijn de gegevens voor het aantal kinderen dat zich voortplant, en voor het aantal kleinkinderen (figuur 15B,C). Het meest succesvol zijn echtparen met een inteeltcoëfficiënt tussen 0,0156 en 0,00098 (d.i. zoals voor *second* en *third cousins*). In tegenstelling tot figuur 15A zien we in figuur 15B en C ook kleine, maar statistisch significante nadelige gevolgen van enige inteelt ( $F > 0,015$ , nauwer verwant dan *second cousins*). Dit wordt verklaard doordat nakomelingen van ouders met  $F > 0,015$  gemiddeld iets korter leefden (Helgason e.a. 2008a). Als de ouders van een kind verder verwant zijn dan  $F = 0,001$ <sup>14</sup>, is de vruchtbaarheid 10% lager. Dit is een klein, maar statistisch significant negatief effect van uitteelt. Bij IJslanders is er optimale kruising bij huwelijken tussen *second* en *third cousins*. Dit effect kon in IJsland aangetoond worden voor personen met een gescheiden voorgeschiedenis van minstens 160 jaar tot maximaal 10 generaties. Maar volken van de mensheid hebben een (min of meer) gescheiden voorgeschiedenis van 80.000 jaar of 4000 – 5000 generaties, dus grotere uitteelt dan bij IJsland voorkomt. Paringen van mensen uit lang-gescheiden volken leiden wel tot nakomelingen. Maar er zijn geen kwantitatieve gegevens over de vruchtbaarheid van koppels met een zeer lange gescheiden voorgeschiedenis.

<sup>14</sup> Dat is een verwantschapsgraad groter dan 12 in de Romeinse telling, of groter dan 6 in de Canonieke telling.

#### 4.5.3. Psychische gevolgen van seks met verwanten

Er zijn grote verschillen tussen situaties van seks met verwanten. Hebben we te maken met vrijwillig 'dokterje spelen' door twee kinderen voor de puberteit (Dixson 1998, p. 161-164)? Is er sprake van dwang door een van de twee? Of hebben we te maken met verliefde volwassenen?

##### Dwang

Vaak is er bij seks tussen verwanten sprake van verkrachting of dat de vader of een oudere broer dwang of drang gebruikt om seks te hebben met een dochter of zus. Seks onder dwang met een nauwe verwant leidt tot schade bij de vrouw. Vrouwen hebben grotere mentale problemen bij gedwongen seks door een gezinslid dan bij gedwongen seks door een vreemde (Bender en Blau 1937). In termen van beleving: (1) de vrouw zal meestal een afkeer hebben van seks met een nauwe verwant, maar (2) er is meestal ook een verwarrende familiale verbondenheid met vader, broer of oom, (3) de vrouw staat meestal alleen, want ze wordt bedreigd als ze de relatie bekend maakt, (4) als de vrouw de relatie bekend maakt, wordt ze vaak niet geloofd, (5) de moeder kan of wil haar dochter meestal niet steunen, (6) er is schaamte voor seks tussen nauw-verwanten, en (7) in dergelijke situaties met ongelijke macht kiezen slachtoffers vaak deels partij voor de dader (het Stockholm syndroom). "Als de betrokkenen samen opgegroeid zijn, wordt incest zelden of nooit door beiden verlangd. Het wordt met dwang uitgeoefend door vaders of broers, en het wordt vreselijk gevonden door dochters of zussen."

(Erickson 2005, p. 170). Dit kan leiden tot psychische schade, seksuele stoornissen, psychoses en zelfmoord (Salazar e.a. 2005, Maniglio 2011, Bebbington e.a. 2011). Van de adolescente prostituees in Minnesota meldde 75% seksueel misbruik door een nauwe verwant (Geiser 1979, p. 60).

### Verliefde volwassenen

Als jonge meisjes gescheiden van vader en broers opgegroeid zijn, komt het voor dat vader en dochter, of broer en zus later verliefd op elkaar worden, en een seksuele relatie krijgen (sectie 4.3.). Als twee verwante volwassenen een liefdesrelatie willen – ongeacht of ze weten dat ze verwant zijn –, kunnen ze een bevredigende relatie ontwikkelen. Wanneer de maatschappij of rechters dit bestraffen, zijn er onnodige verliezers.

## 5. Biologische en culturele evolutie van voortplanting

### 5.1. Biologische evolutie van inteeltvermijding

#### De gevolgen van inteelt en uitteelt

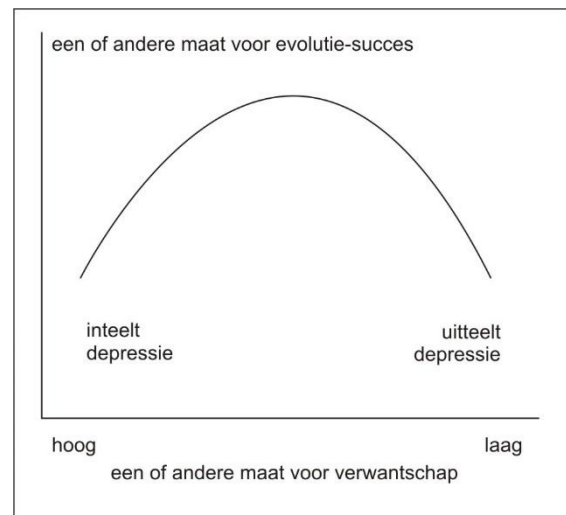
Natuurlijke selectie is een strenge boekhouder en geen perfectionist en zeker geen moralridder. Verbreiding van de eigen allelen leidt tot succes – en dat is het dan.

#### Inteelt

Inteelt is vaak ongunstig voor het nageslacht (Fareed en Afzal 2017). De gemiddelde oversterfte bij inteelt bij dieren en mensen is zo ernstig dat inteelt een relevante factor is in biologische evolutie (secties 3.1. en 4.5.1.).

#### Uitteelt

Maar ook uitteelt heeft nadelige gevolgen bij mensen en andere dieren (secties 3.1. en 4.5.2.). In het algemeen leiden alleen paringen met soortgenoten tot vruchtbare nakomelingen. Dieren kiezen intuïtief sekspartners die op henzelf, hun ouders of hun nestgenoten lijken. Waarschijnlijk is dit een zeer oud erfelijk overblijfsel uit de tijd dat geslachtelijke voortplanting ontstond, waarbij het evolutionair belangrijk was om soortkruisingen te vermijden. Een belangrijk criterium is: *'lijkt de ander op mijzelf, mijn ouders en mijn nestgenoten'* (Rushton 2009, *phenotype matching* = soort-zoekt-soort), of in termen van beleving 'voelt de ander vertrouwd'.



Figuur 16. Schematische figuur van optimaal kruisen.

#### Optimale kruisingen

Bij optimale kruisingen bij dieren en mensen is de kans op inteelt en soortkruisingen klein. Dat werd al onderkend door Wright (1933): *“Enige uitteelt is gunstig, maar niet teveel.”* Er is een optimum waar het netto-effect van inteelt en uitteelt het gunstigst is: dat noemt men optimale kruisingen (Shields 1983, Bateson 2005, Grindeland 2008). Voor de mensen in IJsland heeft Helgason e.a. (2008a) dit optimum vastgesteld: van *second* tot *third cousins* (figuur 15B,C). Maar er zijn grote verschillen tussen volken, culturen en landen in de inteeltcoëfficiënt (tabel 1 en 2); daarom kan dit optimum bij ander volken of landen anders zijn dan bij IJslanders. Alleen na onderzoek aan enorm grote aantallen mensen kan men het optimale bereik voor uitteelt vaststellen.

Figuur 16 geeft een schema voor optimale kruisingen. Of een kruising optimaal is, is gereleerd aan de mate van verwantschap.

#### 5.1.1. Ethologie van inteeltvermijding

##### Inteeltvermijding bij diersoorten

Inteeltvermijding is wijdverspreid in de natuur. Het komt voor bij gewervelde dieren, inclusief vissen; waarschijnlijk was er al inteelt-vermijding bij de gemeenschappelijke voorouder van vissen en viervoeters, dus 400 Mya. Ook bij insecten zien we inteelt-vermijding; misschien is inteelt-vermijding al veel ouder dan 400 Mya, of is de inteelt-vermijding bij insecten onafhankelijk ontstaan.

Eigenlijk is het uitzonderlijk om soorten zonder inteeltvermijding aan te treffen. Bij de naakte molrat komt in de natuur nauwe inteelt voor, waarschijnlijk als product van natuurlijke selectie in hun speciale (eusociale) omstandigheid.

Als bij gibbons een ouder overleden of vertrokken is, komt ook inteelt tussen ouder en kind voor; wellicht zijn de nadelen van inteelt bij gibbons met de resterende ouder geringer dan de risico's van verspreiding.

Een absolute afwezigheid van inteelt zou een raar product van natuurlijke selectie zijn, want bij kleine populaties is inteelt de enige methode om uitsterven te vermijden. Als je niet kunt paren met niet-verwanten die toch een beetje op je lijken, zijn de opties (1) toch te paren met verwanten, of (2) te paren met individuen die wat minder op je lijken. Het alternatief is uitsterven (sectie 4.2.).

### **Sekse-afhankelijke verspreiding**

Er zijn twee soorten gedragingen die leiden tot inteeltvermijding: (1) sekse-afhankelijke verspreiding, en (2) weinig of geen seks hebben met nestgenoten.

Bij veel primatensoorten zien we een sekse-afhankelijke verspreiding, waardoor de kans op inteelt vermindert. Dat is een soort-eigen patroon: bij de meeste apensoorten vertrekt het mannetje, maar bij sommige het vrouwtje. Bij onze naaste verwanten, de chimpansee en de bonobo, vertrekt het vrouwtje. Ook in de grote meerderheid van mensen-culturen (69%) vertrekt de vrouw, en bij slechts 13% de man (van den Berghe 1983, p. 98); dat lijkt een erfenis van onze gemeenschappelijke voorouder met de chimpansee. Bij veel primatensoorten is nauwe inteelt in principe mogelijk doordat sommige verwante volwassenen in dezelfde groep leven. Toch is ook dan nauwe inteelt relatief zeldzaam (sectie 2.2.3.).

### **Geen of minder seks met nestgenoten**

Tijdens hun vroege leven leren dieren de stimulseigenschappen van hun moeder, hun nestgenoten en hun soortgenoten. Deze leerinhouden gebruiken ze later bij hun sociaal en seksueel gedrag. Wanneer zeer jonge dieren blootgesteld worden aan andere stimuli dan van hun moeder of soortgenoten, worden ze op de 'foute' stimuli ingeprent. Er zijn verschillende processen van sociale en seksuele inprenting (hoofdstuk 3.2.). Er zijn inmiddels veel experimenten uitgevoerd dat vissen, vogels en zoogdieren minder seks hebben met groepsgenoten waarmee ze opgegroeid zijn dan met onbekende soortgenoten.

### **Seksuele aantrekkings door erfelijke overeenkomst**

De gevolgen van adoptie bij mensen tonen dat erfelijke overeenkomst tot seksuele aantrekkings kan leiden tussen individuen, als zij als kind niet bij elkaar geweest zijn. Als volwassenen na adoptie met hun biologische verwanten

herenigd worden, ontstaat vaak intense erotische aantrekkings – ook als ze weten dat ze nauw-verwant zijn (sectie 4.3.). *“Ze vonden allen dat ze op een of andere manier zichzelf in de ander ontdekten, en ze zochten opzettelijk naar fysieke gelijkenissen en emotionele affiniteiten. [...] Vier van de negen informanten meldden dat ze de lichaamsgeur van de ander herkenden, en twee vrouwen meldden dat zij eerder een verhouding gehad hadden met mannen die leken op hun biologische verwante.”* (Greenberg en Littlewood 1995, p. 37).

### **5.1.2. Genetica van inteeltvermijding**

In hoofdstuk 3.1. heb ik een overzicht gegeven van de criteria voor directe en indirecte aanwijzingen voor een rol van erfelijkheid. Er zijn nu nog geen directe aanwijzingen dat inteeltvermijding erfelijk is. De heritabiliteit van inteeltvermijdingsgedrag is nog niet onderzocht. Alleen de erfelijkheid van het verwerpen van neef/nicht-huwelijken is onderzocht; de heritabiliteit daarvan was 0,35 (Martin e.a. 1986). Er zijn nu alleen indirecte aanwijzingen dat inteeltvermijdingsgedrag deels erfelijk is (zie onder).

### **Vergelijking tussen soorten**

De essentie van seksuele voortplanting is dat nakomelingen ontstaan uit het DNA van beide ouders. Door seksuele voortplanting wordt de erfelijke variatie groter, en kunnen allelen uit verschillende lijnen bij elkaar komen. Seksuele voortplanting is de enige manier waarop organismen de gunstige eigenschappen in hun populatie die in verschillende lijnen ontstaan zijn, bij toeval 'bij elkaar kunnen sprokkelen' in één genoom. Een nadeel van seksuele voortplanting is dat een geschikte partner gevonden moet worden, en dat ook schadelijke allelen bij elkaar komen. Maar seksuele voortplanting is zo wijdverbreid bij levende organismen, dat men algemeen aanneemt dat de biologische voordelen van seks opwegen tegen de nadelen van seks (Becks en Agrawal 2010, Speijer e.a. 2015). Inteeltvermijding komt breed voor in het dierenrijk. Ik speculeer dat erfelijke inteeltvermijding in de evolutie ontstaan is kort na het ontstaan van geslachtelijke voortplanting.

### **Vergelijking tussen seksen**

In het algemeen vergt voortplanting een grotere investering van het vrouwtje dan van het mannetje.

- Inteelt-depressie is vooral ten nadele van het vrouwtje (van den Berghe 1983). Voor de keuze van sekspartners zijn vrouwtjes kieskeuriger dan mannetjes. Dat is inderdaad gevonden bij zebra-visjes, zebra-vinken, makaken, bavianen en mensen (zie boven).

- Voor mannetjes is de kans groter op evolutionair voordeel door inteelt. Daarom verwachten we dat vooral mannetjes het initiatief nemen tot inteelt, en dat vooral vrouwtjes zich verzetten. Dat is inderdaad gevonden bij kippen (Pizzari e.a. 2004), apen, mensapen en mensen (zie boven).

Er is ook een sekseverschil bij allerlei soorten of de vrouwtjes of de mannetjes bij adolescentie verspreiden. Iedereen gaat ervan uit dat deze sekseverschillen erfelijk zijn.

#### **Afhankelijk van sensitieve periode?**

Veel gedragingen met een erfelijke component zijn gekoppeld aan een bepaalde leeftijd. Dat zien we onder andere bij inprenting bij ganzen, bij de moeder/kind-hechting bij mensen, en bij het aanleren van liedjes bij vogels, en van taal bij mensen. Voor het Westermarck-effect bij mensen is er ook een sensitieve periode. Vooral als jongens en meisjes voor de leeftijd van 3 jaar (Wolf 2005B) of voor 6 jaar (Shepher 1971) samen optrekken, is er minder kans op erotische aantrekking.

Als in een gezin de vader aanwezig is, en als de relatie tussen vader en dochter goed is, is de menstruatieleeftijd 2 - 3 maanden later. Maar als een stiefvader aanwezig is, of een mannelijke vriend van de moeder leidt dat tot eerdere menstruatie (hoofdstuk 3.3.). Dus de geslachtsrijpheid van meisjes wordt versneld door de aanwezigheid van een potentiële sekspartner, d.i. een volwassen man anders dan de vader of broers. Ook dit is een aanwijzing voor erfelijke factoren.

#### **Mogelijkheden tot modificatie**

Naarmate erfelijkheid een grotere invloed op gedrag heeft, is het voor een samenleving moeilijker dit gedrag te veranderen.

In de kibboets was het ideaal seksuele gelijkheid in een egalitaire, androgyne, anti-burgerlijke samenleving. Naakt rondlopen was normaal, en preutsheid werd verworpen, want burgerlijk. Dat lukte, totdat de meisjes de puberteit bereikten: toen weigerden de meisjes zich openlijk naakt te vertonen. Uiteindelijk wonnen de meisjes het van de ideologische mannelijke leiders van de kibboets. Langdurige culturele druk werkte niet; dat is een aanwijzing voor een erfelijke component in deze voorkeuren.

In een dorp in Taiwan weigerden 17 van de 19 koppels van kleine huwelijken (sectie 4.4.) te trouwen. "*Geen enkele culturele regel kan zo'n sterke weigering overleven.*" (van den Berghe 1983, p. 96).

Van de westerse vrouwen meldt 0,25% – 2% geslachtsgemeenschap met vader of broer.

Menselijke, goddelijke of natuurwetten kunnen seks tussen nauwe verwanten nooit volledig uitbannen. Maar als mannen de keuze hebben, hebben ze liever een nieuwe sekspartner dan een persoon met wie ze opgegroeid zijn. Dat geldt veel sterker voor vrouwen.

Er is de uitzonderlijke religie van de Zoroastriërs, waarin het naastverwanten huwelijk het religieuze ideaal is. De geestelijke leiders van deze gemeenschap erkenden dat het naastverwanten huwelijk een moeilijke opgave was, maar zij stimuleerden de gelovigen toch deze religieuze plicht vol te houden, en zo het gedrag van de oudste scheppers te imiteren (Scheidel 1996, p. 326, Frandsen 2009). Als religie of omgeving een voorkeur niet zomaar kan ombuigen, is dat een argument dat die voorkeur ook erfelijke componenten heeft.

#### **Wat zou er dan erfelijk zijn?**

Er is een erfelijk\* gespecialiseerd leersysteem dat jonge dieren de stimulus-eigenschappen van hun moeder, nestgenoten en soortgenoten aanleren (hoofdstuk 3.2.). Vogels, zoogdieren en mensen selecteren op grond van gelijkheid (*phenotype matching*) hun vrienden, bondgenoten, groepsgenoten en sekspartners. Bij mensen en bij de meeste dieren neemt vriendschappelijke aantrekking toe, en seksuele aantrekking af, naarmate jonge individuen vanaf hun vroege jeugd samen zijn opgegroeid. Dit is vermoedelijk bij mensen en dieren een erfelijk proces. Bij sommige zoogdieren, zoals de naakte molrat, is er ook seksuele aantrekking bij individuen die samen opgegroeid zijn.

#### **Instinctieve inteeltvermijding**

Ik ben het met Darwin en Westermarck eens dat vermijden van seks met nauwe verwanten instinctief gedrag is (d.i. deels erfelijk, nagevoelbaar universeel voor de soort, en evolutionair nuttig, hoofdstuk 3.1.).

## **5.2. Culturele evolutie van inteeltvermijding**

Sinds er taal was in mensengemeenschappen, hebben machthebbers en priesters taal gebruikt om hun onderdanen beperkingen op te leggen. Er kwamen allerlei regels rond voedsel, huwelijk, seks, kleding, lichaamsversiering enz. Een centrale vraag in de culturele antropologie was het nut (de 'functie') van culturele regels. Culturele regels blijven voortbestaan, als deze maken dat het volk de concurrentiestrijd met omringende volken aankan.

Tabel 3. Redenen die verschillende auteurs aanvoeren waarom culturen huwelijken tussen naaste verwanten afgewezen of verboden hebben. Zie de tekst voor toelichting. Zie ook: <http://family.jrank.org/pages/851/Incest-Inbreeding-Taboos-Historical-Review.html>

Bron	Erfelijke afwijkingen bij nageslacht	Erfelijke afkeer van incest	Alliantie theorie	Familie conflict	Erfelijke voorkeur voor incest	Godelijk verbod	Verdeling van rijkdom
Bulak Papyrus 5 (± 1100 v.Chr.)			+				
Plato (360 v. Chr.)		+				+	+
Plutarchus (± 100)			+	+			
Tacitus (± 110)			+				
Augustinus (± 400)		+	+			+	
Gregorius I (± 600)	+					+	
Thomas van Aquino (1273)	+	+	+	+		+	
Mandeville (1714)		-					
Hutcheson (1725)		+					
Darwin (1868-1875)	+	+		+			
Tylor (1871)			+				+
Westermarck (1891)	+	+					
Ellis (1906)		+					
Frazer (1910)					+		+
Freud (1913)					+		
Malinowski (1934)				+			+
Lévi-Strauss (1949)	-	-	+				

### 5.2.1. Volken maken huwelijksregels

#### Waarom zijn huwelijksregels ontstaan?

Huwelijksregels zijn, per definitie, sociale constructen die ooit door oude machthebbers bedacht zijn. Het zijn betrekkelijk recente (< 400 kya) sociale constructen, want voor het formuleren, overdragen en handhaven van huwelijksregels is taal nodig. In de loop der geschiedenis zijn er verscheidene redenen geformuleerd dat mensen niet met nauwverwanten mogen trouwen (tabel 3).

1. Alliantie theorie: huwelijken tussen nauwe verwanten vermindert de kans op huwelijken tussen volken, en daarmee de kans op bondgenootschappen.
2. Familie conflict: seksuele relaties tussen de gezinsleden (behalve de ouders onderling) verstoren het gezin.
3. Aangeboren afwijkingen: kinderen uit seks tussen nauwe verwanten hebben meer aangeboren afwijkingen.
4. Aangeboren afkeer: mensen hebben van nature een afkeer van seks tussen nauwe verwanten.
5. Aangeboren voorkeur: volgens sommige theorieën (Freud) zouden jongens een aangeboren voorkeur hebben om met hun moeder te trouwen; culturele regels moeten dat dan tegengaan.
6. Goddelijk verbod: er is een goddelijk verbod van seks tussen nauwe verwanten; er zou een bovennatuurlijke straf op seks tussen nauwe verwanten staan.
7. Verdeling van rijkdom: vorsten en leiders hebben regels geformuleerd zodat door endogamie (of inteelt) de rijkdom binnen de

familie bleef, en dat exogamie opgelegd werd aan hun onderdanen, zodat die onderdanen niet te veel rijkdom (en macht) konden ophopen.

#### Huwelijksregels om schade bij het nageslacht te beperken?

Zijn huwelijksregels ontstaan bij kleinschalige, niet-westerse volken omdat men de schade bij het nageslacht waarnam? Er zijn altijd al anekdotes geweest dat de nakomelingen uit relaties tussen nauwe verwanten afwijkingen zouden hebben. Paus Gregorius I (540-604) onderschreef dit idee, en Thomas van Aquino (1273) nam dit over. Ook volgens Durham (2005) zouden huwelijken tussen nauwe verwanten verboden zijn, omdat niet-westerse volken door ervaring ontdekt hadden dat nauwe inteelt schadelijk is voor het nageslacht. Maar in het algemeen verbinden mensen bij niet-westerse volken seks tussen nauwe verwanten niet met aangeboren afwijkingen bij het nageslacht (Westermarck 1891, p. 317 - 318). Bijvoorbeeld de Trobrianders geloven dat seks tussen nauwe verwanten leidt tot ziektes bij het ouderpaar, maar niet bij het nageslacht (Malinowski 1929). Ook Lévi-Strauss (1949) ontdekte dat eventuele schade bij het nageslacht een rol zou spelen in het ontstaan van huwelijksregels. Alleen enkele volken hadden het idee dat seks tussen verwanten leidt tot afwijkingen bij het nageslacht; dat bleek achteraf een juiste causale attributie. Nog in 1955 hadden westerse wetenschappers grote moeite de schade van inteelt voor het nageslacht te onderbouwen. *“De specialisten die fysieke en mentale kwaliteiten onderzocht bij de nakome-*



*lingen van incest, konden geen algemene, definitieve uitspraken doen over de gevolgen van inteelt.*" (Weinberg 1955, p. 227).

### De alliantie-theorie

Volgens de alliantie-theorie kunnen vorsten allianties vormen door hun kinderen uit te huwelijken. Ook Tylor (geciteerd uit Westermarck 1891, p. 317) schreef: *"Onder de stammen met lage cultuur is er slechts één methode bekend om permanente allianties te onderhouden, en dat is gemengd huwen. [...] Alsmar in de geschiedenis van de wereld hadden wilde stammen maar één praktisch alternatief voor ogen: uithuwelijken of uitsterven."* *"Zo was er een continue overgang van oorlog naar uitwisseling, en van uitwisseling naar uithuwelijken. De uitwisseling van bruiden is louter het besluit van een ononderbroken proces van wederzijdse giften, die de overgang bewerkstelligen van vijandigheid naar alliantie, van angst naar vertrouwen, en van vrees naar vriendschap."* (Lévi-Strauss e.a. 1969, p. 67-68). Dit is te optimistisch: bij stammenoorlogen staan vaak krijgers tegenover broers, vaders, zonen, schoonbroers en neven (Keeley 1996). Ondanks verwantschap door afstamming en ondanks huwelijken ontstaan toch oorlogen. Allerlei huwelijken tussen Europese vorstenhuizen hebben het uitbreken van de Eerste Wereldoorlog niet kunnen voorkomen. Verwantschap is minder effectief om oorlog te voorkomen dan de alliantie-theorie veronderstelt. Dat volken hun dochters uithuwelijken om bondgenootschappen te sluiten, is een sociaal construct, dat pas gemaakt kon worden toen er een voldoende gedifferentieerde taal was ontstaan. Lévi-Strauss (1949) meende dat de alliantie-theorie het ontstaan van huwelijksregels kon verklaren. De alliantie-theorie is alleen van toepassing op de mens, maar inteeltvermijding is veel ouder dan de mens.

### Waarom incestverboden als er al instinctieve inteeltvermijding is?

Enige tijd was het Westermarck-effect populair bij sociale wetenschappers. Wallace meende dat Westermarck *"het incest-probleem opgelost had"* (Wolf 2005A, p. 4). Maar in 1910 heeft de cultureel antropoloog Frazer het idee van aangeboren inteeltvermijding afgewezen. Frazer constateerde dat er in alle culturen huwelijksregels heersten die westerse onderzoekers 'incesttaboes' noemden. *"Wetten verbieden mensen te doen wat zij uit zichzelf, instinctief zouden doen. Het zou overbodig zijn dat de wet iets verbiedt en afstraft, wat de natuur zelf al verbiedt en afstraft. [...] Vanuit het wettelijk verbod op incest, zouden we dus*

*niet moeten concluderen dat er een natuurlijke aversie tegen incest is. In plaats daarvan zouden we eerder moeten aannemen dat er een natuurinstinct ten gunste van incest is, en dat de wet dit onderdrukt, zoals de wet andere natuurinstincten onderdrukt."* (Frazer 1910, p. 97-98). Deze redenering is overgenomen door Sigmund Freud (1913). Freud meende dat jongetjes/mannen primair geneigd zijn tot seks met hun moeder: *"Psychoanalytische onderzoekingen hebben zonder enige twijfel aange-toond dat incestueuze liefde in feite de eerste en gewone liefde is."* (Freud en Hubback 1922). Let wel: dit gaat over moeder/zoon-seks, wat uiterst zeldzaam is, en veel zeldzamer is dan vader/dochter- en broer/zus-seks. Lange tijd was in de sociale wetenschappen de algemeen aanvaarde opvatting dat er geen erfelijke basis is voor inteeltvermijding bij de mens. Van den Berghe (1983) geeft een originele andere interpretatie. Als mensenkinderen van jongs af zo vrij, intiem en naakt zouden opgroeien als mensapen, zou er vanzelf bij de puberteit sterke inteeltvermijding ontstaan. Door de kleding, de voorgeschreven preutsheid, en grotere lichamelijk afstandelijkheid kon de natuurlijke inteeltvermijding minder ontstaan, en was als extra voorzorg een huwelijksverbod nodig. Er zou dus erfelijke inteeltvermijding zijn, die bij de mens minder geworden is door culturele gewoontes, zoals kleding. Dit idee behoeft empirische toetsing.

### 5.2.2. Variaties in huwelijksregels

Enige tijd meende men dat de concrete regels van de afzonderlijke volken precies perfect waren voor die volken. Nu weten we dat sommige regels nuttig zijn voor de betrokkenen of het volk, sommige vooral nuttig voor de leiders, en andere ronduit schadelijk voor het volk (Sumner 1906, 29. *Harmful folkways*).

### Huwelijksregels en de nakomelingen

Tabel 4 geeft een overzicht van de verschillende huwelijksverboden en -geboden (vergelijk Murdock 1967). Sommige voorschriften bevorderen inteelt, andere gaan inteelt tegen, andere bevorderen uitteelt, en weer andere hebben geen verband met bloedverwantschap. Sommige culturen **bevorderen inteelt**; dat leidt tot meer erfelijke afwijkingen.

1. Bij de Zoroastranen was het naastverwanten-huwelijk het religieuze ideaal. Er zijn geen kwantitatieve gegevens of dit ideaal door veel gelovigen gevolgd werd, en gedurende hoeveel generaties. DNA-onderzoek moet dit kunnen oplossen.

Tabel 4. Een ordening van sommige culturen, religies, volken of staten naar de mate waarin huwelijken tussen verwanten waren toegestaan of aanbevolen. Twee opmerkingen:

1. Dit is een selectie om zoveel mogelijk de variatie te tonen; over **veel meer volken** zijn gegevens gepubliceerd.
2. Dit is **sterk vereenvoudigd**: bij sommige volken zijn bijvoorbeeld alleen bepaalde neef/nicht-huwelijken toegestaan, of bij sommige volken zijn huwelijken alleen binnen dezelfde generatie toegestaan, of zijn ook huwelijken met sommige niet-bloedverwanten verboden.

	Toegestane huwelijken	Verbod bij verwantschap in Romeinse graad	Volk, cultuur, religie of staat
Huwelijk met grootste bloedverwantschap is toegestaan	Naast-verwanten huwelijk toegestaan of bevorderd (F = 1/4)	Geen verbod	Zoroastranen, de Heiligen der Laatste Dagen (= Mormonen, tot 1892)
	Broer/zus-huwelijken bij koningen (F = 1/4)	≤ 1	Farao's, Inca, Hawaï, Calusa, Madagaskar, Polynesië, e.v.a.
	Voorkeur voor broer/zus-huwelijken (F = 1/4)	≤ 2	Romeins Egypte, Veddahs*
	Huwelijken tussen halfbroer en halfzus zijn toegestaan (F = 1/8)	≤ 2	Assyriërs, Atheners, Abraham, Verscheidene volken (Coggin en Sturtevant 1964)
	Huwelijken tussen oom/nicht of tante/neef zijn toegestaan (F = 1/8)	≤ 3	Torah, Pruisen*, Ossetes*, Copper Indianen*, Reddies*, Dyak*, Tupis*
	Voorkeur voor neef/nicht-huwelijken (F = 1/16)	≤ 4	Veel Islamitische landen, Yanömamö, Ceylon*
	Neef-nicht huwelijk toegestaan (F = 1/16)	≤ 4	Islam (Koran), Jodendom, V.S.-staten: o.a. New York, Florida, Texas, California
	Neef-nicht huwelijk is overtreding (F < 1/16)	≤ 5	Inuït (Eskimo)*, Igalik*, Chippewa* V.S.-staten: o.a. Pennsylvania, Ohio, Illinois, Kansas, Montana
	Neef-nicht huwelijk is misdrijf (F < 1/16)	≤ 5	V.S.-staten: o.a. Nevada, Utah, Arizona, Oklahoma, Mississippi
	Achterneef-achternicht huwelijk toegestaan	< 6	Klassiek Romeins recht, Aht*,
	Verder dan achterneef-achternicht	< 7	Yaghans*,
Uitsluitend huwelijk met laagste bloedverwantschap is toegestaan	> 4 <sup>e</sup> Canonieke graad (F = 0,004)	< 8	Christendom na 1215, Tsaristisch Rusland*, Pipiles*, Peru*, Kurnai*
	> 7 <sup>e</sup> Canonieke graad (F = 0,00006)	< 14	Christendom 600 - 1215

\* Westermarck (1891)

2. In de Christelijke geloofsgemeenschap De Heiligen der Laatste Dagen ('Mormonen') waren huwelijken tussen broer-zus, vaderdochter, en grootvader-kleindochter toegestaan, totdat dit in 1892 bij wet verboden werd.
3. Soms schreef de cultuur huwelijken tussen broer en zus voor in koninklijke families. Dit kwam ook bij de gewone bevolking voor, zoals in Egypte tijdens de Romeinse tijd en bij de Veddahs (Sri Lanka).
4. Bij de Assyriërs en Atheners mocht een man trouwen met zijn halfzus van vaderszijde, maar niet van moederszijde. Erfelijk is er echter geen verschil, behalve dat er een kans is dat een 'halfzus' van vaderszijde toch geen bloedverwant is.
5. In sommige culturen is het neef/nicht-huwelijk het cultureel ideaal. Dan is de kans op aangeboren afwijkingen bij het nageslacht 5 – 10 procentpunten groter.

Sommige culturen leggen beperkingen op waarvoor **geen biologische grondslag** is.

1. Er zijn 4 soorten neef-nicht relaties mogelijk (figuur 8): via de vaderlijke of de moederlijke lijn en *cross* en *parallel cousins* (hiervoor is er geen goed Nederlands woord). Bij sommige volken mogen *cross cousins* wel en *parallel cousins* niet trouwen. Genetisch is er echter geen verschil.
2. Soms beperkt het verbod zich niet tot bloedverwanten, maar ook huwelijken met aanverwanten zijn verboden, zoals met schoonbroers of schoonzussen, stiefouders, schoonouders, adoptief kinderen, bijvrouwen of minnaressen van de vader, of met de voedster. Dit is een onnodige beperking.
3. Soms mogen weduwen niet hertrouwen. Dit is schandelijke discriminatie van weduwen.
4. Soms is seks of een huwelijk verboden met een lid van de eigen totemgroep, ook wanneer deze niet traceerbaar bloedverwant is. Raar.
5. In het oude China waren huwelijken tussen personen met dezelfde achternaam verboden. Dit is een onnodige beperking.

Sommige huwelijksregels schrijven **sterke uitteelt** voor. Dat geldt vooral voor de Christelijke huwelijksregels van de jaren 600 - 1215. Nu weten we dat dergelijke uitteelt kleine, maar meetbare negatieve gevolgen heeft.

### Sommige culturele regels werken averechts

Bij Chinezen is monogamie en levenslange trouw belangrijk. Bij hen worden sommige kinderen op zeer jonge leeftijd uitgehuwelijkt, en ze groeien vanaf zeer jonge leeftijd samen op. Dat was bedoeld om de huwelijken die door de ouders gepland waren, te beschermen en te bevorderen, maar het werkt averechts. Bij de Trobrianders is seks of een huwelijk tussen broer en zus het grootste taboe. Maar broer en zus werden op jonge leeftijd gescheiden. Dat was bedoeld om broer/zus-seks te voorkomen, maar het werkt averechts: het maakt de kans op wederzijdse erotische aantrekking juist groter.

### Kunnen we de verschillen in huwelijksregels verklaren?

Er zijn grote verschillen in de huwelijksvoorschriften van verschillende volken, culturen en religies. Sommige voorschriften bevorderen inteelt, en leiden aantoonbaar tot gezondheidsschade. Andere culturele voorschriften leggen de leden van de gemeenschap beperking op die medisch onnodig zijn. Hebben deze medisch onnodige of ongunstige voorschriften misschien sociaal gunstige gevolgen, zoals bijvoorbeeld extra cohesie binnen de familie of binnen de stam, of het vormen van

coalities met de buurvolen? Of het behoud van rijkdom binnen de familie van de leiders, of het splitsen van de rijkdom van andere families dan van de leiders? Sommige regels zijn onnodig, maar desastreus voor de slachtoffers, zoals het verbod voor weduwen om te hertrouwen, of zelfs weduwen-verbranding. Van den Berghe (1983) en Thornhill (1991) hebben geprobeerd de huwelijksregels te relateren aan sociaal-economische ontwikkeling van een volk. Bijvoorbeeld: in de meeste samenlevingen met weinig of geen sociale geledingen gelden de huwelijksregels voor iedereen, en worden overtredingen mild bestraft. Maar in samenlevingen met veel geledingen gelden er andere regels voor de machthebbers dan voor het gewone volk – natuurlijk ten gunste van de machthebbers -, en worden overtredingen zwaarder bestraft (Thornhill 1991). Bij meer egalitaire volken ontstonden regels die bijdroegen tot sociale rust. Maar er zijn veel uitzonderingen.

### Koninklijke broer/zus-huwelijken

Het leek speciaal moeilijk om het ontstaan van broer/zus-huwelijken te verklaren, omdat de nadelen hiervan voor het nageslacht zo groot lijken. Van den Berghe (1980) heeft berekend dat koninklijke broer/zus-huwelijken, in combinatie met polygynie (en niet te veel pech) gunstig kunnen zijn voor de allelen van de koning en zijn zus. Als zij een vruchtbare zoon krijgen, heeft deze voor 75% hun allelen; deze zoon kan dan bij veel bijvrouwen veel kinderen verwekken. Dat leidt tot veel kopieën van de allelen van het eerstgenoemde koningspaar. Inderdaad komen broer/zus-huwelijken vooral voor in de hoogste klasse in samenlevingen met veel geledingen, waarbij de vorst veel bijvrouwen heeft (Goggin en Sturtevant 1964, Gates 2005).

Tenslotte, door broer/zus-huwelijken werden opvolgingsconflicten vermeden en bleef de rijkdom binnen de koninklijke familie. Maar waarschijnlijk kwamen er vrij snel erfelijke problemen in deze koninklijke families (Alvares e.a. 2009, Hawass e.a. 2010). Ook bij het gewone volk van de Zoroastranen, Romeins Egypte en de Vedda's kwamen veel broer/zus-huwelijken voor.

Hopelijk komen er DNA-gegevens hoelang en hoe getrouw deze volken het gebod tot naastverwanten-huwelijken opvolgden.

### Toevallige verschillen?

Er zijn veel verschillen in de details van de huwelijksregels tussen verschillende plaatsen in de Tenach (zie boven), en tussen verschillende staten in de USA (Farrow en Juberg 1969, Bittles 2005). Deze verschillen zijn grillig

en futiel. Er was bij het Joodse en Amerikaanse volk toentertijd geen wetenschappelijk onderbouwde kennis over voor- en nadelen van inteelt en uitteelt. Daarom denk ik dat sommige huwelijksregels vooral het product waren van toevallige of listige keuzes van leiders en priesters. Het lijkt erop dat men per ongeluk vergeten is bijvoorbeeld een huwelijk tussen vader en dochter te verbieden in de Tenach en in de wet van de staat Georgia, want ook daar vindt men dat vaders niet met dochters mogen trouwen.

### 5.3. Een hypothetische tijdschaal

#### **Inteelt-vermijding is een product van biologische evolutie.**

- Naar schatting is seksuele voortplanting tussen organismen zo'n 2 Gya (*gigayears ago*) ontstaan.
- Ongeveer 700 Mya (*megayears ago*) zijn dieren ontstaan. Ik schat dat dieren toen soortkruisingen vermeden door sekspartners te selecteren die op hun ouders, hun nestgenoten of henzelf lijkten: *phenotype matching*.
- Ik denk dat gewervelde dieren al minstens 400 Mya de kans op inteelt verminderden: (1) mannetjes of vrouwtjes verlaten hun gebied als ze geslachtsrijp werden, of (2) dieren paarden niet of minder met individuen waarmee ze in hun vroege jeugd zijn opgegroeid.

#### **Huwelijksregels zijn een product van culturele evolutie.**

- Gesproken taal is ontstaan tussen 1,8 en 0,4 Mya (hoofdstuk 7.2.). Voor huwelijksregels is taal nodig; daardoor zijn huwelijksregels jonger dan een miljoen jaar.

### 5.3. Diepe biologische en culturele wortels van Liefde

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Is liefde vooral verbonden met transcendentale, overweldigende goedheid, of met zelfzuchtige genen?*

#### Samenvatting

Eerst onderzoek ik in dit hoofdstuk wat men zoal onder 'liefde' verstaat. Ik onderzoek wie bij elke variant de actor is en wie of wat het object is. Vervolgens zie ik wat de bijbehorende gedragingen zijn en of deze ook bij dieren voorkomen. Ik zie of er een relatie met seks is. De conclusies zijn als volgt.

1. De activiteiten van alle levende wezens zijn zodanig dat de kans op overleven of voortplanten groter wordt. Dit is een direct product van natuurlijke selectie. De zogenaamde 'liefde voor het leven' is bijna zo oud als levende organismen, dus ongeveer 3,95 Gya (*gigayears ago*, miljard jaar geleden).
2. Al vroeg in de evolutie gingen organismen in de richting van stimuli die de kans op overleven en voortplanten vergrootten, en gingen ze weg bij stimuli die de kans op overleven en voortplanten verkleinden. Wellicht begon dit 2,5 Gya. Dit was het begin van het toekennen van 'waarde' aan stimuli.
3. Ongeveer 2 Gya begonnen organismen zich seksueel voor te planten. Er differentieerden binnen één soort enerzijds individuen met weinig, grote geslachtscellen (= 'vrouwelijke' individuen), en anderzijds individuen met veel, kleine geslachtscellen (= 'mannelijke' individuen). Aanvankelijk werden de kleine geslachtscellen (pollen of sperma) lukraak verspreid, maar later ontstond interne bevruchting. Dat veronderstelt dat organismen een onderscheid maken tussen soortgenoten en niet-soortgenoten. Dit was het begin van 'liefde voor de eigen soort', en 'liefde voor het andere geslacht'.
4. Kennis is het koppelen van concepten; dat is leren. Dieren leren. Daarom denk ik dat basale 'liefde voor kennis' minstens zo oud is als dieren, dus minstens 700 Mya (*megayears ago*, miljoen jaar geleden).
5. Veel dieren verdedigen een territorium. Dat is het begin van 'vaderlandsliefde', die daarmee ongeveer 680 Mya ontstond.
6. Bij alle zoogdieren is moederzorg noodzakelijk voor het overleven van de pasgeboren nakomelingen. Daarom concludeer ik dat in de evolutielijn van de mens moederliefde minstens zo oud is als zoogdieren, dus zo'n 220 Mya.
7. Selectief bevoordelen van verwanten is conform de theorie van verwanteselectie. Dat is de basis van broeder/zusterliefde. Ik speculeer 100 Mya.
8. Groepsleven veronderstelt positief gedrag ten opzichte van groepsgenoten. Dit is de basis van vriendschap, bondgenootschap en machtsrelaties. In de lijn van de primaten ontstond groepsleven zo'n 52 Mya.
9. Bij veel diersoorten die in groepsverband leven, migreren de jong-volwassen mannetjes of vrouwtjes naar andere groepen. Dat is alleen effectief als die andere groepen nieuwkomers opnemen. Dit is het begin van acceptatie van vreemden en zelfs gastvrijheid voor vreemden. Dat was in de lijn van de primaten ongeveer 20 Mya.
10. Sommige diersoorten leven in monogame koppels. Dan is er sprake van verliefdheid en jaloezie. Voor de mensheid startte dit 1,8 - 0,4 Mya. Maar bij gibbons en veel vogels ontstond romantische, monogame liefde veel eerder, respectievelijk 10 en 65 Mya.
11. Daarna kwamen er bij mensen veel culturele varianten van voorkeuren: voor lichaamsversiering, goden, beeldende kunst, muziek, huisdieren, ouders, gastvrijheid, vrede, wetenschap en naastenliefde. Ook deze worden hier besproken.

## 0. Inleiding

*“Waarschijnlijk zijn er drie redenen waarom onderzoekers in het verleden het onderzoek naar liefde links hebben laten liggen (Berscheid en Walster 1978, p. 175).*

1. *Wetenschappers dachten dat onderzoekers **nooit konden** binnendringen in het ‘mysterie’ liefde.*
2. *Het was **taboe** om liefde en seks te bestuderen.*
3. *Zelfs als het geen taboe was, wisten onderzoekers niet **hoe** ze dit moesten bestuderen.”*

### De Oudheid

De beroemdste geschriften uit de Oudheid over liefde zijn:

- De Ilias en de Odyssee
- Het drinkgelag (Symposium) van Plato (385 BCE), waarin Plato 7 personen hun visie op liefde laat geven. Dat zijn verschillende visies, waarbij de mening van Socrates vermoedelijk het standpunt van Plato verwoordt. Vaak wordt in het Symposium Liefde als een actor opgevoerd, waarbij Liefde een god, een geest of een abstractie kan zijn.
- De lofrede van de apostel Paulus (57 CE) op de Liefde in de Eerste brief aan de Korinthiërs (13: 1-13). Ook hier wordt Liefde als een actor opgevoerd: *“De liefde is geduldig en vol goedheid. De liefde kent geen afgunst, geen ijdel vertoon en geen zelfgenoegzaamheid.”*

### The power of love

Verliefdheid, liefde en seks zijn belangrijk. Buss (1990) heeft mannen en vrouwen uit 37 culturen over de hele wereld gevraagd wat voor hen de belangrijkste eigenschap is voor partnerkeuze. Wereldwijd werd gekozen voor ‘wederzijdse aantrekking en liefde’<sup>1</sup>. Dit item scoorde voor alle 37 onderzochte culturen in de top-4 van 18 items. Verliefdheid, liefde en seksuele relaties zijn het belangrijkste onderwerp voor romans, liedjes en gedichten. Verliefdheid is een uiterst sterke emotie. Uit ver-

<sup>1</sup> In dit boek streef ik ernaar dat de zinnen toetsbaar zijn (hoofdstuk 7.3.). Maar zinnen over gevoelens en andere mentale gebeurtenissen zijn niet toetsbaar (hoofdstuk 10.3.). Alleen als men een strikt onderscheid maakt tussen fysische en mentale gebeurtenissen, kan men heldere zinnen verwoorden. Om de leesbaarheid van dit hoofdstuk te bevorderen, gebruik ik in de secties 1 en 2 termen van beleving, maar in de secties 3 en 4 alleen termen van gedrag.

liefdheid kunnen jongeren rebelleren tegen hun ouders en familie, die andere huwelijkspartners voor hen in gedachte hadden. In culturen waarin de huwelijken door de ouders of door de stam geregeld worden, *“...scheppen liefdes-affaires tussen jonge mensen veel problemen, omdat iedere geliefde wel de ‘belofde jongen’ of het ‘belofde meisje’ van iemand anders is”* (Alexander 1970, p. 124). Verliefdheid kan ook leiden tot seks en zwangerschap. Bovendien is verliefdheid belangrijk omdat onbeantwoorde of onmogelijke verliefdheid de belangrijkste reden is voor zelfmoord onder jongeren. Seks is belangrijk, omdat seks aan het begin van ieders leven stond: voortplanting is essentieel in biologische evolutie. Bovendien zijn seksuele perikelen, zoals overspel, verkrachting, jaloezie en vrouwenroof een belangrijke reden voor moord en doodslag, en zelfs voor stammenoorlogen (Keeley 1996). Verliefdheid speelde ook een rol in militaire en politieke verhoudingen. De Chinese Muur was een formidabele barrière voor indringers. Deze barrière is nooit beslecht door legers, maar wel door verliefdheid: de Chinese generaal Wu Sangui pleegde verraad en opende in 1644 de poort om bij zijn vrouw Chen Yuanyuan te kunnen zijn.

Dat geldt ook voor de moderne tijd. De twee belangrijkste recente utopieën zijn *Brave new world* en *1984* (respectievelijk uit 1932 en 1948). In beide verhalen wordt een totalitaire staat ondermijnd door een man en vrouw, die op elkaar verliefd zijn of van elkaar houden.

### Verwarring rond ‘liefde’

Het is zo moeizaam om wetenschappelijk over liefde te spreken, doordat de begrippen meestal onvoldoende duidelijk zijn, en de deelnemers aan het gesprek onuitgesproken vooroordelen hebben over seks, verliefdheid, aardse liefde en hogere goddelijke liefde. In de praktijk is er veel spraakverwarring rond ‘liefde’.

1. Er zijn grote verschillen in de emotionele waardering voor seks, verliefdheid, aardse liefde en hemelse liefde. Er zijn verschillen tussen culturen, godsdiensten en personen (zie hieronder). Wat volgens de één een positief begrip is, wordt door een ander verworpen. De tegenhanger van verliefdheid is jaloezie; velen vinden jaloezie verwerpelijk (maar zie Buss 2000).
2. Juist rond seks, liefde en verliefdheid wordt veel bedrog en zelfbedrog gepleegd (O’Sullivan 2008). Bedrog gedijt het beste bij vage woorden. Beide geliefden willen de ander en zichzelf overtuigen van hun oprechte liefde. Maar ze weten dat ontrouw of verlaten nooit uitgesloten kan worden. Mensen hebben meer begrip voor hun ei-

gen ontrouw dan voor de ontrouw van hun partner.

3. Met een beetje geluk levert seks over een lange periode genot aan beide partners. Met wat pech is het een bron voor ellende, vernedering, jaloezie en geweld.
4. Er zijn aanwijzingen dat sommige mensen nooit verliefd worden (Tennov 1979, Jankowiak en Fischer 1992). Spreken met deze mensen over verliefdheid is als het spreken over een kleur met een kleurenblinde.
5. Ook komt het voor dat mannen of vrouwen geen seksuele lust of seksueel verlangen hebben, zonder dat er sprake is van sublimatie in de Freudiaanse betekenis (Kinsey e.a. 1948, 1953). Spreken met deze mensen over seks is als het spreken over een kleur met een kleurenblinde.
6. In China bepaalden vooral de ouders en de sociale omgeving wie met wie trouwde. Volgens Hsu (1953) gebruiken Chinezen het woord 'liefde' niet voor een respectabele relatie, maar voor een sociaal verwerpelijke *liaison* tussen man en vrouw.
7. Sommige mensen zijn in hun leven zo teleurgesteld in de 'liefde', dat met hen een afstandelijke, academische discussie over liefde niet mogelijk is.

#### **Vóór en tegen seks, verliefdheid en liefde**

Iedere samenleving moet een antwoord zien op de seksuele verlangens en verliefdheden van haar leden, terwijl seksueel gedrag en verliefdheden kunnen leiden tot onverwachte zwangerschappen, tot verzet tegen de ouders, tot het verbreken van bestaande relaties of huwelijken, tot onvoldoende zorg voor de kinderen, tot geweld, of tot zelfmoord. Sommige samenlevingen zijn zeer strikt met strenge straffen voor overtreding, terwijl andere samenlevingen toleranter zijn.

1. Het oude Hindoeïsme was uniek door de positieve benadering van liefde en seksualiteit. In de hindoe-traditie na 1000 BCE verheerlijkte men de langdurige seksuele vereniging tussen Krishna en Radha, en tussen Shiva en Parvati. Oude hindoe-tempels bevatten expliciete beelden van allerlei seksuele handelingen. Het moderne hindoeïsme is preutser.
2. Volgens Plato (385 BCE) is het voortbrengen van onsterfelijke schoonheid en waarheid - wat kunstenaars en filosofen doen - van een hogere orde dan het verwekken van sterfelijk nageslacht.
3. In het Zoroastrisme, de religie van de Meden en Perzen, was het een zonde als een persoon van huwbare leeftijd niet getrouwd was. Het religieuze ideaal was een huwelijk tussen zo nauw mogelijk verwan-

te personen, zoals moeder/zoon, vader/dochter of broer/zus (hoofdstuk 5.2.). Zelfbevrediging was de allergrootste zonde.

4. In het algemeen is het christendom negatief over seks. Vroege christenen keurden seksueel genot af, en verheerlijken de volmaakte aseksuele liefde (*agape*) die God <sup>2</sup> volgens gelovigen voor alle mensen heeft. Tertullianus (160 – 225) beschouwde het celibaat als de hoogste toestand. Alleen seks binnen het heteroseksuele huwelijk tussen één man en één vrouw is toegestaan. Seks moet op de voortplanting gericht zijn, en voortplanting verhinderen bij seks is zondig. Seks buiten het huwelijk en zelfbevrediging zijn zondig. Tertullianus beschouwde hertrouwen van weduwen of weduwnaars als overspel. In de 11<sup>e</sup> eeuw heeft de Kerk van Rome echtscheiding verboden.
5. De Koran spreekt positief over seksualiteit als een belangrijk geschenk van Allah aan de mensen. Mannen mogen met vier vrouwen trouwen, maar een vrouw met slechts één man. Seks buiten het huwelijk en homoseksualiteit zijn verboden en worden soms zwaar bestraft. Binnen de Islam is echtscheiding op initiatief van man of vrouw mogelijk, maar wordt wel ontmoedigd. Sommige stromingen staan zelfbevrediging toe, en andere stromingen verbieden dat.
6. Het ideaal van de 'Vrienden van God' <sup>3</sup> (Katharen [waarvan het woord 'kettens' is afgeleid] of Albigenzen, circa 1100 – 1321) was alle seks en seksuele verlangens uit te bannen en alleen de volmaakte aseksuele liefde na te streven.
7. Volgens de *United Society of Believers in Christ's Second Appearing* ('Shakers', vanaf 1760) zijn verliefdheid en lust onwaardig en een bedreiging voor de hogere doelen van de kerkgemeenschap.
8. Volgens Immanuel Kant (1724 – 1804) leidt seksueel verlangen gemakkelijk tot egoïstisch gedrag: het 'gebruiken van de ander'. *“De seksuele begeerte dreigt de mens op één lijn met de dieren te stellen.”* (Kant en Collins 1974, p. 385). Alleen het monogame huwelijk zou een contract kunnen zijn voor het liefdevol uitwisselen

<sup>2</sup> Ik gebruik het woord God (met hoofdletter) als eigennaam voor de Christelijke god.

<sup>3</sup> Ik benoem iedere groep primair met de naam die zij zichzelf gaven en niet met de (scheld)naam gegeven door hun tegenstanders. Voor de duidelijkheid wordt de algemeen gebruikelijke (scheld)naam wel genoemd.

- van genot. Alle seks buiten het huwelijk beschouwde Kant als misdaad (*crimen carnis*), die hetzij 'natuurlijk' (zoals overspel of prostitutie) of 'tegennatuurlijk' (zoals homoseksualiteit of zelfbevrediging) was.
9. De filosoof Schopenhauer (1788 – 1860) en de schrijver Stendhal (1783 – 1842) bepleitten grotere seksuele openheid. Zij spraken negatief over verliefdheid, die alleen een truc van de natuur en een waanbeeld zou zijn.
  10. De *Church of Jesus Christ of Latter Day Saints* ('Mormonen', vanaf 1842) verbiedt geslachtsgemeenschap buiten het huwelijk, zelfbevrediging, pornografie, homoseksualiteit en abortus. Verliefdheid en lust worden als ontwrichtende krachten verworpen. Mannen mogen met meer dan één vrouw trouwen, maar vrouwen met slechts één man. Tot 1892 waren vader-/dochter-, moeder/zoon- en broer/zus-huwelijken toegestaan. Seksueel genot is een prettig aspect van het huwelijk.
  11. De Oneida gemeenschap was een utopische commune in de staat New York (vooral 1848 - 1879). Het ideaal was vrije ongedwongen seks tussen de communitarissen waarbij koppeltjes verboden waren. Seksueel verlangen was een normaal menselijke verlangen, maar verliefdheid en seksuele exclusiviteit waren verboden.
  12. Volgens Sigmund Freud (1920) is de seksuele energie de oerbron van elk streven van de mens. Voor een geordende samenleving en de cultuur moet men de seksuele lust onderdrukken, en richten op hogere daden zoals kunst en wetenschap ('sublimatie').
  13. In Oostenrijk was er van 1972 tot 1991 een grote commune, de Friedrichshof-commune, met meer dan 600 leden (Benjamin 1999, zie sectie 2.2.). Het werd ontmoedigd dat mensen binnen korte tijd meer dan één maal met dezelfde persoon seks hadden.
  14. Zover ik weet, is er één volk zonder afgesproken paarbanden, en waar de vrouwen vrij sekspartners kunnen kiezen; dat zijn de Mosuo in Zuidwest-China (hoofdstuk 5.1.). Verder is dit een preuts volk. Bij dit volk is het taboe over seksuele relaties te spreken; daardoor zijn er geen wetenschappelijke gegevens over seksuele relaties, verliefdheid en jaloezie bij de Mosuo.
  15. In het radicaal feminisme wordt liefde tussen man en vrouw opgevat als een construct gemaakt door mannen om vrouwen te onderdrukken (Douglas 1990).

16. Pas in de 1980's sprak men over '*stalking*', waarbij een afgewezen verliefd persoon zijn 'geliefde' vasthoudend, hinderlijk volgde. Vóór die tijd kwam dat ook voor in het dagelijks leven, en in verhalen en romans, maar toen noemde men dat 'liefde'. Het is opvallend hoe vaak verliefdheid werd afgekeurd. Echter: als iets vaak en sterk afgekeurd wordt, is het ongetwijfeld een krachtig verschijnsel en onderdeel van de aard van de mens.

## 1. Aspecten van liefde en seks bij mensen

Hier geef ik een samenvatting van de verschillende betekenissen van 'liefde' volgens Lee (1973), Hendrick en Hendrick (1986, 2006), Berscheid (2006), de *Stanford Encyclopedia of Philosophy* (2009) en van de Engels- en Nederlandstalige Wikipedia (tabel 1). In dit stadium onderscheid ik 17 varianten van liefde<sup>4</sup>. We zullen later zien dat verdere verfijningen gewenst zijn. Ik benadruk hier de verschillen tussen de varianten. Ik probeer deze zo precies mogelijk te omschrijven, maar in de praktijk hebben vooral onoprechte minnaars belang bij vaagheid.

1. *Storge* (Gr) betekent in het Oudgrieks genegenheid en liefde speciaal tussen ouders en kinderen.
2. *Amor* (L) wordt hier gebruikt voor verliefdheid<sup>5</sup> of romantische liefde. Een extreme vorm hiervan is *mania*. Verliefdheid is elders toegelicht (hoofdstuk 5.1.).
3. *Philia* (Gr) is vriendschap, speciaal tussen leden van een familie en tussen vrienden. Oorspronkelijk had het woord *philia* een bredere betekenis: het werd ook gebruikt voor de relatie tussen minnaars, en de wens om iets te doen.

<sup>4</sup> Dit is een pragmatische keuze: als varianten verschillend blijken te zijn, is het handig ze verschillend te bespreken. Als twee varianten dan achteraf hetzelfde blijken te zijn, is het eenvoudig ze later samen te voegen. Maar als men iets als één variant bespreekt, die na analyse opgesplitst moet worden in verscheidene varianten, moet men de analyse over doen om deze varianten afzonderlijk te bespreken.

<sup>5</sup> In het Engels worden hiervoor de termen '*falling in love*', '*romantic passion*', '*romantic love*', '*obsessive love*', '*infatuation*', '*lovesickness*' en '*limerence*' gebruikt.



Tabel 1. Traditioneel onderscheidt men deze varianten van liefde.

Variant	Grieks/Latijn/Hindi
1. Ouderliefde	Storgè
2. Romantische liefde	Amor (Mania)
3. Vriendschap	Philia
4. Samenwerken	Pragma
5. Naasteliefde	Caritas
6. Gastvrijheid	Xenia
7. Seksuele verlangen	Eros
8. Seksueel spel	Ludus
9. Niet-seksuele liefde	
10. Dierenliefde	
11. Liefde voor zichzelf	Narcisme
12. Liefde voor abstract ideaal	Thelema
13. Liefde voor voorwerp	Thelema (ook fetisjisme)
14. Verlangen naar handeling	Thelema
15. Vaderlandsliefde	Patriottisme
16. Wereldliefde	Metta (Boeddhisme)
17. Godsliefde	Agapè (Christelijk)

4. *Pragma* (Gr) gaat over een nutsrelatie tussen mensen; denk hierbij aan een verstandshuwelijk en aan bondgenoten.
5. *Caritas* (L) staat voor de belangeloze opoffering. Het is hetzelfde als naasteliefde.
6. *Xenia* (Gr) is gastvrijheid voor vreemden. Voor de oude Grieken was dit een belangrijke plicht.
7. *Eros* (Gr) staat voor seksueel verlangen – lust, erotiek. Zie ook onder bij punt 9.
8. *Ludus* (L) = spel, *the game of love*, is seksueel gedrag voor genot, zonder relationele betrokkenheid. Heel wat mensen beoefenen deze liefdesstijl met verscheidene partners.
9. *Niet-seksuele liefde*: volgens Plato (*Symposium*) is de liefde voor waarheid, schoonheid en het goede de hoogste trap van liefde, terwijl lichamelijk begeren en seks de laagste trap van liefde is. Plato heeft eros geïdealiseerd tot het verlangen naar een abstracte schoonheid. Daarbij moeten we niet denken aan een mooi lichaam, maar aan ‘de schoonheid van binnen’.
10. *Dierenliefde* betreft de liefde van een mens voor één of enkele dieren die individueel herkend worden.
11. *Narcisme* is liefde voor zichzelf.
12. *Thelema* (Gr) is wens/verlangen. Het is meestal het verlangen om iets te doen of iets te zijn.
13. Liefde voor een voorwerp kan betreffen een kunstvoorwerp, een voorwerp met

speciale herinnering, of een voorwerp met seksuele lading (fetisjisme).

14. Liefde voor een handeling, zoals bijvoorbeeld schilderen, zingen of dansen.
15. *Patriottisme* of vaderlandsliefde.
16. *Metta* (een woord uit het Pali, d.i. de taal van het oorspronkelijk Boeddhisme) is in het Boeddhisme een van de vier verheven toestanden van de geest. *Metta* is onvoorwaardelijke liefde voor alle wezens in het universum. *Metta* is een mystiek principe. In het denken van Confucius (551-479 BCE) zijn er de Vijf Constante Deugden, waarvan de eerste, hoogste deugd is *Ren* (of *Jen*), wat men in het Nederlands kan omschrijven als liefdevol, welwillend, menselijk en empathisch (Tseng 1973).
17. *Agape* (Gr) is nu vooral een Christelijk begrip. *Agape* is de volmaakte liefde die God voor de hele schepping heeft, en die de mensen moeten nastreven naar elkaar en naar God. In het oud-Grieks werd *agape* ook gebruikt voor houden van echtgenoot, kinderen of lekker eten. In het modern Grieks betekent  $\sigma' \alpha\gamma\alpha\pi\acute{\omega}$  (*s'agapo*) hetzelfde als ‘ik houd van je’ of ‘I love you’.

## 2. Toelichting bij aspecten van liefde bij de mens

In tabel 2 worden aspecten van liefde in categorieën ingedeeld en soms uitgesplitst, waarbij de actor en het object gespecificeerd worden.

Tabel 2. Classificatie van de verschillende variaties van liefde.

Categorie	Variatie	Actor	Object
1. Verwantenliefde	1. Moederliefde	Moeder	Kinderen
	2. Vaderliefde	Vader	Kinderen
	3. Kinderliefde	Kinderen	Ouders
	4. Broeder/zusterliefde	Persoon	Broers/zussen
2. Romantische liefde	5. Romantisch verlangen	Verliefd persoon	Één mogelijke geliefde
	6. Romantische passie	Verliefd persoon	Één geliefde
	7. Rijpe liefde	Persoon	Één partner
	8. Polygynie	Man	Vrouwen
	9. Polyandrie	Vrouw	Mannen
	10. Polygynandrie	Mannen en vrouwen	Mannen en vrouwen
	11. Polyamorie	Mannen of vrouwen	Mannen of vrouwen
	12. Promiscuïteit	Persoon	Mannen of vrouwen
	13. Vriendschap	Persoon	Vrienden
3. Niet-verwant persoon	14. Partnerschap	Persoon	Groepsgenoten, Bondgenoten
	15. Naastenliefde	Persoon	Behoeftigen
	16. Liefde van leider	Leider	groepsleden
	17. Liefde voor leider	Groepslid	Leider
	18. Liefde voor groepsleden	Groepslid	Groepslid
	19. Gastvrijheid	Persoon	Vreemden
	20. Niet-seksuele liefde	Persoon	Gelieven (geen seks)
4. Dieren	21. Dierenliefde	Persoon	Concrete dieren
5. Seks	22. Seksuele verlangen	Persoon	Seksuele partners
	23. Seksueel spel	Persoon	Seksuele partners
6. Overig	24. Liefde voor zichzelf	Persoon	Zichzelf
	25. Verlangen naar schoonheid	Persoon	Schoonheid in mensen, dieren, planten, objecten of de natuur
	26. Waarheidslievend	Persoon	Ideeën van de in-group
	27. Liefde voor voorwerp	Persoon	Speciale objecten, kunst, voedsel
	28. Verlangen naar handeling	Persoon	Spelen, wandelen, dansen, zingen e.d.
	29. Vredelievend	Persoon	Andere landen/groepen
	30. Vrijheidslievend	Persoon	Machthebber
	31. Vaderlandsliefde	Persoon	Vaderland, eigen taal, of bijv. sportclub
	32. Wereldliefde	Persoon	Het heelal, onvoorwaardelijk
	33. Godsliefde	Persoon of God	God en alle mensen

## 2.1. Verwantenliefde

Het is gewenst om de zorg tussen ouders en kinderen verder op te splitsen: wie is de actor en wie is – gezien vanuit de actor – de ontvanger van de liefde? We onderscheiden moederzorg voor de kinderen, vaderzorg voor de kinderen, zorg van de kinderen voor de ouders, en zorg tussen broers/zussen.

### Moederliefde

Voor het overleven van mensenbaby's is moederzorg noodzakelijk. Als alles goed gaat, heeft een moeder intense positieve gevoelens voor haar pasgeboren baby. Stimulatie van de tepel bevordert de afgifte van oxytocine in het bloed van de moeder; men neemt aan dat oxytocine de band van de moeder naar haar baby versterkt. Het begint dus met de positieve gevoelens van de moeder voor haar kind. In het begin is dit eenzijdig: dan kan de baby niet de moeder herkennen en de liefde beantwoorden. Voor een baby is aanvankelijk de borst alles: *“De pasgeboren baby voelt dat er een voorwerp van unieke goedheid bestaat waarvan maximale bevrediging kan worden behaald. Dat voorwerp is de moederborst.”* (geformuleerd vanuit de beleving, Klein e.a. 1952, p. 265).

leerd vanuit de beleving, Klein e.a. 1952, p. 265). Als het goed gaat, ontwikkelt de baby ook een band met zijn/haar moeder of een andere vertrouwd persoon; dan wordt de relatie wederzijds. Er is sprake van een relatie of een band<sup>6</sup>. Bowlby (1969) gebruikte het woord hechting (*attachment*) voor de wederzijdse moeder-baby band bij de mens. Een goede moeder-kind band (*safe attachment*) draagt bij tot psychische gezondheid en het vormen van stabiele relaties later in het leven. Fisher (1998) beschrijft het neurale en hormonale systeem dat een rol speelt bij de band tussen moeder en kind. Als moeder en het jonge kind samen opgroeien, wordt daardoor de kans op latere seksuele aantrekking kleiner (Westermarck 1891).

### Vaderliefde

Bij de mens investeren vaders na de bevruchting vaak verder in hun kinderen, maar in dit opzicht is er een verschil tussen culturen en tussen individuen. Veel biologische of sociale vaders bevoordelen hun kinderen selectief. Dit

<sup>6</sup> Zie hoofdstuk 4.3. voor omschrijvingen van groep, relatie en band.

**Liefde en verliefdheid**

Omdat ik hier de eis stel dat de zinnen toetsbaar zijn, moet ik besluiten hoe ik de woorden 'verliefdheid' en 'liefde' gebruik. Als we in toetsbare zinnen over verliefdheid of liefde willen spreken, moeten we eerst de categorie daarvan specificeren: zijn dit gevoelens, relaties of iets ondefinieerbaars.

Over **verliefdheid** is men het wel eens: verliefdheid is een gevoel, en daarmee zijn alle eigenschappen van gevoelens op verliefdheid van toepassing. Verliefdheid is niet per sé wederkerig: je kunt verliefd zijn op een persoon die niet verliefd op jou is.

Spreken over **liefde** is complexer: is dit een gevoel, een relatie of iets anders? Of is het onmogelijk of ongewenst om over zoiets heiligs als liefde te willen spreken in toetsbare zinnen.

- Liefde is geen emotie. Een emotie is momentaan, en is altijd wat het dan is. Bij een gevoel gaat het er niet om of het 'waar' is of overeenstemt met feiten; een gevoel is wat men op dat moment voelt. Maar men kan in de liefde bedrogen worden. Het woord 'liefde' reserveert men meestal voor een langer durende relatie tussen twee mensen. "Echte liefde moet bewezen worden." De tijd kan leren dat men zich in het idee van liefde vergist heeft, maar gevoelens zijn altijd wat ze op dat moment zijn. Daarom concludeer ik dat liefde geen gevoel is.
- Verder noemen we sommige van de varianten uit tabel 2 alleen 'liefde' als ze wederkerig zijn. Onbeantwoorde liefde is geen liefde. Ik gebruik het woord 'liefde' ook voor de relatie tussen moeder en baby, voordat de baby de cognitieve mogelijkheden heeft de moeder te herkennen<sup>7</sup>. Ook dierenliefde veronderstelt wederkerigheid.

Verliefdheid is een emotie en liefde niet. Liefde is wederkerig, en verliefdheid niet altijd

is een basis van nepotisme. Verder onderzoek naar de band tussen vader en kinderen is gewenst, inclusief de neurale en hormonale processen. Als vader en het jonge kind samen opgroeien, wordt daardoor de kans op latere seksuele aantrekking kleiner (Westermarck 1891, hoofdstuk 5.2.).

**Kinderzorg voor de ouders**

De relatie tussen ouders en kind *"is meestal zo asymmetrisch dat er nauwelijks situaties zijn dat een kind een altruïstische daad aan de ouders kan verstrekken, of zelfs aan een broer of zus."* (Trivers 1971, p. 38). Toch zijn er bij

<sup>7</sup> Ik heb besloten hier niet de vraag te stellen wat baby's beleven (mentale processen), voor redenen genoemd in hoofdstuk 10.3.

de mens veel voorbeelden van kinderen die op een of andere manier de zorg voor ouderen op zich nemen. Dan hebben kinderen tijd, geld en inspanningen over voor hun ouders: zij bevoordelen hun ouders selectief. Ook wordt er belastinggeld gebruikt voor zorg voor ouderen; ook zo zorgen kinderen van hun ouders.

**Broeder/zuster-zorg**

Er zijn bij de mens veel voorbeelden van broers of zussen die elkaar helpen, en voor elkaar zorgen. Als kinderen gezamenlijk opgroeien, kan er een band ontstaan. Mensen hebben de neiging om anderen die op hen zelf lijken, selectief te bevoordelen (Sherman 1977, Chapais e.a. 1997, O'Riain en Jarvis 1997, McEvoy 2002, Bajt e.a. 2007). Dit is zowel de basis van verwantenzorg, als van nepotisme en racisme. Als broers en zussen samen opgroeien, wordt daardoor de kans op latere seksuele aantrekking kleiner (Westermarck 1891, hoofdstuk 5.2.).

**2.2. Liefde tussen seksuele partners****Verliefdheid**

Tennov (1979) heeft de eerste moderne, systematische verhandeling over romantische liefde geschreven. Tennov beschrijft verliefdheid uitsluitend in termen van beleving en niet in termen van gedrag. Zij introduceerde een nieuw woord '*limerence*', wat ongeveer hetzelfde is als '*falling in love*'. Vroeger meenden westerse denkers dat verliefdheid en romantische liefde een westerse uitvinding zou zijn uit de Romantiek (1780- 1850) of van de hoofde riddercultuur (1250 – 1500). Het zou een vrij recente westerse uitvinding zijn, uitsluitend een cultureel product. Dat is onjuist (Jankowiak en Fischer 1992, Jankowiak 1995). Verliefdheid wordt uitgebreid besproken in hoofdstuk 5.1. over sociaal en seksueel gedrag.

**Monogamie en rijpe liefde**

In het alledaagse spraakgebruik is 'liefde' gekoppeld aan trouw – d.i. seksuele of emotionele exclusiviteit. Hier spreek ik van 'rijpe liefde' als twee mensen voldoende lange tijd bij elkaar blijven met positieve interacties, zonder ontrouw - of waarbij het overspel niet door de partner ontdekt is, of met de mantel der liefde bedekt werd. De mens is in 6 miljoen jaar van een vooral promiscue diersoort verregaand in de richting van monogamie geëvolueerd. Toen ontwikkelden mannen een voorkeur voor jonge vrouwen (hoofdstuk 5.1.) Elementen van hechting (*attachment*) tussen moeder en kind komen ook voor bij paarvorming bij volwassenen (Hazan en Shaver 1987, Hazan en Diamond 2000).

**Andere varianten: polygynie**

Bij de meeste volken is het toegestaan dat een man meer dan één vrouw heeft (polygynie). Meestal stelt de omgeving dan de eis dat de man goed voor meerdere vrouwen kan zorgen; vaak betreft dit de leider, een rijk man of een goede jager. *“Het gewoonterecht schrijft voor dat de man op alternerende nachten met zijn vrouwen moet slapen, maar deze regel leidt tot tweeslachtigheid en ruzies.”* (Strassmann 2003, p. 178). Vaak toont de man een sterke voorkeur voor een nieuwe, jonge vrouw. Dergelijk favoritisme leidt tot spanningen in polygyne huwelijken, zowel in de USA als in Kenya (Bell 1995, Jankowiak en Allen 1995). Vrouwen bij de Taita (Kenya) zijn liever de 2<sup>e</sup> of 3<sup>e</sup> vrouw dan de eerste, want dan is de kans groter dat ze beter behandeld worden (Jankowiak 1995, p. 11). In polygyne verbanden lijkt liefde moeilijker dan in monogame relaties. Er is nog geen systematisch onderzoek gedaan naar genegeheid, jaloezie en geluk onder vrouwen in polygyne situaties.

**Andere varianten: polyandrie**

Er zijn enkele volken waarin een vrouw meer dan één officiële man mag hebben (polyandrie). Polyandrie komt onder andere voor in India, Tibet, Nepal en de Markiezen-eilanden. Vaak trouwt een vrouw dan met enkele broers.

**Andere varianten: polygynandrie**

In bijna alle culturen worden beperkingen gesteld aan de voortplantingsverbanden die mensen mogen vormen. Alleen bij één stam in het Amazone-gebied, de Kaingang, zijn alle voortplantingsverbanden toegestaan (Ford en Beach 1951); dus ook een verband met 2 of meer mannen en 2 of meer vrouwen (polygynandrie). Maar ook als alle voortplantingsverbanden toegestaan zijn, komt het monogame verband het meest voor (60%). Terwijl polygynandrie was toegestaan, leefde slechts 8% van de Kaingang in een polygynandrisch verband. Kennelijk sluit leven in paren het best aan bij de wensen en mogelijkheden van de meeste mannen en vrouwen, gegeven een ‘normale’ samenleving.

**Andere varianten: polyamorie**

Polyamorie is liefde voor meerdere mensen en langdurige, intieme, seksuele relaties met hen (Barker en Ritchie 2007). Polyamorie verschilt van overspel en promiscuïteit door de openheid en eerlijkheid, en door de liefde, zorg en verantwoordelijkheid voor elkaar. Biseksuele of homoseksuele mensen leven vaker in polyamoreuze verbanden dan heteroseksuelen. Een polyamoreuze gemeenschap kan bestaan uit uitsluitend vrouwen, uitsluitend mannen, of

mannen en vrouwen (Bettinger 2004, Sheff 2005, Klesse 2006). Terwijl seks in polyamoreuze gemeenschappen de regel is, is het soms de bedoeling dat er geen kinderen geboren worden. De vraag of langdurige polyamorie bevredigend is, en zo ja voor welke mensen, is nog niet onderzocht. Ook is het de vraag of bij langdurige polyamorie voldoende kinderen verwekt worden en goed grootgebracht worden voor een nieuwe generatie. Het is ook de vraag of er echte verschillen zijn tussen polyamorie aan de ene kant, en polygynie, polyandrie, polygynandrie en overspel aan de andere kant.

**Andere varianten: promiscuïteit**

Weinig mensen zijn absoluut trouw in daad en gedachte. Sommige mensen zijn zeer promiscue in gedrag. Promiscuïteit en anonieme seks is het meest frequent bij homoseksuele mannen (Symons 1980), maar ook sommige heteroseksuele vrouwen en mannen hebben veel wisselende seksuele contacten. Men heeft het over een éénmalig nummertje of een *one-night-stand*.

In Oostenrijk is er van 1972 tot 1991 een grote commune geweest met meer dan 600 leden, waar geëxperimenteerd werd met open, niet-hiërarchische verhoudingen en met vrije seks, de Friedrichshof commune. De stichter en goeroe van deze commune was Otto Mühl. Het begon inderdaad met weinig hiërarchie en met echt vrije seks, maar na enige tijd ontstond een strenge rangorde – ook voor de seks. Relaties en verliefdheid werden ontmoedigd. Het was niet acceptabel als men vrij vaak met dezelfde persoon seks had. De goeroe Otto Mühl was voor vrouwen verreweg de meest begeerde man, en daar maakte hij dankbaar gebruik van – op onwaarschijnlijk grote schaal (Benjamin 1999). De goeroe eiste jonge meisjes, die zijn dochters konden zijn, voor zich op, en moeders stemden daarmee in.

**2.3. Selectief bevoordelen van niet-verwanten****Bevoordelen van groepsgenoten**

Mensen leven in groepen, omringd door andere groepen, die deels concurrenten zijn en deels bondgenoten (hoofdstuk 5.1.). Groepsleven is alleen stabiel als er voldoende positief gedrag is tussen groepsleden, en niet teveel onderling negatief gedrag. Afhankelijk van de situatie hebben groepsgenoten gemeenschappelijke belangen, of zijn zij elkaars concurrenten. Binnen de groep komen speciale positieve relaties tussen niet-verwanten voor; dat noemen we vriendschap (hoofdstuk 4.3.). Bondgenoten hebben gemeenschappelijke belan-

gen, bijvoorbeeld doordat ze een gemeenschappelijke vijand hebben waarvoor samenwerken noodzakelijk is. Ook kan het voorkomen dat sommige groepsleden behoeftig worden en door groepsgenoten geholpen worden.

### Bevoordelen van vreemden

Enkele jong-volwassen individuen verlaten hun geboortegroep of hun geboortegebied, en gaan zwerven of sluiten zich bij een andere groep aan (hoofdstuk 5.1.). De redenen voor migratie kunnen zijn een tekort aan voedsel, tekort aan ruimte, tekort aan sekspartners, onveiligheid of reislust. Ook komt het voor dat mensen uit nieuwsgierigheid naar andere gebieden gaan. (Zoals vaak, kunnen we slechts speculeren over redenen of oorzaken van gedrag – hoofdstuk 10.2.). Als een vreemdeling bij een groep komt, kan dat voordelig of nadelig zijn voor de groep. De vreemdeling kan de groep extra mankracht leveren of nieuwe kennis en vaardigheden. Maar het is ook mogelijk dat hij de groep berooft van goederen of vrouwen, of dat hij de weg bereidt voor een vijandig leger. Bij sommige volken, zoals in het oude Griekenland is gastvrijheid voor vreemdelingen een dwingend gebod. Dat geldt ook voor andere volken, tenminste als de vreemdeling daar om vraagt (Keeley 1996, p. 120). Bij de Eskimo's<sup>8</sup> komt een bijzondere variant van gastvrijheid voor: dat de gast mag slapen met de vrouw van de gastheer. Seks, verliefdheid en partnerruil bij de Eskimo's worden verder beschreven door Stern en Condon (1995). Maar ook de Eskimo's gaan niet achteloos met seks en overspel om: ook bij de Eskimo's komen moord en vetes om vrouwen voor (Keeley 1996, p. 120). Een speciale categorie zijn de vluchtelingen, omdat zij hulpbehoevend zijn (hoofdstuk 4.3.). De Conventie van Geneve (1951) definieert wie 'vluchteling' is en daarmee recht heeft op asiel. De ontvangende groep wordt verplicht daarvoor de kosten op te brengen.

### 2.4. Liefde voor dieren

Mensen houden huisdieren, zowel voor economische reden als voor plezier. Er kan een sterke band ontstaan tussen een mens en zijn huisdier. Het is mogelijk dat de band tussen mens en huisdier tot stand komt door hetzelfde hersen- en hormonaal systeem dat ook de band tussen moeder en kind vormt en bevordert. In sommige ethische en religieuze stelsels hebben dieren dezelfde rechten als mensen. Dit zou gelden voor de *'whole sentient*

*community'* 'de hele voelende gemeenschap' (Mill 1843), dus voor alle dieren. Volgens deze opvatting mogen dieren niet gediscrimineerd worden, discriminatie van dieren noemen ze speciesisme. Dit gaat soms samen met een geloof in reïncarnatie.

### 2.5. Seks

Het woord 'liefde' wordt ook wel als synoniem voor seks gebruikt ('de liefde bedrijven'). Deze begrippen worden in dit artikel strikt gescheiden, omdat seks bij de mens ook met dwang of geweld (verkrachting), of met een zakelijke relatie (prostitutie) gepaard kan gaan. Eigenlijk is de categorie 'Seks' in tabel 2 een oneigenlijke categorie, omdat de overige varianten van liefde al dan niet met seks gepaard kunnen gaan (tabel 3). Speciaal de koppeling tussen romantische passie en seks is sterk. Seks kan de band tussen de beide partners versterken. Fisher (1998) beschrijft het neuraal en hormonaal systeem dat wellicht een rol speelt bij seksuele lust. Ook voordat mensen geslachtsrijp zijn, kunnen ze uit eigen beweging 'dokter-tje spelen' of genitaal contact hebben.

### 2.6. Overige varianten van liefde

#### Verlangen naar schoonheid

Er is reden om het verlangen naar een abstract ideaal op te splitsen in het verlangen naar schoonheid en naar kennis. Voor de mens zijn er verschillende redenen om schoonheid te waarderen.

In de partnerkeuze speelt schoonheid een grote rol. Uiterlijke schoonheid en elegant bewegen zijn gekoppeld aan gezondheid, en -hoopt men - aan goede genen. Mensen hebben er veel geld en moeite voor over om zichzelf mooier te maken. Dat is een rationele investering. Het blijkt dat mooie mensen in het dagelijkse leven allerlei voordelen hebben (Eysenck en Eysenck 1981). Afbeeldingen van mooie, naakte, geslachtsrijpe mensen zijn prominent in de beeldende kunst.

Een ander aspect van schoonheid is gekoppeld aan omgevingsintelligentie (hoofdstuk 3.5.). Mensen prefereren een parkachtig landschap met glooiing, open zicht en water (Orians 1980). Het water is nuttig voor drinkwater en de groei van planten. Een open landschap is nuttig om prooidieren en natuurlijke vijanden tijdig te zien.

<sup>8</sup> Zie hoofdstuk 2.2. voor de naamgeving van deze volken.

Tabel 3. Het verband tussen de verschillende vormen van liefde en seks bij de mens.

Categorie	Variatie	Verband met seks
1. Verwantenliefde	1. Moederliefde	Zeer zelden (incest), wordt in de meeste gemeenschappen sociaal ontmoedigd
	2. Vaderliefde	Zelden (incest), wordt in de meeste gemeenschappen sociaal ontmoedigd
	3. Kinderliefde	Zelden (incest), wordt in de meeste gemeenschappen sociaal ontmoedigd
	4. Broeder/zusterliefde	Zelden (incest), wordt in de meeste gemeenschappen sociaal ontmoedigd
2. Romantische liefde	5. Romantisch verlangen	Nog niet
	6. Romantische passie	Zeer veel
	7. Rijpe liefde	Geleidelijke afname in frequentie en intensiteit
	8. Polygynie	Matig
	9. Polyandrie	Matig
	10. Polygynandrie	Veel
	11. Polyamorie	Veel
3. Niet-verwant persoon	12. Promiscuïteit	Veel tot zeer veel
	13. Vriendschap	Ongebruikelijk, maar komt voor
	14. Partnerschap	Ongebruikelijk, maar komt voor
	15. Naastenliefde	Zeer ongebruikelijk, maar komt voor
	16. Liefde van de leider	Komt voor, soms extreem veel
	17. Liefde voor de leider	Komt voor
	18. Liefde voor groepsleden	Komt voor
	19. Gastvrijheid	Ongebruikelijk, maar komt voor
4. Dieren	20. Platonische liefde	Per definitie niet
	21. Dierenliefde	Komt voor (Kinsey e.a. 1948, 1953, Miletski 2002)
6. Overig	24. Liefde voor zichzelf	Zelfbevrediging
	25. Verlangen naar schoonheid	Niet
	26. Waarheidslievend	Niet
	27. Liefde voor voorwerp	Fetisjisme
	28. Verlangen naar handeling	Niet
	29. Vredelievend	Niet
	30. Vrijheidslievend	Niet
	31. Vaderlandsliefde	Niet
	32. Wereldliefde	Niet
	33. Godsliefde	Alleen in gedachte bij sommige mystieke ervaringen

### Waarheidsliefde

Het concept 'waarheid' is een moeilijk concept als men streeft naar toetsbare uitspraken. Daarom heb ik voorgesteld om in rationele betogen het zelfstandig naamwoord 'waarheid' te vermijden, en het bijvoeglijke naamwoord 'waar' alleen nog te gebruiken in formele wetenschappen (hoofdstuk 10.1.). In de praktijk betekent 'waarheid' vaak de dominante ideeën van de *in-group*. Mensen kunnen zich rekenen tot die *in-group* op basis van bijvoorbeeld religie, ideologie, taal of geslacht, en dan bepaalt de *in-group* wat 'waar' is.

### Empirische kennis

"*Van nature willen alle mensen weten*" (Aristoteles, 980a21). Dieren zijn echte leerwezens (hoofdstuk 3.2.). Leren is het vastleggen van de regelmatige verbanden in de wereld die ons omringt. Dieren kunnen niet anders dan leren: relevante regelmatige verbanden worden nu eenmaal vastgelegd. Dieren ontdekken allerlei causale verbanden, soms terecht en soms ten onrechte (hoofdstuk 10.2.). Dieren leren door ondervinding of nieuw voedsel geschikt is. Als dieren na het eten van bepaald voedsel misselijk worden, is de kans groot dat ze later dit voedsel vermijden. Vergeleken met andere dieren, is de mens echt het grote Leerdier. Het

geld besteed aan onderzoek en ontwikkeling (*research* en *development*) is het geld dat men over heeft voor het verwerven van extra kennis, en om deze kennis economisch te gebruiken.

#### **Voorkeur voor voorwerpen**

Mensen hechten aan voorwerpen. Kleine kinderen hechten meestal aan één knuffel. Ook volwassenen hechten aan voorwerpen: hetzij omdat deze speciaal mooi zijn, een geliefd persoon afbeelden, aan iets anders herinneren of symbool staan voor iets anders, zoals een religie of een sportclub. Soms krijgen voorwerpen een seksuele lading: fetisjen.

#### **Verlangen naar handelingen**

Sommige mensen voeren met plezier bepaalde handelingen uit: spelen, zingen, dansen, wandelen, hardlopen, sporten.

#### **Vredelievend**

Oorlog en conflicten vormen een directe bedreiging voor het eigen leven (hoofdstuk 6.2.). Veel mensen vermijden conflicten, terwijl anderen actief ruzie zoeken. Oorlogen kosten veel mensenlevens. Daarom proberen regeringen oorlogen te vermijden, of als ze toch besluiten tot oorlog, dan schatten ze de kosten daarvan (in levens en geld) altijd veel lager in dan de werkelijk kosten (Nordhaus 2003). “*Si vis pacem, para bellum*” – ‘als je vrede wil, bereid je dan voor op een oorlog’. Op kleine schaal proberen veel mensen te voorkomen dat conflicten escaleren. Een poging daartoe is verzoening tussen individuen en staten. Maar sommige mensen wakkeren het conflict juist aan.

#### **Vrijheidslievend**

Mensen houden van vrijheid. Beperking opgelegd door natuurwetten, zoals de zwaarte-kracht en de noodzaak tot eten en drinken zijn te accepteren, maar veel mensen vinden het verwerpelijk als andere mensen of instanties hen beperkingen opleggen. Het zijn steeds machthebbers die beperkingen op kunnen leggen. Omdat nogal wat mensen macht willen hebben, vind je machthebbers in alle soorten en maten: ouders, schoonouders, familie, partners, groepsgenoten, leidinggevenden, directeuren, bureaucraten, politici, kerkelijke leiders, en besturen van verenigingen. Als iemand twijfelt aan het belang van vrijheid, moet hij het

gedrag van de Oost-Berlijners tussen 1961 en 1989 bestuderen. Dan blijkt dat verscheidene mensen hun leven riskeren voor vrijheid, maar ook dat veel mensen zekerheid en veiligheid prefereren boven vrijheid. Ook in het vrije Westen waren veel mensen bereid enige vrijheid op te geven voor sociale bescherming en solidariteit.

Vrijheid van godsdienst, van meningsuiting, om te reizen, van vereniging en van vergadering kan bedreigend zijn voor de machthebbers. Daarom zijn dit essentiële vrijheden in een tolerante democratie, en onderdeel van de Rechten van de Mens.

#### **Vaderlandsliefde**

Mensen hebben speciale gevoelens voor ‘hun grond’; zij zijn bereid ‘hun grond’ te verdedigen. Dat kan kleinschalig zijn: hun huis en de bijbehorende grond, of iets groter voor hun dorp of stad, maar ook grootschalig: de natiestaat waartoe ze behoren. Vaderlandsliefde gaat vaak gepaard met liefde voor de leider. Mensen hebben inspanning, geld, offers en mensenlevens over voor de verdediging van hun vaderland.

#### **Wereldliefde**

In het Boeddhisme kent men de verheven geestestoestand *metta*. Dit is onvoorwaardelijke liefde voor alle wezens in het universum.

#### **Godsliefde**

Het Christelijk begrip ‘*agape*’ staat voor de volmaakte liefde die God voor de hele schepping zou hebben. Misschien is de Christelijke *agape* wel hetzelfde als de Boeddhistische *metta*. Goede Christenen streven een dergelijke liefde voor elkaar en voor God na. De meeste godsdienstige instellingen vereisen serieuze materiële en immateriële offers van de gelovigen, vaak ten gunste van priesters en soms van behoeftigen.

Hiermee kom ik tot 33 varianten van liefde en genegenheid bij de mens, verdeeld over 6 categorieën (tabel 2). Voor ieder onderdeel worden de actor en het object gespecificeerd. In tabel 4 worden van iedere variant de karakteristieke gedragingen gespecificeerd. Dit is dus een gedragsbeschrijving van liefde.

Tabel 4. Overzicht van de verschillende variaties in liefde bij de mens. Voor relaties met een andere persoon of dier gebruik ik de kleurcode geel. Voor relaties met een ding of abstractie gebruik ik de kleurcode groen.

Categorie	Variatie	Karakteristieke gedragingen van de actor
1. Verwantenliefde	1. Moederliefde	Zogen, voeden, knuffelen, verzorgen, beschermen, selectief bevoordelen van eigen kinderen, nepotisme
	2. Vaderliefde	Voedsel aandragen, beschermen, selectief bevoordelen van eigen kinderen, nepotisme
	3. Kinderliefde	Selectief bevoordelen van ouders
	4. Broeder/zusterliefde	Selectief bevoordelen van broers/zussen, nepotisme
2. Romantische liefde	5. Romantisch verlangen	Geen karakteristiek gedrag, want gevoelens worden nog verborgen
	6. Romantische passie	Veel lichamelijk contact, knuffelen, zoenen, seks, band demonstreren, bij elkaar blijven, "ik hou van jou"
	7. Rijpe liefde	Seks, band demonstreren aan omgeving
	8. Polygynie	Selectief bevoordelen van eigen vrouwen, seks
	9. Polyandrie	Selectief bevoordelen van eigen mannen, seks
	10. Polygynandrie	Selectief bevoordelen van partners, seks
	11. Polyamorie	Selectief bevoordelen van partners, seks
	12. Promiscuïteit	Seks met vreemden, vermijden van band
3. Liefde voor niet-verwant persoon	13. Vriendschap	Selectief bevoordelen van vrienden, nepotisme
	14. Partnerschap	Gecoördineerd handelen zodat gemeenschappelijk doel bereikt wordt
	15. Naastenliefde	Selectief bevoordelen van behoeftigen
	16. Liefde van leider voor volk	Beslissen in het belang van het volk; leiding geven bij conflicten
	17. Liefde van volk voor leider	Leiding aanvaarden, respect betuigen, leider toejuichen
	18. Voorkeur voor leden van eigen groep	Selectief bevoordelen van groepsgenoten, groepstekenen dragen, voortrekken van groepsleden
	19. Gastvrijheid	Selectief bevoordelen van vreemden/gasten: voeden, onderdak bieden
	20. Platonische liefde	Selectief bevoordelen van partner, geen seks
4. Liefde voor dieren	21. Dierenliefde	Goed verzorgen, voeden, aaien e.d.
5. Seks	22. Seksuele verlangen	Knuffelen, seks
	23. Seksueel spel	Knuffelen, seks, zonder bandvorming
6. Overig varianten van liefde	24. Liefde voor zichzelf	Gedrag om in leven te blijven. Zichzelf verzorgen. Ook egoïsme en narcisme
	25. Verlangen naar schoonheid	Zichzelf en omgeving versieren, mooie dingen verwerven
	26. Waarheidsliefde	Onderzoeken of geloven
	27. Liefde voor voorwerp	Voorwerp bij zich houden, goed bewaren
	28. Verlangen naar handeling	Activiteit uitvoeren met blij gezicht
	29. Vredelievend	Conflicten vermijden, verzoenen
	30. Vrijheidslievend	Dominant/leider worden, leider/gezag ontlopen.
	31. Vaderlandsliefde	Groepssymbolen uitdragen, groep/land verdedigen
	32. Wereldliefde	Mediteren
	33. Godsliefde	Bidden, devotie, bouwen van tempels en kerken

### Is liefde een relatie?

Ik gebruik hier het woord 'liefde' voor een **langdurige relatie** tussen mensen of dieren, waarbij de partners zich positief gedragen t.o.v. de ander. Helaas, ook deze omschrijving heeft nadelen.

- Hier wordt geen onderscheid gemaakt tussen liefde, vriendschap en bondgenootschap. Volgens mij is het niet mogelijk een toetssteen te formuleren, of een relatie tussen concrete wezens 'echte liefde' is of bijvoorbeeld vriendschap. Wel kunnen we van concrete relaties zeggen dat het 'misschien wel' of 'zeker niet' liefde is.
- Wie beoordeelt of een langdurige relatie 'liefde' is? Dat kan één of beide deelnemers aan de relatie zijn, of een derde persoon.

Eigenlijk komen we niet verder dan te constateren dat 'liefde' een waarde-oordeel is van iemand over de relatie tussen mensen of dieren.



Tabel 5. Het optreden van de verschillende varianten van liefde en seks bij de andere zoogdieren en de belangrijkste selectiedrukken die deze varianten bevorderen.

Categorie	Variatie	Dieren	Selectie	% zoogdieren
1. Verwantenliefde	1. Moederliefde	Dieren met moederliefde	Verwantenselectie	100%
	2. Vaderliefde	Dieren met vaderliefde	Verwantenselectie	15% ?
	3. Kinderliefde	-	Verwantenselectie	0%
	4. Broeder/zusterliefde	Als broers/zussen bij elkaar blijven	Verwantenselectie	5% ?
2. Romantische liefde	5. Romantisch verlangen	Monogame soorten	Seksuele selectie	3%
	6. Romantische passie	Monogame soorten	Seksuele selectie	3%
	7. Volgroeide liefde	Monogame soorten	Verwantenselectie, natuurlijke selectie	< 3%
	8. Polygynie	Polygyne soorten	Natuurlijke selectie	20%*
	9. Polyandrie	Eusociale soorten	Natuurlijke selectie	< 1%
	10. Polygynandrie	Soorten met polygynandrie	Natuurlijke selectie	20%*
	11. Polyamorie	?		0%
3. Niet-verwant persoon	12. Promiscuïteit	Promiscue soorten	Natuurlijke selectie	60%*
	13. Vriendschap	Groepsdieren	Natuurlijke selectie	10% ?
	14. Samenwerken	Groepsdieren	Natuurlijke selectie	10% ?
	15. Naastenliefde	Groepsdieren	Natuurlijke selectie,	< 1%
	16. Liefde van de leider	Groepsdieren	Natuurlijke selectie	5% ?
	17. Liefde voor de leider	Groepsdieren	Natuurlijke selectie	5% ?
	18. Liefde voor groepsleden	Groepsdieren	Natuurlijke selectie	5% ?
	19. Gastvrijheid	Bij soorten met verspreiding van mannetjes of vrouwtjes	Natuurlijke selectie en cultuur	5% ?
	20. Platonische liefde	Eusociale soorten	Natuurlijke selectie, verwantenselectie	< 1%
4. Dieren	21. Dierenliefde	(komt niet voor)	Cultuur	0%
5. Seks	22. Seksuele verlangen	Alle dieren	Natuurlijke selectie	100%
	23. Seksueel spel	Sommige soorten	Natuurlijke selectie	5% ?
6. Overig	24. Liefde voor zichzelf	Alle levende wezens.	Natuurlijke selectie	100%
	25. Verlangen naar schoonheid	Weinig soorten	Seksuele selectie	< 1%
	26. Waarheidsliefde	Alle dieren	Natuurlijke selectie	100%
	27. Liefde voor voorwerp	(komt niet voor)	Cultuur	0%
	28. Verlangen naar handeling	Weinig soorten	Natuurlijke selectie	< 1%
	29. Vredelievend	Weinig soorten	Natuurlijke selectie	< 1%
	30. Vrijheidslievend	Groepsdieren	Natuurlijke selectie	5% ?
	31. Vaderlandsliefde	Territoriale dieren	Natuurlijke selectie	80% ?
	32. Wereldliefde	(komt niet voor)	Cultuur	0%
	33. Godsliefde	(komt niet voor)	Cultuur	0%

\* Schatting uit tabellen van E.O. Wilson 1975

### 3. Aspecten van liefde bij andere dieren

Tabel 5 geeft een overzicht of er bij zoogdieren equivalenten zijn van de afzonderlijke varianten van liefde en genegenheid. De tabel toont, bij welke groepen zoogdieren dit voorkomt en onder invloed van welk type selectie.

Tabel 6 geeft een overzicht van de hypothetische ouderdom van deze varianten bij levende organismen.

#### 3.1. Vooral biologische evolutie

##### De oudste doelmatigheid en de oudste waarde

Een definitie van levende organismen houdt in dat ze groeien en zich voortplanten. Door natuurlijke selectie worden die eigenschappen

bewaard die het overleven en voortplanten van een individu en zijn verwanten bevorderen. Dat geldt voor alle organismen, inclusief planten, bacteriën en virussen. Dingen of gedragingen die bijdragen aan overleven en voortplanten, zijn doelmatig of waardevol. Daarvoor kan men de metafoor 'liefde voor het leven' gebruiken. Bij 'liefde voor het leven' denken we meestal aan gedrag, maar voor planten, bacteriën en virussen is behoud van het leven eerder biochemie dan gedrag. Het onderscheid tussen voordelige en nadelige stimuli is een oud en abstract onderscheid (hoofdstuk 3.1.). Een belangrijke categorie voordelige stimuli zijn stimuli gekoppeld aan voedsel. De eerste organismen namen voedsel op doordat voedselmoleculen bonden aan receptoren aan hun buitenkant: voedselopname was aanvankelijk biochemie en geen gedrag.

Tabel 6. Inschatting van de ouderdom van varianten van liefde in de evolutie van de mens, geordend naar ouderdom. Om het verband met eerdere tabellen te behouden heb ik de nummering van de categorieën en variaties uit eerdere tabellen behouden. Dit gaat uitsluitend over de evolutielijn van de mens; in andere lijnen is bijvoorbeeld leven in groepen en monogamie veel ouder. De witte velden in de rechter kolom verwijzen naar processen met vooral erfelijke invloed (biologische evolutie), terwijl de grijze velden verwijzen naar processen met vooral culturele invloed.

Categorie	Variatie	Geschatte ouderdom (jaar)	Proces
6. Overig	24. Liefde voor zichzelf	3.950.000.000	Ontstaan van het leven (1)
6. Overig	27. Liefde voor voedsel	2.500.000.000	Positieve en negatieve stimuli (2)
6. Overig	28. Verlangen naar handeling	2.500.000.000	
5. Seks	22. Verlangen naar seks - schoonheid van andere sekse	2.000.000.000	Seksuele voortplanting (3)
6. Overig	26. Liefde voor kennis	700.000.000	Eerste leren (4)
6. Overig	31. Liefde voor eigen gebied	680.000.000	Territorium (5)
1. Verwantenliefde	1. Moederliefde	220.000.000	Eerste zoogdieren (6)
2. Romantische liefde	8. Polygynie	52.000.000	Groepen primaten (7)
2. Romantische liefde	10. Polygynandrie	52.000.000	
3. Niet-verwant persoon	13. Vriendschap	52.000.000	
3. Niet-verwant persoon	14. Samenwerken	52.000.000	
3. Niet-verwant persoon	16. Liefde van de leider	52.000.000	
3. Niet-verwant persoon	17. Liefde voor de leider	52.000.000	
3. Niet-verwant persoon	18. Liefde voor groepsleden	52.000.000	
1. Verwantenliefde	4. Broeder/zusterliefde	52.000.000	
3. Niet-verwant persoon	19. Voorkeur voor vreemden	30.000.000	Verspreiding apen (8)
1. Verwantenliefde	2. Vaderliefde	2.000.000	Monogamie mens (9)
2. Romantische liefde	5. Romantisch verlangen	2.000.000	
2. Romantische liefde	6. Romantische passie	2.000.000	
2. Romantische liefde	7. Volgroeide liefde	2.000.000	
6. Overig	25. Verlangen naar schoonheid	130.000	Eerste lichaamsversiering (10)
6. Overig	33. Liefde voor goden	80.000	Eerste religie (11)
6. Overig	25. Verlangen naar schoonheid	35.000	Grotgravures en -schilderingen (12)
6. Overig	25. Verlangen naar schoonheid	33.000	Venusbeeldjes (13)
4. Dieren	21. Dierenliefde	30.000	Eerste gedomesticeerde dieren (14)
1. Verwantenliefde	3. Liefde voor ouders	3.400	Mozes (Tien Geboden) (15)
3. Niet-verwant persoon	19. Gastvrijheid (filoxenia)	2.800	Grieks voorschrift (16)
6. Overig	32. Wereldliefde	2.440	Boeddha (17)
6. Overig	29. Vredelievend	2.400	Grieks (Eirene), Pax Romana (18)
3. Niet-verwant persoon	20. Platonische liefde	2.380	Plato (19)
6. Overig	26. Waarheidsliefde	2.330	Aristoteles (20)
3. Niet-verwant persoon	15. Naastenliefde	1.950	Jezus Christus (21)

(1) Tashiro en Komiya 2017, (2) Pfeffer 1888, (3) Logsdon 2008, (4) Corning en Von Burg 1975, (5) Howard 1920, Ardrey 1966, (6) Meredith e.a. 2011, (7) Shultz e.a. 2011, (8) Pusey en Packer 1987, (9) Fraley e.a. 2005, (10) Vanhaeren e.a. 2006, (11) Solecki 1975, (12) Valladas e.a. 2001, (13) Conard 2009, (14) Parker 2012, (15) Dever 2002, (16) Illias en Odyssee, (17) Rawlinson 1950, (18) Parchami 2009. (19) Plato 385 BCE, (20) Aristoteles BCE, (21) Levine e.a. 2006.

Organismen die dankzij hun moleculen meer en beter voedsel opnamen, kregen de meeste nakomelingen en wonnen in de concurrentiestrijd. In de evolutie van het leven ontstond hier voor het eerst doelmatigheid (hoofdstuk 10.2.) en 'waarde' van moleculen.

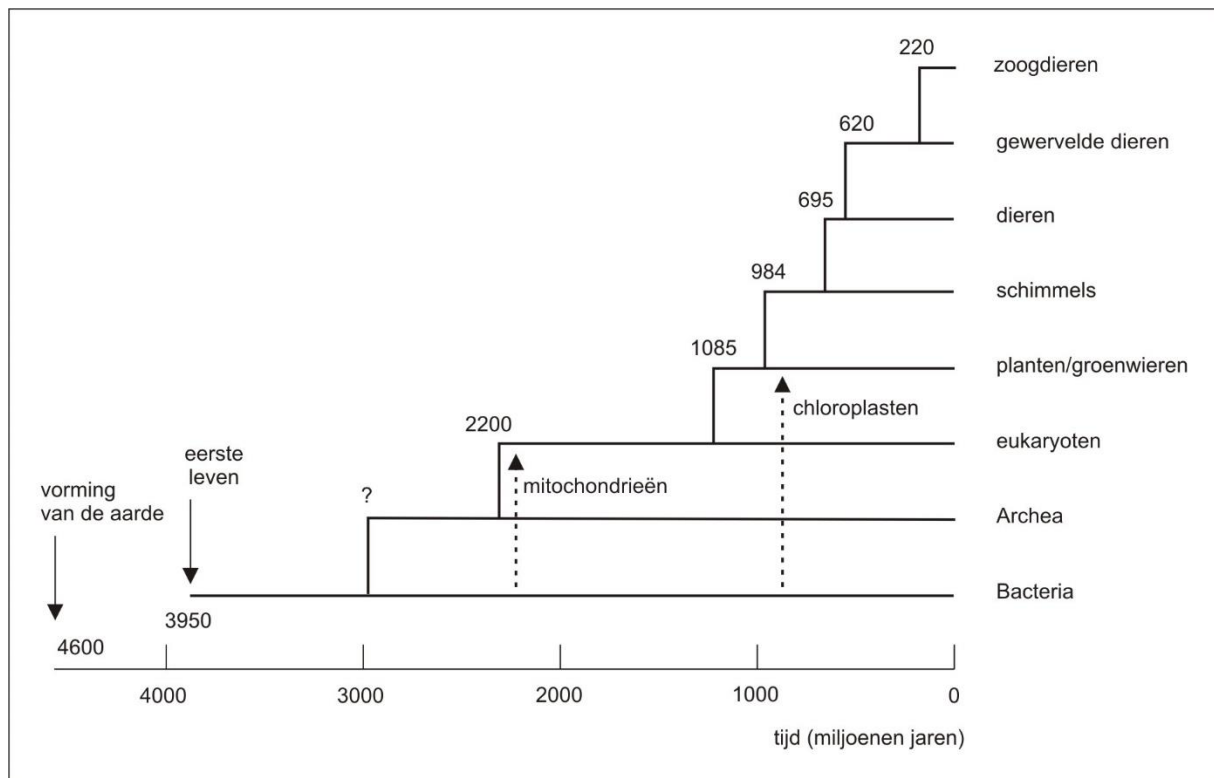
Bij mensen noemt Freud (1920) de liefde voor het leven 'levensdrift' (*Lebenstrieb*), '*pleasure principle*', '*Eros*'<sup>9</sup>. In die betekenis is 'liefde voor zichzelf' zo oud als levende organismen. Dat schat men op 3,95 Gya, (*gigayears ago*,

miljarden jaar geleden, Tashiro en Komiya 2017). In deze betekenis is 'liefde voor zichzelf' een algemeen levensprincipe, en dus veel breder dan narcisme.

#### Waarde: doelgericht gedrag

'Waarde' is een complex begrip (Köhler 1938). Na de *Tractatus* was Wittgenstein in twee grote problemen geïnteresseerd: de zin van het leven (*the meaning of life*) en de aard van waarde (*the nature of value*, Janik en Toulmin 1973). Het postume werk '*Vermischte Bemerkungen*' (Wittgenstein 1978) is in Engelse vertaling uitgegeven met de titel '*Culture and value*' (Wittgenstein 1980).

<sup>9</sup> De tegenhanger van levensdrift is 'doodsdrift' (Freud 1920). Bij dieren is geen doodsdrijf gevonden en dat zou strijdig zijn met de evolutieleer (Darwin 1859).



Figuur 1. Extreem vereenvoudigde stamboom van alle levende organismen. Meer uitgebreide bomen kan men vinden bij Pennisi (2003) en Keeling e.a. (2005). De tijdschaal van de afsplitsingen is gebaseerd op Douzery e.a. (2004) en Hedges e.a. (2004).

Het begrip 'waarde' verwijst naar:

- economische waarde (van goederen of diensten),
- morele waarde (normen en waarden).

Volgens mij is een analyse van stimuli die voordelig of nadelig zijn voor overleven en voortplanten, het begin om de 'aard van waarde' voor levende organismen te begrijpen. Dat is de biologische oorsprong van de waarde van dingen of handelingen (hoofdstuk 10.2., Köhler 1938). Het kan pas vastgesteld worden dat organismen stimuli 'waarderen', als die dieren zich van of naar die stimuli kunnen bewegen. We zeggen dat een organisme een stimulus waardeert als hij zich systematisch naar die stimulus toe of van die stimulus weg beweegt; dat kan men experimenteel vaststellen. Sommige bacteriën of eencellige organismen bewegen zich gericht bijvoorbeeld in een concentratiegradiënt van stoffen (Pfeffer 1888, Mesibov e.a. 1973), op licht, of op de zwaartekracht. Dat noemt men taxis. Het is aangetoond dat dit erfelijk is (Qi en Adler 1989, Croxen e.a. 2006). Dit was het allereerste begin van doelgericht gedrag<sup>10</sup>, maar dit was

nog automatisch gedrag. Gezien de stamboom van levende organismen (figuur 1) speculeer ik dat bacteriën met taxis al 2,5 Gya leefden. Zo oud is dan doelgericht gedrag van levende organismen.

### Seks en voortplanting

De oudste vorm van voortplanting is dat een organisme zich in tweeën deelt (klonen, Maynard Smith e.a. 1993). Bij sommige dieren komt nog asexuele voortplanting voor, en ook de vorming van een eeneiige tweeling bij de mens is asexuele voortplanting. Het splitsen van een organisme was oorspronkelijk een omkeerbaar proces: het samensmelten van twee organismen is het omgekeerde van asexuele voortplanting. Zo'n samensmelting was het begin van seksuele voortplanting. Seksuele voortplanting is waarschijnlijk bij de eerste eukaryotische cellen ontstaan (Speijer e.a. 2015). Seksuele voortplanting is ongeveer 2 miljard jaar oud (Knoll e.a. 2006, Logsdon 2008). De voordelen van seksuele voortplanting zijn dat door seksuele voortplanting extra variatie ontstaat, en dat gunstige mutaties die in verschillende lijnen ontstaan zijn, in één genoom bij elkaar gesprokkeld kunnen worden (door natuurlijke selectie). Algemeen neemt men aan dat bij de eerste seksuele voortplan-

<sup>10</sup> In hoofdstuk 10.2. licht ik toe dat dit preciezer 'goal-oriented' gedrag genoemd kan worden.

ting de geslachtscellen dezelfde vorm hadden (isogamie). Alleen cellen die voldoende gelijkwaardig zijn, konden versmelten. Dit is het eerste begin van soortonderscheid: dat is 'liefde voor soortgenoten'.

Later ontstonden er meercellige organismen met gedifferentieerde organen en ook het onderscheid tussen geslachtscellen (de kiemlijn) en lichaamscellen. Er ontstonden organismen met geslachtscellen van verschillende grootte (anisogamie, Schärer e.a. 2012):

1. met vrij weinig, grote, meestal onbeweeglijke geslachtscellen (eieren),
2. of met zeer veel, kleine, beweeglijke geslachtscellen (sperma of pollen).

Dat is het onderscheid tussen mannelijke en vrouwelijke individuen. Bij sommige diersoorten komt seksuele voortplanting voor zonder speciaal contact tussen afzonderlijke mannetjes en vrouwtjes, zoals bij het kuitschieten van vissen. Later selecteerden mannetjes en vrouwtjes één speciale sekspartner, maar was er nog bevruchting buiten het lichaam. In dit stadium moesten individuen soortgenoten van hetzelfde en het andere geslacht onderscheiden. Dat is 'liefde voor soortgenoten van het andere geslacht'. Een verdere stap was interne bevruchting, waarbij één mannetje in fysiek contact kwam met één vrouwtje (paring). Bij sommige soorten is de paring het enige fysieke contact tussen het mannetje en het vrouwtje. Bij sommige soorten zijn de paringen snel en achteloos, en bij andere soorten langdurig.

### Leren

Leren is een verandering in een organisme op basis van externe stimuli. Na blootstelling aan een stimulus is het zenuwstelsel van dat individu veranderd; en na herhaalde blootstelling kan de 'kennis' van een stimulus voor langere tijd vastgelegd zijn: het organisme heeft geleerd. Men kan aantonen dat een organisme geleerd heeft doordat het gedrag veranderd is (hoofdstuk 3.2.). Het is de vraag of leren mogelijk is bij bacteriën of eencellige organismen, dus bij organismen zonder zenuwstelsel (Corning en Von Burg 1975, Applewhite 1975). Als men eencellige organismen herhaaldelijk een stimulus toedient, waarop ze de eerste keer duidelijk reageren, dan wordt de reactie op latere stimuli steeds minder; dit noemt men habituatie; het is de vraag of dit 'echt leren' is, als men überhaupt 'echt leren' kan omschrijven (Corning en Von Burg 1975). De onderzoekers zijn het er wel over eens dat andere vormen van leren bij meercellige dieren voorkomen, maar niet bij bacteriën of eencellige organismen. Associatief leren vormt de basis van het kennen van de eigen leefruimte, het herkennen van nakomelingen, verwanten en groepsgeno-

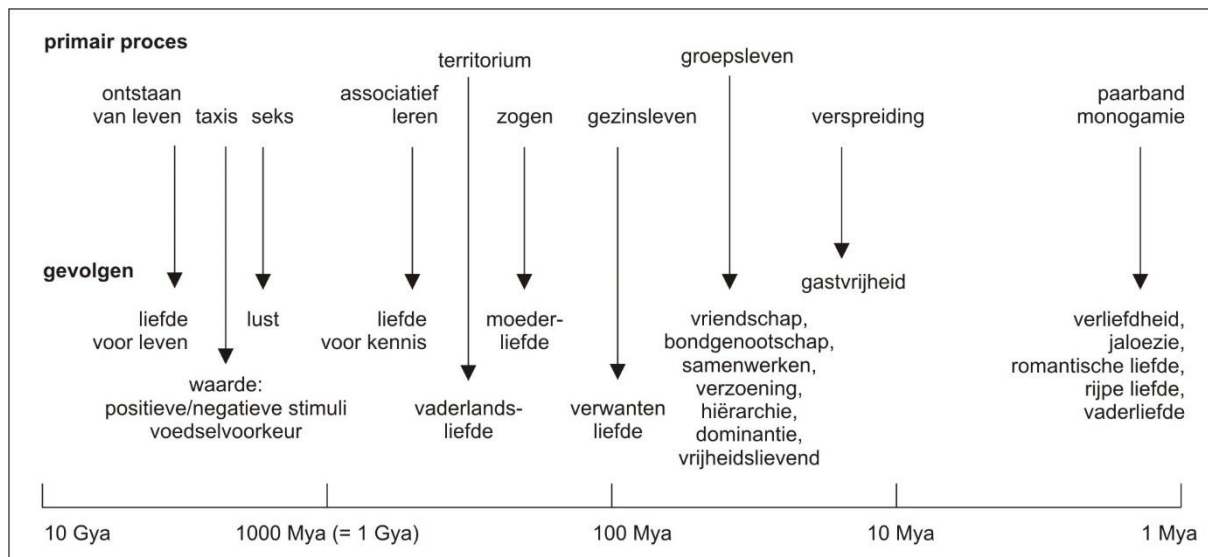
ten. Leren speelt een rol bij het onderkennen van goed voedsel en de natuurlijke vijanden (hoofdstuk 3.2.). Het kan niet uitgesloten worden dat ook eencellige organismen associatief leren vertoonden, maar ik speculeer nu dat het eerste associatief leren kon ontstaan, toen er dieren met een zenuwstelsel waren, dus ongeveer 700 Mya (*megayears ago*, miljoenen jaar geleden, figuur 2, Douzery e.a. 2004).

### Territorium - vaderlandsliefde

Veel dieren hebben een eigen woonplaats, waar ze soortgenoten van hetzelfde geslacht weggagen. Veel dieren hebben daarmee een territorium (Howard 1920), want "*Een territorium is ieder verdedigd gebied.*" (Noble 1939). Soms is de territoriumhouder één individu, soms een paartje en soms een kleinere of grotere groep dieren van één soort. Dieren markeren hun territorium en verdedigen het. Niet alle dieren hebben een territorium; naast dieren die op één plaats blijven, zijn er dieren die (alleen of als groep) over een groter gebied zwerven. Dat geldt bijvoorbeeld voor walvissen, bizons, gnoes, zebra's en gorilla's. Het verdedigen van een territorium is equivalent aan het verdedigen van een vaderland. Het hebben van een territorium is karakteristiek voor dieren (Ardrey 1966), al kan niet uitgesloten worden dat ook eencellige organismen territoriaal gedrag vertoonden. Een dier kan pas zijn woonplaats verdedigen, als hij geleerd heeft zijn woonplaats te herkennen. Dit veronderstelt dus dat de dieren leren. Ik speculeer dat het eerste territoriaal gedrag kort na het ontstaan van leren ontstaan is. Ik speculeer dat territoriaal gedrag (vaderlandsliefde) zo'n 680 Mya ontstaan is (figuur 2, Douzery e.a. 2004).

### Moederzorg

Er zijn verschillen tussen soorten dieren: verzorgt de moeder of de vader of beiden het nageslacht. Bij alle groepen gewervelde dieren komen soorten met broedzorg voor. Bij veel vogelsoorten dragen de vader en de moeder bij aan de broedzorg. Bij alle zoogdieren zogen de moeders hun pasgeboren jongen, anders zouden deze jongen sterven; bij hen is moederzorg verplicht. In de evolutielijn van de mens is moederzorg daarmee veel ouder dan de mens, en minstens 220 miljoen jaar oud (figuur 2), al is het aannemelijk dat ook de reptielen die de voorouders van de zoogdieren waren, moederzorg vertoonden. Ook bij insecten, spinnen en vissen komt moeder- en vaderzorg voor. Er was ongetwijfeld al moederzorg en -liefde voordat er zoogdieren waren. Het ligt voor de hand dat borstvoeding bij zoogdiermoeders vergelijkbare hormonale en hersenreacties heeft bij moeder en kind als bij



Figuur 2. Schema voor het verband tussen primaire processen bij dieren en de gevolgen daarvan voor gedragingen en voorkeuren van dieren en mensen (1 Mya = een miljoen jaar geleden; 1 Gya = 1 miljard jaar geleden)

de mens. Ook bij dieren ontwikkelt zich een speciale band tussen de moeder en haar nakomelingen, die gelijkgesteld wordt met moeder/kind-hechting (*attachment*) bij mensen. Het is goed mogelijk dat alle latere, positief sociale relaties daarvan neurale en hormonale afgeleide.

#### Bevoordelen van verwanten

Verwante dieren bevoordelen elkaar vaak selectief; dat is conform de theorie van verwantenselectie. Bevoordelen van verwanten veronderstelt wel (1) een verwanten-herkenningsysteem (*kin recognition system*) zodat dieren hun verwanten leren herkennen en (2) dat verwante dieren bij elkaar leven. Bij apengroepen is aan beide voorwaarden voldaan: daar wordt standaard waargenomen dat verwanten elkaar bevoordelen (nepotisme). We kunnen alleen speculeren wanneer liefde voor verwanten ontstond. Dit moet veel jonger zijn dan moederliefde, en ouder dan liefde voor groepsleden. Daarom schat ik dit op 100 Mya.

#### Groepsleven: bevoordelen van verwanten en bekenden

Het leven in groepen biedt waarschijnlijk evolutionaire voordelen voor sommige dieren, hoewel niet duidelijk is welke voordelen en in welke situaties (hoofdstuk 5.1.). Als dieren in groepen leven, zijn verschillende interacties tussen individuen mogelijk (hoofdstuk 4.3.). Primaten zijn **hiërarchische dieren**. Vaak zijn er afzonderlijke hiërarchieën voor de mannetjes en de vrouwtjes. Er zijn karakteristieke gedragingen tussen dominante en onderge-

schikte apen: apen hoog in de hiërarchie worden veel gevlooid, en worden met onderdanig gedrag benaderd.

In allerlei apengroepen zijn er individuen die speciale **positieve onderlinge relaties** hebben: vriendschappen, bondgenootschappen of sekskoppels.

In verscheidene situaties kunnen dieren die **samenwerken**, doelen bereiken, die afzonderlijke individuen niet hadden kunnen bereiken. Groepsleden die verder geen verwantschapsrelatie hebben, kunnen samenwerken bij de jacht, bij de verdediging, of bij het verwerven van een machtspositie.

In de stamboom van primaten is er sinds 52 miljoen jaar sprake van stabiele groepen (Shultz e.a. 2011). Daarom neem ik aan dat allerlei gedragingen die karakteristiek zijn voor dieren in groepsverband, in de lijn van primaten sinds 52 Mya ontstaan zijn (figuur 2).

#### Ook bevoordelen van vreemden

Er is een grotere kans dat mensen en dieren hun verwanten en nakomelingen helpen dan vreemden; dat is conform de theorie van verwantenselectie. In het algemeen zijn dieren of mensen argwanend of vijandig naar binnendringers in hun territorium. Of een niet-verwant individu een concurrent is, hangt ook van het geslacht af. Bij groepsdieren is het gebruikelijk dat de jonge mannetjes of de jonge vrouwtjes bij het bereiken van de geslachtsrijpheid de groep verlaten (*dispersal*, Greenwood 1980). Dit vermindert de kans op inteelt (Moore en Ali 1984). De nieuwkomer is dan een vreemdeling in de groep. Bij makaken verlaten de jonge

mannetjes de groep, maar bij bonobo's, chimpansees, gorilla's en mantelbavianen de vrouwtjes. Deze vrouwtjes proberen zich bij andere groepen aan te sluiten. In dergelijke groepen is het in vooral het biologische belang van de mannetjes dat er vruchtbare vrouwtjes bij komen. De mannetjes van de nieuwe groep zijn speciaal gastvrij voor nieuwe vrouwtjes in hun vruchtbare periode. Het biologisch belang van de groepsvrouwtjes is complexer bij de komst van een nieuw vrouwtje: de nieuwgekomen vrouwtjes zijn concurrenten voor de aanwezig vrouwtjes, maar door de nieuwgekomen vrouwtjes kan de eigen groep groter, machtiger, en dus veiliger worden. Bij deze groepen gedragen de mannetjes zich anders tegenover binnenkomende vreemde mannetjes: die worden aangevallen.

### De paarband – monogamie

In allerlei diergroepen komen monogame soorten voor (Fraleley e.a. 2005). We noemen een soort monogaam als de meeste mannetjes en vrouwtjes vooral met één individu copuleren, en naar soortgenoten demonstreren dat ze een paar vormen. Bij monogame soorten is er sprake van een speciale paarband. Fisher (1995) meende dat verliefdheid (*romantic love*) onderdeel is van hetzelfde neuraal en hormonaal systeem bij monogame vogels en zoogdieren. In de evolutielijn van de primaten is monogamie betrekkelijk zeldzaam. Bij de grote mensapen is alleen de mens monogaam met lichamelijke en psychische aanpassingen aan monogamie (hoofdstuk 5.1.). Gezien de stamboom van mensapen, speculeer ik dat de paarband en daarmee monogamie bij mensen zo'n 2 Mya ontstaan is (figuur 2, Fraley e.a. 2005). Bij verscheidene apensoorten verdedigden mannetjes jonge dieren die hun nakomelingen konden zijn, maar pas met het ontstaan van een paarband kon systematische vaderzorg en vaderliefde ontstaan (Fraleley e.a. 2005).

Monogamie is vele malen in de evolutie ontstaan: telkens wanneer een samenwerkend ouderpaar de competitie met alleenstaande moeders (of vaders) kon winnen. Bij gibbons is monogamie vermoedelijk zo'n 10 miljoen jaar oud. Veel vogelsoorten zijn monogaam; bij hen is monogamie wellicht meer dan 65 miljoen jaar oud (vergelijk Clayton e.a. 2009). Bij sommige soorten blijven het mannetje en vrouwtje levenslang, dag en nacht in elkaars nabijheid, zoals bij zwanen, ganzen, dwergpapegaaien en eksters. Bij allerlei monogame vogelsoorten komen minder ruzie tussen echtparen, minder overspel en minder echtscheidingen voor dan bij de mens; bij deze vogels is liefde verder geëvolueerd dan bij de

mens. Sommigen zijn terughoudend om het woord 'liefde' te gebruiken voor andere diersoorten dan de mens, maar Brehm (1861) zei: "een echt trouw huwelijk vind je alleen bij de vogels." Konrad Lorenz (1963) spreekt expliciet over verliefdheid en liefde bij grauwe ganzen, een diersoort met opvallend monogaam gedrag (hoofdstuk 5.1.). Het is misplaatst menselijk chauvinisme om bij de mens wel van liefde te spreken, en niet bij het meer liefdevolle gedrag van verscheidene vogelsoorten.

### Aseksuele dieren

Voortplanting is belangrijk in biologische evolutie, en seks is voor de meeste dieren noodzakelijk voor voortplanting. Daarom is het waarschijnlijk dat seks bij dieren een product van natuurlijke selectie is. Toch komen ook equivalenten van niet-seksuele liefde voor bij dieren, waarbij volwassen dieren van verschillend geslacht positief met elkaar omgaan maar geen seks hebben. Er zijn verschillende varianten.

Een roedel wolven bestaat uit een dominant paar dat zich voortplant, en hun nakomelingen. Bij volwassen nakomelingen is de voortplanting onderdrukt (Asa en Valdespino 1998). Een andere variant zien we bij de naakte molrat (Faulkes en Bennett 2001). Bij deze diersoort is er fertiliteit/steriliteits-differentiatie zoals bij de sociale insecten. Bij de naakte molrat is er een koningin, die paart met een of twee mannetjes. In een kolonie van deze dieren krijgt alleen de koningin nakomelingen. Bestanddelen van de urine van de koningin remmen de seksuele ontwikkeling van mannetjes en vrouwtjes. Als de koningin overlijdt, groeit een ander vrouwtje snel uit tot de nieuwe koningin. In beide voorbeelden leven de dieren samen met hun verwanten en helpen ze deze verwanten. Dat zij (tijdelijk) afzien van voortplanting kan een product van verwantenselectie zijn.

### Schoonheid

Bij de keuze van een partner (seksuele selectie) worden mensen en dieren aangetrokken door geuren, visuele beelden of geluiden. Dieren en mensen kiezen 'aantrekkelijke' partners. Het uiterlijk is een teken van gezondheid en vitaliteit, waarmee niet eenvoudig gesjoemeld kan worden: het is grotendeels een 'eerlijk signaal'. Het uiterlijk speelt bij veel soorten een rol in de seksuele selectie. Het meest indrukwekkende voorbeeld hiervan is wel de staart van de mannetjespauw. In het baltsritueel van verscheidene paradijsvogels duiken plots verrassende visuele stimuli op. Er is één voorbeeld van dieren die iets moois maken: preeelvogels. De mannetjes van alle preeelvogels

maken een speciale baltsplaats (prieel) waarmee ze de vrouwtjes aantrekken. Er zijn verschillende prieelvogels: (1) soorten met kleurige veren maken een bescheiden prieel, en (2) soorten met weinig opvallende veren voegen zoveel mogelijk felle kleuren aan hun prieel toe: bloemen, bessen of afval van de mens. Ook geluiden spelen een rol. Mannetjes zangvogels produceren ingewikkelde deuntjes. Dat is een goede investering: ingewikkelde liedjes trekken vrouwtjes aan.

### 3.2. Vooral culturele evolutie

Na het ontstaan van taal zo'n 400 kya (*kilo-years ago*, duizenden jaren geleden, hoofdstuk 7.2.) kwamen er bij de mensheid veel culturele varianten van keuzes voor abstracties en objecten voor. De datering van deze varianten is lastiger, en sommige varianten betreffen eerder een cultureel ideaal dan gerealiseerde gedragskeuzes.

#### Lichaamsversiering

Het kiezen van soortgenoten of objecten op basis van schoonheid heeft diepe biologische wortels. Maar sinds mensen de mogelijkheid hebben om zichzelf en hun omgeving mooier te maken, doen ze dat op grote schaal. Het uiterlijk van een vrouw is een speciaal gewaardeerde stimulus voor mannen: het is geen toeval dat veel mannelijke kunstenaars een voorkeur hebben voor het vrouwelijk naakt, en wel vooral van jonge vrouwen.

De oudste sieraden die archeologen gevonden hebben, zijn schelpen van een schelpenketting van 130 kya (figuur 3, Vanhaeren e.a. 2006). Dit is lichaamsversiering die bewaard bleef; wellicht waren mensen al eerder aan het experimenteren met lichaamsversiering, -beschildering en tatoeage.

#### Liefde voor voorouders en goden

De verering van goden is vermoedelijk voortgekomen is uit verering van voorouders (hoofdstuk 8.2.). Hoe oud een geloof in een leven na de dood en het voortbestaan van voorouders en goden is, is niet betrouwbaar te achterhalen uit archeologische vondsten, want geloof fossiliseert niet.

- Het oudst bekende graf dat met bloemen versierd is, is gevonden in Shanidar (Irak) van 60 – 80 kya; dit betrof een Neanderthaler (Solecki 1975).
- Beroemd zijn de zogenaamde Venusbeeldjes: beeldjes van 11 – 35 kya uit Europa en Siberië van naakte vrouwen. Zijn deze beeldjes religieus, voor vruchtbaarheidsrituelen of erotische kunst (Nelson 2008, Cullotta 2009)?

- In het huidige Turkije (Göbekli Tepe) zijn grote stenen (megalieten) in een cirkel ontdekt van 11 kya. De onderzoekers menen dat dit een religieus centrum is (Curry 2008), maar uit stenen alleen kan men niet afleiden waarvoor een gebouw gebruikt werd.
- De oudste onmiskenbare verwijzing naar religie zijn teksten uit Mesopotamië en Egypte van 5 kya.

Omdat minstens enige religieuze uitingen voorkomen bij nagenoeg alle volken (hoofdstuk 8.2.), vermoed ik dat er al enige liefde voor voorouders en goden was (wat volgens mij hetzelfde is), voordat de lijnen van volken uiteen gingen. Voorlopig denk ik dat er minstens 80.000 jaar religie was, maar wellicht al veel eerder (figuur 3).

#### Kunst: schilderijen en beeldjes

Alleen menselijke producten die niet of nauwelijks vergaan, zijn bewaard gebleven. Dat zijn objecten in steen. Het is aannemelijk dat de mensen ook artefacten maakten van materiaal, zoals hout, bot of ivoor, dat gemakkelijker te bewerken was, maar ook vergankelijker.

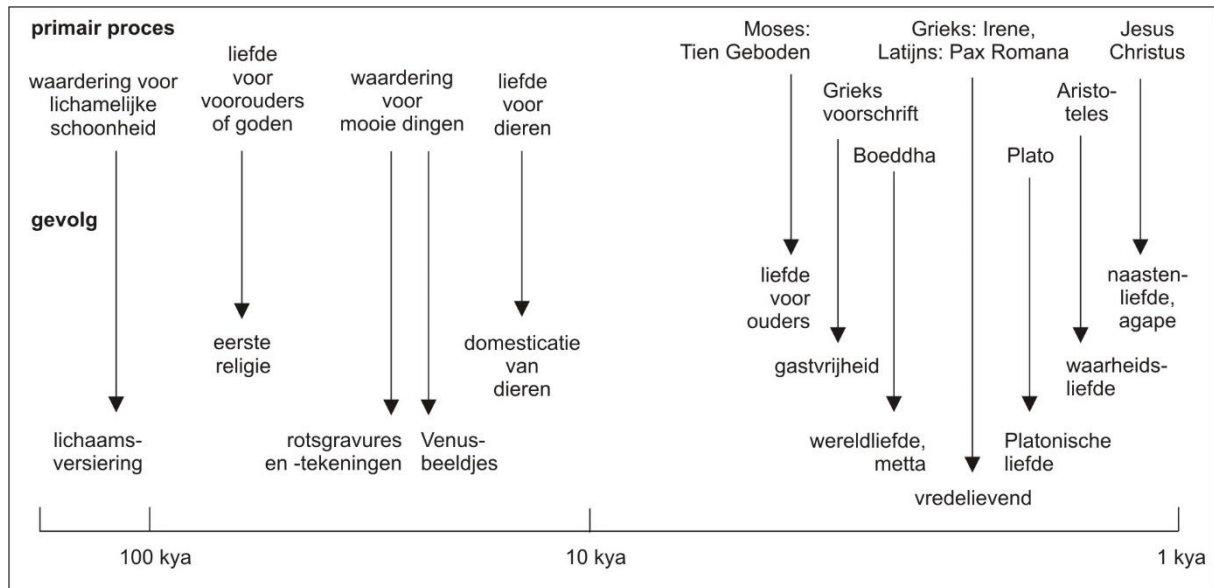
**Rotsgravures en -schilderingen.** Rotsgravures zijn beter bewaard gebleven dan rotsschilderingen. Er zijn in Australië rotsgravures gevonden die gedateerd zijn op 40 kya (figuur 3, Bednarik 1994, 2002). De oudste, wetenschappelijke geaccepteerde, rotsschilderingen zijn gevonden in de Chauvet grot (Frankrijk) en ze zijn van ongeveer 33 kya (Valladas e.a. 2001, Sadier e.a. 2012).

**Venusbeeldjes.** Er zijn verscheidene stenen prehistorische beeldjes van naakte vrouwen gevonden; deze werden 'Venusbeeldjes' genoemd. Het oudste, wetenschappelijke geaccepteerde, Venusbeeldje is gevonden in de Hohle Fels grot in Duitsland, en het is minstens 35 kya (Conard 2009). Er zijn wel oudere, speciaal gevormde stenen gevonden, maar het is onzeker of deze door de mens bewerkt zijn.

#### Gedomesticeerde dieren

De enige diersoorten die andere dieren houden, zijn mieren en mensen. Er zijn aanwijzingen dat mensen ongeveer 30 kya voor het eerst dieren domesticeerden (figuur 3, Parker 2012). Er zijn verscheidene redenen dat mensen dieren domesticeerden:

- voedsel, zoals vlees, melk en eieren: runderen, schapen, geiten, varkens, kippen,
- gebruiksvoorwerpen (wol): schapen, lama's,
- transport en lastdier: paarden, kamelen, buffels, olifanten,
- trekdier: paarden, buffels, honden,
- verdediging of alarmering: honden, ganzen,



Figuur 3. Schema voor het verband tussen primaire processen bij mensen en de culturele gevolgen daarvan voor voorkeuren van mensen (1 kya = duizend jaar geleden)

- bestrijding van ongedierte: katten en geko's,
- oorlogvoering: paarden, olifanten,
- plezier: katten, zangvogels, siervogels.

Als mensen enige tijd met afzonderlijke dieren optrekken, en als die dieren positief reageren op de mensen, ontstaat er gemakkelijk een band tussen mens en dier.

### Liefde voor ouders

In de Tien Geboden van de Tenach is het 5e gebod "Eert uw vader en uw moeder". Dit wordt toegeschreven aan Mozes die ongeveer 1.250 BCE leefde (figuur 3). Ook Confucius (551 - 479 BCE) benadrukte dat kinderen respect voor hun ouders moeten hebben. De spiegelvariant "Eert uw kinderen" komt niet voor, doordat de Tien Geboden en de leer van Confucius door volwassenen geschreven zijn. Bovendien zou deze spiegelvariant een lastig gebod zijn in een tijd/cultuur waarin het doden van ongelegen of ongezonde baby's normale praktijk was.

### Gastvrijheid

De houding tegenover vreemden is altijd dubbelhartig geweest. Zwervers en landlopers kunnen een bedreiging voor een dorp of boerderij vormen. Maar migranten kunnen ook een welkome aanvulling voor dorpen of boerderijen zijn. Ook in apengemeenschappen is er migratie van jong-volwassen individuen. In het klassieke Griekenland was gastvrijheid voor vreemdelingen die daarom vroegen, een zwaarwegend gebod. Daarvan zien we in de Odyssee veel voorbeelden; dit is ongeveer 800

BCE beschreven (figuur 3). Ook bij verscheidene andere volken is gastvrijheid de culturele norm.

### Wereldliefde - Boeddhisme

Siddhārtha Gautama is vermoedelijk tussen 486 en 483 BCE geboren in een koninklijke Hindoe-familie in Nepal. Toen hij 29 jaar was, ging hij manieren zoeken om lijden, ziekte en dood te overwinnen; aanvankelijk zocht hij dat in ascese, daarna in vasten en zelfkastijding, en later in meditatie. Toen hij 35 jaar was, rond 450 BCE, had hij na 49 dagen mediteren 'verlichting' bereikt; daarna noemde men hem de Boeddha (de Verlichte). Vervolgens is hij zijn leer gaan prediken in de Ganges-vlakte. Volgens het Boeddhisme kan men door meditatie de 'vier verheven toestanden van de geest' bereiken.

De eerste verheven toestand van de geest is *metta* of liefde voor alle wezens (met de wens "Moge alle wezens gelukkig en veilig zijn."). Dit is liefde zonder aanhankelijkheid (*upādāna*).

### Vrede

Vrede is voor velen een ideale toestand. Het is in ieder geval een toestand dat er geen levens en goederen verloren gaan aan strijd en verdediging. Terwijl er tussen buurvölker gemakkelijk onenigheid en strijd uitbreekt, hoopt men op onvoorwaardelijk goede betrekkingen met de burens, zonder angst voor invallende volken.



**Waarom zou je het woord 'liefde' willen gebruiken?**

Begrippen in formele wetenschappen kunnen gedefinieerd worden. Maar men kan geen overeenstemming bereiken over de begrippen in empirische wetenschappen en het dagelijks leven (hoofdstuk 7.1.). Om te beginnen heb ik in de tabellen 1 en 2 opgesomd in welke betekenissen of contexten het woord 'liefde' zoal gebruikt wordt. Omdat de varianten van liefde, zoals getoond in tabel 2, heterogeen zijn, is het niet mogelijk om één definitie voor 'liefde' te formuleren die voor alle varianten geldt. Daardoor zijn alle zinnen niet-toetsbaar waarin dit woord gebruikt wordt. Op zich zou dat voldoende reden kunnen zijn om het woord 'liefde' niet meer te gebruiken...

Toch gebruik ik het woord 'liefde' in dit hoofdstuk op veel plaatsen, vaak in samenstellingen zoals 'moederliefde' of 'vaderlandsliefde'. Ik zou wel ingewikkelde gedragsbeschrijvingen kunnen maken voor 'moederliefde' of 'vaderlandsliefde', maar daarmee zou dit hoofdstuk veel lelijker geworden zijn. Door het gebruik van het woord 'liefde' kunnen lezers de indruk krijgen dat 'ik hun taal spreek'.

In dit stuk staan de helderste zinnen die ik over liefde kan formuleren. We moeten accepteren dat 'er geen kruid tegen de liefde gewassen is' (*There ain't no cure for love* Leonard Cohen). Toetsbare zinnen over liefde zijn onmogelijk. Inderdaad: "*Wovon man nicht sprechen kann, darüber muss man dichten.*" (vrij naar Wittgenstein 1922).

Dichters of romanschrijvers schrijven mooier en treffender over liefde dan ik kan.

In een toestand van vrede kunnen alle zwaarden tot ploegijzers worden omgesmeed, waarbij men er gemakshalve van uitgaat dat de overheid 'geen zwaard meer hoeft te dragen'. Men hoeft geen geld meer te verspillen aan een leger of politie. Na een overwinning op de Spartaanse vloot bouwden de Atheners in 375 BCE een tempel voor hun godin van de vrede, Irene. De Griekse Irene en de Romeinse Pax Romana gaan gepaard met veiligheid, welvaart en voorspoed.

**Platonische liefde**

In het Drinkgelag (Symposium) verwoordt Plato (385 BCE) expliciet dat liefde voor waarheid, schoonheid en het goede van een hogere orde is dan het voortbrengen van nageslacht. Ficino (1484) gebruikte als eerste het begrip 'Platonische liefde' voor langdurige wederzijdse genegeheid zonder seks. Er is overeenkomst tussen de ideeën van Plato over liefde, en het begrip 'sublimatie' uit de psychoanalyse (Bergmann 1982). In de terminologie van Freud wordt bij sublimatie de oorspronkelijk seksuele energie afgewend van het seksuele, en gericht op kunst en wetenschap ('schoonheid' en 'waarheid'). Algemeen betekent het begrip 'Platonische liefde' nu langdurige genegeheid tussen twee personen zonder seks.

**Liefde voor wetenschap**

De liefde voor systematische, getoetste kennis (= wetenschap) laat men meestal beginnen bij Aristoteles. Hij was de grondlegger zowel van empirisch getoetste kennis als van de logica.

**Naasteliefde - Christendom**

In het oorspronkelijke Christendom stond naasteliefde (agapè) centraal. Naasteliefde is een Christelijk begrip, zonder Joodse, Griekse of Romeinse wortels: bemin uw naaste als

uzelf. Naasteliefde gaat uit van de behoefte van de andere, is onzelfzuchtig en hoeft niet beantwoord te worden. Volgens het evangelie van Johannes (3:16) en de brief van Paulus (55 CE) aan de Romeinen (5:8) is agapè een geschenk van God aan de mensen met de bedoeling dat mensen dit doorgeven aan andere mensen.

Het oorspronkelijke Christendom was een pacifistische religie. "*Daarop zei Jezus tegen hem: 'Steek je zwaard terug op zijn plaats. Want wie naar het zwaard grijpt, zal door het zwaard omkomen.'*" (Matteüs 26, vers 52). En: "*Slaat iemand u op de wang, keer hem ook de andere toe*" (Lukas 6:29).

**4. Besluit****Diepe biologische wortels van Liefde**

Figuur 2 geeft een beeld van de hypothetische diepe biologische wortels van sommige gedragingen en gedragskeuzes van mensen. Omdat het verbreiden van de eigen allelen de basis is van biologische evolutie, is overleven (meestal) belangrijk voor levende organismen. Men spreekt wel van een 'overlevingsdrang' of 'levensdrift' (Freud 1920). Het overleven van organismen wordt bevorderd door het naderen van stimuli die de kans op overleven vergroten, en het mijden van stimuli die de kans op overleven verminderen. Volgens mij is dat het oudste (meest primitieve) begin van 'waarde'. Ongeveer 2 Gya begonnen organismen zich seksueel voort te planten. Dit is het begin van seksuele lust of libido, al was dit in eerste instantie vooral biochemie zonder beleving (neemt men aan). Bij de eerste seksuele voortplanting was er het anoniem verspreiden van zaad- en eicellen. Later selecteerden mannetjes en vrouwtjes één speciale seks-partner, maar was er nog bevruchting buiten

het lichaam. Weer later kwam er bij dieren seksuele voortplanting met interne bevruchting. Dat veronderstelt dat dieren een onderscheid maken tussen soortgenoten en niet-soortgenoten, en een voorkeur hebben voor soortgenoten van het andere geslacht.

Leren is het koppelen van concepten in het zenuwstelsel. Leren is betrouwbaar bij dieren aangetoond. Leerinhoud wordt bij mensen met de mentale term 'kennis' benoemd. Daarom denk ik dat 'liefde voor kennis' minstens zo oud is als dieren.

Veel dieren hebben een territorium voor de voedselvoorziening, en zij verdedigen dit territorium. Dat is het begin van liefde voor het eigen gebied, mensen die in staten leven, noemen dit 'vaderlandsliefde'.

Bij zoogdieren is moederzorg noodzakelijk voor het overleven van de nakomelingen. Daarom concludeer ik dat in de evolutielijn van de mens moederliefde minstens zo oud is als zoogdieren, dus zo'n 220 Mya.

De voorouders van de mens leefden in groepen. Groepsleven veronderstelt positief gedrag t.o.v. groepsgenoten, en vaak negatief gedrag t.o.v. leden van andere groepen. Dit is de basis van broeder/zusterliefde, vriendschap, bondgenootschap en machtsrelaties. In de lijn van de primaten is dit zo'n 52 Mya.

Bij veel diersoorten die in groepsverband leven, migreren de jongvolwassen mannetjes of vrouwtjes naar andere groepen. Dat is alleen effectief als die andere groepen nieuwkomers opnemen. Dit is het begin van gastvrijheid voor vreemden.

Zoogdieren leven in allerlei voortplantingsrelaties, maar een minderheid leeft in monogame koppels. Voor de mensheid startte een monogame leefwijze ongeveer 2 Mya. Dan is er sprake van verliefdheid en jaloezie. Toen ontwikkelden de mannen een voorkeur voor jonge vrouwen. Maar voor gibbons en veel vogels is romantische liefde veel ouder.

### **Culturele wortels van Liefde**

Gedurende zo'n 400.000 jaar is er sprake van taal en culturele ontwikkeling van de mens. Dat heeft geleid tot een weergalozes cumulatieve kennis en techniek. Er zijn duizenden talen ontstaan en veel gereedschappen uitgevonden. Mensen hebben honderden planten en dieren ontdekt die geschikt waren om op te eten, en ze hebben een geschikte bereidingswijze ontwikkeld. In die tijd kwamen er ook veel culturele varianten van voorkeuren (figuur 3). Mensen kregen een vaag idee van het voortleven van hun overleden voorouders. Door taal konden ze ideeën over voorouders overdragen, die uitgroeiden in ideeën over goden. Binnen een volk gingen mensen hun goden vereren. In gevorderde religies ontwikkelden mensen abstracte ideeën over een alles-overstijgende liefde, die ze 'metta' of 'agape' noemden, wat wellicht hetzelfde is. Ongetwijfeld hebben mensen al lang de schoonheid van hun potentiële sekspartners gewaardeerd, maar later ontwikkelden ze methoden om zichzelf mooier te maken met sieraden, haarverzorging, beschildering of tatoeage. Mensen maakten mooie dingen, zoals beeldjes en beschilderingen. Mensen domestickeerden allerlei planten en dieren, en ze ontwikkelden een band met hun dieren. Mensen waardeerden abstracte concepten, zoals vrede en getoetste kennis (wetenschap). Dit zijn unieke varianten voor de mens. Deze zijn in sectie 3.2. uitgebreider besproken.

Er zijn wel beschrijvingen van de evolutie van seksuele liefde bij mensen (Buss 2006), maar hier heb ik het begrip 'liefde' uitgebreid en dit rigoureus toegepast op alle levende organismen. Ik heb nog niet eerder een dergelijke analyse van liefde gezien. Daarom ligt het voor de hand dat bij nadere bespreking zal blijken dat verscheidene onderdelen gecorrigeerd moeten worden.

---

<b>6</b>	<b>Groepssamenhang en geweld</b>	<b>439</b>
	6.1. Zijn mensen vooral asociaal of vooral vriendelijk?	441
	6.2. Groepsgeweld en dodelijk geweld bij primaten	455
	6.3. De loyaliteitshypothese	481



## 6.1. Zijn mensen vooral asociaal of vooral vriendelijk? Of is dit een foute vraag?

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Politieke vooroordelen belemmeren het zicht op de aard van de mens.*

### Samenvatting

In de autoritaire situaties van de experimenten van Stanley Milgram en Philip Zimbardo gedroegen normale studenten zich wreed tegen andere studenten. Daar staat tegenover dat in sociaal-psychologische experimenten de meeste mensen positief gedrag vertonen. Dit positieve beeld stemt overeen met de situatie in westerse samenlevingen met een centrale democratische overheid, weinig geweld en veel samenwerking. Of mensen zich asociaal of vriendelijk gedragen, ligt vooral aan de situatie.

In gedrags-genetisch onderzoek naar vriendelijkheid en agressiviteit vindt men meestal een grote invloed van erfelijkheid en een kleine invloed van het opgroeien in een gemeenschappelijke omgeving. Terwijl hierboven een grote invloed gemeld is van de omgeving, is er in gedrags-genetisch onderzoek juist sprake van weinig invloed van een gemeenschappelijke omgeving. Heeft de omgeving nu een grote of een kleine invloed?

Het antwoord op deze vraag is tweeledig.

1. De feitelijke **situatie** heeft vooral invloed op het actuele **gedrag**.
2. **Genen** hebben vooral invloed op **eigenschappen** van mensen, zoals persoonlijkheid. Maar verder blijkt dat persoonlijkheid van mensen een kleine invloed op gedrag heeft

- Samenvatting
1. Inleiding
  2. Observaties van gewelddadig en positief sociaal gedrag
    - 2.1. Negatief sociaal gedrag
    - 2.2. Positief sociaal gedrag
    - 2.3. De invloed van de situatie
  3. Gedragsgenetica
    - 3.1. Agressie en positief sociaal gedrag
    - 3.2. Invloed van een gemeenschappelijke omgeving?
  4. Het persoons/situatie-debat
    - 4.1. De voorspellende waarde van persoonlijkheid
    - 4.2. Situationisme
    - 4.3. Is er een oplossing van het persoon/situatie-probleem?
  5. Conclusie
    - 5.1. Theoretische relevantie
    - 5.2. Praktische relevantie

### 1. Inleiding

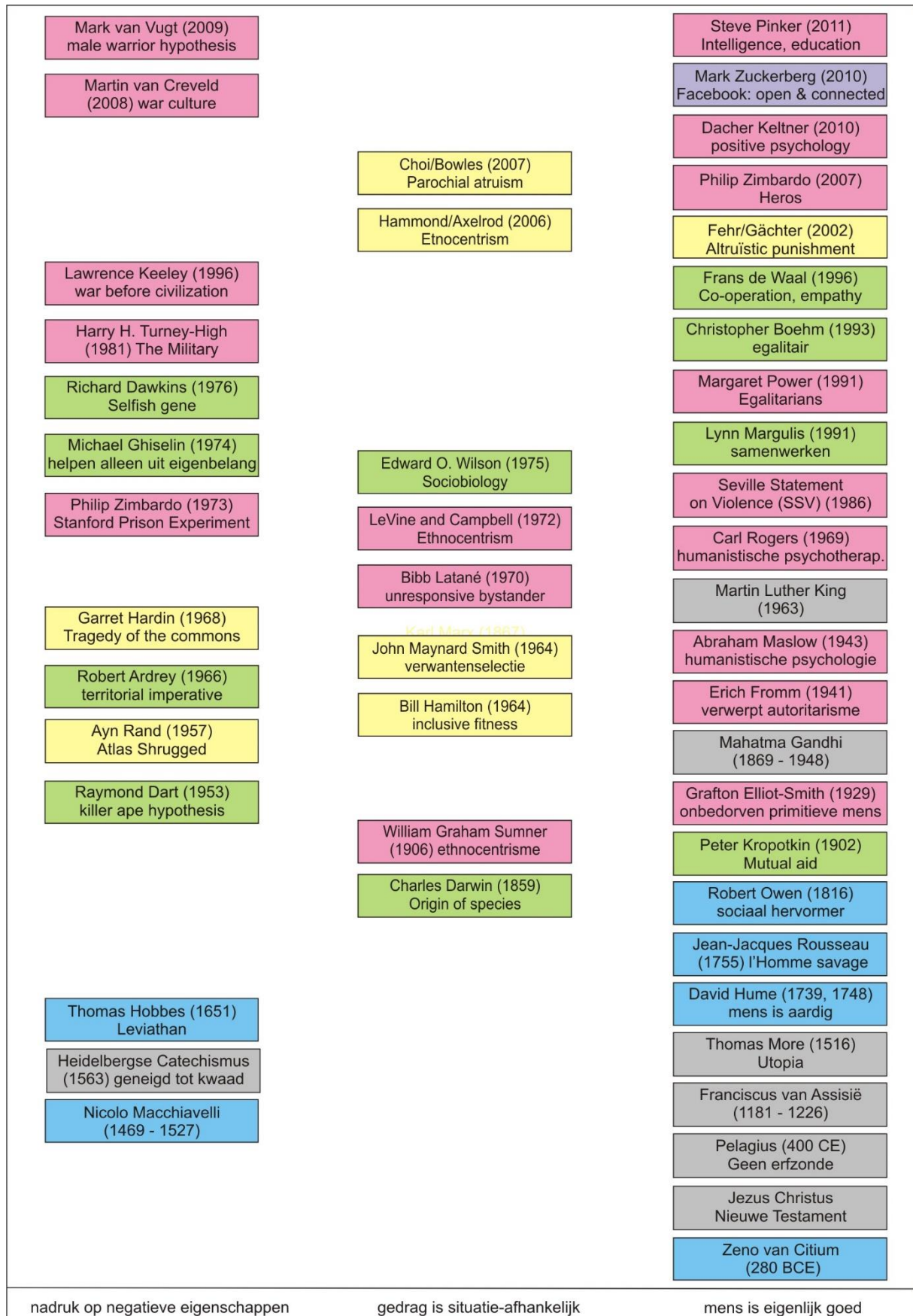
#### Extreme visies

Sommige auteurs hebben extreme visies over hoe aardig of gewelddadig mensen zouden zijn (figuur 1).

- “Rousseau heeft de fout gemaakt dat hij de strijd op leven en dood uit zijn gedachten gebannen heeft. Thomas Huxley heeft de tegengestelde fout gemaakt.” (Kropotkin 1902).
- “De antropologie heeft meer kwaad dan goed gedaan met de optimistische boodschap dat de vroege mens in het primitieve verleden leefde in een gouden tijd van eeuwige vrede. Nog verwarrender is de boodschap dat oorlog een wezenlijk erfstuk van de mensheid is, een psychologische of

*biologische bestemming, waarvan de mens zich nooit zal kunnen bevrijden.” (Malinowski 1941).*

- “In de geschiedenis van de mens is er nooit een gouden vreedstijd geweest.” (Wright 1942, p. 22).
- “... de bloedige visie van aangeboren agressiviteit van Raymond Dart die zoveel invloed had op latere auteurs, [...] is bedenkelijke antropologie, ethologie en erfelijkheidsleer. Maar even fout is de blijmoedige tegengestelde visie, verwoord door veel antropologen en psychologen (bijvoorbeeld Montagu) dat agressiviteit slechts een neurose is die veroorzaakt is door abnormale omstandigheden en dus niet-adaptief voor het individu.” (E.O. Wilson 1975, p. 126).



Figuur 1. Denkers: zijn mensen vooral goed of slecht. Blauw – filosofen; grijs – religieuzen; groen – biologen; rose – sociaal wetenschappers; geel – modellen; paars – internet-ondernemer.

Sommige psychologen en ethologen geloofden in de fundamentele goedheid van de mens: o.a. Erich Fromm (1941), Abraham Maslow (1943), Carl Rogers (1969), Ashley Montagu (1976), Martin Seligman (1991), Christopher Boehm (1993), Frans de Waal (1996, 2009), Dacher Keltner (2010) en Steven Pinker (2011, 2018). Ook Mark Zuckerberg, de oprichter van Facebook, startte met een onwankelbaar vertrouwen in de goedheid van de mens. *“Als de wereld open en verbonden wordt, wordt dat vanzelf een betere wereld.”*

De meeste auteurs hebben óf een positieve visie over de mens, óf een negatieve. Volgens mij zijn beide visies in verschillende situaties juist.

Aan de hand van geselecteerde voorbeelden licht ik het gedrag van mensen toe, en verbind daar algemene conclusies aan. De geselecteerde voorbeelden weerspiegelen de uitersten van het spectrum, maar het zijn geen uitzonderingen.

## 2. Observaties van gewelddadig en vriendelijk gedrag

### 2.1. Negatief sociaal gedrag

In deze sectie worden voorbeelden besproken van gewelddadig of asociaal gedrag in gedragsexperimenten. Er zijn enkele realistische experimenten met proefpersonen gedaan over het gedrag van normale vrijwilligers onder een autoritaire leider of bij grote machtsverschillen.

#### Gehoorzaamheid – Milgram

Na de Tweede Wereldoorlog waren mensen verbaasd over de misdaden die normale Duitsers begaan hadden op bevel van een meerdere. Het excuus was *“Befehl ist Befehl”*. Men wilde onderzoeken of deze verregaande gehoorzaamheid typisch iets van Duitsers was, of dat dit ook bij andere volken voorkwam. Daarom heeft Stanley Milgram (1963) zijn bekende experimenten uitgevoerd. Amerikaanse studenten waren bereid om een proefpersoon schijnbaar levensgevaarlijke elektrische schokken toe te dienen om die proefpersoon iets triviaals te leren. Uiteindelijk gaf 65% van de proefpersonen de sterkste schok, waarvan hen verteld was dat die dodelijk kon zijn. Dit onderzoek toont dat de meeste gewone, beschaafde mensen onder druk bereid zijn een ander mens grote schade toe te brengen voor een onbenullig doel. Speelt persoonlijkheid hier een rol? Verschillen in introversie/extraversie spelen hier geen rol. De resultaten van dit experiment schokten de westerse wereld.

In 2006 is het experiment van Milgram herhaald met ongeveer dezelfde uitkomsten, alleen de mate van gehoorzaamheid was iets kleiner dan 45 jaar geleden, en er bleek een persoonsverschil: proefpersonen die hoger scoorden op empathie, stopten eerder in deze replicatie ( $r = 0,51$ , Burger 2009).

#### Het Stanford Prison Experiment - Zimbardo

Een ander bekend experiment is het *Stanford Prison Experiment* van Philip Zimbardo (1973). Aan het experiment deden 21 Amerikaanse studenten mee die geselecteerd waren uit 75 vrijwilligers. De geselecteerde studenten waren emotioneel stabiel, gezond, geestelijk rijp en wetsgetrouw. De studenten werden willekeurig ingedeeld in twee groepen: ‘gevangenen’ en ‘bewakers’. De gevangenen kregen gevangenskleding en de bewakers een uniform. In de kelders van de universiteit van Stanford was een gevangenis nagemaakt. De bewakers kregen de opdracht om de orde te handhaven, maar geen geweld te gebruiken. Het was de bedoeling dat het experiment 14 dagen zou duren. Maar na 6 dagen werd het experiment beëindigd, omdat te veel proefpersonen gestoord gedrag vertoonden als sadistische, machtige bewaker of machteloze gevangene. *“Goede mensen kunnen worden overgehaald, verleid of geïnitieerd tot slecht (irrationeel, dom, zelf-destructief, antisociaal) gedrag door hen onder te dompelen in ‘totalitaire situaties’...”* (Zimbardo e.a. 2000). Niet alle bewakers gedroegen zich wreed; sommigen verleenden de gevangenen kleine gunsten, weigerden hen te straffen en vermeden situaties waarin de gevangenen vernederd werden. Maar de meeste gewone studenten voerden in groepen, bij grote machtsongelijkheid, wreedheden uit tegen andere studenten. De gebeurtenissen in de Abu Ghraib gevangenis in Irak in 2004 (Greenberg en Dratel 2005) zijn de meest overtuigende, niet-wetenschappelijke replicatie van het *Stanford Prison Experiment* (Zimbardo 2007).

#### Robbers Cave Experiment - Sherif.

Een ander beroemd sociaal-psychologische experiment is het *Robbers Cave Experiment* (Sherif e.a. 1961). In de USA gingen 22 jongens van 11 jaar op ‘zomerkamp’. Zij werden willekeurig ingedeeld in twee groepen. Iedere groep deed een week lang afzonderlijk allerlei activiteiten, waarbij een groepsstructuur tot stand kwam. Daarna gingen beide groepen met elkaar in competitie in allerlei spelsituaties. Er ontstond ronduit vijandige competitie tussen de groepen, met gevechten. Uit zichzelf trokken jongens leden van de eigen groep voor, en behandelden de leden van de andere groep

vijandig. Dit patroon is keer op keer bevestigd. Zo gedragen groepen mensen zich: ze maken een *in-group* en een *out-group*. Kennelijk worden gewone, beschaafde jongens als lid van een groep in competitie met andere groepen vanzelf vijandig.

Deze experimenten leren ons veel over de aard van de mens. Ze zijn vooral leerzaam omdat er eigenschappen van de mens aan het licht komen die velen liever ontkenden.

## 2.2. Positief sociaal gedrag

In hoofdstuk 4.2. zijn veel voorbeelden besproken van positief sociaal gedrag in experimentele spelen. In deze sectie bespreek ik voorbeelden besproken van vriendelijk gedrag in het dagelijks leven.

### Samenwerken bij apen en mensen

Een duidelijk voorbeeld dat apen in de natuur 'uit zichzelf' samenwerken, is de verdediging van het groepsterritorium (hoofdstuk 5.1.). Een ander voorbeeld zijn de grenspatrouilles bij chimpansees. Als men de situatie zo maakt dat samenwerken loont, gaan meer chimpansees samenwerken. Maar in het algemeen komt bij mensen samenwerken vaker voor dan bij apen en mensapen (Rekers e.a. 2011). "*Samenlevingen van mensen zijn een grote afwijking in de dierenwereld. Zij zijn gebaseerd op een gedetailleerde verdeling van werk, en samenwerking tussen niet-verwante individuen in grote groepen.*" (Fehr en Fischbacher 2003).

### Altruïsme binnen en buiten de eigen groep

Overall leven mensen in groepen. De kleinste eenheid is het kerngezin van ouders met hun kinderen. Meestal vormen meerdere gezinnen een grotere gemeenschap. Kleinschalige, niet-westerse gemeenschappen zijn vaak relatief egalitair met weinig hiërarchie, weinig privé-bezit en relatief weinig intern geweld (Fortes en Evans-Pritchard, 1940). Nomadische jager/verzamelaars hebben niet eens de mogelijkheid om veel privé-bezit te verwerven en te behouden. Samen eten en trakteren op voedsel is een belangrijk onderdeel van het sociaal leven van de mens. Het delen van voedsel of drank is in alle culturen het normale patroon. Het is in gezelschap niet acceptabel dat sommigen eten, terwijl anderen geen eten krijgen. Als in een kleinschalige, niet-westerse gemeenschap een jager een prooi bemachtigd heeft, deelt hij deze met zijn gemeenschap. Tussen familieleden en bekenden is delen en helpen gebruikelijk. We moeten dit niet idealiseren. De !Kung waren een voorbeeld van een vreedzame, egalitaire samenleving, maar bij

hen leidde een conflict over de verdeling van vlees binnen de familie tot dodelijk geweld (Lee 1979, p. 374-375). Modelstudies laten zien dat altruïsme binnen de eigen groep kan ontstaan, als het gekoppeld is met vijandigheid naar andere groepen. Dit noemt men 'parochiaal altruïsme' (Hammond en Axelrod 2006, Choi en Bowles 2007). Dat is inderdaad gevonden bij verscheidene samenlevingen verspreid over de wereld (Romano e.a. 2017, Schaub 2017).

### Is de mens egalitair?

Boehm (1993) probeerde samenlevingen voor te stellen als egalitair, waarbij het volk zelfs de baas zou zijn over de leider. Maar hij presenteert zelf zoveel voorbeelden van sancties tegen despotische en gewelddadige hoofden van de stam, dat we moeten concluderen dat leiders vaak niet zo egalitair waren (zie ook de commentaren bij Boehm 1993). Kinderen van 3 - 4 jaar gedragen zich vooral zelfzuchtig, maar op de leeftijd van 7 - 8 jaar is er al een voorkeur voor gelijke verdeling (egalitarisme, Fehr e.a. 2008). In dit opzicht is er een geslachtsverschil. Meisjes van 7 - 8 jaar prefereren een gelijke verdeling met de *in-group* en met de *out-group*, terwijl jongens vooral leden van de *in-group* bevoordelen. In het algemeen is eerlijk delen een belangrijke norm. Ongelijkheid en discriminatie ondermijnen de sociale eenheid en worden meestal afgekeurd. Leiders die gelijkheid bevorderen, worden door hun stam gesteund. Alleen bij grotere volken wordt meer ongelijkheid geaccepteerd. Veel mensen zijn echter opportunistisch egalitair. Sommigen prefereren een egalitaire verdeling zolang ze daar voordeel van hebben. Maar als leiders ongestraft onevenredig veel bezit, macht of vrouwen kunnen verwerven, is de kans groot dat ze dat doen.

### Helpen van vreemden en zwakken

Bij veel volken is het de culturele plicht om vreemdelingen te voeden en onderdak te bieden als deze daarom vragen (hoofdstuk 4.3.). Mensen steunen betrekkelijk vaak niet-verwante, zwakke en behoeftige leden van de gemeenschap, terwijl dergelijk gedrag bij chimpansees veel zeldzamer is (Balter 2008). In westerse staten is het steunen van de zwakken geïnstitutionaliseerd. "*De verzorgingsstaat is wellicht het grootste altruïstisch systeem ooit in het dierenrijk. Maar ieder altruïstisch systeem is inherent onstabiel, omdat zelfzuchtige individuen het gemakkelijk kunnen misbruiken.*" (Dawkins 1976, p. 126). Binnen de groep zijn mensen opvallend altruïstisch, egalitair, vrijgevig en solidair vergeleken met



andere primaten, maar ook gibbons zijn binnen hun gezin opvallend vreedzaam.

### Weinig fysiek geweld bij mensen in het Westen

We hoeven niet al te lang naar honden, katten of vogels te kijken om volwassen dieren te zien vechten. Maar met eigen ogen zien we in het Westen uiterst zelden fysiek geweld tussen volwassen mensen. *“Als een denkbeeldige zoöloog van Mars de aarde zou bezoeken en gedurende lange tijd de mens zou observeren als een van de vele soorten, dan zou hij concluderen dat wij een van de meest vreedzame zoogdieren zijn, gemeten naar het aantal ernstige aanvallen of moorden per individu per tijdseenheid, zelfs als onze oorlogen worden meegerekend.”* (E.O. Wilson 1975, p. 121). In westerse samenlevingen zijn er veel contacten tussen vreemden, die doorgaans neutraal correct of vriendelijk verlopen. Vergeleken met andere diersoorten is de westerse mens zeldzaam weinig gewelddadig.

Mensen gedragen zich in experimenten (sectie 2.2.) en in het echte leven positief sociaal. Moeten we dan concluderen dat ‘de mens eigenlijk een zachtaardige en vreedzame diersoort is’?

### 2.3. De invloed van de situatie

De actuele omstandigheden hebben de grootste invloed op het gedrag van de mens. De invloed van de situatie is momentaan en meestal kortdurend: als er de volgende minuut, het volgende uur of de volgende dag een andere situatie is (een leeuw, een aardbeving, een brandalarm, een huilende baby, een aantrekkelijk persoon of een gewapend persoon), zal het gedrag anders zijn.

#### Gunstige omstandigheden

Gunstige omstandigheden worden gevormd door voldoende voedsel, voldoende veiligheid, niet te grote verschillen in rijkdom, redelijk aardige mensen in de directe omgeving, en eerlijke kansen voor iedereen zonder oneerlijke discriminatie. In dergelijke gunstige omstandigheden gedragen mensen zich zeldzaam aardig. Mensen zijn dan snel bereid anderen te helpen zonder een tegenprestatie te verwachten. Mensen zijn bereid geld en inspanning in te leveren voor rechtvaardigheid en vrede.

#### Ongunstige omstandigheden

Ongunstige omstandigheden voor de mens zijn falend moreel gezag, wrede autoritaire leiders en grote machtsverschillen. Milgram en Zim-

bardo hebben laten zien dat veel beschaafde westerlingen in een slechte situatie zich voorspelbaar wreed en gewelddadig gedragen, vaak in groepen. *“Goede mensen kunnen worden overgehaald, verleid of geïniteerd tot slecht (irrationeel, dom, zelf-destructief, antisociaal) gedrag door hen onder te dompelen in ‘totalitaire situaties’... Dat zagen we in bij de bewakers in de Nazi concentratiekampen, bij destructieve sektes zoals de People’s Tempel van Jim Jones, of de Japanse Aum sekte, en bij de wreedheden die begaan zijn in onder andere Bosnië, Kosovo, Rwanda.”* (Zimbardo e.a. 2000). *“... door hen onder te dompelen in ‘totalitaire situaties’ die de aard van de mens zozeer kunnen omvormen dat ze strijdig zijn met onze opvatting dat de persoonlijkheid, het karakter en de moraliteit van mensen stabiel en consistent zijn.”* (Zimbardo e.a. 2000). Ik zou dit anders verwoorden. Het is niet zo dat ongunstige situaties de aard van de mens veranderen, maar het is onderdeel van de aard van de mens dat veel mensen zich in ongunstige situaties asociaal gedragen.

### Vergelijkbare invloeden in openbare-voorzieningsspele

Ook in ander onderzoek hebben we een grote invloed van de omgeving op gedrag gezien. Bij openbare-voorzieningsspele kunnen de spelregels variëren (hoofdstuk 4.2.): afhankelijk van de regels zullen bijna alle spelers niets bijdragen, of bij andere regels juist maximaal bijdragen.

## 3. Gedragsgenetica

In de gedragsgenetica bestudeert men in welke mate verschillen in gedrag of persoonlijkheid toegeschreven kunnen worden aan verschillen in erfelijke aanleg. De verschillen tussen individuen worden soms gemeten door gedragsobservaties, maar vaker doordat de proefpersonen enquêteformulieren invullen. De doelstelling van de gedragsgenetica is te meten in welke mate genen of de omgeving bijdragen tot die verschillen. Daartoe vergelijken ze:

- mensen met dezelfde genen (eeneiige tweelingen) met mensen met deels verschillende genen (in de praktijk vaak tweeiige tweelingen);
- mensen die in dezelfde omgeving opgegroeid zijn met mensen die gescheiden zijn opgegroeid.

De relatieve bijdrage van erfelijkheid aan een eigenschap wordt uitgedrukt door de heritabiliteit: een positief getal tussen 0 en 1 (zie hoofdstuk 3.1.).

### 3.1. Agressie en positief sociaal gedrag

#### Geslachtsverschillen en agressie

Er zijn geslachtsverschillen in het optreden van agressie. Jongens zijn antisociaal dan meisjes, zowel voor agressief als voor niet-agressief antisociaal gedrag (Button e.a. 2004). Ook in bovenstaande voorbeelden van wreed, gewelddadig gedrag waren de daders steeds mannen. Agressie heeft ook te maken met de testosteron-concentratie in het bloed. Deze is bij mannen gemiddeld een factor 6 hoger dan bij vrouwen. Voor beide seksen is de heritabiliteit van de testosteron-concentratie groot (0,60, Harris e.a. 1998).

#### De heritabiliteit van agressie

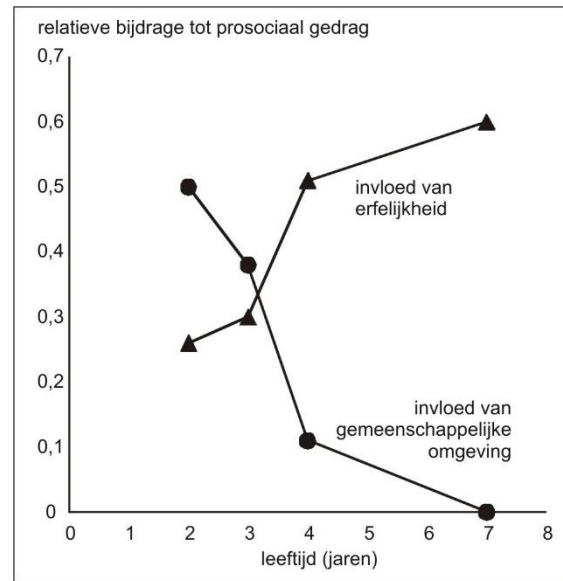
Hoe groot is de heritabiliteit van agressie bij de mens? Daar is geen simpel antwoord op: het hangt af van de leeftijd, het geslacht en de omgeving. Bij mensen heeft agressie een grote erfelijke component en in dit opzicht zijn er dus erfelijke verschillen tussen mensen.

Bij de mens is de heritabiliteit van agressie middelgroot tot groot (0,51 - 0,72, Beatty e.a. 2002, Hudziak e.a. 2003). Voor kinderen van 7 jaar was de heritabiliteit voor fysiek geweld en sociale agressie 0,56 en 0,48 (Brendgen e.a. 2008). De heritabiliteit van allerlei vormen van antisociaal gedrag varieert tussen 0,40 en 0,75 (Viding e.a. 2008). Bij meisjes was de invloed van erfelijkheid op agressief gedrag groter dan bij jongens (respectievelijk 0,84 en 0,46), terwijl meisjes minder agressief gedrag vertoonden dan jongens. Erfelijkheid speelt een aanzienlijke rol bij fysieke en sociale agressie, maar ook speelt de aanwezigheid van agressieve of juist vreedzame vriendjes een grote rol (Brendgen e.a. 2008).

#### Heritabiliteit van positief sociale eigenschappen

**Prosociaal gedrag.** Bij kinderen onder 4 jaar is de invloed van de gemeenschappelijke omgeving op het prosociaal gedrag relatief groot, en de invloed van erfelijkheid veel kleiner (figuur 2, Knafo en Plomin 2006). De heritabiliteit van prosociaal gedrag vanaf de leeftijd van 7 jaar varieert tussen 0,51 en 0,72. Dus prosociaal gedrag is boven de leeftijd van 4 jaar in middelgrote mate door genen beïnvloed. Dat is overigens een algemeen patroon: bij jonge kinderen is de invloed van de omgeving (d.i. de ouders) groot, en bij ouderen de invloed van erfelijkheid. Dat zien we bijvoorbeeld ook voor IQ en religiositeit.

**Vriendelijkheid.** De persoonlijkheidstrek vriendelijkheid uit de *Big Five* (hoofdstuk 3.4.) heeft een middelgrote heritabiliteit (0,42, Bouchard en McGue 2003).



Figuur 2. De relatieve invloed van de omgeving en erfelijkheid op het prosociaal gedrag van tweeling meisjes van 2 – 7 jaar (gegevens van Knafo en Plomin 2006).

**Sociability** heeft een middelgrote heritabiliteit tussen 0,42 en 0,57. Het vormen van een band met andere mensen heeft een grote heritabiliteit van 0,70 (Beatty e.a. 2002).

**Altruïsme.** Altruïsme is de ander bevoordelen ten koste van jezelf. Er is een middelgrote heritabiliteit van altruïsme beschreven (0,56).

**Empathie.** Empathie betekent meegevoel hebben. In de praktijk is empathie het steunen van behoeftigen. Bij jonge kinderen van 3,5 jaar was de heritabiliteit van empathie tussen 0,44 en 0,46 (dus middelgroot, Knafo e.a. 2009). Bij volwassenen zijn grote heritabiliteitswaarden voor empathie tot 0,68 gepubliceerd. Voor verzorgend gedrag is de bijdrage van erfelijkheid groot (0,70).

**Sociale verantwoordelijkheid** heeft een middelgrote heritabiliteit van 0,42 (Rushton 2004).

### 3.2. Invloed van een gemeenschappelijke omgeving?

Voor prosociaal gedrag, vriendelijkheid en empathie zien we een middelgrote tot grote invloed van de erfelijkheid en een kleine invloed van opgroeien in een gemeenschappelijke omgeving. Dat is een algemene bevinding in tweeling-onderzoek. De geringe invloed van een gemeenschappelijke omgeving op attitudes bleek ook uit de observaties van tweelingen die gescheiden opgegroeid waren (Bouchard e.a. 1990).

**Het person/situation-debat en het nature/nurture-debat**

Het *person/situation*-debat is de tegenhanger van het *nature/nurture*-debat, maar het *nature/nurture*-debat is vooral tussen biologen en psychologen, en het *person/situation*-debat vooral tussen psychologen.

Om het *person/situation*-probleem op te lossen (of te elimineren) volg ik dezelfde strategie als bij de problemen van *nature-nurture*, uitgaande van logica en empirie.

1. Eerst zorg ik dat de ontologische positie van de relevante elementen helder is: welke dingen, eigenschappen, toestanden en processen onderscheiden we?
2. Ik zie welke hypothetische causale verbanden relevant zijn (hoofdstuk 10.2).
3. Ik zie hoe ik relevante eigenschappen of toestanden kan meten of operationaliseren (wat hetzelfde is).
4. Tenslotte zoek ik empirische evidentie voor de hypothetische causale verbanden.

Er is een grote overeenstemming in allerlei psychometrische variabelen tussen beide leden van een eenzijdige tweeling, maar opmerkelijk genoeg was die overeenstemming even groot voor tweelingen die tezamen of gescheiden waren opgegroeid. Het effect dat men in hetzelfde gezin is grootgebracht, is meestal veel kleiner dan het effect van erfelijkheid, en vaak is het effect van opgroeien in een gemeenschappelijke omgeving ongeveer nul (Turkheimer 2004, p. 161).

**4. Het persoon/situatie-debat**

We hebben in sectie 2 gezien dat de actuele situatie een zeer grote invloed heeft. Maar in sectie 3 zagen we vooral een grote invloed van erfelijkheid en een kleine of niet-meetbare invloed van opgroeien in dezelfde omgeving. Heeft de omgeving nu een grote of een kleine invloed?

**4.1. De voorspellende waarde van persoonlijkheid**

Aanvankelijk dacht men dat 'de persoonlijkheid' van een persoon in belangrijke mate het gedrag van die persoon in allerlei situaties kon voorspellen. Maar bij onderzoek bleek dat het gedrag van personen in verschillende situaties in geringe mate door 'persoonlijkheid' voorspeld werd (Hartshorne en May 1928, Newcomb 1929). De correlaties tussen de persoonlijkheid en het gedrag van een persoon in nieuwe situaties waren steeds kleiner dan 0,30 (Mischel 1968). "*Globale trekken en toestanden zijn te grove eenheden om de buitengewoon complexe en subtiele onderscheiden te vatten die mensen constant maken.*" (Mischel 1968, p. 301). Dat leidde tot een crisis in de psychologie, en tot het *person versus situation debate*. Volgens sommige onderzoekers is de situatie belangrijker dan de persoonlijkheid van de actor (Ross en Nisbett 1991, Doris 2002). In autoritaire situaties, zoals de Milgram, Zimbar-

do en Sherif experimenten, heeft de situatie de grootste invloed op gedrag.

In het persoon/situatie-debat is de betekenis van het begrip 'persoon' breder dan van 'persoonlijkheid', in de traditionele betekenis (hoofdstuk 3.4.). Het begrip 'persoon' omvat ook cognitieve en affectieve aspecten, zoals het *Cognitive Affective Personality System* (CAPS) van Mischel en Shoda (1995).

**4.2. Situationisme****Het belang van de situatie**

Vanuit verschillend onderzoek is het belang van de situatie door verscheidene auteurs ontdekt. Latané en Darley (1970) hebben onderzocht wat veroorzaakt dat omstanders bij een noodgeval wel of niet helpen. "*Deze bevindingen suggereren dat iedereen in een bepaalde situatie ertoe gebracht kan worden om al dan niet te helpen. Eigenschappen van de concrete situatie hebben een grotere invloed op wat een omstander doet dan zijn persoonlijkheid of voorgeschiedenis.*" (Latané en Darley 1970, p.120).

Zimbardo (2003, interview met Hans Sherrer): "*Er is geen ondoordringbare grens tussen goed en kwaad. Ieder van ons kan deze overschrijden. [...] Ik verdedig het standpunt dat wij allen in staat zijn tot liefde en haat – om Moeder Theresa te zijn, om Hitler of Saddam Hoessein te zijn. De situatie veroorzaakt dat gedrag. [...] Je hebt geen motief nodig. Het enige wat je nodig hebt, is een situatie die het overschrijden van de grens tussen goed en kwaad bevordert.*" (Dittmann 2004, p. 68). "*Wright (2009) betoogt dat mensen hun daden wel proberen goed te praten met een beroep op de Bijbel, de Koran of andere heilige teksten, maar de echte kracht is de situatie.*" (Bloom 2012, p. 195).

**Van de huidige situatie naar gedrag**

In de experimenten van Milgram en Zimbardo was de conclusie onontkoombaar dat in deze experimenten het gedrag van de meeste

**Bestaat persoonlijkheid?**

In het persoon/situatie-debat komen zinnen voor als “Bestaan karaktertrekken?”, “Bestaat persoonlijkheid?” en “Geloof jij in persoonlijkheid?” (Mischel 2004, p.18, Fleeson 2004, p. 84).

De eerste vraag is dan: wat bedoel je met 'bestaan'? Je kunt een ontologisch stelsel kiezen, waarbij het predicaat 'bestaan' van toepassing is op abstracties, zoals Plato deed met zijn 'ideeën'. Of je kunt een stelsel kiezen, waarbij het predicaat 'bestaan' van toepassing is op dingen, zoals Aristoteles deed. In het denkkader van Plato bestaan abstracties wel, maar in het denkkader van Aristoteles niet. In navolging van Aristoteles kiezen Mario Bunge (1977) en ik een ontologische stelsel waarin het concept 'bestaan' van toepassing is op concrete dingen in een bepaalde tijd. Dit stelsel sluit het best aan bij de natuurwetenschap (zie Voorwoord). (Natuurlijk is iedere lezer vrij om een ander ontologisch stelsel te kiezen, maar de gedachtewisseling wordt wel bevorderd als de deelnemers hun ontologisch stelsel specificeren.)

Er zijn veel verschillende systemen om 'persoonlijkheid' te meten (hoofdstuk 3.4.), en deze systemen geven (binnen het systeem) reproduceerbare resultaten (dus het begrip is *reliable*). Maar wat is de voorspellende waarde van het begrip 'persoonlijkheid'? (Hoe *valide* is het begrip 'persoonlijkheid'?)

“Hoe kunnen we onze intuïties – en theorieën – over de stabiliteit en onveranderlijkheid van persoonlijkheid verenigen met de even overtuigende empirische bevindingen over de veranderlijkheid van het gedrag van een persoon in verschillende situaties?” (Mischel 2004, p. 1). Mijn interpretatie is dat persoonlijkheid wel enige voorspellende waarde voor gedrag heeft, maar weinig. Het idee dat 'persoonlijkheid' een grote invloed heeft op gedrag is vooral de illusie van samenhang, de illusie van validiteit en de illusie van invloed, die behouden blijven door het bevestigingsvooroordeel (hoofdstuk 3.6.).

Mensenkennis is grotendeels een illusie.

proefpersonen vooral door de situatie veroorzaakt werd. De meeste mensen gedragen zich vrij voorspelbaar in extreme situaties: in extreme situaties zijn de gedragsopties beperkt. Het idee dat de situatie belangrijk zou zijn voor gedragskeuzes van mensen, stuitte velen tegen de borst: zij hadden een hoger beeld van de mens. De vraag was “hoe kunnen mensen de invloed van de stimulus – de macht van de situatie – overwinnen, en de wilsccontrole over hun gedrag krijgen, zelfs onder de overweldigende druk van de situatie.” (Mischel 1984, p. 353). Pogingen om de situatie te verbeteren (een beschaafde samenleving) zijn effectiever om gedrag te veranderen, dan pogingen om mensen beter te laten reageren op een gegeven situatie.

Toch is de situatie niet allesbepalend: ook in extreme situaties komen gedragsverschillen voor. In de experimenten van Milgram stopten enkele studenten met het toedienen van elektrische schokken. Bij de slachting in My Lai (Vietnam) deden enkele soldaten niet mee aan de slachting. Het tegenovergestelde komt ook voor. Ondanks veilige situaties zoeken sommige mensen in het westen actief naar gelegenheden tot vechten of lokken vechtpartijen uit (*hooligans*, Stott e.a. 2001, Kerr en de Kock 2002). De omstandigheden zijn het belangrijkste voor het gedrag, maar niet allesbepalend. Ik ben uiterst benieuwd naar de resultaten van onderzoek over verschillen tussen degenen die wel en niet deelnemen aan massaslachtingen, en van *hooligans* vs. vreedzame supporters.

**Conformeren aan de groep**

In enkele experimenten is aangetoond dat mensen hun oordeel over feiten of over politiek aanpassen aan hun direct omgeving (hoofdstukken 3.6 en 6.3.). Als de meeste mensen in een groep een feitelijk onjuist oordeel geven over de lengte van een lijn, gaan verscheidene proefpersonen dat evident onjuiste oordeel overnemen (Asch 1951, 1956). Verder imiteren proefpersonen de houding en woorden van groepsgenoten. In een interactie tussen mensen passen mensen hun mening aan, zodat de meningen meer overeenstemmen; dat heet ‘*attitude alignment*’ (Davis en Rusbult 2001).

**4.3. Is er een oplossing van het persoon/situatie-probleem?****Consistentie of variatie?**

“Het is duidelijk dat sommige eigenschappen van de situatie krachtig genoeg kunnen zijn dat veel mensen zich hetzelfde gedragen, maar ook dat sommige persoonseigenschappen krachtig genoeg kunnen zijn dat een persoon zich in veel verschillende situaties hetzelfde gedraagt.” (Snow 1995, p. xi). Sommige auteurs (Fleeson en Nofhle 2008) benadrukken de consistentie in het gedrag van afzonderlijke individuen en anderen benadrukken de verschillen in gedragingen in verschillende situaties.

Buss (1979) meende het persoon/situatie-debat te kunnen oplossen door interacties tussen persoons- en situatievariabelen te

Tabel 3. **Oorzaken.** De 16 factoren die relevant zijn voor persoonlijkheid of gedrag (uit hoofdstuk 3.1.). Blauw = erfelijk; groen = biologisch, soms omgevingsinvloed; geel = biologische omgevingsinvloed; roze = psychosociale omgevingsinvloed.

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

Tabel 4. **Gevolgen.** De gevolgen van de 16 factoren voor persoonlijkheid, attitude of gedrag.

categorie 1	werkingstijd	relevante factoren	invloed op persoonlijkheid of attitude	invloed op gedrag	
biologisch		1. genen bij conceptie	<b>groot</b>	soms groot	
		2. prenatale gebeurtenissen	meestal klein	meestal klein	
		3. geboortecomplicaties	meestal klein	meestal klein	
		4. verworven mutaties	klein	meestal klein	
		5. hersenletsel	soms groot	soms groot	
		6. voeding	zeer klein	klein	
		7. geneesmiddelen	soms groot	soms groot	
		8. verworven ziektes	vaak klein	meestal klein	
		9. verslavende middelen	soms groot	soms groot	
psychosociaal	lange termijn	10. ouders (opvoeding)	leeftijdsafhankelijk	leeftijdsafhankelijk	
		11. vriendjes ( <i>peers</i> )	leeftijdsafhankelijk	leeftijdsafhankelijk	
		12. school, samenleving	vaak klein	soms groot	
		13. individuele ervaringen	vaak klein	soms groot	
	korte termijn		14. sociaal-economisch	klein	soms groot
			15. <i>priming</i>	zeer klein	middelgroot
			16. actuele situatie	zeer klein	<b>zeer groot</b>

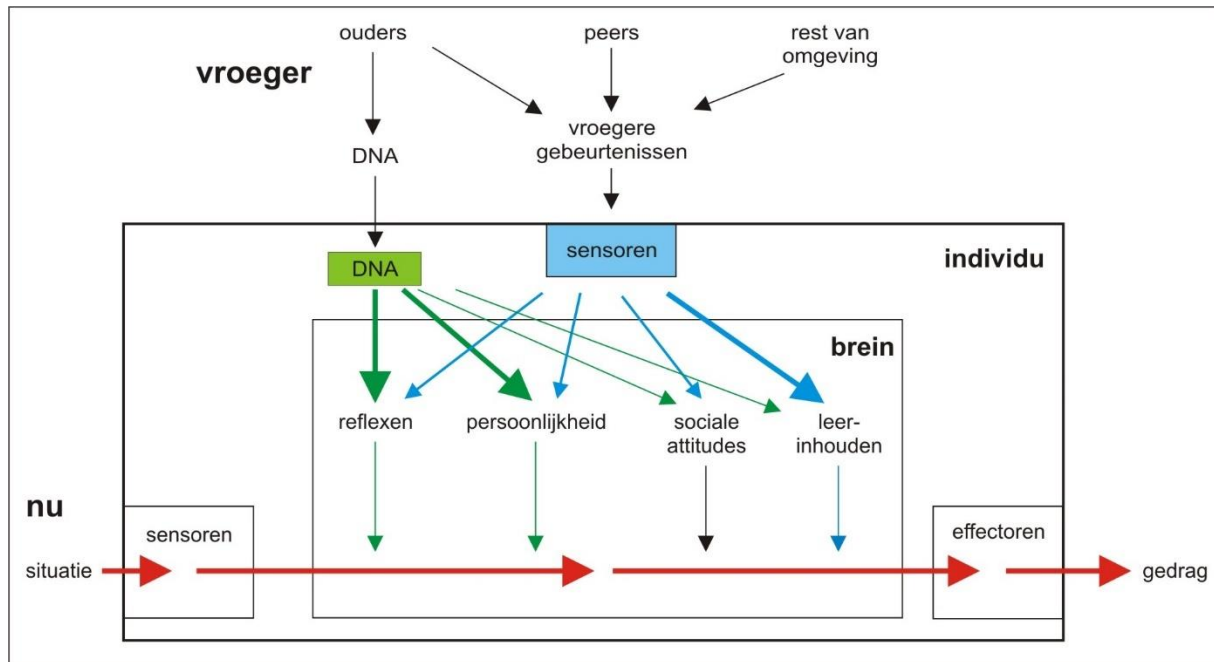
benadrukken. Die interacties zijn er, maar zolang die interacties niet in detail gespecificeerd zijn, blijft het een vaag compromis. Fleeson en Nofle (2008) meenden het persoon/situatie-debat te beëindigen door de aanwezigheid van verscheidene consistenties te postuleren, zonder deze te specificeren.

#### Ontologie en causale ketens

Er was te lang een patstelling in het *nature/nurture*-debat en het persoon/situatie-debat. Ik wil dit op een andere manier benaderen: wat zijn de oorzaken van gedrag, en wat zijn de oorzaken van persoonlijkheid? En kunnen we dat empirisch toetsen?

De vraag 'hoe belangrijk is de omgeving en hoe belangrijk is de erfelijke aanleg', is onoplosbaar zolang men niet specificeert 'belangrijk **WAARVOOR**'. In tabel 3 staan 16 factoren die een rol kunnen spelen, en in tabel 4 is van iedere factor de doorsnee invloed op gedrag en persoonlijkheid geschat.

- De actuele **situatie** heeft de grootste invloed op het actuele **gedrag**. De sterkte van dit verband moet steeds in concrete situaties gemeten worden (Funder en Ozer 1983). Voor jonge kinderen bepalen de ouders grotendeels de actuele situatie. Voor opgroeiende adolescenten vormen vooral hun vriendjes de actuele situatie (Harris



Figuur 3. Een schematisch overzicht van enkele causale verbanden. Deze figuur toont de conclusie uit de tekst dat de actuele situatie de grootste invloed heeft op gedrag, en dat genen de grootste invloed hebben op de persoonlijkheid. Andere causale invloeden zijn ingetekend.

1998). De actuele situatie kan ook een oorlogssituatie zijn.

- **Genen** hebben de grootste invloed op de **eigenschappen** van mensen, zoals persoonlijkheid (hoofdstuk 3.4.), IQ (hoofdstuk 3.5.) en attitudes.

In figuur 3 geef ik enkele belangrijke invloeden weer met dikke pijlen: (1) van de situatie naar gedrag, (2) van DNA naar reflexen en persoonlijkheid, en (3) van vroegere gebeurtenissen Eigenlijk is het merkwaardig (en ontologisch niet correct) dat ik in het kader 'brein' abstracties heb afgebeeld zoals 'persoonlijkheid' en 'leerinhouden'. Immers het brein bestaat uit neuronen en niet uit abstracties. Dat vergt toelichting.

1. Verbindingen tussen neuronen veroorzaken reflexen. De abstractie 'reflexen' staat voor neuronen met hun verbindingen.
2. 'Persoonlijkheid' bij mens en dier is afgeleid van de kans op een bepaald gedrag in een bepaalde situatie. De kansen op een bepaald gedrag hangen af van verbindingen van neuronen. De abstractie 'persoonlijkheid' staat voor neuronen met hun verbindingen.
3. Het is de vraag in hoeverre sociale attitudes onderscheiden kunnen worden van persoonlijkheid.
4. Door leren komen verbindingen tussen neuronen tot stand. De abstractie 'leerinhouden' staat voor neuronen met hun verbindingen naar leerinhouden, maar daar-

naast geef ik verscheidene andere relaties weer. Hiermee is het *nature/nurture*-probleem en het persoon/situatie-probleem over het gedrag van mensen en dieren geëlimineerd. Deze globale conclusie wordt onderbouwd door: (1) het gedrag van proefpersonen in de experimenten van Sherif, Milgram en Zimbardo, (2) het gedrag van soldaten tijdens massaslachtingen, (3) het prosociale gedrag in de *ultimatum game*, in *third party punishment* en in *social value orientation*, (4) het opmerkelijk positief sociale gedrag binnen westerse samenlevingen, en (5) de conclusies uit gedragsgenetisch onderzoek.

## 5. Conclusie

### Aard of gedrag?

De titel van dit artikel was "Zijn mensen vooral asociaal of vooral vriendelijk?" Mijn conclusie is: (1) er zijn vooral **erfelijke** verschillen in de mate waarin mensen asociaal of positief vriendelijk **zijn**, maar (2) of mensen zich sociaal of asociaal **gedragen**, hangt vooral af van de **situatie**. Dat geldt ook voor samenlevingen. "Mensen vertonen een autoritaire reactie bij oorlog of bij een waargenomen gemeenschappelijk gevaar dat gemeenschappelijke actie vergt. [...] De sociale en politieke structuur van de samenleving vormt zich naar deze voorkeuren. Dan zien we een hiërarchische politieke organisatie en zware straffen voor verraders

**Ontologie**

De voorgestelde oplossing dat (1) de actuele situatie de grootste invloed heeft op het actuele gedrag, en (2) dat genen de grootste invloed hebben op de eigenschappen van mensen, sluit direct aan bij basiscategorieën uit de ontologie (Bunge 1977).

- Er zijn **dingen**, zoals dieren, planten, stenen, zandkorrels, atomen en lichtkwanten;
- die dingen hebben **eigenschappen** zoals massa, kleur, persoonlijkheid en plaats in de ruimte; de eigenschappen van dingen worden veroorzaakt door de samenstelling (structuur) van die dingen, en soms door hun voorgeschiedenis;
- die dingen verkeren op ieder moment in een **toestand** – als die toestand verandert, spreekt men van **gebeurtenis**; bij dieren noemt men uitwendig waarneembare toestanden of gebeurtenissen ‘gedrag’; gebeurtenissen worden veroorzaakt door de omgeving en de eigenschappen van de dingen – of we nu over atomen spreken of over biljartballen of mensen (in een empirische wetenschap kan men niet besluiten of dit de volledige oorzaak is.).

Gebeurtenissen (zoals gedrag) en eigenschappen (zoals persoonlijkheid) zijn verschillende ontologische categorieën.

*en afvalligen. Zo'n samenleving heeft een oorlogscultuur ('regal') [...] mensen vertonen tegengestelde psychologisch neigingen bij vrede en veiligheid, waarbij ze de voorkeur geven aan een egalitaire en tolerante samenleving. Zo'n samenleving heeft een vredescultuur ('kungic'). (Fog 2017, p. 272 - 273).*  
Behalve genen en de situatie zijn er veel andere invloeden op gedrag en persoonlijkheid.

**5.1. Theoretische relevantie****Het einde van het nature/nurture en het persoon/situation probleem**

De **theoretische relevantie** is dat hiermee de langdurige *nature/nurture* en *persoon/situation* problemen echt opgelost zijn, of liever geëlimineerd, op basis van empirie. Bij vragen naar de relevantie van factoren, is steeds de vraag ‘relevant waarvoor?’ De feitelijke situatie heeft de grootste invloed op het actuele gedrag, en genen hebben de grootste invloed op eigenschappen van mensen zoals persoonlijkheid. Maar daarnaast zijn er ook andere relevante factoren, zoals prenatale invloeden, misbruik of verslaving, die bij individuele mensen het belangrijkste kunnen zijn voor gedrag of persoonlijkheid.

De **procedure** is steeds: wanneer een wetenschapper iets claimt, dan dient hij die claim empirisch te onderbouwen op basis van helder geoperationaliseerde begrippen.

Dit is een oplossing, voor zover dit een wetenschappelijk probleem is. Voor sommigen blijven de invloeden van erfelijkheid en omgeving primair een politiek probleem (Pastore 1949, Singer 1999); **dat** probleem is niet door empirie of logica oplosbaar (hoofdstuk 6.3.).

**5.2. Praktische relevantie**

Ik ben deze analyse begonnen als een theoretisch onderzoek, maar als een onbedoelde

bijvangst volgt uit deze analyse een onderbouwd voorstel voor beleid. Als deze analyse juist is, kan een overheid doelgericht een samenleving veiliger en vreedzamer maken.

**Gerichte interventie in erfelijkheid?**

Het is mogelijk om binnen enkele generaties minder agressieve dieren te kweken, en in de praktijk heeft men minder agressieve huisdieren en boerderijdieren gekweekt. In de eerste helft van de twintigste eeuw heeft men geprobeerd met eugenetica de mensheid te verbeteren. Maar eugenetica kan het probleem van maatschappelijk geweld niet oplossen, want in ongunstige situaties gedragen de meeste normale mensen zich asociaal of gewelddadig.

**Gerichte interventie in persoonlijkheid?**

Grootschalige ideologische pogingen om een ‘nieuwe mens’ te scheppen zoals in de Sovjet-Unie en in communistisch China, hebben geen succes gehad. Integendeel: beide pogingen leidden tot totalitaire regimes en grootschalige moordpartijen. *“Ik blijf een diepe argwaan koesteren tegenover alle pogingen tot ‘herstructurering’ van de menselijke natuur”* (De Waal en Houtzager 2009, p. 224). Desondanks blijven sommige mensen geloven dat de mens verbeterd kan worden. Kan men de persoonlijkheid of het karakter van een ander gericht verbeteren? Men verwachtte grote invloeden van opvoeding of psychotherapie, maar de resultaten daarvan waren klein of afwezig (Maccoby en Martin 1983, Bouchard e.a. 1990, Harris 1998). Anderen hopen dat de mens goed gemaakt kan worden, hetzij door hen een rolmodel voor te houden (Zimbardo 2007), of door een grotere intelligentie (Pinker 2011). Maar er zijn nu eenmaal individuen die relatief hoog scoren op agressiviteit, en laag op positieve sociale eigenschappen – en omgekeerd. En dat is nauwelijks te veranderen. Ieder

### Het belang van de situatie bij dieren

In 1981 heb ik een hersenen-en-gedragspracticum voor 1<sup>e</sup>-jaarsstudenten psychologie aan de Radboud-universiteit van Nijmegen ontwikkeld. Het was de bedoeling dat de dieren 'uit zichzelf' deden wat ik wilde, zodat het leerzaam was voor de onervaren studenten.

**Operant conditioneren van een Wistar-rat.** In 1975 had ik als student zelf dat proefje gedaan. Een rat werd toen in een Skinner-box geplaatst en ik moest die rat iets leren, maar die rat zat de hele tijd stokstijf: leren was onmogelijk. Voor het nieuwe practicum besloot ik de rat in zijn thuishooi te laten, zodat het gedrag normaler en variabel was. We besloten alleen met mannetjes ratten te werken, want vrouwtjes zijn om de 4 dagen in oestrus, en dan staat hun hoofd niet naar leren. We hingen de dag tevoren enkele uren het pedaal en het voerbakje met één voerkorrel in de thuishooi. Er waren altijd enkele ratten die het pedaal onder het nestmateriaal begroeven: die ratten gebruikten we niet. De ratten hadden de dag tevoren geen voedsel gekregen, en het practicum werd in het schemerdonker uitgevoerd. Door de situatie zo te manipuleren en een geringe selectie toe te passen, slaagden de meeste studenten er in binnen een uur een rat te leren een poot op het pedaal te zetten.

**Habituaie aan geluid bij een Wistar-rat.** Ook hier lieten we een (voedsel-gedepriveerde) rat in zijn thuishooi. Maar zelfs in deze saaie situatie vertoonden de ratten zo'n variabel gedrag dat reacties op stimuli niet gemakkelijk waren waar te nemen. Daarom strooide ik zonnebloempitten in de kooi, zodat de ratten voorspelbaar gedrag vertoonden van voedsel zoeken en eten. De stimulus was het scheuren van een reepje papier, wat veel ultrasone geluiden bevat. Deze stimulus voldeed, maar was wat knullig; ik heb geen effectievere stimulus gevonden. Door de situatie te manipuleren, konden de meeste studenten binnen een uur waarnemen dat de rat aan een geluid habitueerde.

**Sociale structuur bij groepen Java-apen.** Er waren twee redelijk grote groepen Java-apen aanwezig met één alfa-man, verscheidene volwassen vrouwtjes en veel kinderen. Deze groepen werden via een *one-way-screen* geobserveerd (de apen konden de observators niet zien). Een ervaren observator kan de sociale structuur afleiden uit allerlei spontane gedragsinteractie (vooral vlooiën), maar de studenten waren onervaren en ze hadden maar één uur de tijd. Dus ik moest iets doen om interacties tussen de apen te stimuleren.

1. Als ik een hoopje apenootjes in de kooi legde en vertrok, ging de alfa-man erbij zitten en nam nagenoeg alles; alleen sommigen kleintjes konden wat nootjes stelen.
2. Als ik de apenootjes in de kooi strooide en vertrok, gingen alle apen efficiënt foerageren en verspilden hun tijd niet met sociale interacties.
3. Als ik de apenootjes in de kooi strooide en aanwezig bleef, bleef de alfa-man mij aankijken en naar mij dreigen (bescherming van de groep is vooral de taak van de alfa), terwijl de vrouwtjes en kinderen efficiënt foerageerden. Dus het aanbieden van apenootjes was geen goed idee.
4. Daarom probeerde ik drank. Als ik appelsap aanbood was in één groep de drinkvolgorde gelijk aan de uitkomsten van agressieve interacties, maar in de andere groep weigerde de imposante, dominante, conservatieve man die nieuwlichterij.
5. Normaal konden de apen water drinken van verscheidene drinknippels, maar voor deze proef schakelde ik alle drinknippels uit. Voor het experiment konden de apen uit één drinknippel water drinken. Toen was in beide groepen de drinkvolgorde gelijk aan de uitkomsten van agressieve interacties.

Door de situatie te manipuleren kon ik zorgen dat de alfa-man alles, niets of een evenredig deel kreeg. Dan zie je vanzelf de grote rol van de omgeving.

politiek plan moet ervan uitgaan dat de mens is zoals hij is, en dat grote veranderingen daarin niet mogelijk zijn. Mensen met hoge agressiviteit of met sterke prosocialiteit bestaan, maar voor de samenleving is het niet zo relevant hoe mensen zijn, maar hoe ze zich gedragen. In ongunstige situaties gedragen de meeste normale mensen zich asociaal of gewelddadig.

### Bevorderen van heldhaftigheid (Zimbardo)?

Zimbardo heeft met zijn *Stanford prison experiment* (sectie 2.1.) getoond dat studenten die als een groep de macht krijgen over een andere groep, uit zichzelf overgaan tot wreed gedrag. Dit leidde tot een negatieve visie op de

mens. Om daarvan afstand te nemen schreef hij *The Lucifer effect*. Om onduidelijke redenen wenst Zimbardo de situatie geen belangrijke invloed toe te schrijven: de titel van zijn hoofdstuk 16 is "*Weerstand bieden aan de invloed van de situatie en heldendom vieren*." Zimbardo houdt in dat boek 'de held' als rol-model voor. Maar hij spreekt alleen van helden, als er sprake is van een nobel streven en zelfopofferende handelingen; in zijn definitie doen helden in ongunstige situaties toch de juiste dingen. Dit is wel erg moraliserend. De Tutsi-moordenaren in Rwanda en Anders Breivik in Noorwegen vonden waarschijnlijk van zichzelf dat ze helden waren.



**Ook bij chimpansees**

Of chimpansees zich positief sociaal gedragen of agressief hangt grotendeels af van de situatie.

- **Agressie.** In hoofdstuk 6.2. geef ik veel voorbeelden dat chimpansees in het wild regelmatig jonge en volwassen soortgenoten doden.
- **Samenwerken.** Er was een groep van 11 chimpansees (één mannetje en 10 vrouwtjes) in een open ruimte van 711 m<sup>2</sup>. Daar was een apparaat waarmee de chimps voedsel konden bemachtigen, maar alleen als twee of drie chimpansees samenwerkten. De chimps konden zelf hun partner kiezen voor deze taak (Suchak e.a. 2014). Ook was het mogelijk dat een andere chimpansee dat voedsel pakte; dat heet 'diefstal', 'profiteren' of 'freeloading' (Suchak e.a. 2016). Na tientallen pogingen werkten de chimps vooral samen. De chimps bemachtigden veel vaker voedsel door samen te werken dan door te stelen; diefstal leverde slechts 1,1% van de voedselbeloningen op. De samenwerkende chimps reageerden met protest of agressie op diefstal. Ook kwam het voor dat andere chimps intervenieerden, en dan meestal ten gunste van de slachtoffers van de diefstal. Eigenlijk was de titel van het artikel misleidend. De titel was "*How chimpansees cooperate in a competitive world*". Maar het betrof een wereld waarin competitie mogelijk was, maar waar samenwerken meer opleverde.

**Is empathie de oplossing (De Waal)?**

Frans de Waal heeft verdedigd om gedachten en emoties van dieren onderdeel te laten zijn van een wetenschappelijke verklaring van gedrag (De Waal 1982, p. 38; 2011, p. 191). Volgens mij produceer je zo vragen die toch niet beantwoord kunnen worden<sup>1</sup>. Er is niet zozeer een taboe op dergelijke woorden, maar het is een tactische, verstandige spelregel om vervelende oeverloze discussies te vermijden, over onderwerpen die toch niet opgelost kunnen worden. 'Empathie' is medegevoel. Frans de Waal probeert gevoelens te introduceren in een wetenschappelijke ethologie. Maar ik ben van mening dat hij daarmee niet-toetsbare zinnen produceert. Hij maakt niet duidelijk waarom juist nu de tijd van empathie aangebroken zou zijn. Eigenlijk komt De Waal niet verder dan (De Waal 2009, p. 204). "*Als ik God was, zou ik iets doen aan het bereik van empathie.*" (De Waal en Houtzager 2009, p. 226). Toen sociaal-wetenschappers proclameerden dat gewelddadig gedrag niets met erfelijkheid te maken heeft (de *Seville Statement on Violence*, Adams e.a. 1988), heeft De Waal (1992) laten zien dat agressie een normaal onderdeel is van het gedrag van apen. Overigens ben ik van mening dat Jane Goodall meer een open oog heeft voor de negatieve kanten van het gedrag van chimpansees dan Frans de Waal.

**Is communicatie de oplossing (Facebook)?**

Het ideaal van Mark Zuckerberg, de oprichter van Facebook, was aanvankelijk om de wereld meer open en verbonden te maken ('*open & connected*' was de term). Facebook is een laag-drempelig communicatieprogramma. Het was snel zeer succesvol met meer dan 2 miljard actieve gebruikers in 2018. Gebruik van Facebook kan beschouwd worden als een

vrijwillig, ongecontroleerd experiment met meer dan 2 miljard deelnemers naar de aard van de mens. Het grote 'Facebook-experiment' toont verschillend gedrag bij positieve of negatieve relaties.

**Positieve relaties.** Facebook-gebruikers reageren positief op gebruikers die ze 'vrienden' noemen. Ze melden dat ze berichten van 'vrienden' leuk vinden (*like*).

**Negatieve relaties.** In Facebook is de drempel laag om te beledigen, te schelden of te roddelen. Facebook-gebruikers verspreiden leugens (nep-nieuws) om concurrenten of tegenstanders te beschadigen, of ze mobiliseren medestanders in geweld tegen vijanden (zoals tegen de Rohingya). Ook organisaties gebruiken Facebook om tegenstanders te beschadigen. Het is extreem goed gelukt om veel mensen te verbinden, maar veel gebruikers zijn niet 'open', doordat ze hun identiteit en bedoelingen verborgen kunnen houden. Meer contact leidt niet vanzelf tot positief gedrag, en berichten tussen gebruikers dragen ook bij tot verspreiding van leugens en geweld.

**Is beschaving de oplossing (Elias)?**

Norbert Elias (1939) hoopte dat mensen in het westen steeds beschaafder zouden worden, en steeds meer zelfbeheersing zouden vertonen. Deze hoop werd wreed verstoord door Nazi-Duitsland. Dawkins hoopte dat scholing de mensen beter kon maken: "*Laten we proberen vrijgevigheid en altruïsme te onderwijzen, want we zijn zelfzuchtig geboren.*" (Dawkins 1976, p. 3). Zimbardo en De Waal beschrijven positieve trends gedurende de laatste decennia. Het blijkt echter dat beschaafde mensen zich in ongunstige situaties gewelddadig en wreed gedragen.

<sup>1</sup> Zie ook het 'Voorwoord' van dit boek.

**De essentie van beschaving**

Belangrijke elementen van een beschaafde samenleving zijn voldoende veiligheid, een rechtvaardige verdeling van goederen en rechtvaardige straffen voor wangedrag. Een faire overheid moet hiervoor zorgen. Dit is een voor de hand liggende selectie uit rechtse en linkse politieke programma's. Het is geen wensdroom, maar een beschrijving van wat in westerse landen grotendeels gerealiseerd is. Een eerlijke, machtige overheid heeft een gunstige invloed op de actuele situatie. In dat opzicht hadden Bodin (1576) en Hobbes (1651) gelijk. Machtige, welvarende, tolerante, veilige samenlevingen (hyperpowers, Chua 2007) kunnen intern geweld verminderen.

Daarom is het inderdaad een foute vraag of mensen vooral asociaal of vooral vriendelijke zijn.

Een praktische vraag is: als je de samenleving wilt verbeteren, kun je dan het meest effectief proberen om mensen of de situatie te veranderen? Ik heb hier aannemelijk gemaakt dat veranderen van de situatie het meest effectief is. Dit is geen wensdroom, maar het is al in de praktijk gebracht. Door de situatie te verbeteren hebben westerse overheden bijvoorbeeld moord en doodslag met een factor 20 – 1000 verminderd, vergeleken met vroegere samenlevingen en met kleinschalige, niet-westerse samenlevingen.

## 6.2. Groepsgeweld en dodelijk geweld bij primaten, inclusief de mens

Paul A.M. van Dongen © 2021

*De mens is de enige soort onder de zoogdieren die oorlog voert.*

### Samenvatting

Het dodelijk geweld van chimpansees tegen soortgenoten wordt vergeleken met het dodelijk gewelddadig gedrag van mensen. Groepen volwassen chimpanseemannen ondernemen regelmatig patrouilles in het gebied van andere gemeenschappen. Dan doden ze solitaire volwassen mannen van de andere gemeenschap. Zij hebben een tactiek die weinig risico voor de aanvallers heeft, die numeriek in de meerderheid zijn. Als veel volwassen mannen van een chimpanseegemeenschap gedood zijn, houdt die gemeenschap op te bestaan. Deze moorden zijn nuttig voor het verbreiden van de allelen van de daders. Chimpansees vermijden serieuze strijd tussen groepen.

Deze patrouilles bij chimpansees lijken nog het meest op het spontane, ongewapende excessieve geweld van groepen westerse mannen tegen eenlingen, die ernstig gemolesteerd worden. Daarnaast komen bij niet-westerse volken rituele veldslagen voor en dodelijke rooftochten. Ook bij de mens worden daardoor gemeenschappen geëlimineerd. Uniek voor de mens is oorlog: grootschalig, dodelijk geweld tussen groepen. Er zijn regels geformuleerd om normaal oorlogsgeweld te onderscheiden van oorlogsmisdaden. Maar steeds weer plegen gewone soldaten tijdens oorlog oorlogsmisdaden.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Geweld door primaten
  - 2.1. Grensconflicten bij primaten
  - 2.2. Het doden van kinderen
  - 2.3. Primaten doden volwassen soortgenoten
  - 2.4. Conclusies: dieren die soortgenoten doden
- 3. Groepsgeweld bij mensen
  - 3.1. Moord en doodslag bij de Yanomamö
  - 3.2. Kindermoord bij mensen
  - 3.3. Groepsgeweld door mensen
- 4. Groepsgeweld bij chimpansees en mensen
- 5. Conclusie

### 1. Inleiding

In dit hoofdstuk onderzoek ik dodelijk geweld bij apen en mensen. Ik bezie wat dit geweld veroorzaakt, en hoe het in de evolutie ontstaan kan zijn. Door de keuze van dit onderwerp is dit hoofdstuk eenzijdig. Apen en mensapen besteden meer tijd aan positieve sociale interacties dan aan agressie (Sussman en Garber 2007); die positieve sociale interacties bespreek ik elders (hoofdstuk 4.2 en 4.3.). Het is nu in wetenschappelijk kringen geaccepteerd dat bij verscheidene soorten zoogdieren en vogels in het wild het doden van soortgenoten onderdeel is van het normale gedrag (Gómez e.a. 2016). Hier bespreek ik alleen het gedrag van zoogdieren. In drie situaties doden zoogdieren hun soortgenoten.

1. In het geweld bij territoriale of dominantiegevechten, bijvoorbeeld tussen mannetjes edelherten en gaffelbokken, vallen er soms doden en ernstig gewonden (Clutton-Brock e.a. 1982, Byers 1997). In het wild kan de verliezer meestal vluchten, maar in afgesloten ruimtes vallen er vaker doden.
2. Bij sommige soorten primaten, roofdieren en knaagdieren komt het regelmatig voor dat volwassen dieren baby's en jonge dieren doden (Hrdy 1979, Mock 1984, van Noordwijk en van Schaik 2000).
3. Bij enkele soorten primaten en roofdieren doden volwassen dieren in coalitie volwassen soortgenoten. Het gedrag van chimpansees wordt hier uitgebreid besproken.

## 2. Geweld door primaten

### 2.1. Grensconflicten bij primaten

#### Groepen bij apen en mensen

Na bestudering van de stamboom van primaten en het sociaal gedrag van groepen primaten concludeerden Shulz e.a. (2011) dat apen sinds ongeveer 52 miljoen jaar in stabiel groepsverband leven. Dit kunnen kleine groepen zijn, zoals gezinnen, iets grotere zoals harems, of grote 'communes' die 100 of meer leden kunnen hebben (hoofdstuk 5.1.). Dat veronderstelt dat individuen onderscheid maken tussen leden van de eigen groep en die van andere groepen. Primaten maakten al 52 miljoen jaar geleden onderscheid tussen *in-group* en *out-group*. Volgens mij is groepscentricisme bij primaten evolutionair ongeveer 52 miljoen jaar oud. Net als de meeste andere primaten leven mensen in groepen. Veel mensen zijn als kind lid van de groep van hun vader en moeder. Steeds bevoordelen mensen de *in-group*, en discrimineren of benadelen ze de *out-group*.

#### Grensschermseligen en rituele veldslagen

De meeste gemeenschappen van apen hebben groepsterritoria. De groepen verdedigen hun territorium tegen de buurgroepen (Cheney 1987). De meeste primatensoorten met een territorium zijn vijandig naar buurgroepen. Als groepen uit verschillende gemeenschappen elkaar ontmoeten bij de grens van hun territoria, zijn er meestal grensconflicten. Dat is een algemeen patroon bij apen in Amerika, Afrika en Azië; ook als groepen chimpansees elkaar treffen, schreeuwen en dreigen ze naar elkaar. Die grensconflicten zijn spectaculair met veel schreeuwen en dreigen, maar er vallen zelden slachtoffers. Ook bonobo's hebben een groepsterritorium, maar ontmoetingen tussen buurgroepen zijn meestal vreedzaam. Andere soorten, zoals bavianen en gorilla's, hebben geen territorium, maar zij trekken in groepen rond. Ontmoetingen tussen groepen gorilla's zijn vaak gewelddadig.

Of de mannen of de vrouwen actief deelnemen aan het groepsgeweld, varieert per soort.

- De mannetjes en vrouwtjes doen beide mee aan het groepsgeweld bij brulapen, kapucijnerapen, meerkatten, makaken en gibbons.
- Bij lemuren en diadeemmeerkatten zijn vooral de vrouwtjes gewelddadig.
- Bij bavianen, orang-oetangs, gorilla's en chimpansees nemen vooral of uitsluitend de mannetjes deel aan groepsgeweld (Cheney 1987).

Bij groene meerkatten zijn er grensconflicten tussen buurgroepen, waaraan vrouwtjes en mannetjes deelnemen. Bij die conflicten beschermen mannetjes vooral hun nakomelingen en steunen ze een vrouwtje vooral als ze in haar vruchtbare periode is (Arseneau e.a. 1015). Bij die conflicten zijn er episodes van geweld, afgewisseld door pauzes. Tijdens die pauzes vlooien de vrouwtjes de mannetjes die meegevochten hebben, en zijn de vrouwtjes agressief tegen mannetjes die niet meegevochten hebben (Arseneau-Robar e.a. 2017). Na die agressie door vrouwtjes gingen de onwillige mannetjes wel meevechten. De vrouwtjes waren extra actief om mannetjes bij de gevechten te betrekken als er gevechten werd om fruit.

### 2.2. Het doden van kinderen

#### Kindermoord bij zoogdieren

Bij 54 soorten zoogdieren is in het wild waargenomen dat volwassen mannetjes baby's of jonge soortgenoten doden. Dat is waargenomen bij onder andere roofdieren, hoefdieren, knaagdieren en primaten (van Noordwijk en van Schaik 2000). Bij monogame roofdier- en primatensoorten komt kindermoord minder voor dan bij polygyne of promiscue soorten. Het is bij veel soorten natuurlijk gedrag dat mannetjes baby's doden van wie ze niet de biologische vader zijn. Ook bij vogels komt kindermoord voor, en wel in dezelfde situaties als bij zoogdieren (Veiga 2000).

#### Kindermoord bij apen

Doden van baby's komt bij veel apensoorten voor: het is waarschijnlijk evolutionair oud gedrag. Kindermoord<sup>1</sup> bij apen is het eerst beschreven in 1965 bij hoelmans. Deze apensoort leeft in India, in harems van een volwassen man met enkele vrouwen. De volwassen man wordt vaak uitgedaagd door groepjes mannen. Als de haremhouder verslagen wordt, neemt een andere man de harem over. Sugiyama (1965) beschrijft 5 machtsovernames; in 4 daarvan hadden de vrouwtjes baby's of kleine kinderen. In 3 van de 4 gevallen heeft de nieuwe leider de baby's en kinderen doodgebeten, in het overige geval heeft de leider de baby's wel gebeten, maar niet gedood. Na het doden van de baby's paarde de nieuwe leider met de vrouwtjes. Bij verscheidene apensoorten, en vooral bij soorten die in eenmansharems leven, worden na machtsovername de

<sup>1</sup> Moord en doodslag zijn ook juridische termen. Het molesteren van soortgenoten is 'goal-oriented' gedrag volgens criteria verwoord in hoofdstuk 10.2.

kinderen gedood die nog niet gespeend zijn (Hrdy 1979, Struhsaker en Leland 1987, van Noordwijk en van Schaik 2000). Dat geldt onder andere voor brulapen, hoelmans en meerkatten. Een mannetje brulaap die niet eerder kindermoord en machtswisselingen had waargenomen, doodde toch de baby's na machts-overname (Clarke e.a. 1994), wat een aanwijzing is dat kindermoord na een machtswisseling erfelijk\*<sup>2</sup> is. Kindermoord komt minder voor bij bavianen (Hrdy 1979). In geen enkel van deze gevallen was de dader de biologische vader van het kind (Borries e.a. 1999, Soltis e.a. 2000). Baby- en kindermoord is voor 34% - 64% de oorzaak van kindersterfte bij apen en mensapen (Van Schaik en Kappeler 1997). Daarmee is baby- en kindermoord een belangrijke factor in de evolutie van apen en mensapen.

### **Kindermoord bij gorilla's**

Gorilla's leven in harems met een grote man, de 'zilverrug', zijn vrouwen en kinderen. De zilverrug verdedigt zijn groep. Bij gorilla's komt kindermoord voor in 3 situaties (Fossey 1984, Harcourt en Greenberg 2001).

1. Als bij een machtswisseling de oude zilverrug verslagen wordt, is de kans groot dat de nieuwe zilverrug de kinderen doodt.
2. Als een nieuwe vrouw met een baby zich bij een bestaande harem voegt, komt het voor dat de zilverrug het kind van deze vrouw doodt.
3. Het komt voor dat een vreemde gorillaman de baby van een vrouw uit een harem doodt, met deze vrouw paart, haar meeneemt en met haar een eigen groep start.

### **Chimpanseemannen doden baby's**

Als een groep chimpanseemannen een volwassen vrouwtje met baby van een andere gemeenschap geïsoleerd heeft, loopt het slecht af met de baby. De aanvallers doden de baby, en soms eten ze hem helemaal of gedeeltelijk op (Kirchhoff e.a. 2018). Het is beschreven dat zij een nog-levende, schreeuwende baby opeten, maar ze beginnen vaak met het hoofd, waardoor de baby snel overlijdt. Verder molesteren de mannen het vrouwtje, maar meestal niet zo erg als ze de mannen verwonden (zie onder): meestal blijven de vrouwen in leven. Tot 2004 waren er 17 gevallen gepubliceerd dat baby's en jonge chimpan-

sees van andere gemeenschappen gedood zijn (Wrangham e.a. 2006). In 9 gevallen dat een man de dader was, waren alle slachtoffers baby-jongetjes (Murray e.a. 2007). In geen enkel geval werd een kind door zijn biologische vader gedood (Soltis e.a. 2000). Dit gedrag is voor de aanvallers evolutionair nuttig, omdat een concurrerende gemeenschap verzwakt wordt door het selectief doden van baby-jongetjes, en de daders goed voedsel bemachtigen. Dit is onderdeel van het patroon van vijandelijkheden tussen chimpanseegemeenschappen (zie onder).

### **Chimpanseevrouwen doden baby's**

Bij chimpansees komt ook kindermoord door vrouwen voor, al is dit zeldzamer. Goodall (1986) beschreef dat een chimpanseevrouw (Passion), die hoog in de hiërarchie stond, met haar dochter minstens 3 baby's (maar misschien wel 10) van andere vrouwen uit haar eigen gemeenschap gedood heeft en opgegeten. Later vertoonde een ander vrouw die hoog in de hiërarchie stond (Fifi), hetzelfde gedrag. In een andere gemeenschap vonden Townsend e.a. (2007) dat groepen vrouwen 3 baby's gedood hadden, in 2 van de 3 gevallen werden kinderen gedood van vrouwen die kort geleden in de gemeenschap gekomen waren. *"Deze aanvallen met baby-moord [...] lijken onderdeel van het gedragsrepertoire van vrouwen."* (Townsend e.a. 2007, p. R356). Chimpanseemannen intervenieerden (zonder succes) toen een groep vrouwen een baby uit de eigen gemeenschap aanviel (Townsend e.a. 2007). Die baby was zeker niet de nakomeling van de aanvallende vrouwen, maar waarschijnlijk wel van een man uit de gemeenschap. Vrouwen doden baby's ongeacht het geslacht van de baby (Murray e.a. 2007). Het is in het biologisch belang van de leden van een chimpanseegemeenschap dat deze gemeenschap voldoende groot en machtig is (zie onder). Het doden van een kind van de eigen gemeenschap door groepen vrouwen is lastig te interpreteren. Het doden van kinderen kan in het belang zijn van de allelen van deze vrouwen, omdat die vrouwen daarmee concurrenten van hun eigen nakomelingen elimineren, maar het is ook in het belang van de vrouwen dat de groep voldoende sterk is, en dan is het doden van kinderen van de eigen gemeenschap nadelig.

### **Verklaringen voor kindermoord**

Er zijn verscheidene hypothesen geformuleerd over de achtergronden van baby/kindermoord. Volgens sommige hypothesen is het doden van baby's of kinderen evolutionair nuttig voor de dader (zie ook Hrdy 1979).

<sup>2</sup> Bij empirische bevindingen gebruik ik de term 'erfelijk' als erfelijkheidsonderzoek heeft aangetoond dat de eigenschap erfelijk is, en de term 'erfelijk\*' (met sterretje) als het plausibel, maar niet aangetoond is dat de eigenschap erfelijk is (hoofdstuk 3.1.).

1. Sommige onderzoekers meenden dat kinderdoding alleen voorkwam door gestoorde individuen of door een afwijkende situatie, zoals overbevolking (Struhsaker en Leland 1987)<sup>3</sup>.
2. Kannibalisme van het slachtoffer levert hoogwaardig voedsel op.
3. Eliminatie van een concurrent voor voedsel of ruimte.
4. Verzwakken van een concurrerende groep: door het doden van baby's van een concurrerende groep wordt die groep kleiner. Dit wordt wel 'xenofobische kindermoord' genoemd.
5. Het doden van een kind kan de kansen op nageslacht voor de dader vergroten. Als er bij soorten die in eenmansharems leven, een nieuwe leider van de harem komt, is het evolutionair nuttig gedrag voor de nieuwe leider dat hij de aanwezige baby's doodt. De gedode kinderen zijn de nakomelingen van de oude leider. Zolang de vrouwtjes niet-gespeende kinderen bij zich hebben, zijn ze minder vruchtbaar. Dus door de baby's en kinderen te doden kan de nieuwe leider meer eigen nakomelingen verwekken, en worden de middelen van bestaan van de groep niet aan de nakomelingen van een andere man besteed. Kindermoord is in deze situatie een evolutionair nuttige strategie. Voor apensoorten die in harems leven, is deze laatste hypothese nu algemeen aanvaard.

#### **Strategieën om kindermoord te vermijden**

Baby- en kindermoord is bij apen zo'n frequent gedrag dat er strategieën tegen kindermoord zijn ontstaan.

**Strategieën van de baby's.** In de aanwezigheid van vreemden, verschuilen baby's en jonge kinderen zich bij hun moeder. Soms gaan jonge kinderen een positieve relatie aan met bekende volwassen mannen, zoals de zilverrug bij gorilla's. Bij mensen zien we dat jonge kinderen op een bepaalde leeftijd vreemden (vooral mannen) gaan vermijden.

**Strategieën van de vrouwen.** Vrouwen hebben verschillende strategieën om te verhinderen dat hun kind gedood wordt. Ze kunnen allianties met andere vrouwen aangaan (o.a.

bij bonobo's). Bonobo-vrouwen hebben seks met veel mannen; de kans is dan kleiner dat die mannen haar kinderen doden (Struhsaker en Leland 1987). Vrouwen bij gibbons, gorilla's en mensen volgen een andere strategie: een vrouw geeft één man (relatieve) zekerheid over het vaderschap, waarna deze man 'zijn' vrouw en kind verdedigt. Bij soorten met een groeps-territorium (zoals chimpansees) zijn er twee bedreigingen voor baby's en kinderen.

- Mannen en vrouwen uit de eigen gemeenschap dreigen baby's te doden. Onderzoekers hebben bijna nooit de geboorte van een chimpansee in het wild gezien, en nu is duidelijk waarom. In de zeldzame keer dat onderzoekers dit zagen, greep een volwassen man de baby meteen na de geboorte en at de baby op (Nishie en Nakamura 2017). Dit was de eerste baby van deze vrouw. Daarom verstoppen vrouwen zich bij en na de bevalling met hun baby ('moederschapsverlof'). Of de moeders verblijven vaker met hun baby in het gezelschap van mannen van hun gemeenschap, bij voorkeur met mannen met wie zij gepaard hebben (Goodall 1977, Pusey e.a. 2008).
- Mannen uit een andere gemeenschap dreigen baby's te doden; daarom blijven de vrouwen met hun nageslacht vooral in het centrum van het territorium,

Bij apen die in een eenmansharems leven, zijn er nauwelijks mogelijkheden voor de vrouwtjes om de kans op kindermoord door een nieuwe leider te beperken.

**Strategieën van de mannen.** Mannen verdedigen hun groeps- en gezinsterritorium of hun gezin, en daarmee bieden ze bescherming tegen kindermoord (bij gibbons, chimpansees en mensen). Bij beerbavianen verblijven mannen bij een vrouw met baby als ze eerder met die vrouw gepaard hebben. Mannen interverteren soms bij geweld tegen baby's uit hun gemeenschap.

### 2.3. Primaten doden volwassen soortgenoten

#### 2.3.1. Dodelijk groepsgeweld bij chimpansees

##### **Foerageren en patrouilleren**

De groepsstructuur en het groepsleven bij chimpansees is beschreven in hoofdstuk 5.1. Chimpansees leven in gemengde groepen van 20 – 150 individuen in een groepsterritorium. Chimpansees van een gemeenschap vormen rondtrekkende groepjes (*parties*) van wisselende samenstelling. Dit noemt men een *fusion-fission* structuur. Groepjes van mannen en vrouwen gaan in hun territorium foerageren,

<sup>3</sup> De woorden 'afwijkend' en 'normaal' zijn beladen. Het woord 'afwijkend' heeft een statistische betekening ('zelden voorkomend') en een medische betekenis ('zieklijk of ziekte veroorzakend'). Ik gebruik hier het woord 'afwijkend' als 'het gevolg van een zeldzame aanleg, een zeldzame voorgeschiedenis of een zeldzame situatie'. Het woord 'normaal' is hiervan het tegenovergestelde.

terwijl mannen ook af en toe groepjes vormen die gaan patrouilleren naar andere territoria (zie onder). Zowel op foerageertochten als op patrouilles kunnen groepjes stuiten op chimpansees van andere gemeenschappen (Watts e.a. 2006).

Chimpansees vertonen een speciaal gedrag dat bij weinig andere soorten primaten is waargenomen: patrouilles. Grote gemeenschappen houden relatief vaak patrouilles; bij de grootste onderzochte gemeenschap, de Ngogo-gemeenschap in Kibale (Oeganda), was dit gemiddeld eens in de 10 dagen (Watts en Mitani 2001). De minimale grootte van een patrouille is 3 chimpanseemannen, maar vaak veel groter, tot 30 individuen. Een patrouille bestaat vooral uit volwassen mannen, met soms ook opgroeiende mannen, en zelden met volwassen vrouwen (Watts en Mitani 2001). Sommige chimpanseemannen nemen vaak deel aan patrouilles, en anderen zelden. Tijdens een patrouille lopen de deelnemers achter elkaar en ze zijn opvallend stil en trappen niet op dode takken of dingen die geluid maken. Soms ondernemen ze expedities tot 2 kilometer in een ander territorium. In ongeveer de helft van de expedities nemen ze andere chimpansees waar.

Bonobo's maken niet dergelijke grenspatrouilles, maar ze zijn wel beschreven bij withandslingeringen.

### **Battles en groepsgeweld**

Als chimpansees op patrouille andere chimpansees waarnemen, is dat meestal eerst door geluid. Als ze chimpansees van een andere gemeenschap horen, reageren ze meteen met *'open-mouth grinning'* of met opzetten van de haren (wat geïnterpreteerd wordt als tekenen van opwinding), of met elkaar omarmen (M.L. Wilson en Wrangham 2003, p. 370). Aan de hand van het geluid schatten ze in of het andere groepje groter of kleiner is dan hun eigen groepje (M.L. Wilson e.a. 2001). Als het andere groepje groter lijkt, kunnen ze zich stil terugtrekken (M.L. Wilson e.a. 2001). Ze kunnen ook stiekem op het geluid afgaan waarna ze de grootte van het andere groepje beter kunnen beoordelen. Ze kunnen gezamenlijk tot de aanval overgaan, waarbij ze speciale 'aanvalskreten' slaken die alleen bij aanvallen en tegenaanvallen voorkomen (Boesch en Boesch-Achermann 2000). Bij zo'n aanval kan het andere groepje wegvlugten, of terugdeinzen en standhouden. Als beide groepjes ongeveer even sterk zijn, kan een **battle**<sup>4</sup> ontstaan waarin beide groepjes, soms in linies, over en

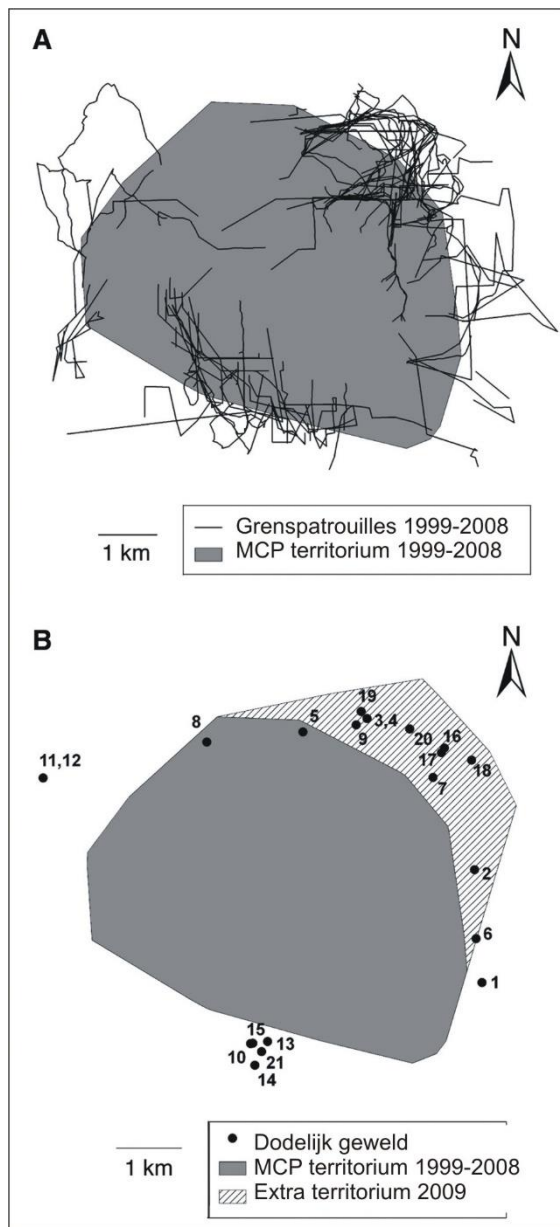
weer dreigen, aanvallen, wijken of terugkeren, dit alles onder luid geschreeuw. De *battles* zijn luidruchtige gebeurtenissen, die wel 45 minuten kunnen duren; daarna trekken beide partijen zich terug (Boesch en Boesch-Achermann 2000, Crofoot en Wrangham 2010). De *battles* zijn spectaculair, maar er vallen zelden ernstige gewonden, tenzij een groepje een enkele man kan isoleren. Als de leden van de patrouille één individu (man of vrouw) geïsoleerd hebben, ontstaat een **groepsaanval** (zie onder).

### **Groepsaanval tegen een volwassen man**

Het komt voor dat een groepje op een man alleen stuit. En het komt voor bij een aanval dat een groepje vlucht, maar dat de aanvallers één man isoleren. Als een groep chimpansees één volwassen man geïsoleerd heeft, ontstaat een karakteristiek patroon, wat voor het eerst waargenomen is in de groep van Gombe (Tanzania) in 1974 (Goodall 1979A). Een of meer chimpansees houden de man vast op de grond, terwijl de anderen hem slaan, schoppen, bijten, en hem ernstig molesteren (Watts en Mitani 2001). Vaak bijten ze of scheuren ze de testikels en huid en spieren van het slachtoffer af. Zo verwonden chimpanseemannen met blote hand, voet en tand een andere chimpanseeman, zodat deze meestal overlijdt. Omdat dit steeds confrontaties zijn van velen tegen één, is het risico voor de aanvallers gering. In de grote Ngogo-gemeenschap vielen gemiddeld 8 aanvallers één slachtoffer aan (M.L. Wilson e.a. 2014). Er zijn weinig of geen verwondingen bij de aanvallers gevonden (Manson en Wrangham 1991). Tot 2004 waren er 32 gevallen gepubliceerd dat volwassen chimpansees gedood zijn (Wrangham e.a. 2006). De grootste onderzochte gemeenschap was Ngogo. Bij de Ngogo-gemeenschap zijn de patrouilles gedurende een periode van 10 jaar systematisch onderzocht (Mitani e.a. 2010). Deze groepjes waren zo groot dat ze niets te vrezen hadden. De onderzoekers hebben 21 gevallen van dodelijke agressie onderzocht, waarvan ze er 18 direct waargenomen hebben. Dit betrof 6 volwassen mannen, een volwassen vrouw en 14 kinderen. Figuur 1 toont de trajecten van tientallen patrouilles, en de plaatsen waar chimpansees gedood zijn. "*Dodelijk geweld tussen groepen in coalitieverband is onderdeel van het normale gedragsrepertoire van chimpansees.*" (Watts e.a. 2006, p. 163). Het ernstig molesteren<sup>5</sup> van volwassen mannen

<sup>4</sup> Ik gebruik het woord *'battle'*, omdat dit zowel verwijst naar verbaal en fysiek geweld.

<sup>5</sup> Ik spreek liever van 'ernstig molesteren' dan van 'doden', omdat de aanvallers vaak een nog levend slachtoffer achterlaten, en omdat ik niet wil suggereren dat chimpansees 'een idee van dood' hebben.



*Figuur 1. Het territorium, de patrouilletochten, de plaatsen van dodelijk geweld, en de territoriumuitbreiding van de Ngogo chimpansee-gemeenschap (gegevens van Mitani e.a. 2010).*

wordt nu als normaal gedrag van chimpansees beschouwd. Verreweg de meeste (92%) van de aanvallers waren mannen, en de meeste slachtoffers (73%) waren mannen (M.L. Wilson e.a. 2014).

#### Het einde van een gemeenschap

Het is inmiddels 3 maal waargenomen dat een gemeenschap chimpansees ophield te bestaan, en in twee van deze gevallen is direct waargenomen dat mannen van de ene gemeenschap verscheidene mannen van de andere gedood hebben. Goodall (1979A, 1986) merkte dat

haar onderzoeksgroep in Gombe in 1971 opsplijfde in de grote Kasakela gemeenschap en de kleine Kahama gemeenschap. Tussen 1974 en 1978 hebben de Kasakela-mannen de Kahama-mannen één voor één gedood; een deel van die voorvallen is direct waargenomen. Uiteindelijk hield de Kahama-gemeenschap op te bestaan. De groep van Nishida onderzocht de chimpansees in Mahale (Tanzania). In de K-groep van Mahale 'verdwenen' steeds meer gezonde volwassen mannen; er was een sterk vermoeden dat ze door mannen van de M-groep gedood waren, maar dat is nooit direct waargenomen (Nishida e.a. 1985). Terwijl het aantal mannen afnam, waren er steeds meer volwassen vrouwen die overliepen naar andere gemeenschappen, terwijl vrouwen dat anders nagenoeg alleen doen als ze voor het eerst vruchtbaar worden. De K-gemeenschap hield op te bestaan. Nadat de Ngogo-mannen 4 mannen van een kleine noordoostelijke gemeenschap gedood hadden, hield de kleine gemeenschap op te bestaan. De chimpansees van de grote gemeenschap hebben dit areaal ingelijfd bij hun territorium. Dat bleek omdat na die tijd gemengde groepen met mannen, vrouwen en kinderen het areaal introkken en zich gedroegen als in hun eigen territorium; andere chimpansees kwamen niet in dit areaal (Mitani e.a. 2010).

#### Dodelijk groepsgeweld binnen de gemeenschap

Tussen individuele chimpanseemannen komen bondgenootschappen (coalities) voor. Ook binnen een gemeenschap komt dodelijk groepsgeweld voor, waarbij coalities van groepsleden de alfa-man zo molesteren dat deze overlijdt (de Waal 1982, 1986, Nishida en Hosaka 1996). In het wild kan de verslagen alfa vaak ontvluchten (Goodall 1986).

#### 2.3.2. Dodelijk groepsgeweld bij andere primaten

Bij enkele apensoorten is dodelijk groepsgeweld tegen een volwassen individu waargenomen. Vermoedelijk komt dit bij meer soorten voor, maar het is zeer moeilijk om dergelijk dodelijk geweld direct waar te nemen, doordat (1) het toch al zeldzame gebeurtenissen zijn, en (2) als apen mensen waarnemen aan wie ze niet gewend zijn, richten ze hun gedrag vooral op die mensen en niet op soortgenoten. Hierdoor kan het doden van soortgenoten door apen slechts zelden waargenomen worden. Bij witschouderkapucijnerapen is drie maal waargenomen dat een groep een volwassen man doodt. Twee maal is waargenomen dat een groep mannen een vreemde man zo ge-



### De erfenis van Konrad Lorenz

De mythe dat dieren niet, maar mensen wel doelgericht soortgenoten doden, is ontleend aan Konrad Lorenz (1903 - 1989). Lorenz was een van de grote voormannen van de ethologie. Hij heeft ook een boek over agressie gepubliceerd (Lorenz 1963).

**'Behoud van de soort'**. Rond 1960 meenden biologen algemeen dat natuurlijke selectie die eigenschappen bevorderde die bijdroegen tot 'het behoud van de soort'. Lorenz meende dat geweld nuttig was voor *'het behoud van de soort'*, omdat door geweld minder geschikte individuen geëlimineerd worden, zodat een 'betere populatie' overbleef. Veel wetenschappers vinden nu een gen-centrische interpretatie meer bevredigend (Fisher 1930, Dobzhansky 1937, 1955, Dawkins 1976, zie hoofdstuk 4.1.).

**Is het doden van soortgenoten een goal van sommige dieren?** Veel gedrag van dieren is doelgericht door causale processen (hoofdstuk 10.2.). Maar Konrad Lorenz beweerde dat doden van soortgenoten niet het *goal* van agressief gedrag tussen soortgenoten is. „*We hebben nog nooit gezien dat het doel van agressie de vernietiging van een soortgenoot is, al komt het voor bij een territorium- of machtsstrijd dat per ongeluk een hoorn in een oog, of een tand in een halsslagader verzeild raakt. [...] Ik geloof dat ik me niet beter voordoet dan ik ben, als ik beweert dat de doeltreffende en driftbevredigende eindhandeling niet het ombrengen van mijn vijand is.*” (Lorenz 1963, p. 71 - 72). Speciaal roofdieren zoals leeuwen en wolven die een prooi kunnen neerhalen die groter is dan zichzelf, zouden geremd zijn in agressie tegen soortgenoten, *“omdat zij dan het voortbestaan van de soort in gevaar zouden brengen”*. Lorenz meende dat de mens de enige diersoort is waarbij individuen 'opzettelijk' soortgenoten doden.

Inmiddels is aangetoond:

1. Bij verscheidene soorten zoogdieren doden individuen frequent baby's en jonge soortgenoten.
2. Bij chimpansees, leeuwen en wolven molesteren groepen mannetjes solitaire mannen zodanig dat ze meestal overlijden. De aanvallers zijn dan in de meerderheid.
3. Het doden van soortgenoten is – in de onderzochte gevallen - gunstig voor de verspreiding van de allelen van de dader.
4. Daarmee is het doden van soortgenoten evolutionair voordelig en niet-pathologisch, maar zeldzaam gedrag.

**Domesticatie.** Als een dier gedomesticeerd wordt, wordt het erfelijk materiaal door drie processen veranderd.

1. In het algemeen prefereren kwekers 'tamme' dieren, en daar selecteren ze op. In het algemeen hebben gedomesticeerde dieren hersenen die zo'n 30% kleiner zijn dan van hun wilde voorouders (Kruska 1988).
2. Gerichte selectie: kwekers die gericht waren op een bijzonder uiterlijk, en weinig op een gezond lichaam en normaal gedrag, hebben huisdieren gekweekt met allerlei erfelijke afwijkingen in uiterlijk, gedrag en gezondheid.
3. 'Natuurlijke' selectie. Ook bij huisdieren blijft het principe van natuurlijke selectie spelen dat die eigenschappen bevordert worden waardoor individuen meer nakomelingen krijgen. Bij domesticatie krijgen individuen die meer seks bedrijven, gemiddeld meer nakomelingen. Bij domesticatie worden de 'seksuele instincten' bevordert, ten koste van andere 'sociale instincten' zonder dat dit de bedoeling van de kweker is.

Uiteindelijk zijn 'gedomesticeerde' huisdieren ontstaan die dankzij de mens overleven, maar die in het wild meestal niet kunnen overleven (Araki e.a. 2007).

Lorenz meende dat ook bij de mens de evolutie verstoord is doordat er te weinig natuurlijke selectie was. In zijn ogen was de huidige mens 'gedomesticeerd'. Dat zou dan de verklaring zijn van abnormaal gedrag, zoals het doden van soortgenoten. „*In de omstandigheden van beschaving is de agressie neiging volledig ontspoord.*” (Lorenz 1963, p. 47).

Ik het niet met Lorenz eens.

1. Het doden van kinderen van de eigen soort is onderdeel van het normaal gedrag bij zoogdieren.
2. Het doden van volwassen soortgenoten is onderdeel van het normaal gedrag van chimpansees, leeuwen, wolven en mensen in zeldzame situaties.
3. In het algemeen zijn mensen juist niet pathologisch gewelddadig ('gedomesticeerd'). In de juiste omstandigheden gedragen de meeste mensen zich juist ultrasociaal (d.i. meer positief sociaal dan enig ander dier). Dat noemen we 'beschaving'. Maar in ongunstige omstandigheden kunnen mensen door hun intelligentie uitzonderlijk wrede handelingen bedenken en uitvoeren, en door hun organisatievermogen kunnen ze dat op ongekende grote schaal uitvoeren.

molesteerd heeft dat deze overleed. Het andere voorval betrof het doden van de alfa-man. De beslissende aanval is niet waargenomen, maar de eerste alfa-man was zwaargewond, en ook de nieuwe alfa-man en verscheidene leidende vrouwen hadden wonden. Later is waargenomen dat een groep van 10 kapucijnerapen de oude alfa-man zo toegetakeld heeft dat hij later overleed (Gros-Louis e.a. 2003).

Bij rode franjeapen zijn er coalities van vrouwtjes met één mannetje beschreven tegen een man die een baby aanviel; die man werd gedood (Starin 1994).

Bij een groep vrouwtjes dianameerkatten is een ernstig toegetakeld dood vrouwtje aangevallen, waarbij het niet duidelijk was of dit een vreemd vrouwtje was of een groepslid (McGraw e.a. 2002). De verwondingen wezen niet op een aanval door een roofdier. Verscheidene vrouwtjes uit de groep hadden verwondingen. De enige plausibele verklaring was dat vrouwtjes een ander vrouwtje aangevallen hebben en zo ernstig gemolesteerd dat ze overleed, maar ook zelf gewond waren geraakt. Groepen mannen van de withandslingeraap trekken zonder geluid achter elkaar in het territorium van buurgemeenschappen, juist zoals chimpansees. Er zijn 7 zulke patrouilles waargenomen, maar geen dodelijk geweld (Aureli e.a. 2006).

Verder is bij verscheidene apensoorten groepsgeweld tegen een alleenstaande man waargenomen (Goodall e.a. 1979A, p. 15).

### 2.3.3. Dodelijk groepsgeweld bij andere zoogdieren

Behalve primaten zijn er maar weinig soorten zoogdieren bij wie incidenteel dodelijk groepsgeweld tegen volwassen soortgenoten waargenomen is (Wrangham 1999). Dodelijk groepsgeweld komt vrij vaak voor bij wolven en leeuwen. Troepen wolven leven in groepsteritoria; vooral in het grensgebied van territoria worden wolven gedood door wolven van een andere troep. Er is beschreven dat 39% - 65% van de wolven stierven door dodelijk geweld door soortgenoten (Fuller e.a. 2003).

Groepen van 2 - 4 mannetjesleeuwen vallen solitaire mannetjes aan, zodat deze gedood worden. Er zijn verder incidentele observaties dat groepen gevlekte hyana's en jachtluipaarden volwassen soortgenoten gedood hebben (Wrangham 1999).

## 2.4. Conclusie: dieren doden soortgenoten

### ***“Waarom zou je niet proberen de vijand gewoon te doden of te verminken?”***

Mannetjes-chimpansees hebben een effectieve en veilige strategie om een volwassen chimpanseeman ernstig te molesteren. Alleen na langdurig veldwerk hebben onderzoekers dit verscheidene malen waargenomen, waarbij het aanvalspatroon steeds hetzelfde is (zie boven). De aanvallers pakken dit zo effectief aan dat er geen verwondingen bij de aanvallers zijn waargenomen. Een belangrijk element daarin is dat ze pas aanvallen als ze een numerieke meerderheid hebben. Maar een numerieke meerderheid is geen garantie voor veiligheid van de aanvallers. Bij dodelijk aanvallen van andere apensoorten op een volwassen soortgenoot waren steeds ook de aanvallers gewond geraakt (zie boven). Alleen met een betrouwbare, voldoende grote coalitie met een duidelijke strategie kunnen chimpansees zonder wapens een volwassen mannelijke soortgenoot doden zonder grote risico's. Wolven, leeuwen en andere roofdieren doden incidenteel volwassen soortgenoten. Deze aanvallen zijn te weinig waargenomen om te zien of er een gerichte strategie was en of ook de aanvallers gewond raakten.

E.O. Wilson (1975, p. 62) stelde de vraag: *“Waarom zou je niet proberen de vijand gewoon te doden of te verminken? En als je een opponent verslagen hebt, waarom zou je niet voortgaan en hem doden?”* Na bovenstaande bespreking van dodelijk geweld bij zoogdieren tegen volwassen soortgenoten kunnen we deze vraag beantwoorden. Het doden van een volwassen man is meestal te gevaarlijk voor de aanvallers. Alleen als doden van een ander met weinig risico voor eigen lijf, leden en alleden kan, is er een aanzienlijke kans dat dieren soortgenoten doden of verminken.

### **Machtsverschillen**

Bij chimpansees is de kans op dodelijk groepsgeweld groter bij 'machtsongelijkheid': als een groep veel sterker is dan de andere (Manson en Wrangham 1991, Wrangham 1999, Watts en Mitani 2001). Inderdaad worden volwassen mannen alleen gedood als een groep mannen één man geïsoleerd heeft. Dan kan de groep chimpansee-mannen met weinig risico een individu doden.

Er zijn veel ontmoetingen tussen groepen soortgenoten met verschil in grootte, maar dat leidt bij de meeste soorten niet tot het doden van volwassen individuen. Op zich is bij chimpansees het doden van volwassen soortgenoten zeldzaam, maar natuurlijk gedrag. Er zijn

extra hypothesen nodig waarom chimpanseemannen bij machtsoverwicht gaan doden. Mijn hypothese is dat het erfelijk is dat zij doden, maar of ze in een concrete situatie echt doden, hangt af van de situatie. De grootte van beide groepen maakt deel uit van de situatie. De hypothese van machtsongelijkheid sluit aan bij mijn conclusie dat de actuele situatie vaak de belangrijkste oorzaak is voor gedrag van mensen en dieren (hoofdstuk 6.1.).

### Het verklaren van dodelijk groepsgeweld door chimpansees

Sommigen willen het dodelijk groepsgeweld van chimpansees in termen van motivatie 'verklaren' (zie onder). Ik ben van mening dat verklaringen in termen van motivatie niet in een natuurwetenschap thuis horen. In een empirisch-wetenschappelijke verklaring van het dodelijk groepsgeweld bij chimpansees spelen de volgende elementen een rol:

1. Is het normaal gedrag?
2. In welke situatie komt het gedrag voor?
3. In welke mate dragen erfelijkheid, ontwikkeling en leren bij tot het gedrag?
4. Is het gedrag nuttig voor de allelen van de dader?
5. Welke allelen spelen een rol in het gedrag? Helaas kunnen we deze laatste vraag nog niet beantwoorden.

### Is het doden van soortgenoten erfelijk of aangeleerd?

Dit dodelijk groepsgeweld door chimpansees heeft deels een erfelijke basis. Chimpanseemannen doden soortgenoten volgens welomschreven patronen: (1) mannen van alle voldoende onderzochte gemeenschappen doden, (2) het gaat gepaard met gedrag dat niet in andere contexten gezien wordt, en dat overeenkomsten heeft tussen gemeenschappen, en (3) ze selecteren hun slachtoffers: ze doden vooral volwassen mannen en baby's; vrouwen zijn minder vaak het slachtoffer. Als bepaald gedrag algemeen en erfelijk is, wijst nader onderzoek meestal uit dat de gevolgen van het gedrag evolutionair voordelig zijn voor de dader.

In de dierentuin van Arnhem is een groep chimpansees gevormd uit individuen die niet eerder aan groepsgeweld hebben deelgenomen. Veel later hadden daar twee volwassen mannen een volwassen man zo toegetakeld dat deze overleed. De aangevallen man vertoonde dezelfde soort verwondingen als gemoesteede chimpansees in het wild, zoals het verwijderen van de testes (de Waal 1986), wat zou kunnen wijzen op een erfelijk patroon. De aanvallers hadden hierbij nauwelijks verwondingen, wat wijst op goede coördinatie tussen

de aanvallers. Omdat het doden van kinderen en volwassenen door chimpansees in alle voldoende onderzochte gemeenschappen is aangetoond, voldoet het niet aan de criteria voor cultureel overgedragen gedrag (Whiten e.a. 2001). Om al deze redenen concludeer ik dat het doden van volwassen mannen van andere gemeenschappen door groepen chimpansees een erfelijke\* component heeft. In de details van de uitvoering kunnen ook aanleren en imitatie een rol spelen: immers adolescenten nemen in het wild deel aan de strooptochten, maar dat geldt niet voor het voorval in Arnhem.

### Het causaal verklaren van het gewelddadig gedrag van chimpansees

We kunnen het doden van volwassen soortgenoten door chimpansees enigszins causaal verklaren .

1. Chimpansees uit verscheidene gemeenschappen ondernemen deze grenspatrouilles. Als ze een man geïsoleerd hebben volgt een redelijk voorspelbaar patroon van geweld. Dit is een voorbeeld van 'groepsgedrag'. Dan moeten we een causale verklaring geven voor het gedrag van de initiator en voor het gedrag van de navolgers (imitatie, gedragsbesmetting).
2. De overerving van dit gedrag is nog niet onderzocht. Ik neem aan dat er een erfelijke component is, omdat (1) chimpansees van verscheidene gemeenschappen dit gedrag vertonen, en (2) het ook vertoond is door chimpansees in Arnhem die het niet eerder waargenomen kunnen hebben.
3. Het is onbekend of deelnemers aan patrouilletochten en aan grof geweld uiteindelijk meer nakomelingen krijgen.
4. De moorden op volwassen mannen leiden tot eliminatie van een concurrent. Het elimineren van een andere gemeenschap leidt tot betere beschikbaarheid van vrouwen, en voedsel door gebiedsuitbreiding.

Chimpansees leven in gemeenschappen. Als zo'n gemeenschap buurgemeenschappen heeft, ontstaat er (nu eenmaal) rivaliteit tussen gemeenschappen. Leden van de grootste gemeenschap (Ngogo) waren het minst bedreigd, ondernamen de meeste grenspatrouilles, en doodden de meeste buurmannen. *"Niet omdat het moest, maar omdat het kon."* "... onze bevindingen steunen de hypothese dat het doden van naburige soortgenoten adaptief is. Maar de vraag is nog niet opgelost of chimpansees dat doen om sekspartners of middelen van bestaan te veroveren." (Mitani e.a. 2010). Als een gedrag meerdere voorspelbare gevolgen heeft die causaal gekoppeld zijn, en als verscheidene van die gevolgen evolutionair

### De gevoelens en motivaties van chimpansees

Sommige onderzoekers beschrijven het gedrag van chimpansees in antropomorfe termen, inclusief de uitingen van emoties. Ook worden teleologische termen gebruikt om het gedrag van chimpansees te verklaren. (Dit stuk bevat 'magische zinnen', die ik liever niet vertaal, hoofdstuk 7.3.)

*"Do chimpanzees show intent to kill? [...] we can tell nothing about the "intentions" of the aggressors. [...] In summary, then, It seems almost certain that the Kasakela males were making determined attempts, through wounding and battering to incapacitate the Kahama chimpanzees. If they had firearms and had been taught to use them, I suspect they would have used them to kill."* (Goodall 1986, p.528- 530).

*"The Gombe chimpanzees gave the impression that they wanted to kill or badly harm the prisoners,"* (Boesch en Boesch-Achermann 2000, p. 149).

*"Chimpanzees often appear tense or cautious during (border patrols)"* (M.L. Wilson en Wrangham 2003, p. 369). *"Chimpanzees thus appear to seek safety in numbers before visiting borders."* (M.L. Wilson en Wrangham 2003, p. 369). *"Hearing calls from neighbors usually generates a striking response, including signs of apparent fear and/or excitement, such as open-mouth grinning and bristling of hair, and reassurance gestures, such as embracing and mounting other party members."* (M.L. Wilson en Wrangham 2003, p. 370). *"More often, encounters appear to be intentional, in which members of one party move rapidly and directly toward pant-hoots or other calls made by neighbors."* (M.L. Wilson en Wrangham 2003, p. 371). *"Upon hearing strangers, males often approach them with the apparent intention of attacking, as evidenced by stalking and swift silent movements during their approach, followed by direct aggression after they arrive."* (M.L. Wilson en Wrangham 2003, p. 371). *"Males almost always show fear or hostility to stranger males."* (M.L. Wilson en Wrangham 2003, p. 371).

*"where they actively search for members of other communities. [...] making deep incursions [...] into the territories of their neighbors", travelling two or more kilometers past the border, with the apparent intention of finding and attacking strangers."* (Muller en Mitani 2005, p. 292).

*"In all cases, the remains showed significant bites to the head, almost certainly fatal in two cases, indicating that these were purposeful, not accidental, killings."* (Townsend e.a. 2007, p. R 356).

*"One prominent hypothesis suggests that chimpanzees attack neighbors to expand their territories and to gain access to more food."* (Mitani e.a. 2010, p. R507).

*"... groups use aggression to achieve dominance over their neighbors."* (Crofoot en Wrangham 2010, p. 173).

Het is tegen de spelregels van de ethologie om gedrag te verklaren vanuit de 'bedoelingen' van de dader, maar wel heb ik gedragscriteria vermeld op basis waarvan men (toetsbaar) gedrag van dieren of mensen 'goal-oriented' kan noemen (hoofdstuk 10.2.). Er zijn geen natuurwetenschappelijk onderbouwde criteria voor gevoelens/emoties.

nuttig zijn, dan is het een zinloze vraag of het gedrag vooral door het ene of het andere gevolg geselecteerd is. Overigens moeten nog veel aspecten verder onderzocht worden. Ik vind het vooral niet vruchtbaar over de 'bedoelingen van de dader' te spreken: daar kom je bij dieren toch niet uit (zie tekstkader "De gevoelens en motivaties van chimpansees"). Volwassen mannetjes-chimpansees doden nu eenmaal in bepaalde situaties volwassen mannen en baby's van andere gemeenschappen. Het is plausibel dat dit nuttig is voor de verbreiding van de allelen van de daders.

### 3. Groepsgeweld bij mensen

Na een bespreking van dodelijk geweld bij chimpansees, bespreek ik nu het geweld bij mensen, daarbij ik eerst het gedrag van de Yanomamö bespreek en vervolgens het gedrag in het algemeen.

#### 3.1. Moord bij de Yanomamö

##### De Yanomamö

De Yanomamö is een volk dat leeft op de grens tussen Venezuela en Brazilië. Dit volk was speciaal interessant omdat het bij het begin van het onderzoek nog nauwelijks door westerlingen beïnvloed was. Zij leven in dorpen van 40 – 300 inwoners. Ze leven vooral van de opbrengst van hun tuinen, en daarnaast van de jacht. Meestal groeit de bevolking van een dorp en na enige tijd splitst een deel van de mensen zich af, maar het komt ook voor dat groepen dorpelingen zich bij een ander dorp voegen. De politieke relaties tussen de dorpen zijn complex en veranderen vaak: sommige dorpen zijn bondgenoten en andere zijn vijanden (Chagnon 1968, 1983). De afstand tussen dorpen is enkele tientallen tot enkele honderden kilometers (enkele uren lopen tot 7 – 10 dagen). Vijandelijke dorpen liggen meestal ver uiteen.

Onenigheid over vrouwen en seks is een belangrijke oorzaak van conflicten. Polygynie is toegestaan, maar alleen de 'betere' mannen kunnen zich meer dan één vrouw permitteren: dat geldt voor de stamhoofden, grote krijgers en goede jagers. Door geweld worden meer mannen gedood dan vrouwen; daardoor ontstaat er een vrouwenoverschot; dan is polygynie ook in het belang van vrouwen. Onenigheid over huwelijken is een frequente oorzaak van conflicten: soms waren bruiden beloofd, of meenden mannen recht op een bepaald meisje te hebben. Maar een meisje kon ook zelf kiezen voor een bepaalde man. Verleiding en overspel is vrij frequent, terwijl binnen een dorp verkrachting minder voorkomt, maar vrouwen van andere dorpen worden wel verkracht.

### Verraad

Chagnon vermeldt een oud voorval dat grote invloed had op de relaties tussen de verschillende dorpen. Dit toont belangrijke elementen van het leven van de Yanomamö.

Het vond plaats 15 jaar voordat Chagnon aan zijn onderzoek begon. Er waren twee bevriende Yanomamö volken: volk A (Bisaasi-teri) en volk B (Konabuma-teri). Bij volk A waren verscheidene kinderen overleden, wat westerlingen niet zo opmerkelijk vinden, omdat de kindersterfte bij deze volken nu eenmaal hoog is. Maar de Yanomamö denken dat bijna alle gevallen van ziekte en overlijden veroorzaakt worden door zwarte magie. De sjamanen van volk A schreven de sterfgevallen toe aan magie door sjamanen van volk B, die dus volgens de sjamanen geen vrienden, maar eigenlijk vijanden waren. Zonder dit te weten kwam een hoofdman van volk B, Ruwähiwä, voor handel naar volk A. Een man van volk A heeft Ruwähiwä van achteren met een bijl vermoord. Dit was het begin van een langdurige strijd tussen de beide volken. Volk B nam wraak. Volk A werd uitgenodigd op een feest in een ander dorp. Zij kwamen met mannen, vrouwen en kinderen. Maar na het feest werden de mannen in hun slaap overvallen door volk B: 15 mannen werden gedood. Veel mannen konden ontsnappen, omdat de overvallers vooral bezig waren om vrouwen en meisjes buit te maken.

We zien hier belangrijke elementen uit het leven van de Yanomamö: het belang van de sjamanen, bijgeloof, verdachtmakingen, verrassingsaanvallen, misleiding en verraad. Geweld is de zaak van volwassen mannen. Mannen overvallen hun vijanden bij voorkeur onverwachts. In deze confrontaties hebben vrouwen en meisjes vooral de rol van buit.

### Een strooptocht

Yanomamö ondernemen vaak strooptochten naar vijandige dorpen. Ze zeggen dat de aanleiding meestal wraak is voor een eerdere moord. Voor een strooptocht komen 10 - 50 volwassen mannen samen in een dorp, soms alleen van het dorp zelf en soms ook van bondgenoten-dorpen. Een strooptocht is een hele onderneming van verscheidene dagen; de mannen moeten voedsel voor die tijd meenemen. Er is een grote sociale druk op Yanomamö-mannen om moedig te zijn; lafheid wordt afgekeurd. Dus voor een strooptocht moeten de mannen moedig en strijdlustig zijn, of lijken. Maar in feite gebruiken sommige mannen smoesjes, zoals ziekte, om niet mee te hoeven. *"Zelfs (de leider) nam niet enthousiast deel aan de rooftocht, al las hij de jongere deelnemers de les over hun lafheid en terughoudendheid. Maar hij was ouder, en werd geacht de woestheid te vertonen die volwassen mannen aan de dag moesten leggen."* (Chagnon 1983, p. 188). Verrassingsaanvallen zijn relatief effectief en veilig. *"Meestal slagen de overvallers erin één enkel individu in een hinderlaag te lokken, hem te doden, en zich terug te trekken voordat ze ontdekt zijn. Ze vinden dit de meest gewenste uitkomst van een rooftocht."* (p. 185). *"Maar als het doelvolk van de rooftocht de aanvallers ontdekt, en erin slaagt een aanvaller te doden, beschouwen de aanvallers de veldtocht niet als succes als ze dit enkele verlies geleden hebben, ongeacht hoeveel vijanden ze zelf gedood hebben."* (p. 175). Een extra doelstelling van de strooptocht is vrouwen te roven, maar dat is niet eenvoudig, want de rovers kunnen zich niet zo snel terugtrekken met onwillige vrouwen. De strooptochten zijn gevaarlijk, zowel voor de aanvallers als voor hun doelwit: bij de Yanomamö sterft 25% - 30% van de volwassen mannen door geweld. Ook om een andere reden zijn strooptochten riskant, want voor een strooptocht hebben volwassen mannen het dorp verlaten, en dus is er het risico dat anderen de vrouwen en meisjes roven.

### Macht en afschrikking

Voor de Yanomamö-leiders is het voortdurende probleem of zij met hun bondgenoten machtig genoeg zijn om vijanden te weerstaan. Een Yanomamö-dorp kan alleen langere tijd blijven bestaan door bondgenootschappen met andere dorpen (Chagnon 1983, p. 147). Dit is vooral lastig omdat bondgenootschappen regelmatig wisselen en verraad frequent is. Als mensen van de andere dorpen geloven dat de krijgers van een bepaald dorp extra moedig en strijdvaardig en goed bewapend zijn, is dat dorp daardoor een waardevolle bondgenoot,

en tegelijkertijd een minder waarschijnlijk doelwit.

### Waarom strijden Yanomamö?

Chagnon (1983) probeerde te achterhalen waarom de Yanomamö zo vaak met hun burens strijden, zodat uiteindelijk veel mannen van de eigen stam en andere stammen door geweld om het leven komen. De Yanomamö zelf melden allerlei redenen voor rooftochten: verdenking van tovenarij, moord die gewroken moet worden, en conflicten om vrouwen.

**Wraak/prestige.** Voor individuele Yanomamö-mannen en voor dorpen is het belangrijk dat ze gevreesd worden: vijanden moeten bij voorbaat weten dat eventuele overvallen of tovenarij tegen dorpsleden zwaar afgestraft zullen worden. Als ze een overval of een moord niet wreken, zullen anderen hen laf vinden, en hen dus overvallen.

**Vrouwen.** Volgens de Yanomamö zelf zijn conflicten over vrouwen de belangrijkste reden voor rooftochten. Denk hierbij aan overspel, verdenking van overspel, verkrachting, het niet-leveren van een verwachte of beloofde bruid, en vrouwenroof.

**Voedsel.** Volgens een andere theorie zijn bezit of voedsel de belangrijkste oorzaak voor oorlog. Er werd geclaimd dat de Yanomamö te weinig eiwit in hun voedsel zouden hebben, maar bij metingen bleek dat ze juist relatief veel eiwitten nemen. Ze waren goed doorvoed. In een periode van 150 jaar groeide de bevolking voortdurend, dus er moet genoeg voedsel geweest zijn. Incidenteel wordt voedsel uit de tuinen van de burens gestolen. Diefstal van voedsel is nauwelijks een onderdeel van de strooptochten.

**Groepscentrisme.** Toen westerlingen suggererden dat ze de rooftochten naar een bepaald volk moesten stoppen, was het antwoord: *“Maar ze weten niet wat voor klootzakken dit zijn.”* (Chagnon 1983, p.198)

**Gebied.** Het behoud van het eigen versterkte dorp met de akkers is voor de Yanomamö belangrijk, maar gebiedsuitbreiding speelt geen rol als reden voor strijd. Er zijn geen voorbeelden dat een volk gebied veroverd heeft.

Al met al zijn er **geen duidelijke oorzaken** gevonden waarom de Yanomamö zo vaak met hun burens strijden. En de **redenen** die de Yanomamö zelf melden, zijn twijfelachtig en inconsistent.

## 3.2. Kindermoord bij mensen

### Soorten babydoding

In verschillende situaties doden mensen baby's of kinderen:

1. door een psychische stoornis bij de dader;
2. doding van een eigen, ongewenst kind;
3. doding uit wraak: één ouder doodt één of meer kinderen wegens onmin met de andere ouder, bijvoorbeeld bij een scheiding;
4. onbedoelde doding: vaak uit de hand gelopen kindermishandeling; het kan ook gebeuren dat een te vondeling gelegd kind te laat wordt ontdekt;
5. genadedoding: bij een kind met een zware handicap of ziekte; deze praktijk kwam en komt nog voor in ziekenhuizen, soms wordt de ware doodsoorzaak verzwegen;
6. geschonden eer: bij ouders uit een cultuur met strenge eennormen;
7. wegens verkeerd geslacht: in landen als China en India worden jongens meer gewenst dan meisjes, die daardoor vaker het slachtoffer zijn van kindermoord.

### Evolutionaire gevolgen van babydoding

Ook bij de mens komt in verschillende situaties kindermoord voor, maar er zijn enkele verschillen met kindermoord bij apen. In enkele situaties lijkt kindermoord evolutionair nuttig voor de dader (zie ook Hrdy 1979, sectie 2.2.).

1. Het gedode kind is een concurrent van de dader of van zijn nakomelingen. Dit kan een rol spelen als een kind door een stiefouder gedood wordt (Daly en Wilson 1996).
2. Het elimineren van een ziek, gehandicapt, ongewenst of boventalig kind. Uniek voor de mens is dat dit ook voor de geboorte gebeurt door kunstmatige abortus.
3. Het doden van een kind kan de kansen op nageslacht voor de dader vergroten ('seksuele selectie'). Hiervan zijn wel duidelijke voorbeelden bij apen, maar niet bij de mens, zover ik weet.

Er zijn mensen die menen dat het doden van een kind ongeacht de afstammingslijnen en de gezondheidstoestand altijd afwijkend gedrag is.

## 3.3. Groepsgeweld door mensen

Onderzoekers van groepsgeweld bij mensen maken een onderscheid tussen primitief en modern groepsgeweld (Van der Dennen 1995, Keeley 1996).

### 3.3.1. Primitief groepsgeweld

#### Prehistorisch groepsgeweld

Dodelijk groepsgeweld is zo oud als de mensheid. Veel skeletten in prehistorische begraaf.

Tabel 1. Aantallen en percentages vreedzame samenlevingen volgens het criterium of ze het laatste jaar oorlog gevoerd hadden of plundertochten hadden ondernomen (gebaseerd op gegevens uit Keeley 1996).

Auteur	aantal onderzochte samenlevingen	aantal vreedzame samenlevingen	commentaar
Jorgensen 1980	157	21 (13%)	7 (4%) volgens strikt criterium vooral geïsoleerd levend
Ross 1983	90	12 (13%)	6 vrede opgelegd door de staat 4 verslagen vluchtelingen 2 leven geïsoleerd
Otterbein 1989	50	5 (10%)	4 verslagen vluchtelingen

plaatsen vertonen teken van een gewelddadige dood, zoals pijlpunten, hoofdletsels en tekenen van scalpering (Keeley 1996). In Kenya is een groep van 10 – 12 skeletten gevonden van jager/verzamelaars die 11 kya vermoord zijn (Lahr e.a. 2016). Dit staat haaks op het beeld dat jager/verzamelaars vreedzaam en egalitair geleefd zouden hebben. In een grot in Duitsland zijn groepjes losse schedels van 5 - 10 kya gevonden van 34 mannen, vrouwen en kinderen met verwondingen door bijlen: deze schedels leken trofeeën. Er zijn inmiddels twee resten van massaslachtingen van boerengemeenschappen in Duitsland gevonden, en één in Oostenrijk. Er waren steeds weinig jonge vrouwen gedood; die waren vermoedelijk ontvoerd. In het massagraf van Schöneck-Kilianstädten waren veel armen en benen opzettelijk gebroken (Meyer e.a. 2015). Ook buiten Europa zijn de resten van massaslachtingen gevonden. In Zuid-Dakota is een massagraf gevonden uit 1325 CE met de overblijfselen van 500 mannen, vrouwen en kinderen die met geweld omgebracht zijn.

#### Afgesproken battles

Volken in Amerika, Afrika en Nieuw-Guinea voeren wel 'rituele veldslagen' op. Hierbij komen beide partijen een plaats en een tijd overeen voor een 'veldslag'. Dergelijke veldslagen zijn spectaculair, maar er vallen zelden doden. Veel krijgers kennen krijgers van de vijand individueel. Een veldslag eindigt op het einde van de dag, of als er slachtoffers gevallen zijn. *"Voordat beide zijden uit elkaar gaan, spenderen ze heel wat tijd om elkaar te bespotten en beledigen. Omdat zij allen hun tegenstanders bij naam kennen met details over hun privéleven, zijn er veel persoonlijke beledigingen die tot hilariteit leiden."* (Eibl-Eibesfeldt 1979, p. 178).

In de jonge jaren van Shaka Zoeloe (1786-1828), de beroemde Zoeloe-koning, waren in zijn gebied rituele gevechten gebruikelijk. Beide partijen stonden in twee rijen en gooiden

werpsperen (assegaaen) naar elkaar; daarbij vielen zelden doden. Shaka Zoeloe heeft plots eenzijdig de spelregels veranderd: hij liet zijn krijgers een nieuw wapen gebruiken, de steekspeer, waarmee de tegenstanders wel ernstig verwond of gedood werden. Tot hun verrassing vielen er ineens veel doden bij de tegenstanders. Dit was het begin van het militaire succes van Shaka Zoeloe.

#### Rooftochten

Niet alleen bij de Yanomamö, maar bij veel kleinschalige, niet-westerse volken zijn rooftochten frequent, onder andere in Nieuw-Guinea ('koppensnellen'), Afrika en in Noord- en Zuid-Amerika. Rooftochten waren de meest gebruikelijke vorm van dodelijk groepsgeweld bij kleinschalige, niet-westerse volken. Binnen een volk zijn slechts enkele individuen de leider van rooftochten, terwijl deelname aan een rooftocht varieert en gekoppeld is aan de sociale structuur (Glowacki e.a. 2016). *"Een rooftocht is een poging om een vijand te doden, en het heeft niets van de theatrale show van een rituele veldslag."* (Eibl-Eibesfeldt 1979, p. 178). Volken overvallen hun tegenstander onverhoeds vanuit een hinderlaag of 's nachts. Bij sommige rooftochten werd een klein aantal tegenstanders gedood, maar het kwam ook voor dat een dorp helemaal of gedeeltelijk werd uitgemoord. Dan kan een rooftocht uitmonden in een massaslachting. Een cruciale vraag is: 'Zijn er ook vreedzame niet-westerse samenlevingen?' Die zijn er wel (tabel 1).

#### Oorlog bij kleinschalige, niet-westerse volken

Binnen de antropologie was lange tijd de heersende opinie dat kleinschalige, niet-westerse samenlevingen in een natuurlijke, vreedzame toestand leven. Dit is echter strijdig met kwantitatief onderzoek naar stammenstrijd bij niet-westerse samenlevingen (Keeley 1996). Een samenleving werd vreedzaam genoemd als de

leden ervan in het afgelopen jaar geen oorlog of plundertochten ondernomen hadden. Met dit criterium was slechts 10 – 13% van de samenlevingen vreedzaam. Kunnen we van deze vreedzame samenlevingen leren hoe een samenleving vreedzaam kan leven? Nauwelijks, want de vreedzame samenlevingen waren vooral verslagen vluchtelingen en volken die geïsoleerd leefden (tabel 1). In kleinschalige, niet-westerse samenlevingen waren er per jaar 1 ‰ – 14,5 ‰ doden door geweld (Keeley 1996), terwijl dit in West-Europa 0,015 ‰ was. Mannen uit kleinschalige, niet-westerse samenlevingen trekken om allerlei redenen telkens weer ten strijde, waarbij vooral mannen gedood worden. Als er bij stammenoorlogen mannen krijgsgevangen worden gemaakt, worden deze meestal gedood, soms na marteling (Keeley 1996, p. 83-88). In Nieuw Guinea verdwenen, afhankelijk van het gebied, in 25 jaar tijd 2% - 30% van de stammen door oorlogen (Soltis e.a. 1995). Die stammen waren niet volledig uitgemoord, maar er waren zoveel mannen gedood dat de overlevende vrouwen en kinderen zich met andere stammen mengden. Ondanks een hardnekkige mythe onder antropologen, zijn kleinschalige, niet-westerse samenlevingen niet vreedzaam. Dit geweld is een oud verschijnsel: begraafplaatsen van 10 kya (*kiloyears ago*, duizenden jaren geleden) tonen de resten van grootschalig geweld (Keeley 1996).

#### **Gevolgen voor de winnaar**

Oorlogen zijn erg duur in termen van verloren mensenlevens en vernietigde goederen - ook voor de winnaars (Nordhaus 2003). Maar het winnen van veldslagen en oorlogen biedt ook voordelen voor de winnaars. Het belangrijkste gevolg is dat een concurrent verzwakt wordt of zelfs geëlimineerd. De overwinnaar kan het land, de bezittingen, de productiemiddelen en de vrouwen van de verliezer innemen. De winnaar vergrootte vaak zijn territorium, maar niet altijd. Weliswaar vallen er ook doden bij de winnaar, maar bij onderzoek naar de groei van stammen in Amerika (voor de komst van de blanken) bleek dat de winnaars sterker in aantal toenamen dan de gemiddelde populatie, terwijl de verliezers in aantal afnamen (Keeley 1996, p. 129). Dus in termen van het aantal nakomelingen, wat een belangrijke maat is voor succes in de evolutie, biedt geweld voordelen voor de winnaars.

#### **Gevolgen voor de verliezer**

Het verliezen van een veldslag of een oorlog leidt tot verlies van levens en het verlies van middelen van bestaan, zoals voedsel, huizen en vaak gebied. Vaak werden bezittingen ver-

nietigd, zodat de overlevende verliezers deze niet konden gebruiken. Bij kleinschalige, niet-westerse volken werden krijgsgevangenen meestal gedood. Krijgsgevangenen werden alleen in leven gehouden als ze een of andere voordeel opleverden: mannen werden gespaard voor losgeld, en verder werden vaak vrouwen en kinderen gespaard (Keeley 1996, p. 87). Bij verscheidene kleinschalige, niet-westerse volken over de hele wereld was voor 25% - 50% van de mannen geweld de doodsoorzaak. Vaak werden in de loop de jaren zoveel mannen gedood dat er te weinig mannen overbleven om het volk te verdedigen. Bij kleinschalige, niet-westerse samenlevingen was het percentage doden door geweld veel hoger dan bij geïndustrialiseerde samenlevingen (Keeley 1996). Vaak werden de gemeenschappen van de verliezers geëlimineerd.

### **3.3.2. Modern, ongestructureerd groepsgeweld**

#### **'Recreatief' straatgeweld**

In het westen komt het voor dat groepen jonge mannen opeens excessief geweld plegen tegen één man (of soms een paar mannen) zonder dat er voldoende aanleiding is voor zulk excessief geweld (*frenzied attacks*, Weenink 2014). In totaal zijn 159 voorvallen uit de bestanden van justitie in Nederland geanalyseerd. Deze voorvallen betreffen 2 - 10 jonge mannen die 1 of 2 jonge mannen aanvallen en ernstig molesteren. Steeds waren de aanvallers in de meerderheid, en vaak waren er niet-actieve aanhangers van de aanvallers. In het begin van zo'n voorval bloeide opeens excessief groepsgeweld op. Wanneer het slachtoffer op de grond lag, ontstond er excessief geweld, zoals schoppen tegen het hoofd en andere lichaamsdelen. Het leek alsof het enige doel van de aanvallers de vernietiging van het slachtoffer was, en de aanvallers bleven doorgaan, als het slachtoffer al uitgeschakeld was. Vaak waren de aanvallers dronken. Dit werd wel 'zinloos geweld' genoemd, maar vanuit de dader was dit eerder 'recreatief geweld'. Door een raar toeval werd dergelijk (niet-geënceneerd) groepsgeweld gefilmd bij de opname van het Nederlandse televisieprogramma 'Dream School' in 2016. In dit programma werd geprobeerd 16 problematische schoolverlaters van rond de 20 jaar (jongens en meisjes) te resocialiseren. In het begin kenden ze elkaar niet, maar voor dit incident hadden ze enkele dagen samen opgetrokken. Voor een programma-onderdeel waren ze in Amsterdam en dit werd gefilmd. Door een voorval werd een buitenstaander gewelddadig tegen een jongen van de groep. Twee jongens



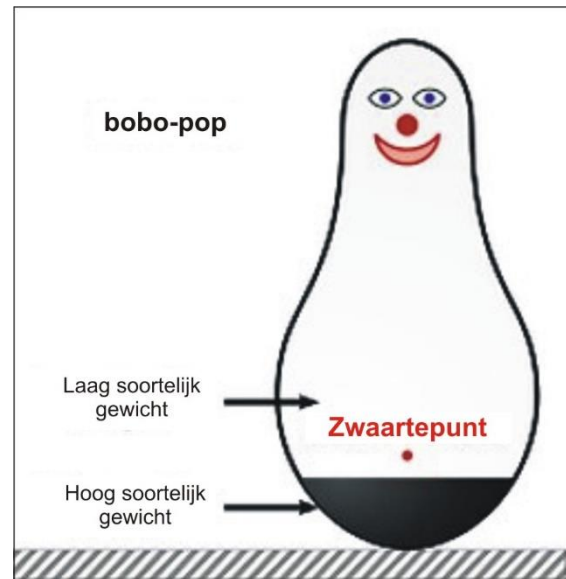
uit de groep werkten die aanvaller naar de grond, hielden hem vast, waarna een andere jongen hem tegen het hoofd schopte. Toen de jongen later gevraagd werd waarom hij een weerloos slachtoffer zo tegen het hoofd schopte, kon hij daar geen antwoord op geven. Hij had het gewoon 'zomaar' gedaan. Dat is kenmerkend voor instinctief gedrag. Er is ook een incident op televisie vertoond van straatgeweld tegen een ober in Praag (april 2018). Ook daar werd een slachtoffer tegen de grond gewerkt en tegen het hoofd geschopt. Dergelijk stereotiep, instinctief gewelddadig gedrag komt voor bij mensen en chimpansees.

### Lynchpartijen

In alle tijden en plaatsen kwam het voor dat een woedende menigte één of enkele slachtoffers mishandelde en vermoordde. Soms is het slachtoffer een misdadiger, of van een ander ras, geloof, politieke overtuiging, of verdacht van verraad. Het woord 'lynchen' komt uit de USA, waar meer dan 4500 mensen gelyncht zijn, waarvan 75% Afro-Amerikanen; de daders waren bijna uitsluitend blanke Euro-Amerikanen. Een bekende historische lynchpartij van blanken door blanken was de politieke moord op de gebroeders De Witt in 1672 in Den Haag. In Zuid-Afrika hebben zwarten tussen 1985 en 1995 duizenden (vermeende) zwarte tegenstanders gelyncht door een autoband om hun lichaam te doen, gevuld met benzine en deze in brand te steken (halsbandmoorden). Het is een algemeen, maar toch zeldzaam patroon bij mensen dat een opgewonden menigte een (vermeende) tegenstander vermoordt in een orgie van geweld.

### Gedragsbesmetting

Als mensen in een situatie van geweld komen, gaan zij zelf ook gemakkelijk geweld gebruiken, ook wanneer zij zelf niet bedreigd worden en zich niet hoeven te verdedigen (Tarde 1890, Le Bon 1895, Trotter 1916, Bandura e.a. 1961, 1963, Weenink 2014). Dit treedt vooral op bij groepen mensen, het wordt 'gedragsbesmetting' genoemd. Volgens Le Bon ontstaat er in een menigte 'besmetting' tot geweld, die gemakkelijk waar te nemen is, maar moeilijk te verklaren. Trotter (1916) sprak van 'kuddegedrag', maar Freud (1913) sprak liever over een oerhorde met een mannelijke leider dan van een leiderloze kudde. Gedragsbesmetting bevordert dat groepsleden snel tot een gezamenlijke **groepsactie** komen. Dat zien we bij de verdediging van het groepsterritorium bij sociale apen, bij patrouilles bij chimpansees en bij spontaan, excessief groepsgeweld bij de



Figuur 2. Een Bobo-pop. Dit is een duikelaar: een pop met een verzwaarde onderkant die altijd recht gaat staan.

mens: "Ze hoefden elkaar maar aan te kijken om te weten wat er ging gebeuren." (Weenink 2014, p. 424). Het is nuttig voor leden van de groep dat er bij gevaar snel verdedigers worden gemobiliseerd; gedragsbesmetting draagt daartoe bij.

Bandura e.a. (1961) heeft een experiment uitgevoerd naar de navolging van agressief gedrag. Kinderen van 3 - 6 jaar waren bezig vellen papier te versieren met stikers en aardappelstempels, terwijl in dezelfde ruimte een volwassen man of vrouw aanwezig was die zich agressief gedroeg naar een Bobo-pop (figuur 2). Nadat een volwassene zich agressief gedragen had, vertoonden de kinderen ook meer agressief gedrag. Vaak was dit hetzelfde gedrag en dezelfde woorden als de volwassene gebruikt had, dus dat was echte imitatie. Maar ze vertoonden ook meer agressief gedrag dat geen imitatie was. Kennelijk was door het agressieve voorbeeld de kans op algemeen agressief gedrag toegenomen (*priming*). Ook wanneer agressief gedrag door menselijke acteurs tegen een Bobo-pop getoond werd op video, vertoonden de kinderen meer agressief gedrag dan in controle-situaties (Bandura e.a. 1963).

### Grootschalige rellen

Veel samenlevingen zijn divers: etnisch, religieus, politiek, of in maatschappelijke klassen. Een maatschappelijk onderliggende groep start regelmatig grootschalige rellen na een concreet voorval. Tientallen of honderden mensen nemen daaraan deel. Daarbij kunnen doden vallen. Na een analyse van dodelijke rassen-

rellen leken de volgende factoren de beste verklaring van die rellen (Horowitz 2010, p. 524): (1) vijandschap tussen twee groepen; (2) een groep wordt woedend door een concrete gebeurtenis; (3) deze groep vindt doden gerechtvaardigd; en (4) deze groep meent dat geweld weinig gevaar inhoudt.

Dergelijke grootschalige rellen duren soms enkele dagen, zoals de rassenrellen in de USA en Frankrijk, en de krakersrellen in Nederland. Maar soms start hiermee een revolutie, zoals de Franse revolutie en de Oktoberrevolutie in Rusland.

### Redenen voor ongestructureerd geweld

De aanleiding voor gewelddadigheden bij kleinschalige, niet-westerse volken is steeds een concreet voorval. Overspel, diefstal of stropen leidt soms tot groepsgeweld, maar niet altijd. Als een lid van een volk gedood was, leidde dat vaak tot groepsgeweld of langdurige bloedwraak (Keeley 1996, p. 116). Ongestructureerd geweld ontstaat wanneer één persoon zich opwindt en dit luid uit, en als deze persoon genoeg navolgers krijgt. De redenen dat een persoon zich opwindt, zijn grillig en onvoorspelbaar. De kans om navolgers te mobiliseren is groter als er al *in-group/out-group* tegenstellingen zijn, en als voldoende leden van de *in-group* aanwezig zijn. De redenen dat voldoende *in-group* leden meedoen aan het geweld, zijn grillig en onvoorspelbaar.

### 3.3.3. Oorlog

Verschillende mensen oordelen positief of negatief over oorlog (figuur 3).

#### Oorlog bij westerse volken

Ook moderne, grote westerse samenlevingen voeren steeds weer oorlog. *“Uitsluitend die naties zijn succesvol die zowel in staat zijn om in vrede te leven, als in staat zijn grof geweld toe te passen als dit nodig is.”* (Smihula 2013).

#### Massaslachtingen – verloop

Dutton e.a. (2005) maken een onderscheid tussen ‘emotieloze’, instrumentele genocide, en massamoord die meestal met overmatig geweld en overmatige wreedheid gepaard gaat. Massamoord is letterlijk zo oud als de mensheid. Massamoord komt soms min of meer toevallig tot stand, als een groep krijgers (opgefokt, gefrustreerd, bang, wraakzuchtig, racistisch of onder invloed van alcohol of drugs) onverwacht de kans krijgt een andere groep uit te moorden, zonder zelf grote risico's te lopen. Soms worden alleen mannen vermoord, maar soms ook vrouwen en kinderen. Bij massale moordpartijen komt vaak excessief geweld

voor, zoals verkrachting en ander seksueel geweld, marteling, verminking, moord, ontroofding, en soms kannibalisme. Bij verminking worden vaak de penis of de testes afgesneden; dat lijkt op het patroon bij chimpansees (sectie 2.3.1.). Dit excessief geweld dient geen militair doel<sup>6</sup>.

Bij de massamoord in My Lai (Vietnam, 1968) gaf een commandant Amerikaanse soldaten het bevel om alle burgers, ook vrouwen en kinderen, te doden. Enkele militairen weigerden. De meesten voerden het bevel uit, terwijl sommigen overgingen tot overmatig geweld (verkrachting, marteling en verminking, Cookman 2007).

In december 1937 had het Japanse leger de Chinese stad Nanking veroverd; daarbij hadden 90.000 Chinese soldaten zich overgegeven en waren 100.000-den burgers in de handen van 50.000 Japanse soldaten. De Japanse soldaten verachtten de Chinezen die zich overgegeven hadden; voor Japanners was overgave eerloos. De Japanse keizer had eerder bepaald dat Chinese gevangenen niet de status van krijgsgevangene kregen. Het bevel om alle gevangen te doden was waarschijnlijk gegeven door de Japanse prins Asaka. Het begon met het efficiënt vermoorden van de Chinese soldaten met machinegeweren. Later ontstond een orgie van geweld. Men schat dat 250.000 Chinezen gedood zijn. In hun militaire opleiding hadden Japanse soldaten als training geoefend om gevangenen te doden met de bajonet of door onthoofding. Maar verkrachting was verboden door militaire wetten; toch hebben de Japanners op grote schaal Chinese vrouwen verkracht en na groepsverkrachting soms vermoord.

#### Massaslachtingen: de daders

Er wordt wel beweerd dat de daders de slachtoffers niet meer als mensen zagen. Maar bij massamoorden voegden de daders soms elementen toe om de slachtoffers extra te laten lijden met kennis van de psychologie van de mens. Mensen werden bijvoorbeeld gedwongen toe te kijken als hun dierbaren verkracht, gemarteld of vermoord werden. Of bij gemengde huwelijken werden mannen gedwongen hun vrouw, die tot de *out-group* behoorde, te vermoorden; anders werden ze zelf vermoord. De schuldigen aan de massamoorden in Nanking, My Lai en Rwanda zijn later geïnterviewd. Zij begrepen later totaal niet hoe en waarom zij zulke misdaden begaan hadden

<sup>6</sup> Dit excessieve geweld dient niet ter afschrikking, want bijna altijd ontkennen de daders dat ze dit gedaan hebben.

Peter Turchin (2013) creative destruction		Mark Van Vugt (2009) Male warrior hypothesis	
Martin Van Creveld (2008) War culture		Choi/Bowles (2007) Parochial altruism	
Lawrence Keeley (1996) War before civilization		Frans de Waal (1992) comments on SSV	
Johan vd Dennen (1995) reproductive strategy		Seville Statement on Violence (SSV, 1986)	
Harry H. Turney-High (1981) The Military		Ashley Montagu (1976) agressie niet erfelijk	
Robert Ardrey (1966) territorial imperative	George Patton (1942-1945)	Konrad Lorenz (1963) agressie erfelijk	Maarten Luther King (1963)
	Erwin Rommel (1941-1944)	Raymond Dart (1953) killer ape hypothesis	
	Philippe Pétain (1914-1918)	Henry Havelock Ellis (1919) agressie niet erfelijk	Mahatma Gandhi (1869 - 1948)
Friedrich Nietzsche (1878) oorlog is onontbeerlijk			Leo Tolstoy (1894)
Helmuth von Moltke (1880) mission-free tactics			Jehova's Getuigen (1884)
Pierre J. Proudhon (1861) oorlog verbetert de mens	Shaka Zulu (1816-1828)		Vredes-beweging (vanaf 1815)
Georg W.F. Hegel (1821) oorlog is morele noodzaak	Napoleon Bonaparte (1769 - 1821)		Benjamin Franklin (1706 - 1790)
Carl von Clausewitz (1780 - 1831)	Francisco Pizarro (1532)		Quakers (1660)
Thomas Malthus (1789) bevolkingsbeperking	Hernán Cortés (1520)		Vredes-kerken (vanaf 1650)
Thomas Hobbes (1651) bevolkingsbeperking	Djengis Khan (1200)		Thomas More (1516) Utopia
	Profeet Mohammed (570 - 632)		Desiderius Erasmus (1467 - 1536)
Hugo de Groot (1583 - 1645)	Attila de Hun (434 - 453)		Franciscus van Assisi (1181 - 1226)
Nicolo Machiavelli (1469 - 1527)	Siyaj K'ak (Azteek) 378 CE		Jesus Christus (5 BCE - 33 CE)
	Julius Caesar (100 - 44 BCE)		Ashoka (India) (260 BCE)
	Hannibal Barkas 218-201 BCE		Mahavira (Jainisme) (497 - 425 BCE)
	Alexander de Grote (356 - 323 BCE)		Confucius (551 - 479 BCE)
	Sun Tzu (500 BCE?) The art of war		Boeddha (563 - 483 BCE)
	Ramses II (Egypte) 1279-1213 BCE		
bestudeert oorlog	bedrijft oorlog	agressie - erfelijkheid	negatief over oorlog

Figuur 3. Personen in de loop der tijden die positief of negatief stonden t.o.v. oorlog. Geel: generaals; grijs: godsdienstige leiders; blauw: filosofen; rood: staatslieden; oranje: sociale wetenschappers; groen: biologen; paars: oorlogswetenschappers.

(Dutton e.a. 2005). Hutu's die voor genocide in Rwanda veroordeeld waren, meldden echter: *"Afgezien van de angst tijdens mijn jaren in de gevangenis, vind ik dat mijn leven niet geschaad is door deze betreurenswaardige gebeurtenissen. [...] In de gevangenis en bij sessies heeft iedereen duidelijk spijt. Maar de meeste moordenaars hebben spijt dat ze het werk niet afgemaakt hebben."* (Hatzfeld 2003, 2005). Normale mannen begaan in extreme situaties gruwelijke misdaden (Ghiglieri 1999, Waller 2002, Smith 2009).

### Ongunstige omstandigheden

Milgram en Zimbardo hebben laten zien dat veel beschaafde westerlingen zich onder autoritaire druk voorspelbaar wreed en gewelddadig gedragen, vaak in groepen. *"Goede mensen kunnen worden overgehaald, verleid of geïnitieerd tot slecht (irrationeel, dom, zelf-destructief, antisociaal) gedrag door hen onder te dompelen in 'totalitaire situaties'... Dat zagen we bij de bewakers in de Nazi concentratiekampen, bij destructieve sektes zoals de People's Tempel van Jim Jones, of de Japanse Aum sekte, en bij de wreedheden die begaan zijn in onder andere Bosnië, Kosovo, Rwanda."* (Zimbardo e.a. 2000). *"... door hen onder te dompelen in 'totalitaire situaties' die de aard van de mens zozeer kunnen omvormen dat ze strijdig zijn met onze opvatting dat de persoonlijkheid, het karakter en de moraliteit van mensen stabiel en consistent zijn."* (Zimbardo e.a. 2000). Ik zou dit anders verwoorden. Het is niet zo dat 'totalitaire situaties' de aard van de mens veranderen, maar het is onderdeel van de aard van de mens dat mensen in groepen zich in ongunstige situaties asociaal gedragen. Zijn massaslachtingen met excessief geweld extreme vormen van normale psychologische processen, of zijn dit tekenen van psychopathologie (Staub 1999, Dutton e.a. 2005)? In extreme situaties voeren de meeste normale mannen dergelijke wreedheden uit – in alle tijden en plaatsen. Het is dus geen psychopathologie, maar normaal gedrag in een zeldzame situatie.

### Het causaal verklaren van het ongestructureerd geweld bij mensen

Hierboven zijn verscheidene vormen van ongestructureerd geweld door mensen genoemd: 'recreatief geweld' en rooftochten, rellen, lynchpartijen en massaslachtingen tijdens oorlog. Bij rooftochten, rellen, lynchpartijen en massaslachtingen is er steeds een *in-group* en een *out-group*. Er ontstaat er nu eenmaal rivaliteit tussen *in-group* en *out-group*. Dit ongestructureerd geweld door mensen tegen leden van de *out-group* volgt min of meer een vast

patroon. Bij kinderen tot 18 jaar is de heritabiliteit van agressief gedrag tussen 0,35 en 0,79 (Hudziak 2003, Eley e.a. 2003, Bouchard en McGue 2003, Button e.a. 2004). Maar er is geen onderzoek naar de heritabiliteit van moorddadig gedrag. Bij veel kleinschalige niet-westerse volken was het levenslang voortplantingssucces van geduchte krijgers groter dan van gemiddelde stamleden (Chagnon 1988, Rusch e.a. 2015). De moorden op volwassen mannen leiden tot eliminatie van een concurrent. Het elimineren van een andere gemeenschap leidt tot betere beschikbaarheid van vrouwen, en voedsel door gebiedsuitbreiding. Het is plausibel dat dit nuttig is voor de verbreiding van de allelen van de daders. Dit is een begin van een causale verklaring van ongestructureerd geweld bij mensen. Het is niet vruchtbaar over de 'bedoelingen van de dader' te spreken: daar kom je toch niet uit. De redenen die de Yanomamö zelf melden voor hun strijd, zijn twijfelachtig en inconsistent.

### Genocide

We spreken van 'genocide' als het aangetoond is dat machthebbers het doel (*goal*) hadden een andere groep uit te roeien. Er zijn veel historische voorbeelden van genocide die steeds met grof geweld gepaard ging. Soms zijn er geschreven bronnen dat de daders inderdaad de andere groep wilden uitroeien. De best aangekondigde genocide is wel het plan van Hitler (1927) om de Joden uit te roeien. Een relatief eenvoudige vorm van genocide is het opwekken van hongersnood door voedsel te verwijderen, en toevoer van voedsel te verhinderen. Dan kan men grote aantallen mensen doden met relatief weinig daders. Bij hongersnoden is er vaak nauwelijks contact tussen daders en slachtoffers; de daders verhinderen alleen dat er voedsel naar de slachtoffers gaat. Genocide door uithongering kwam voor in Ierland (1845 – 1852), Oekraïne (1932 – 1933), Biafra (1969) en Ethiopië (1983 – 1985).

### Instrumentele genocide?

In het begin van de Holocaust bevalen Duitse officieren gewone soldaten om groepen Joden dood te schieten. Daar kregen deze soldaten psychische problemen mee, en het leger kreeg problemen met deze soldaten. Dat is de reden waarom besloten werd Joden onzichtbaar in gaskamers te doden. Het plan was om dit zo clean mogelijk te laten verlopen. De Joden werden misleid dat ze gedoucht zouden worden, om ze vrijwillig de gaskamers in te laten lopen, maar veel Joden geloofden dat niet en zij werden met geweld de gaskamers in gedreven. Het hoofd van de SS, Heinrich Himmler, erkende in een geheime toespraak tot de SS-

**Een definitie van oorlog?**

Geweld tussen gemeenschappen kan bestaan uit grensconflicten, rooftochten of grootschalig dodelijk geweld tussen groepen. Er zijn verschillende definities van oorlog. Sommige definities zijn teleologisch, en andere zijn alleen op de mens toepasbaar.

- **Teleologisch.** De definitie gaat uit van de doelstellingen van regeringen of strijders. „*Oorlog is een geweldsdaad om de tegenstander te dwingen onze wil uit te voeren.*” (von Clausewitz 1831 1<sup>e</sup> Buch, par 2). Volgens **Bowles** bestaat oorlog uit “*gebeurtenissen waarbij coalities van leden van één groep proberen één of meer leden van een andere groep te verwonden.*” (Bowles 2009).
- **Alleen op de mens van toepassing.** Als gebruik van speciale wapens onderdeel is van de definitie, kunnen we bij dieren niet van oorlog spreken. Volgens **Wright** (1942) is oorlog “*gewapend conflict tussen groepen.*” **Otterbein** (1970): “*Oorlog wordt gedefinieerd als een gewapende strijd tussen politieke gemeenschappen.*” De definitie van Otterbein heeft als extra complicatie dat politieke gemeenschappen gedefinieerd moeten zijn.
- **Drempel bij aantal doden.** “*Een conflict is een oorlog als dit een conflict tussen groepen (systems) betreft, en het totaal aantal doden door geweld is 1000, of 1000 per jaar*” (Small en Singer 1982, Singer en Small 1994). Maar ieder getal is een arbitraire grens.

Als je de continuïteiten en discontinuïteiten in geweld tussen mensen en dieren wilt onderzoeken, moet je de definities zo formuleren dat ze in principe op mensen en dieren toepasbaar zijn. Ik preferer een gedragsomschrijving: “oorlog is dodelijk geweld tussen groepen”. Daarmee is een omschrijving voorgesteld die in principe ook op dieren van toepassing is, en volgens deze omschrijving is de strijd tussen mierenvolken ook oorlog. Enkele opmerkingen.

- We hebben toch de neiging een conflict pas oorlog te noemen als er ‘genoeg’ doden gevallen zijn.
- In hoofdstuk 4.1. heb ik voorgesteld om een kolonie van eusociale dieren als één organisme op te vatten, een superorganisme. Als er bij een strijd tussen twee mierenvolken, 1 of 2 volken worden uitgeroeid, zijn er dus slechts 1 of 2 doden. (Als een mens wordt gedood, zeggen we ook niet dat er miljarden cellen gedood zijn, of miljarden bacteriën die in die mens leven.)
- In tegenstelling tot formele wetenschappen, is het in een empirische wetenschap geen goed idee om te proberen zelfstandige naamwoorden te definiëren, want dat lukt toch niet. Wel is het haalbaar om begrippen te operationaliseren (hoofdstuk 7.1.). We kunnen het woord ‘oorlog’ goed gebruiken zonder precieze definitie (hoofdstuk 7.1.).

We kunnen ‘oorlog’ uitstekend bespreken zonder precieze definitie.

officieren dat het een gruwelijke (*grausam*) opdracht aan militairen is om mannen, vrouwen en kinderen te vermoorden, maar hij prees zijn mannen dat ze hard genoeg waren om deze unieke, ‘historisch belangrijke’ taak uit te voeren (Arendt 1963, Smith en Peterson 1974). Er werd wel beweerd dat de vernietigingskampen van de nazi’s een voorbeeld waren van schone, fabrieksmatige vernietiging van mensen. Dat beeld klopt niet. De feitelijke uitvoering van die taak was wreed en vies (Mark 1985, Agamben 1999, Rees 2005, Venezia 2007).

Massaslachtingen zijn van alle tijden en alle volken. Het uitmoorden van andere gemeenschappen door massaslachtingen of hongersnood is een onderdeel van het normale gedragsrepertoire van de mens in abnormale omstandigheden.

**Het causaal verklaren van genocide**

Genocide komt in alle tijden voor als leden van een groep menen dat een *out-group* de oorsprong van alle kwaad is, en menen dat ze die *out-group* ongestraft kunnen uitroeien. Kennelijk is genocide algemeen gedrag van groepen

mensen. Genocide is zo algemeen dat de Verenigde Naties er definities en wetten voor hebben opgesteld.

**3.3.4. Vermijden van oorlog****Huwelijken en handel**

Bij veel kleinschalige, niet-westerse volken is er exogamie: de opgroeiende zonen of dochters trouwen en verhuizen naar andere volken; algemeen gaat men er van uit dat exogamie de kans op oorlogen en conflicten tussen de huwende volken vermindert. Tylor (geciteerd uit Westermarck 1891, p. 317) meende: “*Alsmaar in de geschiedenis van de wereld hadden wilde stammen maar één praktisch alternatief voor ogen: uithuwelijken of uitsterven.*” In het algemeen drijven volken handel met hun burenen; economische betrekkingen zouden de kans op oorlogen en conflicten tussen de handelende volken verminderen. Dat valt tegen. “*Het verwisselbare karakter van uitruil en oorlog wordt duidelijker als we letten op de uiteindelijke fysieke resultaten. Handel, uithuwelijken en oorlog hebben allen het gevolg dat goederen of mensen tussen groepen verplaatst worden.*”

*Bij oorlog worden goederen verplaatst door plundering, en vrouwen als krijgsgevangenen. Bij uitruil en uithuwelijken, worden goederen verplaatst als handelswaar, wederzijdse giften en als bruidsschat, terwijl mensen verplaatst worden als echtelieden. [...] ... maar veel volken vechten met volken met wie ze trouwen, en trouwen met wie ze vechten, en ze plunderen volken met wie ze handel drijven, en ze drijven handel met hun vijanden.” (Keeley 1996, p 125-126). “... het wordt nu duidelijk waarom strijders van kleinschalige samenlevingen zo gretig waren om veldslagen te beëindigen na een paar slachtoffers. Niet alleen hun persoonlijk overleven stond op het spel, maar dat van hun hele groep.” (Keeley 1996, p. 91-92).*

### Internationale organisaties

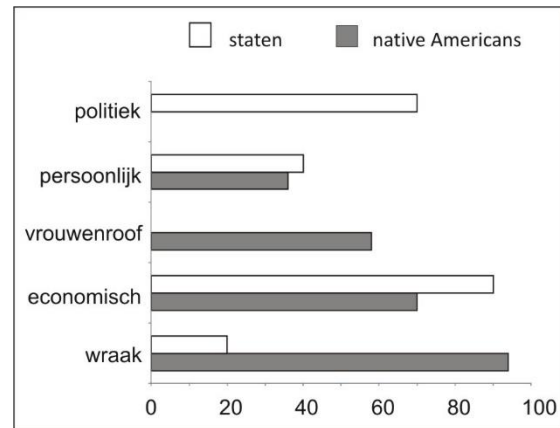
Na de Eerste Wereldoorlog hebben regeringen de Volkenbond opgericht, en na de Tweede Wereldoorlog de Verenigde Naties, in de hoop hiermee oorlog te vermijden en te beëindigen. Maar de landen zijn zozeer verdeeld, en landen hebben een veto-recht, zodat de Verenigde Naties zelden effectieve acties kunnen ondernemen. In de woorden van Waltz (1959) zijn oorlogen voortdurend mogelijk door internationale anarchie. Onder het gezag van de Verenigde naties zijn verscheidene militaire ‘vredesoperaties’ uitgevoerd, met wisselend succes. De Verenigde naties zijn volgens hun eigen Verdrag verplicht genocide te verhinderen en te bestraffen.

### 3.3.5. Redenen en oorzaken van oorlog

In een poging om het ontstaan van oorlogen te verminderen, heeft men geprobeerd redenen, aanleidingen en oorzaken van oorlogen te identificeren. Voor een heldere bespreking moeten we een strikt onderscheid maken tussen redenen en oorzaken <sup>7</sup>.

#### Het causaal verklaren van oorlog

Er is veel geschreven over de oorzaken van oorlog en de redenen voor oorlog (van der Dennen 1982, 1995, Keeley 1996, Levy en Thompson 2010, Fog 2017). Er wordt wel geclaimd dat overbevolking of machtsongelijkheid tussen buurvölker tot oorlog leidt. Maar er is geen verband gevonden tussen bevolkingsdichtheid en het beginnen van oorlogen (Keeley 1996, Richter 2006).



*Figuur 4. De redenen en motieven voor oorlogen, zoals de betrokkenen dat verwoordden. ‘Politiek’ is inclusief onderwerping en het heffen van belasting. ‘Persoonlijk’ is inclusief prestige, trofeeën en visioenen. ‘Economisch’ is inclusief buit, land, stropen, slaven en krijgsgevangenen. ‘Wraak’ is inclusief vergelding (ook tegen zwarte magie) en verdediging. (Gebaseerd op gegevens van Keeley 1996, tabel 8.1.).*

We kunnen in ieder geval zeggen dat oorlog ontstaat doordat vorsten, generaals, regeringen of parlementen oorlog gaan voeren, of doordat politieke groeperingen gewapende strijd tegen de machthebbers beginnen. Dat is de directe, toetsbare oorzaak van een concrete oorlog of burgeroorlog. Maar dan komt natuurlijk meteen de vraag “Wat is de oorzaak van dit gedrag?” <sup>8</sup> Een probleem hiermee is wel dat mentale voorvallen (redenen) direct toegang hebben tot bewustzijn en taal, en fysieke voorvallen (oorzaken) niet. Daarom kunnen we de redenen wel vermelden, maar we kunnen niet weten of die redenen ook de oorzaken waren. Ik onderschrijf de opmerking “... oorlog is geëvolueerd als een voortplantingsstrategie van mannen in coalitie met grote risico’s op verlies en winst.” (van der Dennen 1995, p. 594). Daarmee is een causale evolutionaire verklaring van oorlog gegeven. Deze verklaring van oorlog bij mensen ligt in het verlengde van de causale verklaring van grens-patrouilles en het dodelijk geweld tegen mannen bij chimpansees.

#### Redenen voor oorlog

Bovenstaande gedragsverklaring van oorlog is voor veel mensen niet bevredigend, omdat ze hem ‘reductionistisch’ vinden. Zij zoeken vooral

<sup>7</sup> “We weten de reden voor een actie met zekerheid ... maar niet de oorzaak van een handeling.” (Wittgenstein e.a. 2003, 424).

<sup>8</sup> Zie hoofdstuk 10.2. over oorzaken van gedrag.

**Wapens**

In het wild gebruiken chimpansees stenen en takken als wapen tegen luipaarden, bavianen, mensen en andere chimpansees (Goodall 1964, Kortlandt 1965). Maar chimpansees gebruiken alleen dergelijke simpele wapens.

In tegenstelling tot chimpansees hebben mensen speciaal geproduceerde wapens tot hun beschikking. Aanvankelijk waren dat wapens waarmee alleen een tegenstander van dichtbij getroffen kon worden, zoals met vuistbijlen of strijdbijlen. Maar met deze wapens kon een tegenstander sneller uitgeschakeld worden dan met de blote hand. Wellicht hadden mensen al 400 kya houten werpspeeren die effectief waren tegen jachtwild en tegen vijanden, maar alleen op korte afstand (tot 6 m). Rond 90 kya zijn speerwerpers met pijlpunten ontwikkeld die over 40 m effectief waren (Churchill en Rhodes 2009). Zo'n 10 kya had men al redelijk ontwikkelde pijlen en bogen met een effectieve afstand van 25 m. De ontwikkelingen in wapentechniek bespreek ik hier niet verder.

psychische grondslagen voor oorlog zoals emoties, intenties, doelstellingen en winstverwachtingen. Kleinschalige, niet-westerse volken melden vooral wraak, bezit en vrouwen als motief voor oorlog, terwijl mensen in natiestaaten vooral economie, politiek en religie noemden (figuur 4, Keeley 1996). In sectie 3.1. hebben we gezien dat de Yanomamö zelf niet duidelijk zijn over de redenen voor hun raids (Chagnon 1983, p. 175-177). *“Net als alle handelingen, ontstaat oorlog in de geesten en emoties van mensen.”* (Waltz 1959, p. 9). Er zijn inmiddels grote databestanden opgebouwd ter verklaring van oorlog zoals de *Correlates of War* (COW). Maar desondanks zijn de onderzoekers er niet in geslaagd een breed geaccepteerde theorie te formuleren over redenen voor oorlog (Pearse 2007, Adams 2010, Jackson en Morelli 2011, Turchin e.a. 2013).

**3.3.6. De gevolgen van oorlog****De evolutionaire gevolgen van groepsgeweld**

Bij mensen komt individuele moord en doodslag incidenteel voor, maar dodelijk geweld door groepen tegen groepen is zeldzaam bij kleinschalige niet-westerse volken (Fry en Söderberg 2013). *“Als een stam veel leden zou hebben die patriottisch zijn, trouw, gehoorzaam, moedig en sociaal, die bereid waren elkaar te helpen, en zichzelf op te offeren voor de gemeenschap, dan zou zo'n stam het winnen van andere stammen; en dat zou ook natuurlijke selectie zijn.”* (Darwin 1871, p. 132). Juist zoals er bij chimpansees strijd tussen gemeenschappen is, zo zal er in de laatste 6 miljoen jaar strijd tussen groepen mensachtigen geweest zijn. Alle erfelijke en culturele eigenschappen die bijdragen tot het winnen van deze strijd, zijn ongetwijfeld bevorderd in die periode: dat betrof alle mogelijke politieke en militaire deugden en ondeugden. Modelstudies maken het aannemelijk dat voor het winnen van strijd tussen groepen 'parochiaal altruïsme' ontstaan is: het bevoordelen van leden

van de *in-group* en het benadelen van leden van de *out-group* (Bowles 2009, 2012). *“Alles bij elkaar, is oorlog een opmerkelijk, wijdverbreid en zeer oud fenomeen dat gevolgen voor selectie gehad moet hebben.”* (Eibl-Eibesfeldt 1979, p. 182). De winnaars van oorlogen tussen Noord-Amerikaanse stammen namen sterker in aantal toe dan de gemiddelde populatie, terwijl de verliezers in aantal afnamen (Keeley 1996, p. 129). Groepen concurreren met elkaar om de middelen van bestaan, en dat doen ze onder andere met oorlog (Eibl-Eibesfeldt 1979, p. 186). *“Geweld is een machtige kracht in de menselijke samenleving, en het kan de belangrijkste drijvende kracht geweest zijn achter de evolutie van cultuur.”* (Chagnon 1988, p. 985).

**Speelt oorlog een rol bij het ontstaan van staten?**

Theorieën over het ontstaan van de natiestaat komen tot een gelijkaardige conclusie: staten zijn ontstaan door het winnen van oorlogen (Jenks 1900). *“Nationalistische oorlogen hebben altijd de van nature homogene groep – de natie – verenigd onder hetzelfde bewind met dezelfde militaire machine. Zo zijn oorlogen altijd een belangrijke factor in evolutie en geschiedenis geweest. Dit soort oorlog is cultureel productief, dat het een nieuw instituut schiep, de natiestaat.”* (Malinowski 1941, p. 537). Carneiro meende dat kleine, autonome politieke eenheden niet vrijwillig, maar uitsluitend onder druk soevereiniteit opgeven. *“...oorlog heeft ongetwijfeld op een of andere manier een beslissende rol gespeeld in de opkomst van de natiestaat.”* (Carneiro 1970, p. 734). Ik zou dit anders formuleren, want ik verwoord liever niet een abstract begrip ('oorlog') als actor (hoofdstuk 10.2.). Ik zeg liever: die groepen met mensen die erfelijk\* en cultureel betere eigenschappen hadden, wonnen oorlogen vaker, en droegen hun erfelijke\* en culturele eigenschappen over op meer nakomelingen. Er werden grotere groepen en bondgenootschappen mogelijk.

Tabel 2. Aantal doden per jaar door geweld per 100.000 inwoners in delen van de wereld, bron: [http://en.wikipedia.org/wiki/List\\_of\\_countries\\_by\\_intentional\\_homicide\\_rate](http://en.wikipedia.org/wiki/List_of_countries_by_intentional_homicide_rate) (2011-sep-29). Het is een wetenschappelijke uitdaging voor sociologen te ontdekken wat deze verschillen veroorzaakt.

		aantal doden
Afrika	Zuidelijk Afrika	37,3
	West en Centraal Afrika	21,6
	Oost Afrika	20,8
	Noord Afrika	7,6
Amerika	Midden-Amerika	29,3
	Zuid-Amerika	25,9
	Caribbisch gebied	18,1
	Noord Amerika	6,5
Azië	Centraal Azië en Siberië	6,6
	Nabije en Midden-Oosten	4,4
	Zuid-Azië	3,4
	Oost en Zuidoost-Azië	2,8
Oceanië	Oceanië	4,0
Europa	Oost Europa	15,7
	Zuidoost Europa	3,2
	West en Centraal Europa	1,5

### 3.3.7. Een afname van geweld en oorlog

In kleinschalige niet-westerse samenleving is er meer dodelijk geweld tegen mensen. Bij veel kleinschalige niet-westerse samenlevingen sterft meer dan 20% van de mannen door oorlog, moord en doodslag, terwijl dit in de USA en Europa minder dan 1% is (Keeley 1996). Er zijn grote verschillen tussen regio's: per 100.000 inwoners worden er in Zuid-Afrika 25 maal meer mensen vermoord dan in West-Europa (tabel 2).

#### 'Betere engelen' (Pinker)?

De laatste eeuwen zijn in Europa en Amerika geweld, moord en doodslag sterk afgenomen (Keeley 1996, Pinker 2011). Die afname is onomstreden, maar wat heeft die afname veroorzaakt? Pinker gebruikt de beeldspraak van *'the better angels of our nature'*; die betere engelen zijn empathie, zelfbeheersing, moraal en rede (ratio). Inderdaad is het gemiddelde IQ in het westen de laatste decennia gestegen (hoofdstuk 2.3.). Dat is onomstreden, maar de vraag is of een grotere intelligentie een oorzaak is van minder agressief en asociaal ge-

drag, zoals Pinker claimt. Ik denk dat er geen causaal verband is tussen intelligentie en gedrag in de Migram en Zimbardo-experimenten en in de Nazi-concentratiekampen. Volgens mij (1) zijn goed gedrag en intelligentie onafhankelijk van elkaar, en (2) komt goed gedrag vooral tot stand in een gunstige omgeving.

#### Betere omstandigheden

Tegenstellingen tussen individuen worden minder, als de concurrentie minder wordt door externe omstandigheden. In het westen is dit mede gerealiseerd doordat het gemiddeld aantal kinderen per echtpaar teruggelopen is tot het 'vervangingscijfer': de demografische transitie. Dit heeft twee gevolgen: er is binnen de groep minder economische competitie, en er is minder drang om gebieden te veroveren voor dat groeiende volk.

Ik heb hier aannemelijk gemaakt dat veranderen van de situatie het meest effectief is. Dit is geen wensdroom, maar het is al tientallen jaren lang in het westen in de praktijk gebracht. Door de situatie te verbeteren hebben westerse overheden bijvoorbeeld moord en doodslag met een factor 20 – 1000 verminderd, vergeleken met vroegere samenlevingen en met kleinschalige, niet-westerse samenlevingen.

### 4. Groepsgeweld bij chimpansees en mensen

Er zijn overeenkomsten en verschillen bij individueel geweld en groepsgeweld bij chimpansees en bij allerlei samenlevingen van mensen (tabel 3).

#### Overeenkomsten chimpansees en mensen

Als we de rooftochten van kleinschalige, niet-westerse volken vergelijken met de patrouilles van chimpansees vallen meteen de overeenkomsten op (Pandit e.a. 2016). Een groep mannen gaat heimelijk naar vijandig gebied, en nadat ze een of meer mannen van de andere groep gedood hebben, gaan te terug. Het belangrijkste gevolg van dergelijke rooftochten is de dood van mannen van de andere groep. De patrouilles van chimpansees lijken nog het meest op spontaan, excessief, 'recreatief' geweld, zoals dat beschreven is in het westen (Weening 2014, tabel 4). Dit is geweld van een groep mannen tegen een eenling, waarbij de leden van de aanvallende groep nauwelijks risico lopen. Bij chimpansees houden een of enkele aanvallers het slachtoffer op de grond, terwijl de anderen het slachtoffer molesteren. Bij mensen neemt het geweld toe als het slachtoffer op de grond ligt (Weenink 2014). Het slachtoffer wordt zo ernstig gemolesteerd



dat hij vaak (chimpansees) of soms (mensen) overlijdt.

Tabel 3. Individueel geweld en groepsgeweld bij chimpansees en bij verschillende samenlevingen van mensen.

type	aantal daders	aantal doden	chimpansees	mensen		
			chimpansees	kleinschalige niet-westerse volken	eerste <i>chiefdoms</i>	westerse naties
individueel doden van baby's of jonge individuen	1	1	ja	ja	ja	ja
individueel doden van een volwassene	1	1	nee (zeer uitzonderlijk)	ja bloedwraak	ja bloedwraak	ja bloedwraak
symbolische strijd tussen groepen	4–500	geen tot weinig	<i>battles</i>	Afgesproken <i>battles</i>	Afgesproken <i>battles</i>	rellen, <i>hooligans</i>
dodelijk groepsgeweld tegen één slachtoffer	2-20	1	Groepsgeweld (vaak bij patrouilles)	rooftochten	rooftochten	lynchen, recreatief geweld,
dodelijk geweld tussen grote groepen individuen	velen	velen	nee	nee	dodelijke rellen, oorlog	dodelijke rellen, oorlog

Jane Goodall noemde het groepsgeweld tussen chimpansees '*primitieve oorlog*' (Goodall 1979B, p. 594). Dat betreft ik. Oorlog is het dodelijk geweld tussen groepen; dat is juist het type conflict dat chimpansees vermijden. Dodelijk groepsgeweld tussen groepen veronderstelt planning, organisatie en leiderschap. Taal is nodig voor de organisatie van een serieuze oorlog. "*Onze verre voorouders waren pas in staat tot geplande conflicten tussen groepen, die konden uitgroeien tot oorlog – tot een georganiseerd gewapend conflict – toen ze eenmaal taal ontwikkeld hadden.*" (Goodall 1986, p. 533).

#### Verschillen chimpansees en mensen

De verschillen zijn: (1) dat de tochten van chimpansees enkele uren duren, en van mensen vaak verscheidene dagen, (2) dat de rooftochten van mensen meer voorbereiding vergen, (3) dat mensen soms vrouwen roven, en (4) dat mensen in het algemeen wapens gebruiken.

#### Is groepsgeweld evolutionair voordelig?

De relevante vragen zijn: (1) is dit normaal gedrag, en (2) bevordert dit gedrag de verbreiding van de allelen van de daders? Rooftochten komen algemeen voor bij kleinschalige niet-westerse volken, waarbij de meeste 'gewone' mannen deelnemen. Vaak worden bij een rooftocht mannen gedood, en vrouwen geroofd, verkracht en soms gedood. Omdat rooftochten zo wijdverbreid zijn, lijkt dit nor-

maal gedrag te zijn. Het elimineren van concurrerende mannen, en het roven of verkrachten van vrouwen bevordert de verbreiding van de allelen van daders (M.L. Wilson e.a. 2014). Geduchte krijgers hebben een groter levenslang voortplantingssucces dan gemiddelde stamleden (Chagnon 1988, Rusch e.a. 2015). Chimpansees doden naar verhouding ongeveer evenveel soortgenoten als kleinschalige, niet-westerse volken, maar chimpansees vechten onderling minstens 100 maal vaker dan mensen (Wrangham e.a. 2006).

#### Groepsgrootte en de eliminatie van gemeenschappen

Bij chimpansees is inmiddels de eliminatie van 3 gemeenschappen beschreven (Goodall 1979, 1986, Nishida e.a. 1985, Mitani e.a. 2010). Steeds hebben mannen van een grote gemeenschap de mannen van een kleine gemeenschap één voor één gedood, en uiteindelijk heeft de grote gemeenschap het gebied van de verslagen gemeenschap overgenomen. Bij chimpansees zijn wel bondgenootschappen gevonden tussen individuele leden van een gemeenschap, maar niet tussen gemeenschappen.

In Nieuw Guinea verdwenen, afhankelijk van het gebied, in 25 jaar tijd 2% - 30% van de stammen door oorlogen (Soltis e.a. 1995). Die stammen waren niet volledig uitgemoord, maar er waren zoveel mannen gedood dat de overlevende vrouwen en kinderen zich bij andere

stammen voegden. Ook in het Amazone-ge-

bied 'verdwijnen' regelmatig volken (Walker en

Tabel 4. Overeenkomsten en verschillen tussen de *gang bangs* bij chimpansees, en vormen van geweld bij mensen.

	Chimpansees	Mensen		
	Groepsgeweld	'Recreatief' groepsgeweld	Raids	Oorlog
duur	< een uur	< een uur	< 10 dagen	Soms jaren
voorbereiding	nee	nee	ja	ja
wapens	nee	nee	ja	ja
gebied	van slachtoffers	neutraal	van slachtoffers	van verdedigers
groep tegen groep	nee	nee	soms	ja
geslacht aanvallers	vooral mannen	vooral mannen	vooral mannen	vooral mannen
verwante aanvallers	vaak	vaak	ver-verwant	ver-verwant
overmacht aanvallers	ja	ja	hinderlaag	wisselend
aantal slachtoffers	meestal een	meestal een	een tot veel	velen
doelstelling aanval	molesteren	molesteren	doden	overheersen
doden	vaak	soms	is doelstelling	vele doden
vrouwenroof	nee	nee	soms	soms
veroverd land	bijproduct	nee	nee	ja

Hamilton 2014). Voor kleinschalige, niet-westerse volken is het belangrijk dat het volk voldoende volwassen mannen heeft voor de verdediging. Voor het winnen van groepsgeweld zijn onder andere de groeps grootte en de groepssamenhang belangrijk.

### Mannen of vrouwen als krijgers?

Bij primaten zijn er grote verschillen tussen soorten: bij lemuren en diadeemmeerkatten zijn vooral de vrouwtjes actief bij het groepsgeweld. Bij brulapen, kapucijnerapen, makaken, meerkatten en gibbons doen mannetjes en vrouwtjes samen aan het groepsgeweld, terwijl bij bavianen, orang-oetangs, gorilla's en chimpansees vooral of uitsluitend de mannetjes deelnemen aan groepsgeweld (Cheney 1987).

De legers van de Egyptenaren, Grieken, Romeinen, Chinezen, Mongolen, Azteken, Inca's en West-Europese volken bestonden nagenoeg uitsluitend uit mannen. Als ook vrouwen actief aan het front vochten, zoals in het Sovjet-Russische en het Israëliëse leger, werd dat opgemerkt als iets bijzonders. *"Er zijn authentieke verslagen van vrouwen die echt meevochten, maar zij zijn even zeldzaam als de legenden over hen frequent zijn. [...] Het is bekend dat vrouwen overal in de wereld zichzelf en hun kinderen zo goed mogelijk verdedigden in tijden van groot gevaar of dreigende nederlaag."* (Turney-High 1949, p. 154).

Gezien de stamboom van de primaten (Shultz e.a. 2011), voerden in de lijn naar gorilla, chimpansee en mens ongeveer 20 miljoen jaar vooral de mannen en niet de vrouwen het groepsgeweld uit. (De bonobo's zijn hier een uitzondering.) Van Vugt (2009) heeft de *'male*

*warrior hypothesis'* geformuleerd, dat mannen biologisch beter uitgerust zijn dan vrouwen als krijger bij geweld tussen groepen. Hij schreef dit toe aan 'groepsselectie'. Ik denk dat op basis van gewone gen-centrische evolutie apen ongeveer 52 miljoen jaar erfelijk\* 'groepscentrisch' zijn, waarbij mannen en vrouwen deelnamen aan het geweld tussen groepen. En ik denk dat op basis van gewone gen-centrische evolutie (hoofdstuk 4.1.) in de lijn naar gorilla, chimpansee en mens ongeveer 20 miljoen jaar geleden het erfelijk\* patroon ontstaan is dat vooral de mannen het geweld uitoefenden.

### De oorzaken van groepsgeweld van chimpansees en mensen

Sommige filosofen en wetenschappers claimden dat dieren zich gedragen op basis van erfelijk instincten, en mensen op basis van cultuur, leren en ratio. Dit is een onderschatting van het leren en de intelligentie van dieren, en een onderschatting van erfelijke invloeden op het gedrag van mensen. En een overschatting van de rationaliteit van mensen (hoofdstuk 3.6.). In de hoofdstukken 3.1, 3.2, 3.3, en 3.5 heb ik verdedigd dat invloeden van erfelijkheid, ontwikkeling, leren en intelligentie steeds empirisch aangetoond kunnen worden.

Er is vooral overkomst tussen de dodelijke patrouilletochten bij chimpansees en het spontaan excessief geweld door groepen mannen bij de mens. Er is ook overeenkomst tussen de patrouilles van chimpansees en dodelijke rooftochten bij kleinschalige, niet-westerse volken. Bij chimpansees en Yanomamö werd het niet echt duidelijk wat de oorzaken zijn dat die mannen op strooptocht gaan. Het lijkt erop dat

een gemeenschap van mensen of chimpansees 'vanzelf' in vijandschap leeft met buurgemeenschappen, al komen er bij mensen, maar niet bij chimpansees, ook bondgenootschappen tussen buurgemeenschappen voor. Bij competitie tussen buurgemeenschappen ontstaat strijd, waarbij concurrenten geëlimineerd worden. Het is geen goede vraag of dit vooral gaat om het elimineren van vijanden, het verdedigen van het eigen land, het veroveren van extra land en voedsel, het verwerven van vrouwen, het nemen van wraak, of 'bloed-dorst'. Dit alles is toch niet te ontrafelen. Ik prefereer de hypothese dat het dodelijk groepsgeweld van chimpansees het gevolg is van natuurlijke selectie. Die hypothese is dan een causale verklaring voor het ontstaan van dodelijk groepsgeweld door chimpansees (hoofdstuk 10.2.). Om die hypothese te testen moet aangetoond worden dat dit gedrag mede een erfelijke basis heeft, en dat dit gedrag nuttig is voor de verbreiding van de allelen van de dader. Daar komt steeds meer empirische onderbouwing voor. Ook is de hypothese geformuleerd dat dodelijk groepsgeweld van mensen deels dezelfde oorsprong heeft als het groepsgeweld van chimpansees. Het is immers het meest elegant als gelijkaardige verschijnselen door één oorzaak verklaard kunnen worden. Er zijn overeenkomsten in de gedragingen van chimpansees en mensen. Groepsgeweld bij mensen is vaak disproportioneel en dient geen rationeel doel. Er is bij mensen een erfelijke bijdrage aan agressie (hoofdstuk 6.1.). Er zijn aanwijzingen dat geduchte krijgers bij kleinschalige niet-westers volken een groter levenslang voortplantings-succes hadden dan gemiddelde stamleden (Chagnon 1988, Rusch e.a. 2015). Zegevierende indianenstammen hadden meer nakomelingen dan verliezende stammen (zie boven). Verder empirisch onderzoek naar de oorzaken en gevolgen van groepsgeweld is gewenst.

Het is wetenschappelijk niet vruchtbaar te proberen het gewelddadig gedrag van apen en mensen te 'verklaren' in termen van motivaties en bedoelingen. Een empirisch toetsbare, causale verklaring van gedrag beschrijft in welke situaties het gedrag voorkomt. Het beschrijft de bijdragen van erfelijkheid, ontwikkeling, leren en intelligentie, en dat het gedrag bijdraagt tot verbreiding van de allelen van de dader. Volgens deze criteria is het gewelddadig gedrag van apen en mensen in grote lijnen causaal verklaard. *"De onderling verbonden competitie over middelen van bestaan en voortplanting is de kernoorzaak van conflict en vechten bij de mens en alle andere diersoorten."* (Gat 2010, p. 205).

## 5. Conclusie

### Chimpansee en mens

Chimpansees en mensen proberen hun evolutionaire doelen (goals) te bereiken. Er zijn overeenkomsten tussen het kleinschalig groepsgeweld van chimpansees en mensen, Dat doen ze met onderling positief sociaal gedrag en met geweld naar anderen. Dit gedragspatroon is zo algemeen en zo gelijkaardig bij chimpansees en mensen, dat het vermoedelijk erfelijk is (Pandit e.a. 2016). Bij chimpansees is het aannemelijk dat dit gedrag in het evolutionaire voordeel van de aanvallers is, zodat het gedrag 'instinctief' genoemd kan worden.

### De toekomst van oorlog en vrede

Mensen dromen algemeen van vrede en veiligheid. Ze hopen op eeuwige harmonie. Ze dromen van een toestand die zo veilig is dat ze geen middelen van bestaan hoeven te besteden aan bewapening en verdediging, en dat ze geen mankracht verliezen voor militaire voorbereidingen.

Mensen zijn groepsdieren. *"Zowel de neiging om groepen te vormen, als de neiging om hun groep van andere groepen te onderscheiden, zijn zo sterk dat ze gemakkelijk geactiveerd worden."* (Horowitz 2010, p. 45). Mensen kunnen zich op allerlei basis tot groepen vormen. De belangrijkste basis voor groepsvorming is afstamming, uiterlijke gelijkenis of een gemeenschappelijke voorgeschiedenis, maar ook op basis van religieuze of politieke opvattingen. In hoofdstuk 6.1. heb ik getoond dat het gedrag van individuen vooral door de situatie veroorzaakt wordt. Dat geldt ook voor samenlevingen: bij gevaar of oorlog worden samenlevingen meer oorlogszuchtig, en in andere situaties meer vreedzaam en tolerant (Fog 2017). Meer dan 3000 jaar geschiedenis leert ons ook dat er binnen stabiele religieuze en politieke groeperingen steeds weer individuen opstaan (meestal mannen) met opvattingen die afwijken van de groepsopvattingen. Incidenteel krijgen die individuen zoveel aanhangers dat een subgroep zich afsplitst. En die groepen bestrijden elkaar met woorden en wapens. Zo is nu eenmaal de aard van de mens. Als empiricus beperk ik me het liefst tot uitspraken over het verleden, maar toch verwoord ik hier enkele toekomstspeculaties. *"Mocht er ooit een heilsleer komen die werkelijk de hele aarde omvatte, dan zou deze meteen in minstens twee kampen uiteenvallen die elkaar heftig bestreden (waarbij de opvatting van eigen groep waar is, en die van de kettters onwaar).*

*Dan zou vijandschap en strijd bloeien als eerder – omdat de mensheid helaas zo is, zoals zij is.*” (Lorenz 1963, p. 364-365). *“Het verschijnsel geweld, zowel het direct uitvoeren van geweld als het dreigen ermee, is en blijft aanwezig in internationale betrekkingen.”* (Smihula 2013).

We kunnen hooguit hopen op internationale organisaties, en op een afname van internationale anarchie. En we kunnen hopen dat ratio-

naliteit een grotere rol speelt in politieke betrekkingen.

De aard van de mens heeft gunstige en ongunstige gevolgen. De gunstige gevolgen zijn samenwerken en ultrasociaal gedrag. De belangrijkste ongunstige gevolgen zijn oorlog, massaslachtingen en genocide. Maar bedenk dat oorlog alleen mogelijk werd door een grote mate van samenwerken en het nemen van risico's ten gunste van de groep.

### **Napoleon Chagnon – antropoloog**

Napoleon Chagnon is een beroemde en omstreden antropoloog. Hij studeerde aanvankelijk natuurkunde (*major physics*), maar switchte later naar culturele antropologie. Hij is beroemd geworden door zijn veldwerk bij de Yanomamö-indianen in Venezuela. Binnen de culturele antropologie had hij afwijkende meningen (1) dat er naast culturele factoren ook biologische factoren relevant zijn, en (2) dat 'oorspronkelijke, onbedorven niet-westerse volken' ook gewelddadig zijn.

- Chagnon probeerde de principes van een exacte evolutiebiologie toe te passen op de stambomen van de Yanomamö (vaak wordt dit 'sociobiologie' genoemd, zie hoofdstuk 4.1.). Dat leidde tot verzet binnen de culturele antropologie.
- Chagnon beschreef het gewelddadig gedrag van de Yanomamö. Dat stond haaks op de geldende mening binnen de culturele antropologie. Nu weten we dat andere volken meer gewelddadig zijn dan de Yanomamö, in termen van gewelddadig gedode mannen (Walker en Bailey 2011).
- Chagnon had gevonden dat Yanomamö-mannen die een tegenstander gedood hadden, meer nakomelingen hadden.
- Chagnon heeft films over de Yanomamö in scene gezet. Inderdaad.
- Het was voor de Yanomamö taboe om over overledene groepsleden te spreken. Toch verzamelde Chagnon stambomen van stamleden, op basis van gegevens die stamgenoten vrijwillig verstrekt hadden. Sommige antropologen vinden dat onethisch.

De ideeën van Chagnon waren strijdig met de gangbare opvattingen in de culturele antropologie, en strijdig met het gangbare linkse denken van die tijd. Daarom werd Chagnon verdacht gemaakt (Tierney 2001). Later werd duidelijk dat dit vooral kwaadaardige laster was (Hames e.a. 2020).

## 6.3. De Loyaliteitshypothese. Waardoor houdt de Wijze Mens (*Homo sapiens*) alsmast vast aan groepsopvattingen?

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Mensen zijn liever onlogisch of onwetend dan een verrader.*

### Samenvatting

Hier stel ik de Loyaliteitshypothese voor: de hypothese dat mensen primair loyaal zijn aan hun groepsideeën, en dat de logica van ideeën, en overeenstemming met de feiten ondergeschikt zijn aan loyaliteit aan de groep. Het overleven van prehistorische en historische groepen hing ervan af of de eigen groep groot en coherent genoeg, en moedig genoeg was om de strijd met buurgroepen te winnen. Bij externe dreiging moeten mannen bereid zijn persoonlijke risico's te nemen ter verdediging van hun groep.

Groepscoherentie gaat samen met eensgezindheid over de ideeën die de groep verbinden. Dat zijn vooral ideeën over verwantschap (afstamming en 'ras') en religieuze of politieke opvattingen. Volgens de Loyaliteitshypothese zijn daardoor allerlei vooroordelen bij mensen ontstaan. Groepen werden hierdoor meer coherent en konden daardoor de concurrentiestrijd met andere groepen winnen.

1. Inleiding
2. Mensen houden vast aan groepsideeën
3. Groepen
  - 3.1. Basis voor groepsvorming
  - 3.2. *In-group* cohesie
4. Onderwerpen van groepstegenstellingen
  - 4.1. Erfelijkheid
  - 4.2. Competitie of samenwerken
  - 4.3. Groepsdenken in de wetenschap
5. Waarom houdt de Wijze Mens vast aan groepsideeën?

### 1. Inleiding

*“Als het menselijk verstand zich eenmaal een mening heeft gevormd, (hetzij als de algemeen aanvaarde mening, of een persoonlijke mening), dan haalt het alles erbij ter ondersteuning ervan. En als er meer en sterkere voorbeelden gevonden zouden worden ter ondersteuning van andere visies, dan worden deze genegeerd of verworpen, zodat het krachtige, verderfelijke vooroordeel het gezag van de eerdere conclusie in stand houdt. [...] Dat gaat zo met alle bijgeloof in astrologie, dromen, voortekenen, godsoordelen en dergelijk; daarin onthouden mensen die een voorkeur hebben voor dergelijke fantasieën, wel de voorspellingen die uitkwamen, terwijl ze voorspellingen die niet uitkwamen, wat nu eenmaal veel vaker voorkomt, over het hoofd zien en vergeten.”* (Francis Bacon 1620, p. 36).

Ook David Hume meldde dit: *“De meeste mensen zijn van nature geneigd hun eigen opvattingen dogmatisch te bevestigen. Terwijl zij de dingen uitsluitend van één kant zien, en geen idee hebben van de aanwezige contra-evidentie, werpen zij zich in de strijd voor de principes die ze al bij voorbaat deelden, en zij*

*hebben geen enkel begrip voor mensen met een tegengestelde mening. Twijfelen zou hun verstand maar verwarren, hun passie temperen, en hun handelen uitstellen. Zij kunnen niet wachten om te ontsnappen uit een toestand van onzekerheid die ze zo ongemakkelijk vinden. En zij denken dat zij zich nooit ver genoeg daarvan kunnen verwijderen door hun felle bevestigingen en hun koppige geloof.”* (Hume 1748, 12.3). Mensen gaan op zoek naar feiten, interpretaties, meningen en redeneringen die hun eerder vooroordeel ondersteunen.

### 2. Mensen houden vast aan groepsideeën

#### Conformeren aan de groep

Solomon Asch (1951, 1956) heeft beroemde experimenten gedaan over het conformeren aan het groepsoordeel. De proefpersonen werden misleid dat ze deelnamen aan een waarnemingsexperiment in groepen over de lengte van lijnen. Ieder kreeg een kaart met een voorbeeldlijn en de opdracht was aan te wijzen welke van 3 testlijnen dezelfde lengte had (de verschillen in lengte waren evident). De groepen bevatten één proefpersoon en

verder medeplichtigen die stiekem door de onderzoeksleider waren geïnstrueerd. Bij de eerste testen gaven de medeplichtigen het correcte antwoord, en de proefpersoon ook. Maar bij latere testen gaven medeplichtigen – hoorbaar voor de proefpersoon - hetzelfde foute antwoord; dan ging in 37% van de testen de proefpersoon mee met het groepsoordeel. Van de proefpersonen ging 5% altijd mee met het groepsoordeel, en 25% nooit. Meer subtiele invloeden komen ook voor. Mensen imiteren de houding en woorden van groepsgenoten, en dat doen ze sterker naarmate ze positiever over de ander oordelen (hoofdstuk 4.3.). In een interactie tussen mensen passen mensen hun mening aan, zodat de meningen meer overeenstemmen; dat heet *'attitude alignment'* (Davis en Rusbult 2001). Mensen passen hun mening minder aan, als de verschillen opvallender zijn, en als de gesprekspartner zijn eigen mening belangrijker vindt. *Attitude alignment* is sterker bij *dating*-ontmoetingen dan bij neutrale ontmoetingen tussen vreemden.

### Cognitieve dissonantie

Als mensen nieuwe gegevens waarnemen die strijdig zijn met eerdere opvattingen, leidt dit tot een innerlijk conflict dat 'opgelost' moet worden<sup>1</sup>. Dit conflict wordt vaak 'opgelost', doordat de nieuwe informatie afgewezen of geneutraliseerd wordt. Soms kan men de nieuwe informatie inpassen in de eigen eerdere opvattingen. Alleen bij hoge uitzondering veranderen mensen van mening.

De Amerikaanse psycholoog Leon Festinger formuleerde dit idee in 1954, maar hij zag de gelegenheid om dit in het echte leven te testen toen hij begin 1956 een krantenbericht over Marion Keech las. Marion Keech, een huisvrouw uit Chicago, meldde begin 1956 in de media dat zij telepathisch het bericht van de planeet Clarion ontvangen had, dat vroeg in de ochtend van 21 december 1956 de aarde door een vloedgolf verzwolgen zou worden. Alleen Marion Keech en een groep gelovigen zouden kort daarvoor gered worden door een vliegende schotel. Leon Festinger en enkele medewerkers deden participierend onderzoek in de sekte rond Marion Keech. In de vroege ochtend van 21 december zei Marion Keech dat ze telepathisch het bericht van God ontvangen

had dat God besloten had de wereld te redden dankzij het geloof van haar groep. Meteen daarna startte zij en haar aanhangers een campagne om hun geloof te verbreiden. Zelfs jaren later waren Marion Keech en haar volgelingen overtuigd van hun oorspronkelijk gelijk. Er zijn meer voorbeelden dat het evident falen van voorspellingen de gelovigen niet van gedachten heeft laten veranderen. Dit heet cognitieve dissonantie (Festinger 1957). Als logisch wegedeneren niet meer lukt, neemt men de toevlucht tot (1) onbegrijpelijkheid ("Gods wegen zijn ondoorgroendelijk"), (2) complottheorieën of (3) gewoon nog vaster te geloven (het *'backfire effect'*, Nyhan en Reifler 2010,). De oorspronkelijke cognitieve-dissonantietheorie van Festinger is grotendeels intact gebleven, en alternatieve hypothesen werden verworpen (Draycott en Dabbs 1998, Harmon-Jones en Harmon-Jones 2007). Redeneren leidt vaak tot het wegnemen van cognitieve dissonantie, al dan niet door logische argumenten (Mercier en Sperber 2011).

### Weerbarstig publiek?

Voor en tijdens de Tweede Wereldoorlog speelde propaganda een belangrijke rol in het beleid van de Nazi's. Dat was een belangrijke stimulans voor het wetenschappelijk onderzoek naar massacommunicatie. In 1964 publiceerde Raymond Bauer het artikel "*The obstinate audience...*". Hierin betoogt hij dat de zenders van boodschappen nauwelijks hun gehoor van gedachten kunnen laten veranderen. Dit is een variant van bevestigingsvooroordeel. Mensen houden sterk vast aan hun ideeën, en vooral aan groepsideeën. Alleen charismatische sprekers slagen er in hun publiek van gedachten te laten veranderen.

### Bevestigingsvooroordeel

In het algemeen willen mensen liever hun eigen opvattingen bevestigd zien, dan dat ze hun opvattingen kritisch toetsen. Dit werd experimenteel bevestigd door Peter Wason (1960). Studenten kregen de opdracht om de regelmaat te ontdekken in reeksen van 3 getallen. Ze kregen eerst bijvoorbeeld de getallen 2, 4, 6 met de mededeling dat deze reeks aan een wetmatig principe voldeed. Ze hadden de taak dat principe te ontdekken door zelf reeksen van 3 getallen te maken en bij iedere reeks de reden voor hun keuze te verwoorden. Vervolgens kregen ze te horen of hun reeks al dan niet aan het principe voldeed. Pas als ze overtuigd waren dat ze het principe ontdekte hadden, moesten ze het principe opschrijven. Ongeveer 80% van de proefpersonen schreef eerst een verkeerd principe op; zij volgden de strategie om hun hypothese steeds te bevesti-

<sup>1</sup> In dit project wil ik bij voorkeur over gedrag en feiten spreken, en niet over belevingen. Cognitieve dissonantie, bevestigingsvooroordeel en impliciet vooroordeel zijn belevingen. Men kan dit toch onderzoeken door het gedrag van de personen, inclusief uitspraken en invullen van een formulier.

gen en niet te ontcrachten. Dit verschijnsel werd bevestigingsvooroordeel (*confirmation bias*) genoemd: de meeste mensen zoeken aanwijzingen om hun hypothese te bevestigen en maar zelden aanwijzingen die hun hypothese verwerpen. De overige 20% van de proefpersonen schreef de eerste keer het juiste principe op; deze 20% testte vaker reeksen waarmee ze hun hypothese konden ontcrachten.

Mensen vertonen het bevestigingsvooroordeel in veel situaties in het dagelijks leven en in de wetenschap (Nickerson 1998). Het kan ertoe leiden dat rechercheurs vast blijven houden aan verkeerde visies in het verhoren van verdachten, of psychiaters bij het stellen van diagnoses (Hill e.a. 2008, Mendel e.a. 2011). Het gevolg van redeneren is vaak het versterken van de oorspronkelijke opvatting (Mercier en Sperber 2011). Het bevestigingsvooroordeel is onmisbaar in iedere complottheorie. Het bevestigingsvooroordeel wordt ook wel de ‘*myside bias*’ of de ‘*consensus bias*’ genoemd (Ross e.a. 1977, Stanovich e.a. 2013).

Er zijn aanwijzingen dat topschakers minder last hebben van het bevestigingsvooroordeel (Cowley en Byrne 2004). Het is de vraag of mensen met een sterk bevestigingsvooroordeel überhaupt topschaker kunnen worden. Dit moet verder onderzocht worden (Bilalic e.a. 2008).

#### **Onbewust discrimineren: impliciet vooroordeel**

Discriminatie is het maken van onderscheid tussen mensen op basis van criteria die volgens de heersende opinie geen rol spelen of mogen spelen voor het relevante onderwerp. Of een opvatting discriminerend is, hangt af van de heersende groepsopvattingen en de gevoeligheid van de toehoorder. Rond 1850 waren opvattingen gemeengoed die we nu racistisch of seksistisch vinden – ook in de wetenschap. De meeste mensen vinden in 2019 discriminatie op basis van ras, geslacht, leeftijd of seksuele voorkeur verwerpelijk, en ze hebben er een hekel aan om van dergelijke discriminatie beticht te worden. Greenwald e.a. (1998) hebben een test ontwikkeld om onbewuste voorkeuren meetbaar te maken: de impliciete associatie test (IAT, hoofdstuk 3.6.). De uitkomsten van de IAT zijn voor veel mensen confronterend: zij verwerpen discriminatie, en toch worden ze met de IAT betrappt op onbewuste discriminatie. Soms oordeelt men ten gunste van de eigen groep (blanken gunstig over blanken) en soms ten gunste van een sociaal bovenliggende groep (dat Afro-amerikanen en hispanics gunstig oordelen over blanken). Mahzarin Banaji, een van de

ontdekkers van impliciet vooroordeel erkent dat ook zichzelf deze onbewuste vooroordelen heeft. “*Wij hebben ontdekt dat gewone mensen, inclusief wijzelf, negatieve associaties koesteren tegen bepaalde groepen op “impliciete” meetschalen van vooroordeel, zelfs als zij naar eer en geweten zeggen dat ze niet bewust dergelijke vooroordelen hebben.*” (Pottier 2004). Hiermee is aangetoond dat we (= ongeveer iedereen) tegen onze expliciete bedoeling in, onbewust discriminerende vooroordelen hebben.

### **3. Groepen**

Levine en Campbell (1972) hebben aangetoond dat het niet mogelijk is groepen mensen strikt en stabiel in te delen. Er zijn immers geen absolute groepsgrenzen en mensen wisselen en migreren voortdurend tussen groepen. Maar mensen laten zich door wetenschap niet weerhouden: zij blijven zichzelf en anderen indelen in groepen.

#### **3.1. Basis voor groepsvorming**

##### **Groepen op basis van verwantschap**

In het algemeen vormen mensen groepen op basis van (echte over vermeende) verwantschap en van onderlinge gelijkenis. Tegenwoordig kan men met DNA-technieken meten in hoeverre mensen die zich als groep beschouwen, biologisch verwant zijn. Men kan van een groep de gemiddelde inteeltcoëfficiënt meten. In dat opzicht zijn er grote verschillen tussen groepen (hoofdstuk 5.2.). Naarmate er langer of striktere endogamie is, wordt de inteeltcoëfficiënt groter. Dergelijke endogamie treedt op bij de inwoners van afgelegen eilanden, of bij groepen waar endogamie sociaal wordt opgelegd. Ook heeft men bij patrilokale, kleinschalige, niet-westerse samenlevingen door het vergelijken van Y-chromosomen gemeten wanneer de gemeenschappelijke voorvader leefde. Met deze methode is gemeten dat kleinschalige, niet-westerse gemeenschappen 400 – 1000 jaar geleden gevormd zijn (Langergräber e.a. 2014). Ik denk dat er een erfelijke basis is dat mensen en dieren individuen bevoordelen die ze (terecht of ten onrechte) als verwant beschouwen. Dat is de basis van nepotisme, plaatselijk chauvinisme en racisme. Een dergelijke voorkeur voor de eigen groep kan ontstaan op basis van gen-centrische Darwinistische evolutie (McEvoy 2002, Bajt e.a. 2007).

Groepsvorming op basis van afstamming en uiterlijk is wat men traditioneel ‘op basis van ras’ noemde, maar daarvoor is er geen wetenschappelijke basis (hoofdstuk 2.2.).



*Figuur 1. Bord bij de Tuol Sleng-gevangenis in Cambodja; dit was het martelcentrum tijdens het schrikbewind van de Rode Khmer (1975 – 1979). De gevangenen werden verplicht om snel het antwoord op vragen te geven en niet te overdenken wat het politiek correcte antwoord was.*

### **Andere grondslagen voor groepsvorming**

Vergeleken met andere dieren is er bij de mens een unieke basis voor groepsvorming bijgekomen: groepsvorming op basis van ideeën. Vooral religieuze en politieke opvattingen verbinden groepen, en in veel landen bepalen de machthebbers welke politieke en religieuze ideeën toelaatbaar zijn voor hun volk. Er zijn godsdienstoorlogen gevoerd tussen groepen die verschillende religieuze ideeën aanhingen. Ook binnen het christendom en binnen de islam zijn er subgroepen ontstaan die elkaar bestrijden. De Koude Oorlog (1945 – 1991) was een tegenstelling tussen twee machtsblokken op basis van ideologische verschillen: kapitalisme of communisme. Of groepen/volken zich definiëren op basis van religie, ideologie of etnisch, hangt af van de omstandigheden.

Het huidige India, Pakistan en Bangladesh vormden tot 1947 de voormalige kolonie Brits-Indië. In Brits-Indië ontstond er in 1944 strijd tussen Moslims en Hindoes waarbij veel doden vielen. In 1947 werd Brits-Indië gesplitst in twee onafhankelijke landen: het voornamelijk Hindoeland India en het voornamelijk Moslimland Pakistan. Hier definieerden de groepen zich dus op basis van godsdienst. Pakistan bestond aanvankelijk uit twee gebieden met India ertussen in: West-Pakistan en Oost-Pakistan. In West-Pakistan zijn de Punjabi's het grootste volk; de hoofdtal is Urdu. In Oost-Pakistan zijn de Bengalen het grootste volk; de hoofdtal is Bengaals. West-Pakistan domineerde ook in Oost-Pakistan. In 1971 ontstond er in Oost-Pakistan een conflict tussen de Bengalen en de machthebbers uit West-Pakistan. Beide groepen waren Moslim, maar de groepen die in conflict waren, definieerden zich nu op basis van afkomst (etniciteit) en taal. In 1971 werd Oost-Pakistan onafhankelijk onder de naam Bangladesh. De belangrijkste redenen om zich tot een groep te rekenen zijn afstamming, religie en ideologie. Het aanhangen van deze groepen gaat gepaard met geweld tussen deze groepen. Dergelijke groepsvorming is het begin van discriminatie, en in het ergste geval van genocide. Vooral politiek rechts hangt ideeën van 'ras' en 'eigen volk' aan.

### **3.2. In-group cohesie**

#### **Groepsdenken**

Iedere groep heeft opvattingen waaraan niet getornd mag worden, en daarmee zijn eigen taboes. In Nederland gaan politieke keuzes o.a. over (on)gelijkheid, broeikas-effect, windenergie, kernenergie, biotechnologie, asielzoekers en abortus. De meningen hierover verlopen voorspelbaar volgens partijlijnen (tabel 1). Dat noemt men 'groepsdenken' (Janis 1971). Dergelijke groepsideeën krijgen de status van heilige koeien – met alle irrationele aspecten van heilige koeien. Over dergelijke groepsopvattingen zijn rationele discussies bij voorbaat onmogelijk.

Trouwe leden van een groep horen te weten wat de belangrijkste opvattingen van hun groep zijn: ze moeten meteen de juiste opvatting kunnen verwoorden. Dat bleek uit een bord bij de Tuol Sleng-gevangenis in Cambodja; dit was het martelcentrum tijdens het schrikbewind van de Rode Khmer (1975 – 1979). Op dit bord stonden de regels die gevangenen moesten opvolgen (figuur 1): punt 4 *“je moet mijn vragen meteen beantwoorden zonder tijd te verspillen om te overwegen.”*



Tabel 1. De houding van mensen t.o.v. wetenschappelijke ontwikkelingen hangt samen met hun politieke voorkeur. De indeling in groepen verschilt tussen de USA en Nederland (zie ook Shermer 2018).

	USA <i>conservative</i>	USA <i>liberal</i>	NL gelovig	NL rechts	NL links
Evolutie	afgewezen		afgewezen		
Stamcellen	afgewezen		afgewezen		
Broeikaseneffect	afgewezen			afgewezen	
Groepsdenken		afgewezen			afgewezen
Genetische modificatie		afgewezen			afgewezen
Kernenergie		afgewezen			afgewezen
Erfelijke invloed op gedrag van mensen		afgewezen			afgewezen

Het verdedigen van groepsideeën is vooral een irrationeel proces, waarbij men weliswaar pretendeert dat men rationale ideeën en rationele argumenten gebruikt. Maar de felheid van de discussies en de hardnekkigheid waarmee men aan het eigen standpunt vasthoudt, wijzen erop dat dit geen rationeel proces is. Binnen de groep zijn groepsideeën onaantastbaar. We weten nu iets meer hoe de hersenen onbewuste vooroordelen tot stand brengen. Bij het beoordelen van tegenstrijdige uitspraken waren niet de hersendelen actief voor logisch redeneren, maar juist voor emoties en morele oordelen (Westen e.a. 2006). Politieke stellingname heeft veel met emoties en weinig met nadenken te maken.

Maar groepsdenken is intellectueel onbevredigend, want sociale intelligentie, interpersoonlijke intelligentie en culturele intelligentie veronderstellen juist dat men zich kan verplaatsen in de positie en ideeën van de ander, en dat gebeurt nu juist niet bij groepsdenken (Thorndike 1920, Gardner 1983, 1993, hoofdstuk 3.5.).

#### **Wat te doen als de eigen groep fout is?**

Er ontstaat een ongemakkelijke situatie als aangetoond wordt dat leden of leiders van de eigen groep iets verwerpelijks hebben gedaan (cognitieve dissonantie). Dat geldt voor misdaden door gezinsleden, voor oorlogsmisdaden door soldaten van het eigen land, of voor overtredingen door leden van de eigen voetbalclub. Dan "*willen we van de prins geen kwaad weten*". "*Mijn land, goed of fout*." Sommige mensen ontkennen dan aangetoonde misdaden: bijvoorbeeld de misdaden van de Nazi's of van Stalin. Inwoners van landen hebben grote moeite te accepteren dat hun (voormalige) regering misdaden heeft begaan. Denk aan de massamoord op Christelijke Armeniërs door Moslim Turken, de slachting in Nankin door Japanse soldaten, en de slachtingen in Indonesië door Nederlandse soldaten. De nakomelingen van de Nederlandse kolonisten in Zuid-Afrika (de Boeren) hebben tussen 1739 en

1873 genocide gepleegd op de oorspronkelijke bewoners (de Khoikhoi en de !Kung <sup>2</sup>, Adhikari 2010, Hitchcock en Babchuck 2011, de Prada-Samper 2012). Deze misdaad is in Nederland nagenoeg onbekend. Een uitzondering is Duitsland, dat nadrukkelijk de schuld aanvaardt voor de Nazi-misdaden. Als de eigen groep een schandaal begaan heeft, zijn de reacties: ontkennen (Armeense kwestie), vergeten (Zuid-Afrika, Indonesië), bagatelliseren (Nankin) en bij uitzondering schaamte en spijtbetuiging (Auschwitz).

Als er berichten komen dat de eigen groep iets fout gedaan heeft, en als die berichten goed onderbouwd lijken, is er één universele oplossing om het groepsimago te redden: een complottheorie (Goertzel 1994, Sunstein en Vermeule 2009).

#### **Als de eigen groep getroffen wordt?**

Er ontstaan vaak opstanden en rellen, als mensen menen dat leden van hun etnische, religieuze of politieke groep slecht behandeld worden.

- Tijdens het communistische bewind in de Sovjet-Unie werden veel vermeende tegenstanders van Stalin gedeporteerd en vermoord. Stalin beschouwde de Christenen en Moslims als vijanden, en liet tussen 1929 en 1941 honderdduizenden Christenen en Moslims vermoorden. Christenen in Europa en Amerika waren verontwaardigd over de dood van hun geloofsgenoten, en zwegen over de Moslims. Dit was vooral religieus-geïnspireerd protest.
- In maart 1991 probeerden blanke agenten in Los Angeles de Afro-amerikaan Rodney King aan te houden, maar deze vluchtte. Na de aanhouding waren de agenten uiterst gewelddadig, en dit werd op video vastgelegd en op TV uitgezonden. De agenten werden in april 1992 door een vooral blanke

<sup>2</sup> Zie hoofdstuk 2.2. voor de naamgeving van deze volken.

jury vrijgesproken omdat de videofilm onvolledig was. Afro-amerikanen startten grootschalige rellen, die 4 dagen duurden, waarbij 50 – 60 doden vielen en ruim 2000 gewonden. Dit waren raciale rellen. In al deze gevallen waren mensen vooral verontwaardigd omdat ze vonden dat hun groepsgenoten onrecht was aangedaan.

#### 4. Onderwerpen van groepstegenstellingen

De opvattingen van mensen over wetenschappelijke onderwerpen hangen mede af van hun politieke voorkeur (Shermer 2018).

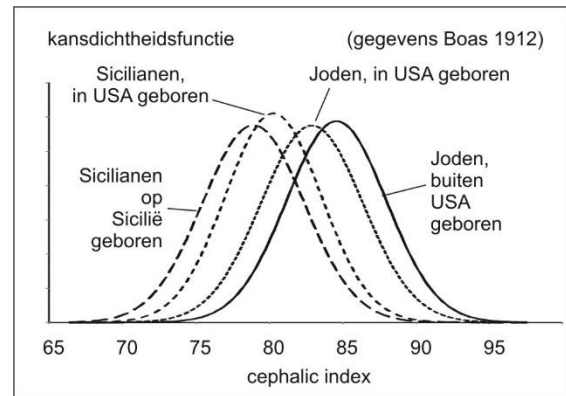
##### 4.1. Erfelijkheid

###### Empirische verwerping van erfelijke bepaaldheid

Blanken geloofden eeuwenlang in de superioriteit van 'het blanke ras'<sup>3</sup>. Retzius (1843) meende dat schedelmetingen de superioriteit van het 'Noorse ras' aantoonde. De schedels van Denen zijn breed, terwijl de schedels van Aboriginals lang zijn. Men meende dat de schedelvorm een onveranderlijk erfelijk biologische gegeven was - een raskenmerk. Schedelmetingen leken het racistische denken te onderbouwen. Maar Franz Boas (1912) toonde aan dat de schedelvorm niet een vast raskenmerk is: als mensen van een volk naar een ander gebied migreren, komt het voor dat de schedelvorm van de generatie in het nieuwe gebied veranderd is (figuur 2). Dat was in die tijd opzienbarend: zelfs de cefalische index was niet 'erfelijk bepaald'. Inderdaad verandert de vorm van de schedel: in gunstige omstandigheden wordt de schedel meestal breder. Dit werd bevestigd door Gravlee e.a. (2003). Toen zelfs de cefalische index niet 'erfelijk bepaald' bleek te zijn, opende dat de poort naar cultureel relativisme voor vooruitgangsdenkens. Dat cultureel relativisme was doorgeschoten. Erfelijkheid heeft een middelgrote tot grote invloed op de cefalische index (heritabiliteit 0,38 - 0,75). Overigens is hersengewicht een meer relevante parameter dan een kunstmatig construct zoals cefalische index.

###### Erfelijkheid en economie in het marxisme

Een politiek standpunt gaat gepaard met een mens- en wereldbeeld. Impliciet hierin zijn oordelen over de aard van de mens. Volgens de materialistische theorie van Karl Marx (1867)



Figuur 2. De verdeling van de cefalische index bij Italianen en Joden, geboren buiten en binnen de USA. De gegevens van Boas (Gravlee e.a. 2003) worden gepresenteerd als Gauss-curves, gebaseerd op de gemiddeldes en standaard deviaties.

is er geen vaste aard van de mens, maar worden mensen steeds opnieuw gevormd door de economische omstandigheden (Singer 1999, p. 23). Deze theorie "houdt in dat er geen vaste aard van de mens is. Deze verandert met iedere verandering in de productie. De aard van de mens is al veranderd in het verleden – tussen primitief communisme en feodalisme, bijvoorbeeld of tussen feodalisme en kapitalisme – en hij kan weer veranderen in de toekomst." (Singer 1999, p. 23). Volgens de deterministische theorie van Marx zou er een communistische heilstaat komen. Maar het begrip heilstaat veronderstelt een staat die tegemoet komt aan universele behoeften van mensen. Het probleem is dat Marx dergelijke universele behoeften niet erkent.

Sinds het begin van de 19<sup>e</sup> eeuw koesterden progressieve denkers de opvatting dat erfelijkheid nauwelijks invloed had op het gedrag en de eigenschappen van mensen (hoofdstuk 3.1.). Dit was eerder een politiek dan een wetenschappelijk standpunt. Bij de begrafenis van Karl Marx in 1883 hield Friedrich Engels een rede waarbij hij de ontdekking van Marx van de wetmatigheden van de ontwikkeling van de mens vergeleek met de ontdekking van Darwin van de wetmatigheden van de ontwikkeling van de organische natuur (Singer 1999, p. 21). "De zoektocht van Marx begint precies daar waar de zoektocht van Darwin eindigt, en dit werd de conventionele wijsheid in het marxisme. Lenin zei: 'De overdracht van biologische concepten naar het gebied van de sociale wetenschappen is een betekenisloze uitspraak.' Nog in de 1960s leerden schoolkinderen in de Sovjet Unie de simpele slogan: 'Darwinisme is de wetenschap van biologische evolutie, Marxisme van sociale evolutie.'"

<sup>3</sup> Het begrip 'ras' is niet wetenschappelijk onderbouwd (hoofdstuk 2.2.).

(Singer 1999, p. 27). *“De Russische Communistische Partij meende dat de Marxistische leer het wetenschappelijk onderbouwde antwoord op alle problemen was. “De Communistische Partij geloofde dat zij het volledige antwoord op alle gebreken van de wereld gevonden had met zijn manier om de omgeving te veranderen. De Communistische partij beschouwde ieder concept dat niet naadloos past in zijn schema voor de mensheid als een bedreiging. Naar hun mening pasten genen niet in dat concept, dus het bestaan van genen moest ontkend worden.”* “ (Muller 1948, geciteerd uit Zirkle 1949, p. 30).

### Erfelijkheid en sociale wetenschappen

In de 20-er jaren van de 20<sup>e</sup> eeuw kwam er een vloed van publicaties dat er geen rol voor erfelijkheid was in de psychologie. Het was lange tijd politiek incorrect te denken dat erfelijkheid invloed had op het gedrag en eigenschappen van mensen (Singer 1999). Kuo (1924, 1929) sprak trots over een *“een anti-erfelijkheidsbeweging in de psychologie”*. Veel sociaal wetenschappers verwierpen zelfs bij voorbaat onderzoek dat erfelijke invloeden eventueel kon aantonen, zoals metingen van heritabiliteit, deprivatie-experimenten, en het onderzoek naar instinctief gedrag van pasgeboren dieren. In de psychologie was het idee dominant dat bij mensen bijna alles aangeleerd is, en dat de invloed van erfelijkheid op het gedrag van de mens te verwaarlozen is. *“De afkeer van de sociale en menswetenschappen tegen evolutionaire analyse van gedrag van de mens had veel te doen met eerdere pogingen om het gedrag van de mens te biologiseren, wat leidde tot het genetisch determinisme van eugenetica, en onderbouwde de indeling in rassen met hun vermoede mentale consequenties. Deze opvattingen werden uiteindelijk gebruikt om een restrictief immigratie-beleid te rechtvaardigen, inclusief een asociaal beleid en zelfs genocide. Deze weerzinwekkende geschiedenis leidde tot een collectieve ontkenning van iedere biologische invloed op de geest en het gedrag van de mens, en het werd bevorderd door de opvatting dat uitsluitend onderzoek van de cultuur nodig was om gedrag van de mens te verklaren. Dat sloot gedrag van de mens volledig af van biologische invloeden. In de woorden van Ridley (1966): “de huidige cultureel antropologen vereisen dat het bestaan van cultuur, Rede of taal de mens volledig losmaakt van biologie.” Dus het was begrijpelijk, maar betreurenswaardig dat de sociale en menswetenschappen geïsoleerd werden van de biologie.”* (Kappeler e.a. 2010, p. 7). Dit citaat komt uit

### Weerzin tegen bepaalde wetenschappelijke opvattingen

De geschiedenis van de wetenschap geeft verscheidene voorbeelden dat wetenschappers met verbaal en fysiek geweld bejegend zijn vanwege hun ideeën die niet strookten met de ideologische opvattingen van anderen. Het blijkt dat een patstelling ontstaat als wetenschappers discussiëren over bijvoorbeeld erfelijkheid, instinct en groepsselectie. Een voorbeeld van wetenschappelijk groepsdenken geeft het targetartikel van Johnston (1988) en de reacties daarop in *Behavioral and Brain Sciences* over het ontstaan van vogelzang. *“De kern van de redenering van Johnson is een diepe afkeer van de woorden zoals ‘aan geboren’ en ‘instinct’.”* (Alcock 1988, p. 630).

het boek *‘Mind the gap’*<sup>4</sup>. *Tracing the origins of human universals’* (Kappeler en Silk 2010). Dit goede boek heeft één *gap*: erfelijkheidsleer. In de index van dit boek zijn er slechts twee verwijzingen naar *‘genetic’*: het bovenstaande citaat naar *‘genetic determinism’* en één citaat naar *‘genetic similarity’*. Er is geen enkele verwijzing naar *‘heritability’*. Men zei: *‘Als er erfelijke invloeden zijn, liggen die eigenschappen erfelijk vast – er is erfelijk determinisme. En dat kan onmogelijk juist zijn, want ook de opvoeding en cultuur hebben invloed’*. Dit is groepsdenken.

De uitweg uit deze 'wetenschappelijke' strijd is een heldere operationalisatie van de relevante begrippen, zoals erfelijk en aangeleerd, en vervolgens empirisch onderzoek naar de relatieve bijdragen van erfelijkheid, leren en andere factoren. Dat hoop ik in dit boek te doen.

### Erfelijkheid en de Droom van Links

Progressieve denkers waren idealisten die de wereld wilden verbeteren. Al vanaf Robert Owen (1816) verwierpen ze een rol van erfelijkheid. Immers, als belangrijke eigenschappen van de mens erfelijk zouden zijn, zouden die niet of moeilijk te veranderen zijn. Rond 1900 waren de natuurwetenschappen dominant. Aanvankelijk werd de opkomende psychologie gedomineerd door de biologie. Maar vanaf 1920 kwam er een vloed van publicaties dat biologie en erfelijkheidsleer irrelevant zijn voor de psychologie (Ayres 1921, Bernard 1921, Field 1921, Kantor 1921, Kuo 1921, 1922, 1924, 1929, Eggen 1926). Alleen omgevingsinvloeden zouden relevant zijn. Door een vervlechting van politieke en wetenschappelijke ideeën is het verwerpen van erfelijke invloed op het gedrag van de mens gemeen-

<sup>4</sup> De ondertitel van mijn boek verwijst hiernaar.

goed geworden<sup>5</sup>. Deze opvattingen werden ondersteund, doordat in de Sowjet-Unie onder het bewind van Stalin door Trofim Lysenko de erfelijkheidsleer van Mendel verworpen werd als reactionair en als pseudowetenschap (Dobzhansky 1964). *“Het geloof in de kneedbaarheid van de aard van de mens was belangrijk voor links, omdat dit de grond bood om te hopen dat een heel nieuwe soort menselijke samenleving mogelijk is. Ik vermoed dat dit de ultieme reden is waarom links het Darwinistische denken verworpen heeft. Het verpletterde de Grote Droom van links: de perfectionering van de mens.”* (Singer 1999, p. 24). *“Darwinistische linkse denkers zouden niet moeten ontkennen dat er een aard van de mens is, en ook niet volhouden dat de aard van de mens inherent goed is, of oneindig kneedbaar.”* (Singer 1999, p. 60).

Terwijl de vervolmaking van de mensheid geen haalbare opdracht is, is de verbetering van de samenleving wel mogelijk. Westerse overheden zijn erin geslaagd moord en doodslag spectaculair te verminderen (hoofdstuk 6.2.), de rechtsstaat is versterkt en de ongelijkheid is verminderd.

### IQ, erfelijkheid en politiek

De discussie over de erfelijkheid van IQ is een van de Grote Wetenschappelijke Discussies, vergelijkbaar met discussies over het heliocentrische zonnestelsel en de evolutietheorie. Een voorkeur voor *nature* of *nurture* is gekoppeld aan wetenschapsgebied en ideologische voorkeur. Vooral sociaal wetenschappers en mensen met een linkse voorkeur benadrukken het belang van de omgeving en leren. Vooral biologen en mensen met een conservatieve voorkeur benadrukken het belang van erfelijkheid (Pastore 1949, Singer 1999). Politieke stellingname en groepsdenken wegen zwaarder bij standpuntbepaling over deze onderwerpen dan feiten of logica. *“Dit is verontrustend! Indien de oplossing van een wetenschappelijk probleem afhankelijk is van iemands vooropgezette mening of voorkeur, dan moet het gebied van deze wetenschap in een zeer onbevredigende toestand verkeren.”* (Dobzhansky en Bremelkamp 1965, p. 86). Toen onderzoekers<sup>6</sup> een invloed van erfelijkheid op het IQ gevonden hadden, werden ze verketterd. De critici waren niet gemotiveerd in de werkelijke verbanden

tussen IQ en erfelijkheid, maar wel gemotiveerd om hun vooroordeel dat erfelijkheid geen rol speelt, te verdedigen ongeacht de resultaten van onderzoek. Volgens linkse denkers zou een grote heritabiliteit van IQ de discriminatie van onderliggende groeperingen versterken. Maar die linkse wetenschappers vergaten dat door een links beleid de omgevingsongelijkheid afneemt en dat daardoor de heritabiliteit van IQ toeneemt. Ze zouden trots moeten zijn op een lage sociale ongelijkheid, en dus een hoge heritabiliteit van het IQ... *“Het verbaast me trouwens dat zoveel commentatoren het verontrustend vinden dat het IQ erfelijk zou kunnen zijn, en misschien wel in hoge mate. Zou het ook verontrustend zijn om te ontdekken dat iemands lichaamslengte of muzikaliteit of zijn hardloopprestaties op de honderd meter voor een deel genetisch bepaald zou zijn? Waarom zouden we vooropgezette meningen hebben over dergelijke vragen, en welke relevantie hebben de antwoorden, hoe die ook mogen uitvallen voor een serieuze wetenschappelijke benadering (naar de huidige stand van onze kennis) of voor de maatschappelijke praktijk in een fatsoenlijke samenleving?”* (Chomsky 1973, p. 147). De meeste wetenschappers accepteren het empirische gegeven dat de heritabiliteit van IQ nu in het westen hoog is (hoofdstukken 2.3. en 3.5.). In het westen is de heritabiliteit van IQ zo groot geworden (rond 0,85), doordat maatschappelijke ongelijkheid verminderd is.

### Erfelijkheidsleer is empirische natuurwetenschap

Echter, erfelijkheidswetenschap is een empirische natuurwetenschap. Alleen de volgorde van de nucleïnezuren in het DNA is erfelijk vastgelegd, dus ‘erfelijk bepaald’. Maar zelfs de volgorde van animozuren in een eiwit is niet altijd erfelijk bepaald. De eigenschappen die daarvan afgeleid zijn, zijn in meer of mindere mate beïnvloed door het DNA. Het is zaak voor de afzonderlijke eigenschappen de relatieve rol van erfelijkheid (de heritabiliteit) in de actuele situatie empirisch te onderzoeken.

### 4.2. Samenwerking of competitie

#### Competitie of samenwerking?

Het is vooral afhankelijk van iemands karakter of ideologisch vooroordeel of men competitie of samenwerken belangrijker vindt. Competitie past vooral in de denkbeelden van conservatieven en economisch-liberalen. Samenwerken daarentegen past vooral in het denkbeeld van progressieven of socialisten. Darwin zelf verreed politieke en religieuze discussies. De openbare discussies werden door zijn mede-

<sup>5</sup> Er zijn 2 beroemde linkse wetenschappers die erfelijkheid wel een grote rol toekennen: de communist J.B.S. Haldane en de anarchist Noam Chomsky.

<sup>6</sup> Cyril Burt (1958, 1966), Arthur Jensen (1985, 1992), Hans Eysenck (1971), Philippe Rushton (1990), Herrnstein en Murray (1994).

en tegenstanders gevoerd. Verder was Darwin een iconisch en geliefd wetenschapper, wat tot gevolg had dat wetenschappers met verschillende politieke overtuigingen uitspraken van Darwin naar hun overtuiging toe interpreteerden.

**Competitie.** De evolutietheorie van Darwin (1859, 1871) was de eerste wetenschappelijke theorie over het ontstaan van soorten, inclusief de mens, als tegenhanger van het religieuze scheppingsverhaal. Competitie tussen soortgenoten (*struggle for life*) is de kern van de evolutietheorie van Darwin. Darwin benadrukte herhaaldelijk het belang van competitie (hoofdstuk 4.1). Competitie is gunstig voor de winnaar, en ongunstig voor de verliezer. Herbert Spencer (1892) meende dat concurrentie en vrijhandel gunstig voor allen zouden zijn: het zou de productie en beschikbaarheid van meer, betere en goedkope goederen bevorderen. Economen en politici hebben de principes van Darwinistische evolutie overgenomen ter verdediging van *laissez-faire* kapitalisme en liberalisme (Spencer 1857, 1892, Rand 1957). Ze negeerden gemakshalve dat competitie niet gunstig is voor de zwakkere.

**Samenwerken.** Herhaaldelijk sprak Darwin positief over de sociale instincten. Darwin meende dat samenwerken een methode kan zijn om de competitie te winnen. *“Die gemeenschappen die het grootste aantal sociale leden hebben, zouden het best gedijen, en de meeste nakomelingen krijgen.”* (Darwin 1859, p. 163). *“Als een stam veel leden zou hebben die patriottisch zijn, trouw, gehoorzaam, moedig en sociaal, die bereid waren elkaar te helpen, en zichzelf op te offeren voor de gemeenschap, dan zou zo'n stam het winnen van andere stammen; en dat zou ook natuurlijke selectie zijn.”* (Darwin 1871, p. 132).

De Russische wetenschapper en anarchist, Peter Kropotkin (1902), vond dat samenwerking in de evolutie een belangrijkere kracht is dan competitie. Dat is juist voor eusociale soorten, maar niet in het algemeen. Lynn Margulis (1970) benadrukt het voordeel van samenwerking: dat endosymbiose leidt tot succesvolle eukaryoten. Ook Frans de Waal (1996, 2009) benadrukt het belang van samenwerken en positief sociaal gedrag bij primaten. Samenwerken is vaak een tactiek om de competitie te winnen (de Waal en Harcourt 1992).

### Hoe links was Darwin?

In de tijd van Darwin was er een levendige discussie over socialisme of de vrije markt. In het algemeen vermeed Darwin openbare uitspraken over ideologie en religie. Darwin deed wel een politieke uitspraak in een brief uit 1872 aan Heinrich Fick (Zürich): *“... alle vak-*

*bonden eisen de regel dat alle werkers – de goede en de slechte, de sterke en de zwakke – hetzelfde aantal uren werken voor hetzelfde loon. De vakbonden zijn tegen stukloon, en kortom tegen alle competitie. Ik vrees dat Coöperatieve Samenlevingen, die velen beschouwen als de grote hoop voor de toekomst, eveneens competitie uitsluiten. Dit lijkt me een groot kwaad voor de toekomstige vooruitgang van de mensheid. Niettemin, in ieder systeem zullen de gematigde en spaarzame werklieden een voorspong hebben en meer nakomelingen nalaten dan de dronkaard en de roekeloze.”* (Weikart 1995, p.611). Hierin verwerpt Darwin expliciet het socialisme.

### Erfelijkheid en agressie

Een groot deel van de 20<sup>e</sup> eeuw was de dominante gedachte in de sociale wetenschappen dat de mens 'eigenlijk' een goed wezen was, en dat agressie een gevolg was van een foute opvoeding of een foute samenleving (Fromm 1941, Maslow 1943, Rogers 1969, Montagu 1976, Seligman 1991)<sup>7</sup>. In 1986 hebben sociaal wetenschappers de *'Seville Statement on Violence'* opgesteld, dat het 'wetenschappelijk onjuist' is te denken erfelijkheid een rol speelt in de agressie van mensen. Deze verklaring werd onderschreven door de UNESCO en wetenschappelijke verenigingen in veel landen (Adams e.a. 1988). Maar er was ook wetenschappelijke kritiek (Fox 1988, de Waal 1992). Velen hadden grote problemen om te accepteren dat mensen ook gewelddadig zijn: *“De moeilijkheden om een rol van agressie tussen groepen vast te stellen in de evolutie van de mens zijn vooral te wijten aan onze terughoudendheid om de feiten onder ogen te zien, en niet dat er te weinig feiten zijn. Er zijn juist overweldigende blijken van het vermogen van de mens tot geweld, en dat maakt ons zo angstig ervoor.”* (Bigelow 1972, p. 5). Van wetenschappers mag je verwachten dat ze de relatieve bijdragen van o.a. erfelijkheid, leren, cultuur, de actuele situatie en intelligentie op gedrag empirisch onderzoeken. In de hoofdstukken 6.1. en 6.2. presenteer ik empirische gegevens over de bijdrage van de situatie en erfelijkheid op agressief gedrag.

<sup>7</sup> Deze wetenschappers konden dit standpunt moeilijk verwoorden, want zij meenden dat erfelijkheid nauwelijks of geen invloed had op het sociale gedrag van mensen. Dus konden zij niet zeggen dat de mens 'erfelijk' of 'van nature' goed was.

### 4.3. Groepsdenken in de wetenschap

#### Verzet tegen wetenschappelijke vernieuwing

Ook empirische wetenschappers zijn terughoudend om grote vernieuwingen van andere wetenschappers te accepteren; ze zijn terughoudend om wetenschappelijke en sociale redenen (Barber 1961). De gangbare wetenschappelijke opvatting is door veel eerdere observaties ondersteund. Men geeft de gangbare mening niet zomaar op voor een opvatting die in eerste instantie door minder observaties gesteund wordt. Soms is de nieuwe theorie op het moment dat hij gepresenteerd wordt, gewoon te zwak. Zo leek het heliocentrische wereldbeeld van Copernicus (1543) in die tijd strijdig met enkele andere observaties; pas decennia later kwamen er theorieën en observaties die deze tegenstellingen oplosten. De grote ontdekking van Albert Einstein is de relativiteitstheorie (1905A, B, 1916), maar toen hij in 1921 de Nobelprijs kreeg, vond de Nobelcommissie de relativiteitstheorie nog te speculatief, en daarom kreeg Einstein zijn Nobelprijs niet voor de relativiteitstheorie, maar voor de ontdekking van het foto-elektrisch effect. Men is soms terecht terughoudend, zoals bijvoorbeeld het voorval met de koude kernfusie illustreerde (Fleischmann e.a. 1989, Lewis 1989). Bovendien wordt de gangbare mening gesteund door wetenschappers met prestige, en machtige sociale netwerken. Beginnende wetenschappers of outsiders hebben hierdoor grote moeite om opzienbarende, verrassende resultaten gepubliceerd te krijgen (Armstrong 1982). Ook in de empirische wetenschap, die toch het zoeken naar nieuwe kennis en open discussie officieel in zijn vaandel voert, is er in de praktijk verzet tegen opzienbarende nieuwe opvattingen.

#### Wetenschappelijke vernieuwing omarmd

Toch zijn er enkele voorbeelden van wetenschappelijke vernieuwing die meteen geaccepteerd werden. Toen Charles Darwin (1859) zijn *'Origin of species'* publiceerde was dat meteen een sensatie in wetenschappelijke kringen. Dit was een mooi natuurwetenschappelijk alternatief voor de schepping door God. Het darwinisme werd meteen breed geaccepteerd, omdat 'de tijd er rijp voor was'. Noam Chomsky was door de publicatie van *'Syntactic structures'* in 1957 geleidelijk een populair linguïst geworden: in navolging van hem zochten linguïsten naar oppervlakte- en diepte-structuren. Chomsky was de meest geliefde taalkundige. Toen Chomsky zelf in 1995 veel principes van zijn theorie overboord zette met het 'minimalistisch programma', om

#### Stadia van acceptatie van een nieuw idee

Het proces van acceptatie van een nieuw idee doorloopt meestal 4 stadia (Haldane 1963):

1. Dit is waardeloze onzin.
2. Dit is een interessant maar onhandelbaar gezichtspunt.
3. Dit klopt, maar het is irrelevant.
4. Dat heb ik altijd al gezegd.

armden allerlei wetenschappers het minimalisme, voordat ze het bestudeerd konden hebben. Het minimalistisch programma werd meteen breed geaccepteerd, omdat Chomsky geliefd was.

### 5. Waarom <sup>8</sup> houdt de Wijze Mens vast aan groepsideeën?

Peirce (1877) onderscheidde vier methodes om geloof vast te leggen (*the fixation of belief*), waarvan de eerste was het koppig vasthouden aan de eerdere overtuiging (*method of tenacity*).

#### Beproefde ideeën?

In eerste instantie kan men denken dat mensen en dieren vasthouden aan eerdere leerinhouden, omdat die eerder bleken te werken. *"De biologische rationale van het star vasthouden aan 'traditie' is begrijpelijk: het is altijd raadzaam voor een organisme dat geen spatio-temporeel-causaal overzicht van de situatie heeft, om aan gedrag vast te houden dat eerder ongevaarlijk en succesvol was."* (Lorenz 1941, p. 117). Dit lijkt 'gewoon' conservatisme. Op zich is conservatisme niet irrationeel. Immers, *a priori* is de kans groot dat beproefde ideeën beter zijn dan niet-beproefde ideeën. Ook dieren houden bij voorkeur vast aan eerder beproefde ideeën. Zo leren dieren bijvoorbeeld wat goed voedsel is door sociaal leren, en doordat ze na het eten van fout voedsel ziek worden. Dieren zijn terughoudend met nieuw voedsel (hoofdstuk 3.2.). Als dieren gewend zijn aan bepaald voedsel, maar dan één keer ziek worden kort nadat ze dat vertrouwde voedsel gegeten hebben, dan zullen ze dat vertrouwde voedsel toch blijven eten (Burritt en Porvenza 1996). Als dieren de gevolgen van hun handelen geleerd hebben (we noemen dat een causale hypothese), zullen ze die leerinhoud niet snel opgeven.

<sup>8</sup> 'Waarom'-vragen zoeken een reden, en 'Waardoor'-vragen zoeken een oorzaak (hoofdstuk 10.3.). Ik vermoed dat het vasthouden aan beproefde opvattingen een onbewuste oorzaak heeft, die geldt voor dieren en mensen. Dan is 'Waardoor' eigenlijk het correcte woord.

**Menswetenschappen 1860 - 1945**

In iedere wetenschap en in iedere tijd is er een reeks opvattingen die 'serieuze, weldenkende' wetenschappers horen aan te hangen - als ze loyaal willen zijn aan die wetenschap, of aan het wetenschappelijk establishment.

Al vanaf Aristoteles was er discussie of alle kennis van mensen verworven was (het associationisme), of dat er ook aangeboren reacties, zoals instincten waren. Het begrip 'instinct' lag gevoelig (Degler 1991), waarbij Darwin, Spencer, James en Thorndike dit een nuttig begrip vonden, en Wallace, Boas en Watson het verwierpen (zie pag. 124 – 136 van dit boek).

Rond 1860 waren menswetenschappers overtuigd van de superioriteit van het 'blanke ras'. Menswetenschappers meenden dat 'mensenrassen' een wetenschappelijk onderbouwd begrip was, al had bijvoorbeeld Darwin fundamentele twijfels over het aantal rassen dat onderscheiden kon worden. (Volgens zijn evolutietheorie zijn er geen discrete rassen.) Het 'blanke ras' zou het meest intelligent zijn, wat 'ondersteund' werd met schedelmetingen. Achteraf bleek dit alleen een racistisch vooroordeel. Er is geen wetenschappelijke basis voor het begrip 'mensenras' (hoofdstuk 2.2.).

Lichamelijke en psychische eigenschappen van mensen zouden 'erfelijk bepaald' zijn. Voor de vooruitgang van de mensheid wilden de eerste eugenetici mensen met lage intelligentie stimuleren geen kinderen te krijgen – aanvankelijk op vrijwillige basis. Dat deden die mensen niet. Daarom besloten politici in de USA, Canada, Scandinavië en Duitsland mensen met een lage intelligentie gedwongen (of stiekem) te steriliseren. In Nederland werden mannen en vrouwen met lage intelligentie in gescheiden instellingen gehuisvest. Er was de desastreuze combinatie van de ideeën dat er superieure rassen zijn, en dat *survival of the fittest* noodzakelijk was voor biologische vooruitgang, of om de mensheid te behouden. Dat leidde tot de grootste genocide van de mensheid: de massamoord door de Nazi's van Joden, zigeuners en gehandicapten. Daarna durfde niemand nog iets te zeggen over de erfelijkheid van mentale eigenschappen van mensen.

Tot ongeveer 1920 was de biologie de vanzelfsprekende grondslag van de menswetenschappen. Maar Franz Boas heeft de antropologie bevrijd van de biologie, en dat deden onder andere Dunlap, Kantor, Kuo en Watson voor de psychologie. Die tegenreactie is doorgeschooten, alsof die wetenschappen helemaal niets met biologie te maken hadden.

Het enige verweer tegen vooroordelen is het empirisch toetsen van standpunten.

**Irrationeel vasthouden aan ideeën**

Het is niet zomaar een neutraal rationeel proces dat mensen vasthouden aan groepsopvattingen. Uit de felheid waarmee mensen hun verwanten, hun 'ras', en hun politieke en religieuze opvattingen verdedigen, en die van andere bestrijden, blijkt dat we hier met een diepgeworteld, irrationeel proces te maken hebben (Shermer 2017). Als discussies over ideeën rationeel zouden zijn, zou steeds ongeveer de helft van de mensen van mening veranderen - dat gebeurt niet. Mensen willen vasthouden aan eerdere ideeën in plaats van die ideeën echt te toetsen. Dat is het bevestigingsvooroordeel of het onbewuste, impliciete vooroordeel in de psychologie.

De wetenschapsfilosofen Francis Bacon (1620) en Karl Popper (1934) probeerden hier tegenwicht aan te geven. Zij betoogden dat wetenschappers niet moeten proberen hun theorie te bevestigen (verifiëren), maar ze moeten juist proberen hun theorie onderuit te halen door strijdige observaties (falsifiëren). Het ligt echter niet in de aard van de mens om afscheid te nemen van de eigen dierbare ideeën, vooral niet als het groepsideeën over familie, politiek of religie betreft.

**De Loyaliteitshypothese**

Hier stel ik de Loyaliteitshypothese voor: de hypothese dat mensen primair loyaal aan groepsideeën zijn, en dat de logica van ideeën, en overeenstemming met feiten ondergeschikt zijn aan loyaliteit aan de groep. Door een *in-group* te postuleren tegenover een *out-group*, wint men gemakkelijk mensen voor de *in-group*. De meeste mensen discrimineren onbewust de *out-group* op criteria waarop ze niet willen discrimineren. In experimenteel onderzoek bleek dat proefpersonen hun oordeel aanpassen aan het groepsoordeel, zelfs als dit groepsoordeel waarneembaar onjuist was (Asch 1951, 1956). Als er contra-evidentie komt voor een groepsopvatting, kan die groepsopvatting daardoor juist sterker geloofd worden (het *'backfire effect'*, Nyhan en Reifler 2010). "Men is liever onlogisch of onwetend dan een verrader." En in het uiterste geval kan een complottheorie de groepsopvatting 'redden'.

Een consequentie van de Loyaliteitshypothese is dat sommige groepsopvattingen extra effectief zijn om mensen te mobiliseren voor een *in-group*. Door te appelleren aan verwantschap, 'het eigen volk' of angst voor de *out-group* (xenofobie) worden mensen gemakkelijk gemobiliseerd (McEvoy 2002, Bajt e.a. 2007). De

krachtigste redenen voor groepsvorming zijn 'ras'/afstamming/uiterlijk, religie en politiek. Met nationalisme en racisme kunnen volksmensen gemakkelijk mensen mobiliseren - ook als wetenschappers kunnen aantonen dat er geen wetenschappelijke basis voor rassen is. Het is onderdeel van de aard van de mens dat racisme en nationalisme gemakkelijk te mobiliseren grondslagen zijn voor groepsvorming.

### Groepen in de evolutie van de mens

De Loyaliteitshypothese gaat uit van leven in groepen. Apen leven al ongeveer 52 miljoen jaar in sociale groepen (Shultz e.a. 2011). Leven in groepen veronderstelt dat men leden van de eigen groep bevoordeelt, en leden van de andere groep benadeelt of neutraal behandelt (hoofdstuk 4.3.). Het onderscheid tussen *in-group* en *out-group* is evolutionair oud. Ook resus-apen behandelen leden van de *in-group* positief, en leden van de *out-group* negatief (Mahajan e.a. 2011). Maar soms veranderen mensen en apen van groep. Rond het begin van geslachtsrijpheid ('puberteit') verlaten jongens- of meisjes- apen hun geboortegroep, en proberen zich bij een nieuwe groep aan te sluiten, waarna loyaliteit aan de nieuwe groep meestal levenslang is. Ook bij mensen geldt de keuze voor ideologie of religie die men rond de puberteit maakt, in principe voor lange tijd. De gemeenschappelijke voorouder van mens en chimpansee bedreef vermoedelijk al 6 miljoen jaar geleden dodelijk groepsgeweld (hoofdstuk 6.2.). De grootte en de samenhang van de groep is al minstens 6 miljoen jaar belangrijk voor veiligheid, daarom zullen mensen of mensapen na de puberteit niet lichtvaardig afstand nemen van de eigen groep.

### Geloofsbelijdenissen

Mensen zijn primair geëvolueerd zodat zij met hun groepsgegoten een hechte, eensgezinde en veilige groep vormen. Hun brein is vooral geëvolueerd om trouw te blijven aan groepsopvattingen, en niet om kritisch en logisch na te denken. Vooral religieuze en politieke opvattingen dragen bij tot groepssamenhang; daarom houdt men koste-wat-kost vast aan religieuze en politieke groepsideeën. Voor geloofsovertuigingen geldt "*geloof door dik en dun*" (Wittgenstein en Nyman 1978, S.494). Wat Wittgenstein zegt over religieuze opvattingen, geldt ook voor opvattingen over verwantschap, afstamming, 'ras' en ideologie. Zogenaamde discussies tussen mensen met verschillende religies en ideologieën zijn in feite wederzijdse geloofsbelijdenissen, en vergeefse pogingen de ander te bekeren. Ieder blijft trouw aan de eigen groep.

### Besluit

De Loyaliteitshypothese is een speculatieve, evolutionaire verklaring voor het ontstaan van groepsdenken<sup>9</sup>. Er is een diepgewortelde, irrationele voorkeur voor de eigen groep. Als we weten dat het *in-group/out-group* denken een diepgewortelde irrationele manier van denken is, die vervlochten is met normen en waarden, en gepaard gaat met vooroordelen, kunnen we daar in ons eigen handelen in principe op bedacht zijn. Sociale intelligentie en culturele intelligentie zijn intelligenties die maken dat we ons ook in andere mensen en andere volken kunnen verplaatsen.

<sup>9</sup> Voorlopig is dit een *just-so-story*.



---

<b>7</b>	<b>Taal</b>	493
	7.1. Communicatie. Signaal en betekenis	495
	7.2. Taal	507
	7.3. Magische zinnen	555



## 7.1. Communicatie. Signaal en betekenis

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Met de komst van signalen is voor het eerst 'betekenis' in de natuur ontstaan.*

### Samenvatting

Communicatie en signalen komen overal voor in de natuur. Sommige signalen komen voor binnen het lichaam, zoals de activiteit van zenuwcellen of de afgifte van hormonen. Andere signalen hebben gevolgen buiten het organisme, zoals de kleur en geur van bloemen, het uiterlijk van dieren en vocalisaties van dieren. Signalen zijn producten van natuurlijke selectie. Signalen hebben oorzaken en gevolgen. Signalen worden **veroorzaakt** door genen en/of door externe stimuli. Een signaal verwijst in principe naar de oorzaak van het signaal. Dat wil zeggen: signalen hebben betekenis. Ik gebruik het woord 'betekenis' uitsluitend voor wat deze signalen veroorzaakt heeft (of 'wat deze signalen representeren'). Signalen hebben **voorspelbare gevolgen**; signalen zijn in de evolutie ontstaan, doordat de voorspelbare gevolgen van signalen evolutionair voordelig zijn, in eerste instantie zowel voor de zender als voor de ontvanger van het signaal.

Vroeg in de evolutie zijn signalen ontstaan – en vroeg in de evolutie is dus betekenis ontstaan. Er waren signalen, lang voordat er mensen waren, en voordat er menselijke taal was, dus er was betekenis lang voordat er mensen waren.

Dit hoofdstuk is een algemene bespreking van 'signalen', maar ook zinnen zijn signalen, dus deze bespreking is ook relevant voor de betekenis van woorden en zinnen.

- Samenvatting
- 1. Inleiding - signalen
- 2. Signalen binnen het lichaam
  - 2.1. Neurale signalen
  - 2.2. Hormonale signalen
  - 2.3. Immune signalen
- 3. Vocalisatie en taal
  - 3.1. Communicatie van concepten
  - 3.2. Vocalisaties van dieren
  - 3.3. Vocalisaties en taal van mensen
- 4. Signalen: betekenis en doel
- 5. Definities
- 6. Besluit

### 1. Inleiding

#### Beïnvloeding en communicatie

**Levenloze objecten** beïnvloeden elkaar door de natuurwetten. Denk hierbij aan de voorspelbare bewegingen van sterren en planeten, en aan meestal onvoorspelbare weersinvloeden, vulkaanuitbarstingen en het verval van cesiumatomen.

**Levende organismen** beïnvloeden elkaar soms met signalen, die een speciaal product van natuurlijke selectie zijn (zie onder), en soms 'per ongeluk'. Doordat een prooidier door een roofdier wordt waargenomen, verandert het gedrag van het roofdier. Dat is beïnvloeding zonder communicatie. Hieronder worden veel voorbeelden besproken van beïnvloeding met communicatie.

#### **Sign en signal**<sup>1</sup> (teken en signaal)

Burrhus Skinner gaf een heldere omschrijving van *sign* en *signal*: *"Het woord 'teken' staat los van iedere theorie over taal. Rook is een teken voor vuur, en donkere wolken zijn een teken voor regen. Het gegrom van een kwaai hond is een teken van gevaar. Organismen reageren op tekenen met bekende gedragsprocessen. 'Signaleren' is het produceren van een signaal; we onderkennen dat door de selecterende consequenties die op het signaal gevolgd zouden zijn. Vuur en regen signaleren niet, maar*

<sup>1</sup> De woorden 'sign' en 'signal' hebben in het wel-omschreven begrippenkader van Skinner een precieze betekenis. Het Nederlandse 'signaal' gebruik ik hier als vertaling van het technische Engelse woord 'signal'. Het Nederlandse woord 'teken' is nog geen geaccepteerd woord voor 'sign'.

*honden signaleren wel, als de reacties van andere dieren op hun gegrom een rol heeft gespeeld in het ontstaan van grommen.*" (Skinner 1986, p. 115). In lijn met Skinner gebruik ik het woord 'signaal' als een product van levende organismen, als gevolg van natuurlijke selectie. *"Signalen zijn toestanden of gebeurtenissen van levende organismen of onderdelen daarvan, of producten van levende organismes. Dieren en planten maken signalen in een bepaalde situatie; voor deze signalen kan een vermoedelijke ontvanger worden geïdentificeerd. Deze signalen hebben een min of meer voorspelbaar gevolg op de ontvanger. Er is co-evolutie tussen de productie van signalen en de reactie van de ontvanger op signalen."* Dit lijkt op de definitie van Maynard-Smith en Harper (2003, p. 3): *"We definiëren een handeling of een uiterlijk kenmerk als een signaal, als dit het gedrag van andere organismen verandert, als het geëvolueerd is vanwege dat gevolg, en als het effectief is, doordat de reactie van de ontvanger ook geëvolueerd is."* Als dergelijke signalen nader worden onderzocht, zal bijna altijd blijken dat de voorspelbare gevolgen op de ontvanger voordelig zijn voor de allelen van de signaalgever, en bij eerlijke signalen zijn de voorspelbare gevolgen ook voordelig voor de allelen van de ontvanger.

### Signalen en geen signalen

Planten en dieren zenden signalen uit; dieren reageren op die signalen. Minstens 695 Mya (miljoen jaren geleden) zijn dieren ontstaan (Douzery e.a. 2004); daarom mogen we aannemen dat signalen minstens 695 Mya ontstaan zijn. Ik geeft voorbeelden:

- In het lichaam van gewervelde dieren zijn er gespecialiseerde signaalsystemen: het zenuwstelsel, hormoonstelsel en immuunsysteem. Spieren, de lever, nieren, bloedvaten, traanklieren en ledematen zijn geen signaalsystemen, maar ze kunnen wel door zenuw- of hormoonstelsel zo beïnvloed worden, dat hun activiteit een signaal uitzendt.
- Allerlei vaste vocale uitingen van mensen (hoofdstuk 7.2.), zoals huilen, lachen, kreunen en zuchten zijn signalen.
- Vegetatieve, vocale uitingen van mensen (hoofdstuk 7.2.), zoals niezen, hoesten, hikken en boeren zijn geen signalen: deze gedragingen (behalve hikken) zijn weliswaar ontstaan omdat ze voordelig zijn voor de allelen van de actor, maar ze gaan toevallig gepaard met geluid.
- Dieren hebben nu eenmaal een uiterlijk en dat uiterlijk is voor andere dieren zichtbaar. Dat uiterlijk kan evolueren tot een opvallend signaal voor gevaar zoals bij wespen of

sommige slangen. Maar het kan ook evolueren om zo weinig mogelijk zichtbaar te zijn, door schutskleuren – dus zodat het uiterlijk van het dier zo weinig mogelijk signaal uitzendt.

- Als een hond een urinevlag uitzet, is dat een signaal. Als een mens urineert en dat doorspoelt, is dat geen signaal.
- De symptomen van een ziekte zijn geen signalen, maar het zijn gebeurtenissen die een getraind arts kan gebruiken om informatie te krijgen over de ziekte-toestand van de patiënt.
- Het uiterlijk en de geur van bloemen zijn signalen; bedenk dat deze signalen pas konden ontstaan toen er insecten waren die erop konden reageren.
- Feromonen van vrouwtjesvlinders zijn signalen.
- De vocalisaties van gewervelde dieren zijn signalen.
- Tranen zijn vaak signalen, behalve als men huilt door uien of door een harde wind.
- Woorden van mensen die uitgesproken worden bij een toehoorder, zijn signalen.
- Een verkeersbord is een signaal.

Hier wil ik de oorzaken en gevolgen van signalen onderzoeken. Algemeen geldt in de levende natuur "Hoe doe ik dingen met signalen?"<sup>2</sup>.

### Geen signalen

Niet alle producten of gedragingen van levende organismen verwijzen naar iets anders.

- De rode kleur van bloed van gewervelde dieren is geen signaal. Door een evolutionair toeval is bloed rood, terwijl bloed in principe iedere andere kleur of geen kleur had kunnen hebben.
- Veel muziek en veel abstracte schilderijen verwijzen niet naar iets anders.
- Baby's brabbelen (hoofdstuk 7.2.), wat geen signaal is voor iets anders. De gevolgen van dit brabbelen zijn onderdelen van een proces waarmee deze baby's leren vocaliseren. Wel kan het al dan niet voorkomen van brabbelen door een arts geïnterpreteerd worden als een teken voor de ontwikkeling
- In een situatie waarin mensen of dieren lijken te twifelen welke gedrag uit te voeren, ontstaat soms overspronggedrag (Kortlandt 1940, Tinbergen 1940, Delius 1967). Overspronggedrag is geen signaal. Wel kan overspronggedrag door andere mensen of dieren geïnterpreteerd worden als teken van onzekerheid.

<sup>2</sup> Variatie op het boek "How to do things with words" (Austin 1962).

## 2. Signalen binnen het lichaam

### 2.1. Neurale signalen

Ik ben primair geïnteresseerd in gedragssignalen, inclusief vocalisaties en taal. Gedragssignalen worden gemaakt door de hersenen; daarom wil ik eerst bezien hoe de hersenen signalen maken.

#### Oorzaken en gevolgen van activiteit van zenuwcellen

Activiteit van zenuwcellen is een signaal. Zenuwcellen hebben afzonderlijke input- en output-kanalen. Men kan de oorzaken en gevolgen van neurale activiteit op verscheidene niveaus bestuderen, waarbij ik ervoor gekozen heb om de volgende niveaus te onderscheiden: moleculair, cellulair, regionaal hersen, orgaan en organisme (figuur 1). Ik heb voor deze niveaus gekozen, omdat met deze keuze activiteit op een bepaald niveau de causale verklaring vormt voor activiteit op het volgende hogere niveau.

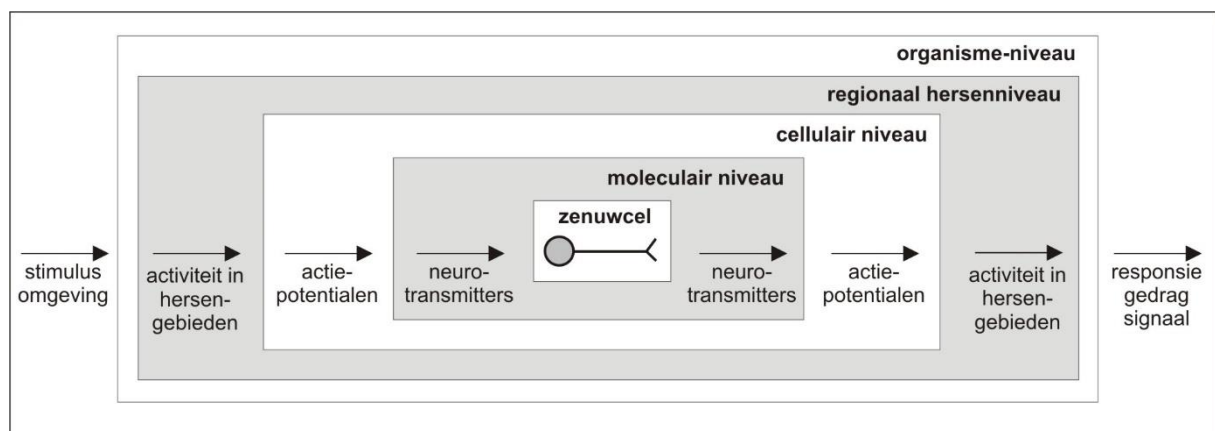
- Moleculair niveau. De input zijn de binnenkomende neurotransmitters, en de output zijn de neurotransmitters die vrijkomen door actiepotentialen.
- Cellulair niveau. De input zijn de binnenkomende actiepotentialen, en de output zijn de actiepotentialen bij de doelneuronen.
- Regionaal hersenniveau. De input zijn actiepotentialen in de hersengebieden met aanvoerende axonen, en de output zijn activiteiten in de hersengebieden met afvoerende axonen.
- Organisme niveau. De input zijn die gebeurtenissen in de omgeving waar zintuigen op reageren, en de output is gedrag, inclusief het uitzenden van signalen.

Als men de werking ('functie') van een hersendeel wil begrijpen, wil men weten wat de input van dit hersendeel representeert buiten de hersenen, en wat de gevolgen buiten de hersenen zijn (Van Dongen en Van den Bercken 1981). Impliciet wil men neurale activiteit begrijpen in termen van wat de input representeert buiten de hersenen of buiten het lichaam (Aertsen en Johannesma 1981, Eggermont e.a. 1983), **en** wat de gevolgen van deze activiteit zijn buiten de hersenen of buiten het lichaam. In andere woorden dat men input en output verwoordt op het organisme niveau.

#### De inhoud van neurale signalen

De inhoud van een signaal verwijst naar oorzaken en gevolgen buiten het organisme. Schematisch verwoord: iedere signaal bestaat uit afzonderlijke onderdelen: { [1 vaak impliciet de identificatie van de zender], [2 oorzaak/input: vermelding van de toestand], [3 gevolg/output: beschrijving van het (verwachte) effect, vaak inclusief een vermelding van de ontvangers] }. Deze onderdelen kunnen soms in woorden omschreven worden. Dit geldt voor vocale en non-vocale signalen. Ik geef enkele voorbeelden.

- Het eenvoudigste neurale voorbeeld is de monosynaptische kniepeesreflex bij mensen. Een arts tikt met zijn reflexhamer op de kniepees, waarna de bovenste dijbeenspier samentrekt en het been omhoog gaat. De zintuigcellen (spierspoelen) in de spier zenden het signaal: { [1 dit is het signaal van een spierspoel in de bovenste dijbeenspier], [2 de bovenste dijbeenspier is nu langer dan de setpoint-lengte], [3 trek de bovenste dijbeenspier samen] }.



Figuur 1. Overzicht van de niveaus die ik hier onderscheid. De activiteit op een niveau vormt de causale verklaring voor de activiteit op het volgende hogere niveau.

- Wat neurale activiteit representeert, kan niet altijd in mensentaal verwoord worden. Actiepotentialen in de nucleus cochlearis verwijzen naar een speciale geluidsgolf (Aertsen en Johannesma 1981).

Overigens is dit een ideaal-typische beschrijving. Van veel signalen kan men geen eenduidige oorzaak of geen eenduidig gevolg verwoorden in mensentaal. Er is activiteit van zenuwcellen die niet eenduidig verwijst naar zintuiglijke stimuli of niet eenduidig leidt tot spiersamentrekkingen.

## 2.2. Hormonale signalen

Hormonen zenden via het bloed in het hele lichaam signalen uit over de binnen- en buitenwereld, en leiden tot de voorspelbare, biologisch nuttige gevolgen.

- Het hormoon melatonine uit de epifyse zendt het signaal uit: { [1 dit is het signaal van de epifyse], [2 het is nu donker], [3 handel zoals gepast in de donker] }.
- Her zwangerschapshormoon progesteron uit de placenta zendt het signaal uit: { [1 dit is het signaal van de placenta], [2 deze vrouw zwanger], [3 handel zoals gepast bij zwangerschap] }

## 2.3. Immun signalen

Het immuunsysteem reageert op lichaamsvreemde stoffen. Er zijn veel verschillende cellen van het immuunsysteem, die een verschillende werking hebben. *Antigen-presenting cells* knippen de lichaamsvreemde stoffen op in kortere moleculen die 'antigenen' genoemd worden. Het signaal van een *antigen-presenting cell* zijn antigenen; antigenen zenden het signaal uit: { [1 dit is het signaal van een *antigen-presenting cell*], [2 dit antigen zit in je lichaam], [3 als je een macrofaag bent, eet en vernietigt de cellen met dit antigen; als je een B-cel bent, maak antilichamen tegen dit antigen] }

## 3. Vocalisatie en taal

### 3.1. Communicatie van concepten

In hoofdstuk 3.2. heb ik voorgesteld hoe het zenuwstelsel van dieren (en mensen) concepten vormt. Dat zijn in eerste instantie woordloze concepten. Maar er zijn situaties dat het evolutionair voordelig is om concepten aan soortgenoten mee te delen, zoals bijvoorbeeld de aanwezigheid van bepaald gevaar. Dieren delen dat mee door geluid, gebaren of geuren, d.i. door signalen.

### 3.2. Vocalisaties van dieren

#### Voorbeelden

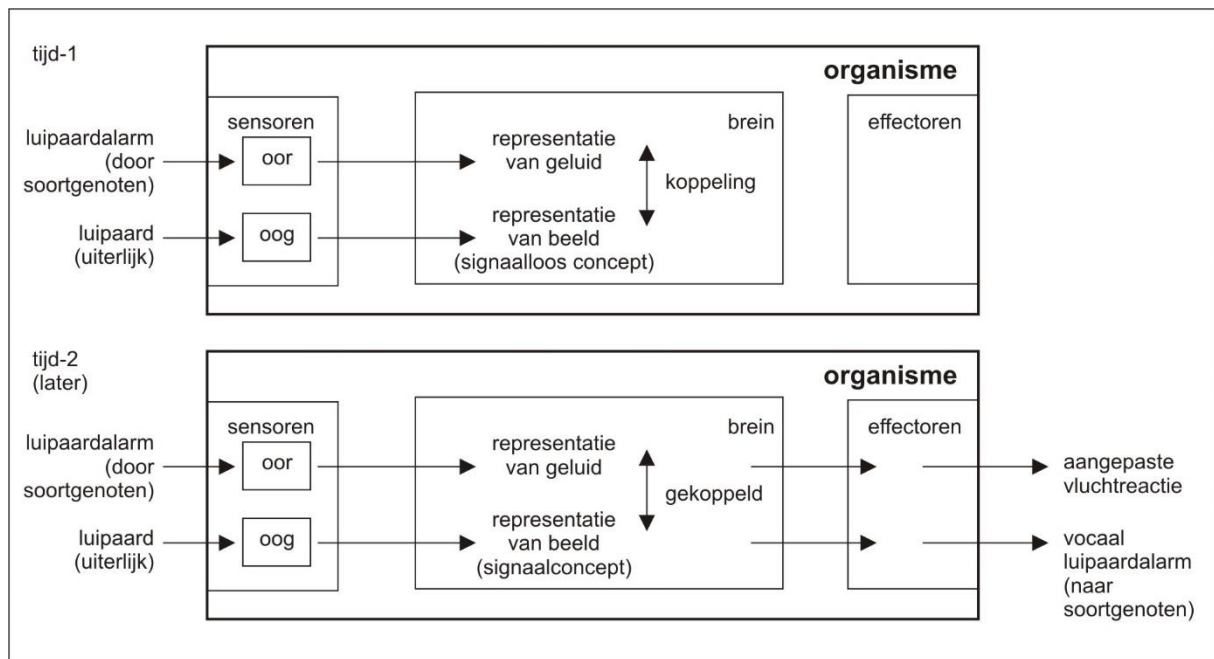
Als toelichting verwoord ik hier enkele voorbeelden van vocalisaties van dieren, in de algemene structuur van signalen.

- Een tsjirpende krekkel zendt het signaal: { [1 ik ben een mannetje van die-en-die soort], [2 dit is mijn gebied], [3 als je een mannetje van mijn soort bent, vertrek dan; als je een vrouwtje van mijn soort bent, komt dan, en paar met me] }.
- Een feromoon van een vrouwtjesvlinder zendt het signaal: { [1 ik ben een vrouwtje van die-en-die soort], [2 deze chemische gradiënt codeert de plaats waar ik zit], [3 als je een mannetje van mijn soort bent, komt dan, en paar met me] }.
- Met een luipaardalarm (hoofdstuk 3.2.) zendt een groene meerkat het signaal: { [1 ik ben die-en-die groene meerkat], [2 ik heb een luipaard waargenomen], [3 vlucht in de bomen] }. In hoofdstuk 3.2. ontrafel ik hier de invloeden van erfelijkheid, ontwikkeling en leren. Daar zien we hoe groene meerkatten leren bij ieder gevaar de juiste alarmkreet te slaken, en leren op de verschillende kreten het juiste gedrag te vertonen. Simpele signalen, zoals enkelvoudige kreten, kunnen complexere inhoud hebben. Er is geen fundamenteel verschil tussen afzonderlijke alarmkreten van apen en woorden van mensen.

Bij weefselbeschadiging ('pijn') slaken sommige dieren kreten. Het is de vraag of deze kreten naar iets verwijzen. Er is een film dat een kafferbuffel loeide, toen hij door een leeuw gegrepen was; in die film naderden groepsgenoten van de kafferbuffel, en verjoegen de leeuw. Vooralsnog is onduidelijk of deze hulp door andere buffels een toevallig gevolg van de vocalisatie was, of dat vocaliseren ontstaan is uit een selectiedruk zodat hulp gemobiliseerd wordt.

#### De koppeling van stimuli aan signalen

Figuur 2 geeft een schematisch beeld hoe in de hersenen de representatie van een luipaardalarm gekoppeld wordt aan de representatie van het beeld van een luipaard. Zo wordt het geluid van het luipaardalarm een signaal, gekoppeld aan het zien van een luipaard, zodat een aap bij het zien van een luipaard de juiste kreet uit, en het juiste vluchtgedrag vertoont. Volgens hetzelfde proces leren mensen kinderen de betekenis van woorden.



Figuur 2. Schema over hoe het luipaardalarm gekoppeld wordt aan het beeld van een luipaard, en hoe later (na het leren) zowel het horen van het luipaardalarm als het zien van een luipaard een oorzaak is van zowel het uiten van het luipaardalarm als de adequate vluchtreactie.

### 3.3. Vocalisaties en taal van mensen

#### Voorbeelden

Als toelichting verwoord ik hier enkele voorbeelden van vocalisatie en taal<sup>3</sup> van mensen, in de algemene structuur van signalen. Omdat neurale activiteit ook gesproken taal veroorzaakt, en een gevolg is van het horen van gesproken taal, is de analyse van neurale activiteit ook van toepassing op wat gesproken taal representeert en veroorzaakt.

- Een huilende baby zendt het signaal: { [1 ik ben een baby], [2 het gaat niet goed met mij], [3 wie mij ook hoort, help mij] }.
- De kreet "Brand!" zendt het signaal naar algemene omstanders: { [1 ik heb brand waargenomen], [2 er is gevaar], [3 verlaat deze plaats] }.
- De kreet "Brand!" zendt het signaal naar brandweerlieden: { [1 ik heb brand waargenomen], [2 de brand moet bestreden worden], [3 onderneem actie om de brand te bestrijden] }.
- Muziek verwijst meestal niet naar iets anders. In het verleden werden trompet- of trommelsignalen gebruikt om soldaten op het slagveld commando's te geven, dus dit waren wel signalen.

- Zang van mensen verwijst meestal niet naar iets anders, hoewel een serenade een liefdesaanzoek kan zijn.
- Fluiten is vaak zoets als zang of muziek, maar het kan ook een signaal zijn voor goedkeuring of afkeuring. Daarnaast zijn er ook fluitalen.
- Bij marteling slaken mensen soms kreten. Het is de vraag of deze kreten naar iets verwijzen (zie hoofdstuk 7.2.).
- Bij pijn slaken mensen cultuurafhankelijke vocalisaties ('au' in het Nederlands); Het signaal is: { [1 ik ben de zender], [2 ik heb pijn], [3 wie mij ook hoort, houd er rekening mee dat ik pijn heb] }.

Inderdaad krijgen mensen veel gedaan met woorden (Austin 1962).

#### Co-evolutie van signalen bij zender en ontvanger

De evolutie van een communicatiesysteem veronderstelt een verandering bij de zender en bij de ontvanger; bij geslaagde communicatie sluiten die veranderingen op elkaar aan. Sommige communicatiesystemen zijn vooral erfelijk (zoals het huilen van baby's), andere zijn vooral aangeleerd (zoals taaluitingen van mensen), en weer andere zijn een samenstel van erfelijkheid en leren (zoals de alarmkretten van groene meerkatten, waarbij de invloeden van erfelijkheid, ontwikkeling en leren ontrafeld zijn, hoofdstuk 3.2.).

<sup>3</sup> Waar een taaldaad naar verwijst (d.i. een oorzaak van een taaldaad), wordt wel 'illocutie' genoemd, en het verwachte gevolg van een taaldaad 'perlocutie' (Austin 1962).

**Erfelijke signalen.** De kreten van mensen- en dierenbaby's bij honger en isolatie zijn vooral erfelijk. Dat wil zeggen: het is erfelijk dat de baby's in deze situatie deze klank produceren, en ook de reacties van mensen- en dierenmoeders op deze kreten zijn erfelijk. In dit geval zijn de evolutionaire belangen van de moeder en het kind gelijk. Daardoor is het plausibel dat er een erfelijk communicatiesysteem ontstaat in het biologisch belang van moeder en kind. Wanneer de vorm van het signaal, en de oorzaken en gevolgen van dat signaal gedurende miljoenen jaren niet verandert, is het evolutionair nuttig dat de reactie op dat signaal erfelijk (min of meer) wordt vastgelegd. Dat geldt bijvoorbeeld voor vissen-alarmpjes bij karperachtige vissen (hoofdstuk 3.2.) en voor lijkengeur bij mensen.

**Aangeleerde signalen.** Taal is het duidelijkste communicatiesysteem dat mensen verwerven, waarbij leren een belangrijke rol speelt. Mensen verwerven taal in samenspel tussen zender en ontvanger, waarbij de juiste reactie op gesproken taal in het belang van zender en ontvanger is (hoofdstuk 7.2.). *“De ‘luisteraar’ moet reageren met gedrag dat geconditioneerd is om het gedrag van de spreker te versterken.”* (Frost en Bondy 2006, p. 103). Ook hier wordt het gemeenschappelijke belang van zender en ontvanger benadrukt.

#### 4. Signalen: betekenis en doel

##### Mens en dier:

##### ‘referentieel’ of ‘motivatieel’

Fitch (2006) en anderen meenden dat het verschil tussen communicatie bij mensen en andere dieren is dat signalen van mensen referentieel zijn, terwijl signalen van dieren niet-referentieel zouden zijn.

- Referentiële signalen verwijzen naar externe gebeurtenissen. Mensentaal is referentieel en heeft betekenis (Strawson 1950). Referentiële signalen worden ook wel 'symbolisch', 'semantisch' of 'representatieel' genoemd (Marler e.a. 1992).
- Motivationale signalen zijn alleen afhankelijk van de innerlijke toestand van de zender (Marler e.a. 1992). Deze worden ook wel 'affectief', 'emotioneel' of 'niet-symbolisch' genoemd. Pijnkreten zouden een voorbeeld zijn van een motivationeel, niet-referentieel signaal.

Volgens Fitch (2006) zou alleen mensentaal betekenis hebben. Inmiddels zijn veel gedragssignalen van vogels, honden, dolfinnen, gibbons en chimpansees beschreven die eenduidig naar iets anders verwijzen en dus referentieel zijn (Slocombe en Zuberbühler 2005, Clarke e.a. 2006, 2015). Ook het huilen van

baby's en peuters bij honger, isolatie en pijn is een signaal, en is referentieel (Soltis 2004).

##### Signalen hebben betekenis

Veel auteurs beschrijven de inhoud van signalen in termen van 'betekenis' en 'bedoeling'. Het verwarrende is dat zij het woord 'betekenis' zowel gebruiken voor de oorzaak van het signaal (wat het signaal representeert), als voor het verwachte gevolg (of het 'goal') van het signaal. **Ik gebruik hier het begrip 'betekenis' uitsluitend voor de oorzaak van het signaal, dus waar signalen naar verwijzen in fysieke termen en niet in mentale termen.** Ook delen van dieren, zoals zenuwcellen, produceren signalen. Signalen zijn producten van biologische evolutie. Vroeg in de evolutie zijn signalen ontstaan – en is dus betekenis ontstaan – lang voordat er mensen waren en voordat er menselijke taal was. Daarmee heb ik een natuurwetenschappelijke, toetsbare omschrijving van 'betekenis van een signaal' geformuleerd.

Het begrip 'betekenis' spookt al eeuwen rond in de filosofie. Een deel van de filosofische discussie ging over de betekenis van woorden en van zinnen. In gesprekken tussen Wittgenstein en de Wiener Kreis werd gesproken over betekenisvolle en betekenisloze volzinnen<sup>4</sup> en deze begrippen kwamen terug in de latere (posthume) werken van Wittgenstein (Wittgenstein en Anscombe 1953, Wittgenstein en Nyman 1978). Carnap (1936, 1937) heeft een technische analyse geschreven over de betekenis en toetsbaarheid van zinnen. Doordat ik mijn opleiding gestart ben als neurofysioloog van zintuigsystemen, moest ik eerst oorzaken en gevolgen van neurale activiteit bestuderen en analyseren (Van Dongen en Van den Bercken 1981). Daarom hanteer ik het begrip 'betekenis' voor 'wat een signaal representeert'. Doordat neurale signalen een oorzaak zijn van woorden en zinnen, is deze interpretatie van 'betekenis' fundamenteel dan de 'betekenis' van woorden of zinnen.

##### Signalen en doel ('goal')

Signalen zijn in de evolutie ontstaan, doordat het verwachte gevolg van het signaal evolutionair nuttig was, minstens voor de zender. Voor sommige auteurs is de 'doelstelling' (als mentaal proces) van de zender van taaluitingen cruciaal (von Glaserfeld 1976). In hoofdstuk

<sup>4</sup> Het Duitse 'Satz' (en het Engelse 'sentence') werd in het Nederlands vertaald door 'volzin' (Wittgenstein en Hermans 1975). Eigenlijk ligt de vertaling 'zin' meer voor de hand, maar dat Nederlandse woord heeft ook veel andere betekenissen.



**Ander gebruik van het woord 'betekenis'**

In dit stuk heb ik uitsluitend gesproken over de 'betekenis van signalen'. Maar in het dagelijks leven spreekt men over de 'betekenis' van allerlei andere concepten. (Ik heb besloten onderstaande 'magische zinnen' (hoofdstuk 7.3.) niet te vertalen, maar in sommige gevallen geef ik mijn omschrijving die volgens mij wel toetsbaar is.)

- **Mentaal.** "*The mind is a creator of meanings*" (Bruner 1990). In de traditie van de psychologie van William James (1890) willen sommige mensen betekenis in termen van beleving beschrijven. De vraag "Wat betekent dat voor jou?" verwoordt dan "Hoe reageer je daar emotioneel op?" Als we dit ook willen toepassen op dieren, ontstaat een probleem: het is niet toetsbaar of en wanneer beleving van toepassing is op signalen van dieren.
- **Oorzaken of gevolgen.** Wat een signaal representeert, wordt wel de 'betekenis' genoemd, en de waarschijnlijke gevolgen de 'bedoeling'. Sommige auteurs gebruiken het woord 'betekenis' voor de gevolgen van een signaal en niet voor de oorzaak ervan; zij gebruiken het woord 'betekenis' voor wat hier in fysische termen 'gevolg', en in mentale termen 'bedoeling' genoemd wordt (Smith 1965, zie hoofdstuk 10.2.).
- **Associaties.** "*According to current teaching, the chief working principle of memory is association [...] As Wertheimer again has pointed out, the core of this [Gestalt] theory is this, that the necessary and sufficient cause<sup>5</sup> for the formation and operation of an association is an original existential connection - the mere coexistence of a and b gives to each the tendency to reproduce the other.*" (Koffka 1922, p. 534-535). Ik zou zeggen: "*Herinneren is het leggen van associaties. Als A en B in enige verbintenis (plaats, tijd of inhoud) worden waargenomen, leidt het later waarnemen of herinneren (beleven) van A of B tot het herinneren (beleven) van B of A.*" Dit proces is hetzelfde als het proces dat Aristoteles (analytica posteriora, 100a3) beschreef voor het verwerven van de eerste kennis van mensen (hoofdstuk 3.2.), en het proces dat Pavlov (1903, Pavlov en Gantt 1928) beschreef als 'klassiek conditioneren' bij dieren, waarbij dieren associaties tussen stimuli vastleggen. "*Meaning, far from being regarded as one of the conditions of association, is explained by the working of associations, which in themselves are meaningless.*" (Koffka 1922, p. 535). Ik zou zeggen: "*Betekenis toekennen is het leggen van een (niet noodzakelijk juiste) associatie tussen een waarneming (situatie) en een evolutionair gunstig gevolg (waarde).*"
- **Zingeving.** In een romantische context wil ik graag spreken over de 'betekenis van het leven', maar niet in een wetenschappelijke context. George Gaylord Simpson (1949) schreef het boek "*The meaning of evolution*". Battista en Almond (1973, p. 409) schreven over "*the meaning of the term "meaningful life"*". Edward O. Wilson (2014) schreef het boek "*The meaning of human existence*". Verder ziet men uitdrukkingen als de betekenis van hechting, van liefde, van psychopathologie, van waandenkbeelden of een decennium ouder worden (Kagan 1992, Berscheid 2006, Hendrick en Hendrick 2006, Stanghellini 2009, Cohen-Mansfield e.a. 2011, Alter en Hershfield 2014).
- **Het gevolg.** Men verwoordt in termen van betekenis een subjectief oordeel over slaapkwaliteit, verschillen in werkzaamheid van bloeddrukverlagers, ATP-concentraties tijdens slaap, een klein ribozoom, placebo's of het spenen van aapjes (Oparil 2002, Harvey e.a. 2008, Moerman 2011, Wong-Riley 2011, Yarus 2011, Borries e.a. 2014). Men spreekt in termen van betekenis over de evolutie van dieren, de Darwinistische evolutie of de vorm van het skelet van Neanderthalers (Dzik 1993, Ruse 2009, Weaver 2009).
- **Magisch woord.** Wat Dennett (1995) kan bedoelen met "*Evolution and the meanings of life*" wordt niet duidelijk uit zijn boek (vergelijk mijn hoofdstuk 7.3.).
- **'The meaning of meaning'.** Sommige auteurs spreken over '*the meaning of meaning*' (Ogden en Richards 1923, Putnam 1975).

Ik vermoed dat auteurs denken iets diepzinnigs te zeggen met het gebruik van het woord 'betekenis' of '*meaning*'.

<sup>5</sup> Zie hoofdstuk 10.2. over 'noodzakelijke en voldoende voorwaarden'.

10.2. bespreek ik de begrippen 'oorzaak', 'reden' en 'doel' (in een fysieke en mentale betekenis: *goal* en *purpose*). Daar toon ik dat doelmatige organen en doelmatig gedrag door causale processen tot stand kunnen komen, en een product kunnen zijn van natuurlijke selectie. Ook toon ik dat doelgericht gedrag een product kan zijn van een terugkoppelsysteem, dat op zijn beurt een product kan zijn van natuurlijke selectie.

De oorzaken en gevolgen van signalen zijn de oorzaak van het ontstaan (de *cause d'être*<sup>6</sup>) van die signalen in de evolutie. In mijn omschrijving zijn er niet alleen gedragssignalen, maar ook bijvoorbeeld signaalkleuren en neurale en hormonale signalen. Een bloem met geur of kleur zendt het signaal: { [1 ik ben een bloem met nectar], [2 hier ben ik], [3 als je een bij, vlinder of hommelt bent, komt dan, en drink mijn nectar – en draag zo bij aan mijn voorplanting] }. Bloemplanten zijn geëvolueerd samen met de insecten die hen bestoven. Deze signalen zijn een gevolg van natuurlijke selectie, en ze zijn referentieel en doelmatig. De algemene structuur van een signaal is:

{ [1 identificatie van de zender, die zender kan bijvoorbeeld zijn een dier, een mens, een plant of een zenuwcel], [2 beschrijving van de toestand], [3 de 'goal' van de zender] }. Signalen verwijzen in principe naar iets (hun oorzaak); dat is: ze hebben betekenis, en signalen hebben min of meer voorspelbare gevolgen (de zender heeft een 'goal' met het verzenden van het signaal). Signalen van dieren bleven in de evolutie bewaard, als het gevolg van die signalen nuttig was voor de zender en de ontvanger. De betekenis en het voorspelbare gevolg ('goal') van een signaal zijn de oorzaak van het ontstaan van dat signaal. Hier reserveer ik het woord 'betekenis' voor de oorzaak van een signaal, terwijl anderen het ook gebruiken voor het verwachte gevolg van een signaal. "*De betekenis van een vertoning bij een concrete gebeurtenis is de reactie die de zender verwacht en bedoelt door de vertoning (Cherry 1966), zelfs als de informatie die de vertoning levert, soms niet het voorziene gevolg heeft.*" (Smith, 1977, p. 262). Hier gebruik ik het woord 'betekenis' niet voor het verwachte gevolg, of het *goal* van de zender.

### Toetsbare zinnen

Empirische wetenschap is een spel om op basis van observaties en logica empirisch onderbouwde, toetsbare theorieën te formuleren. Wetenschappelijke theorieën zijn steeds ver-

woord in zinnen. Een zin is toetsbaar als deze zin aanleiding geeft voor voorspellingen van toekomstige observaties die praktisch uitvoerbaar zijn (Carnap 1937). Als verscheidene voorspellingen uitkwamen, kunnen we zeggen dat de zin die men wil toetsen, in zekere mate bevestigd is. Maar men kan altijd meer voorspellingen formuleren om de zin te toetsen, dus definitieve bevestiging is onmogelijk in een empirische wetenschap (Carnap 1936). Om zinnen te toetsen, moeten in de wetenschap de zinnen helder verwoord zijn, zodat foute zinnen snel als fout herkend kunnen worden en afgewezen op grond van logica en wetenschappelijke observaties. Ik wil zoveel uitspraken doen die toetsbaar zijn: dus zinnen die zo geformuleerd zijn dat ze in principe eenvoudig verworpen kunnen worden. Dat onderscheidt heldere wetenschap van poëzie. Rudolf Carnap heeft in '*Testability and meaning*' een formele analyse gepresenteerd over wanneer zinnen toetsbaar of bevestigbaar (*testable* of *confirmable*) zijn.

### Toetsbare signalen

Juist zoals een zin in een empirische wetenschap naar iets kan verwijzen en toetsbaar kan zijn (Carnap 1936, 1937), zo verwijzen signalen naar iets. We kunnen empirisch onderzoeken waarnaar signalen verwijzen. Om dit te toetsen moet men zoeken naar de oorzaken en gevolgen van die signalen. De vragen zijn: wat veroorzaakt dit concrete signaal, en hoe is dit signaal in de evolutie ontstaan (dat wordt ook wel 'functie' genoemd, Tinbergen 1963). Behalve de gedragssignalen van dieren, zenden organismen meer signalen uit. Zo zijn de kleur en geur van bloemen ook signalen. Het is steeds zaak om empirisch te onderzoeken (1) of signalen mede een gevolg van erfelijke factoren zijn, (2) wat de gevolgen van die signalen zijn, (3) of die signalen een gunstig effect hebben op de verbreiding van de allelen van de signaalgever, en (4) of die signalen een gunstig effect hebben op de verbreiding van de allelen van de ontvanger. Empirisch onderzoek kan de betekenis van signalen ontrafelen. Om Carnap te parafraseren: "*de betekenis van een signaal is de methode om het te bevestigen.*" Juist zoals zinnen getoetst kunnen worden door filosofen, zo zijn signalen getoetst door natuurlijke selectie. Een extra complicatie is wel dat mensen of dieren soms anderen bedriegen met hun signalen. Als men de normale betekenis van een signaal kent, kan men vaststellen wanneer een mens of dier een ander bedriegt met dat signaal (hoofdstuk 3.5.).

<sup>6</sup> Men noemde dat ook wel de *raison d'être*, maar het betreft de *cause d'être* (zie hoofdstuk 10.2.).

### Niet-toetsbare zinnen

In hoofdstuk 7.3. toon ik dat veel mensen een voorkeur hebben voor bepaalde dichtelijke zinnen waar logisch gezien iets mis mee is. Dit zijn speciale niet-toetsbare zinnen<sup>7</sup>. Die zinnen heb ik 'magische zinnen' genoemd, omdat het effect van deze zinnen anders is dan de semantiek en grammatica doen vermoeden. Deze speciale zinnen komen vaak voor in gedichten, religie, liefde, humor en reclame. Veel mensen hebben een speciale voorkeur voor magische zinnen.

### Oorzaak/gevolg onbekend

Het komt vaak voor dat de oorzaken en gevolgen van gedrag van dieren, en van gesproken taal van mensen onbekend zijn. Dat was al het probleem met 'spontaan gedrag' (hoofdstuk 3.1.). Voor een experiment wachtten een jonge man en vrouw die elkaar niet kenden, in een ruimte, terwijl de onderzoeker zogenaamd een dringend telefoongesprek had. Dan ontstaat er allerlei gedrag dat geobserveerd werd. *"Bij dit onderzoek ... was er geen enkelvoudige betekenis voor enig uitgezonden signaal."* (Grammer 1990). Veel gesproken taal is sociale taal, een soort verdrijving van de stilte. De meta-inhoud is veelal: *"ik mag je wel, en we hebben het prettig samen."* Ik vermoed dat hetzelfde geldt voor veel vocalisaties van apen. Dit relateert ook bovenstaande algemene beschrijving van de inhoud van signalen.

## 5. Definities

### De betekenis van woorden - definitie

Wiskunde en logica kunnen zo helder zijn, omdat binnen deze wetenschappen alleen axioma's en helder gedefinieerde begrippen toegelaten worden. Deze begrippen zijn door mensen gemaakt, dus deze mensen konden kiezen alleen strikt gedefinieerde begrippen toe te laten. Dat geldt niet in het dagelijks leven en de empirische wetenschappen. Augustinus (404) claimde dat woorden een enkelvoudige betekenis hebben, die geleerd kan worden: *"Ieder woord heeft een betekenis. Deze betekenis is gekoppeld aan het woord. Het is het object waar het woord voor staat."* (geciteerd uit Wittgenstein en Anscombe 1953 §1). Ook Steven Pinker (1994, p.238) claimde *"Woorden hebben stabiele betekenissen, die door arbitraire conventie aan hen gekoppeld*

*zijn."* Is dan een consequentie dat woorden gedefinieerd kunnen of moeten worden? Een 'definitie' van een concept is een beschrijving van dat concept in meer basale concepten. Maar in een systematische poging tot definiëring stuit men al snel op de meest basale begrippen, die dus niet in meer basale begrippen te omschrijven zijn. Pascal (1657) licht toe dat definities essentieel zijn binnen de wiskunde, maar juist niet in het dagelijks leven (hoofdstuk 10.1.). Men kan hooguit een lijst maken van de meest basale begrippen in de wiskunde, en hopen dat een toehoorder deze begrippen intuïtief aanvoelt (Pascal 1657). Ook kan men een lijst maken van deze meest basale begrippen in het dagelijks leven, en deze begrippen min of meer omschrijven (Wierzbicka 1972, Goddard en Wierzbicka 2002). Carnap (1928) benadrukt het belang en het gevolg van de keuze van basisbegrippen. Het fundamentele theoretische probleem met definities is dat de meest basale begrippen nu eenmaal (logisch noodzakelijk) niet gedefinieerd kunnen worden. De meest simpele woorden uit de gewone natuurlijke talen kunnen niet in meer eenvoudige woorden omschreven worden, en worden 'basale woorden' ('*semantic primes*') genoemd (Wierzbicka 1972, Goddard en Wierzbicka 2002, 2007, hoofdstuk 3.2.). Iedere taal heeft een semantische kern, die bestaat uit de basale woorden, en uit de principes hoe deze primes gecombineerd kunnen worden – d.i. een grammatica. *"... er is een universele kern van grammatica, gebaseerd op ... betekenis..."* (Goddard en Wierzbicka 2002, p. 3).

### Een ander probleem met definities

Maar dat is niet het enige probleem met definities. Ik wil uitspraken doen die gemakkelijk getoetst kunnen worden. Maar een uitspraak is alleen toetsbaar als de gebruikte woorden voldoende helder zijn. *"Frege vergelijkt een concept met een gebied, en zegt dat een gebied zonder duidelijke grenzen geen gebied genoemd kan worden. Waarschijnlijk betekent dit dat we er niets mee kunnen doen."* (Wittgenstein en Anscombe 1953, §66). Deze laatste zin betekent waarschijnlijk dat een concept zonder heldere grenzen volgens Frege niet in heldere (toetsbare, 'betekenisvolle') zinnen gebruikt kan worden. Wittgenstein heeft geworsteld met definities. Als voorbeeld gebruikt hij het begrip 'spel', waarvan hij veel voorbeelden gaf (bordspelen, kaartspelen, balspelen, atletiek, enz.). Hij zocht naar een definitie van 'spel', waaronder al deze verschillende spelen zouden vallen. Zo'n definitie vond hij niet. *"Wanneer filosofen een woord gebruiken – "kennis", "wezen", "object", "ik", "bewering/-*

<sup>7</sup> Over dergelijke zinnen schreef Wittgenstein (1922, 7.) *"Wovon man nicht sprechen kann, darüber muss man schweigen."* Ik zeg over deze zinnen: *"Waarover men niet toetsbaar kan of wil spreken, daarover kan men wel dichtten."*

volzin”, “naam”- en de **essentie** van het ding proberen te grijpen, dan moet men zichzelf altijd afvragen: wordt het woord in feite gebruikt op deze manier in de taal waarin het thuis is?” (Wittgenstein en Anscombe 1953 §66-71). “Wat **wij** doen is woorden terugbrengen van hun metafysisch gebruik naar hun alledaags gebruik.” (Wittgenstein en Anscombe 1953 §116). Wittgenstein deed de volgende zet: we hebben geen definitie, en we hebben geen definitie nodig, want ook zonder definitie gebruiken we het woord met succes. Hiermee deed Wittgenstein ongeveer hetzelfde als Darwin (1859, ch.7) “Ik ga niet proberen het woord *instinct* te definiëren [...] maar iedereen weet wat bedoeld wordt ...” Alleen verwoordde Wittgenstein zijn standpunt in gedragstermen (‘gebruiken’), terwijl Darwin een mentale term (‘begrijpen’) gebruikte.

### Sociaal taalgebruik?

Het taalgebruik van mensen hangt af van de groep waartoe men behoort - of tot welke groep men zich rekent. De wetenschap hierover is sociolinguïstiek (Hodson 1939, Labov 1966). Wittgenstein vermeldde dat ‘wij’ woorden die we niet kunnen definiëren, toch met succes kunnen gebruiken. Daarmee verwijst Wittgenstein naar gebruik binnen een *in-group*, hoewel hij niet expliciet een groep of gemeenschap noemt. Ernest Gellner noemde dit standpunt fout (*wrong*). “Het basis-idee van Wittgenstein was dat er geen algemene oplossing voor kwesties is dan het gebruik van de gemeenschap. Gemeenschappen zijn fundamenteel. Hij zei het niet op deze manier, maar daar komt het op neer. Maar dit is niet zinvol in een wereld waarin gemeenschappen niet stabiel zijn en niet van elkaar geïsoleerd.” (interview van John Davis met Gellner in Iczkovits 2012). Inderdaad kunnen groepsgrenzen niet eenduidig worden vastgesteld (hoofdstuk 5.1.). Maar:

1. Tussen mensen (of dieren) ontstaat er overeenstemming over waar vocale signalen naar verwijzen. Dat kan een erfelijke reactie op bepaalde signalen zijn, of individuen kunnen leren waar signalen naar verwijzen.
2. Als Gellner zijn eigen ideeën serieus zou nemen, waarom zou hij dan überhaupt iets zeggen, of zelfs denken dat enige taal begrijpelijk kan zijn?

Ik ben van mening dat Wittgenstein terecht het succesvol gebruik van woorden meldt als sociale overeenstemming over de betekenis van die woorden (hoewel sociale groepen niet strikt afgegrensd kunnen worden).

### Geen overeenstemming over definities

Binnen empirische wetenschappen zijn er verschillende zelfstandige naamwoorden die naar een abstract begrip verwijzen, waarbij onderzoekers er niet in slagen overeenstemming te bereiken over de definitie. Voorbeelden van dergelijke speciale zelfstandige naamwoorden zijn: intelligentie, kennis, adaptatie, oorzaak, vrijheid, cultuur, taal, soort, ras, instinct, enz. Pogingen om deze begrippen te definiëren, leiden wel tot verschillende (vaak vage) voorstellen, maar niet tot overeenstemming. Enkele voorbeelden:

- **Instinct.** Darwin wist van de problemen rond het woord ‘instinct’, en daarom schreef hij: “Ik ga niet proberen het woord *instinct* te definiëren [...] maar iedereen weet wat bedoeld wordt met ‘instinct drijft de koekoek tot migratie, en haar eieren te leggen in de nesten van andere vogels’.” (Darwin 1859, ch. 7).
- **Intelligentie.** “Geen ander woord in psychologie bleek lastiger te definiëren dan ‘intelligentie’.” (Jensen 1998, p. 46). In symposia in 1921 en 1986 slaagden de toonaangevende psychologen er niet in tot redelijke overeenstemming te komen (Spearman 1927, Jensen 1998). Aanvankelijk schreef Jensen (1972, p. 76) “per definitie is intelligentie wat intelligentie-testen meten.”, maar later stelde hij voor om het woord ‘intelligentie’ niet meer te gebruiken in wetenschappelijke teksten en uitsluitend te spreken over IQ of *g* (Jensen 1998, p. 45 - 49, hoofdstuk 3.5.).
- **Taal.** Ook over de definitie van ‘taal’ wordt men het niet eens (hoofdstuk 7.2.). Daarom hanteert bijvoorbeeld Fitch een eigen omschrijving: “Ik gebruik ‘taal’ om ieder systeem te benoemen waarbinnen concepten vrij naar signalen kunnen worden afgebeeld, waarbij de afbeelding in twee richtingen gaat (van concepten naar signalen en vice versa) en uitputtend (ieder concept, zelfs een concept dat men nooit overwogen heeft, kan worden afgebeeld).” (Fitch 2011, p. 377, zie ook Hurford 2007, p. 3). Omschrijvingen van taal gaan soms uit van de structuur (grammatica) of over het gevolg (complexe boodschappen overdragen met detailinformatie over tijd, dingen, personen en plaats).

**Wat te doen?**

Gegeven dat men geen overeenstemming kan bereiken over de definitie van veel abstracte zelfstandige naamwoorden, dan heeft men de volgende opties.

- Men kan besluiten deze zelfstandige naamwoorden **niet meer te gebruiken** in wetenschappelijke testen. Spearman (1927) en Jensen (1998) stellen bijvoorbeeld voor om het woord 'intelligentie' niet meer te gebruiken in wetenschappelijke teksten en uitsluitend te spreken over IQ of *g* (Jensen 1998, p. 45 - 49). De bezwaren die Jensen tegen de woordenboekdefinitie van 'intelligentie' heeft, zijn dat het niet precies omschrijft wat hij beschrijft, en dat het daardoor eerder een belemmering is voor verder begrip. Ik heb voorgesteld om onder andere de woorden 'instinct' en 'waarheid' niet meer te gebruiken.
- Deze zelfstandige naamwoorden blijven gebruiken, maar dan **tussen aanhalingstekens**. Dat kan, als het blijkt dat men deze woorden met succes kan gebruiken<sup>8</sup>, maar dan zijn de zinnen niet langer toetsbaar.
- Bezien of er afgeleide bijvoeglijke naamwoorden of werkwoorden zijn die helder **geoperationaliseerd** kunnen worden (dit is mijn aanpak, hoofdstuk 10.1.). Dan kan men de bijvoeglijke naamwoorden of werkwoorden wel gebruiken in toetsbare zinnen.

In de hoofdstukken 3.1, 3.2. en 3.5. operationaliseer ik 'erfelijk', 'aangeleerd' en 'intelligent'. Dan kan men op grond van empirische gegevens concluderen dat een eigenschap van mensen of dieren 'erfelijk' is, dat een verband 'aangeleerd' is, of dat gedrag van mensen of dieren 'intelligent' is. Deze verbanden kunnen harder of minder hard aangetoond zijn; in het laatste geval gebruik ik een sterretje (erfelijk\* e.d.).

**6. Besluit*****On the origin of meaning by means of natural selection***

In de biologische evolutie zijn 'signalen' ontstaan. Signalen komen voor: (1) binnen het lichaam, zoals neurale en hormonale signalen, en (2) als input en output voor het lichaam, zoals de kleur en geur van bloemen, signaal-kleuren van vissen en vogels, vocalisaties van dieren en taal van de mens. De essentie van communicatie is verwijzing of betekenis om een 'goal' te bereiken<sup>9</sup>. Eerder heb ik de in-

houd van neurale activiteit verwoord in termen van oorzaak en gevolg, of van input en output, of waarnaar die neurale activiteit verwijst buiten het organisme (Van Dongen en Van den Bercken 1981).

Signalen verwijzen naar concepten. In hoofdstuk 3.2. is voorgesteld hoe mensen en dieren hun eerste concepten gevormd hebben. Daar is getoond dat er geen geïsoleerde concepten ontstaan, maar dat mensen en dieren steeds concepten binnen bepaalde categorieën vormen. De hersenen maken gelijktijdig concepten en categorieën. Ik ben het daarom radicaal niet eens met de uitspraak "*Conceptualization on any considerable scale is inseparable from language, and our ordinary language of physical things is about as basic as language gets.*" (Quine 1960, p. 3).

De filosofische discussie over betekenis heeft zich toegespitst op de betekenis van zinnen (Wittgenstein 1922, Wittgenstein en Anscombe 1953, Carnap 1936, 1937, Quine 1960). James Hurford (2007) heeft het boek '*The origins of meaning*' geschreven, waarbij hij 'betekenis' koppelt aan semantiek en (mensen)taal. Mensentaal is pakweg 400 kya ontstaan (hoofdstuk 7.2.), dus volgens Hurford zou 'betekenis' pas 400 ky oud zijn. Ik pas hier het begrip 'betekenis' toe op alle signalen van levende organismen. Planten zenden ook signalen uit naar bijen en vlinders, door hun kleur en geur. Ook delen van dieren, zoals zenuwcellen, produceren signalen. Die signalen zijn geëvolueerd, doordat het voorspelbare gevolg ervan evolutionair nuttig was. Vroeg in de evolutie zijn signalen ontstaan, toen het eerste zenuwstelsel ontstaan was. Vermoedelijk was dat bij de eerste dieren, zo'n 695 Mya (Douzery e.a. 2004). En dus is betekenis minstens 695 Mya ontstaan – lang voordat er mensen waren en lang voordat er menselijke taal was.

<sup>8</sup> In mentale termen: toehoorders begrijpen deze woorden.

<sup>9</sup> Zie hoofdstuk 10.2. over teleologische uitspraken.



## 7.2. Vocalisaties bij mens en dier. Het ontstaan van mensentaal

Paul A.M. van Dongen © 2021

*“Taal is een biologische eigenschap die de prestaties van één soort radicaal veranderd heeft, en het aanzien van de planeet.”* (Nowak en Komarova 2001, p. 288).

### Samenvatting

Apen en mensapen produceren allerlei geluidssignalen in hun onderlinge communicatie, en reageren adequaat op die signalen. Mensapen kunnen ook correct reageren op grammaticaal complexe, uitgesproken mensenzinnen in de taal waaraan ze gewend zijn. Maar ze kunnen niet zelf met geluid of symbolen complexe zinnen vormen volgens grammaticale principes.

In de evolutie van de mens zijn de menselijk taal- en spraakvormende organen, inclusief het brein, toegenomen bij *Homo habilis* en *Homo erectus* tussen 1,8 en 0,4 Mya. Uit de communicatiegeluiden van mensapen is mensentaal ontstaan. Dat was een snelle verandering tussen 1,8 en 0,4 Mya.

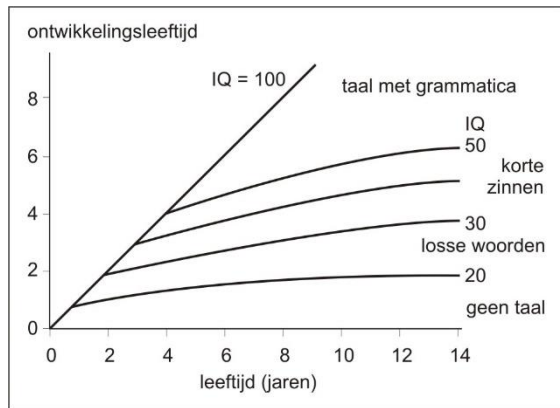
'Mensentaal' is ontstaan door evolutie gedurende miljoenen jaren. En mensentaal ontstaat in de ontwikkeling van ieder kind. De fases van taalverwerving zijn het product van verscheidene erfelijke, gespecialiseerde ontwikkelings-, leer-, imitatie- en intelligente systemen.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Vocalisaties en communicatie bij zoogdieren
  - 2.1. Dieren vocaliseren
  - 2.2. Reacties van dieren op gesproken mensentaal
- 3. Mensentaal
  - 3.1. Het klank- en taalvormend systeem van de mens
  - 3.2. De culturele evolutie van talen
  - 3.3. Kinderen verwerven hun eerste taal
  - 3.4. Taalverwerving bij deprivatie
  - 3.5. Verwerving van een tweede taal
  - 3.6. Taal-*universals*
  - 3.7. Taalverwerving: rijping, leren en imitatie
- 4. Taalvaardigheid en erfelijkheid
  - 4.1. Hersenen en spraakorganen
  - 4.2. Heritabiliteit van taalvaardigheden
  - 4.3. Aangeboren grammatica's?
  - 4.4. Erfelijke taalstoornissen
  - 4.5. Genen en taal
- 5. Het ontstaan van mensentaal
  - 5.1. Kennis en communicatie
  - 5.2. Selectiedrukken voor mensentaal
- 6. Besluit

### 1. Inleiding

Mensen onderscheiden zich van dieren doordat mensen over taal beschikken. Dieren communiceren wel met geluiden, maar die zouden fundamenteel verschillen van mensentaal. *“De meeste huidige auteurs zijn het erover eens dat bijen dansen, vogels zingen en chimpansees knorgeluiden (grunts) maken, maar deze communicatiesystemen zijn kwalitatief anders dan mensentaal.”* (Hauser e.a. 2002, p. 1570). In de regel produceren mensen met een IQ hoger dan 50 (d.i. 99,8% van de mensen) grammaticaal correcte zinnen (Lenneberg 1967, figuur 1).

*“Dat is het verschil tussen mensen en beesten. Want het is zeer opmerkelijk dat zelfs de meest achterlijke mensen toch hun gedachten in woorden kunnen uitdrukken, en dat daarentegen geen enkel dier, hoe gezond en slim dan ook, kan spreken. Weliswaar kunnen eksters en parkieten woorden vormen zoals mensen, maar er is geen enkele aanwijzing dat ze weten wat ze zeggen. [...] Dat toont niet alleen dat dieren over minder rede beschikken dan mensen, maar dat ze juist totaal niet over rede beschikken, want er is duidelijk weinig verstand nodig om te kunnen spreken.”* (Descartes 1637).



*Figuur 1. De gemiddelde ontwikkeling van taalvaardigheid is afhankelijk van het IQ. Veel kinderen met een IQ tussen 20 en 30 leren wel enkele losse woorden en gebruiken deze in de juiste context. Veel kinderen met een IQ tussen 30 en 50 leren wel verscheidene korte zinnen en gebruiken deze in de juiste context. De meeste kinderen met een IQ boven 50 produceren grammaticaal correcte zinnen en gebruiken deze in de juiste context (nagetekend van Lenneberg 1967, p. 157).*

## 2. Vocalisaties en communicatie bij zoogdieren

Fitch (2006) en anderen meenden dat het verschil tussen communicatie bij mensen en andere dieren is dat taal van mensen betekenis heeft (referentieel is), en signalen van dieren niet. Ik ben echter van mening dat signalen in de levende natuur in principe naar iets verwijzen, en dus referentieel zijn (hoofdstuk 7.1.).

### 2.1. Dieren vocaliseren

Zoogdieren communiceren met hun uiterlijk, bewegingen en geluiden (Hockett 1960, Slocumbe e.a. 2011, Tagliatela e.a. 2011). Die bewegingen zijn locomotie (naderen, terugtrekken), houding, gebaren en gelaatsuitdrukkingen. Apen communiceren gelijktijdig met gebaren en geluiden. Het is kunstmatig om geluiden en bewegingen afzonderlijk te bespreken. Toch beperk ik me hier tot vocalisaties, omdat ik aanneem dat mensentaal afgeleid is van vocalisaties van mensapen (zie ook Cheney en Seyfarth 2010). Er is veel bekend over de ontwikkeling en inhoud van mensentaal, en veel minder over vocalisaties van apen. Ik bespreek kort enkele aspecten van vocalisaties bij apen die relevant zijn voor vergelijkingen met mensen

### 2.1.1. Erfelijkheid, ontwikkeling en aanpassing

#### Vaste erfelijke\* vocalisaties?

Er zijn veel publicaties over de rol van erfelijkheid, ontwikkeling en leren bij vocalisaties van vogels en taal van mensen, maar veel minder bij zoogdieren. Zonder grondig onderzoek nam men aan dat vocalisaties bij zoogdieren vaste, erfelijke\* vocalisaties zijn. Bij verscheidene soorten produceren opgroeiende dieren sommige soort-eigen geluiden in de juiste situatie - ook als ze die geluiden niet eerder gehoord hebben. Ook vertonen ze de juiste (soort-eigen) reacties op die geluiden. De geluiden van beermakaken voor bevelen, verzoeken, woede en angst waren voor mensen als zodanig herkenbaar en hadden overeenkomst met dergelijke uitingen in het Engels of Fins (Leinonen e.a. 2003). Vroeger meende men dat de vocalisaties van zoogdieren vaste, erfelijke\* geluiden waren, maar hieronder zien we voorbeelden dat zoogdieren hun geluiden aanpassen.

#### Aanpassing van vocalisaties bij zoogdieren

Omdat kinderen mensentaal verwerven door leren en aanpassen van hun uitingen, vond men het relevant te weten of ook andere zoogdieren hun vocalisaties aanpassen. Er zijn meldingen dat dieren details van hun geluiden aanpassen aan de situatie.

Afrikaanse savanne-olifanten imiteerden de geluiden van vrachtwagens en van Indische olifanten (Poole e.a. 2005).

Bultruggen (walvissen) zingen langdurige, complexe liedjes, die verschillen tussen verschillende locaties. In korte tijd hebben bultruggen in de Stille Oceaan ten oosten van Australië het liedje overgenomen van bultruggen uit de Indische Oceaan ten westen van Australië (Noad e.a. 2000). Ook potvissen hebben karakteristieke groepsgeluiden, die ze door imitatie verworven hebben (Cantor e.a. 2015).

Grote lansneusvleermuizen leven in stabiele vrouwengroepen van niet-verwante individuen. Iedere sociale groep en iedere kolonie heeft zijn eigen roep, die door imitatie verworven is (Boughman 1998).

Voorlopig zijn dit anekdotes. Deze voorbeelden van vocaal leren moeten nog door later onderzoek bevestigd worden. Het is onduidelijk of aanpassing van vocalisaties bij zoogdieren door leren vaak voorkomt en relevante invloed heeft op gedrag.

#### Aanpassing van vocalisaties bij primaten

Bij alle apensoorten maken de jonge dieren allerlei geluiden. Men nam aan dat de situatie, de vorm van, en de reacties op die vocalisaties



vooral erfelijk waren (Tomasello 2008). Toch had men een invloed van leren kunnen vermoeden, omdat geïsoleerd opgegroeide resusapen rare vocalisaties voortbrengen (Newman en Symmes 1974). Brabbelen, zoals bij mensenbaby's, is bij dwergzijdeaapjes beschreven (Elowson e.a. 1998, Snowdon en Elowson 2001). Pasgeboren en jonge dwergzijdeaapjes vocaliseren voortdurend: deels met geluiden die alleen baby-aapjes maken, of met geluiden die klinken als van volwassenen, of met gemengde geluiden. In eerste instantie gebruiken de baby-aapjes de volwassen kreten in de 'foute' context. Als de onderzoeker aan babyzijdeaapjes de juiste vocale feedback gaf, gebruikten die aapjes eerder de juiste volwassen vocalisaties (Takahashi e.a. 2017). Volwassen dwergzijdeaapjes uiten zelden brabbelgeluiden. Andere dwergzijdeaapjes reageren op het gebrabbel van baby's. Het is nog niet onderzocht in welke mate de productie van dit gebrabbel erfelijk is of imitatie. Of dit gebrabbel een rol speelt bij de latere verwerving van klanken, is niet onderzocht. Er zijn enkele voorbeelden dat volwassen apen hun vocalisaties aanpassen (Egnor en Hauser 2004). Als zijdeaapjes en klauwaapjes onderling veel positief contact hebben, passen ze details van hun vocalisaties aan, zodat de klanken subtiel meer op elkaar lijken (Tyack 2008).

### Chimpansees en bonobo's passen hun vocalisaties aan

Chimpansees en bonobo's maken veel verschillende vocalisaties (Goodall 1986, De Waal 1988, Crockford en Boesch 2005, Pollick en De Waal 2007). Ze maken die geluiden in een speciale context met een voorspelbaar gevolg, dus met een verschillende betekenis voor iedere vocalisatie, en verschillende hypothetische 'goals'<sup>1</sup> voor iedere vocalisatie. Men heeft geprobeerd chimpansees mensentaal te laten spreken, maar chimpansees kunnen geen mensentaal spreken: het spraaksysteem van de chimpansee (d.i. hersenen en klankvormende organen) is daar ongeschikt voor (zie sectie 3.1.).

Wel veranderen chimpansees in het wild hun geluiden. In het Tai Forest in Ivoorkust leven drie chimpanseegemeenschappen als burens. De *pant hoot* is de meeste bekende vocalisatie van chimpansees. Bij analyse van de *pant hoots* bleek dat iedere gemeenschap een karakteristieke, niet-overlappende *pant hoot* had. De *pant hoots* van een gemeenschap op 70 km afstand overlaptten met de *pant hoots* van alle 3 buurgemeenschappen. Het lijkt erop dat

chimpansees in buurgemeenschappen een maximaal klankverschil maken (Crockford e.a. 2004). Er was geen verband tussen de geluiden en de verwantschap van de betrokken chimpansees, zoals bepaald met DNA-onderzoek.

Als chimpansees in gevangenschap opgroeien, gaan ze atypische geluiden produceren. Ze produceerden die atypische geluiden vooral als ze zowel een verzorger als voedsel zagen (en niet alleen een verzorger of alleen voedsel). Die chimpansees trokken de aandacht van mensen met die atypische geluiden (Hopkins e.a. 2007). Maar dit zijn vooral anekdotes. Bonobo's produceren piepjes in verscheidene situaties. De piepjes klonken anders in negatieve situaties dan in neutrale of positieve situaties (Clay e.a. 2015). Dit wijst erop dat bonobo's hun piepjes aanpassen aan de situatie. Ze worden vergeleken met de betekenisloze vóortale geluiden van mensenbaby's, die het begin zijn van gearticuleerde betekenisvolle spraak (Oller e.a. 2013).

### 2.1.2. Enkelvoudige vocalisaties

#### Luide en zachte vocalisaties

De algemene structuur van signalen is (hoofdstuk 7.1.): { [1 vaak impliciet de identificatie van de zender], [2 oorzaak/input: vermelding van de toestand], [3 gevolg/output: beschrijving van het verwachte effect, vaak inclusief een vermelding van de ontvangers] }. Er is een globaal onderscheid bij de vocalisaties van primaten:

- luide vocalisaties die over grote afstanden gehoord worden, en waarbij een groot aantal, niet gespecificeerde ontvangers zijn;
- zachte vocalisaties waarbij één of enkele dieren de ontvangers zijn: contactgeluiden.

De luide vocalisaties zijn gemakkelijk waar te nemen en ze zijn bij het grote publiek het meest bekend. Er zijn kortdurende en langdurige luide vocalisaties. Het gebrul van brulapen, de duetten van gibbons, de *long call* van orang-oetans, en een serie *pant hoots* van chimpansees duren vrij lang. Alarmkretten duren kort. De ontwikkeling van de productie van alarmkretten en de reactie daarop door groene meerkatten is in hoofdstuk 3.2. uitgebreid besproken.

#### Contactgeluiden bij apen

Allerlei soorten apen produceren ook zachtere contactgeluiden. De knorgeluiden ('*grunts*') lijken min of meer op menselijk spraakklanken; daarom werden ze aanvankelijk '*humanoid grunts*' genoemd (Andrew 1976). Andere zachte contactgeluiden worden '*girneys*', '*gruffs*', '*coo's*' of '*peeps*' (bij bonobo's) genoemd. Re-

<sup>1</sup> Zie hoofdstuk 10.2. voor de begrippen 'doel', 'doelmatig' en "doelgericht".

susaapjes die sociaal geïsoleerd opgroeien, produceren rare vocalisaties (Newman en Symmes 1974), maar het is onduidelijk in hoeverre de pathologie van sociale deprivatie hier een rol speelt of het niet-aanleren van soortteigen geluiden. Bij adoptie-experimenten bleken de contactgeluiden van makaken vooral erfelijk te zijn (Owren e.a. 1993). Van nature maken resusapen vooral *coo*- en *gruff*-geluiden, maar Japanse makaken vooral *coo*-geluiden en bijna nooit *gruffs* (terwijl ze wel *gruffs* kunnen maken). Als pasgeboren resusapen en Japanse makaken over en weer door de andere soort geadopteerd worden; bleven ze desondanks hun soorteigen kreten gebruiken, en niet de kreten van hun adoptie-moeder.

Als hoger geplaatste vrouwtjesbavianen of -makaken naar een lager geplaatst vrouwtje knorgeluiden uiten, bevordert dat het positief contact. Als vrouwtjes resusapen *knorgeluiden* of *girneys* uiten als ze een ander vrouwtje met baby naderen, zullen ze vaker vlooien en de baby aanraken, en minder agressie ontvangen. Ook bij verzoening na een gevecht uiten vrouwtjes knorgeluiden. Knorgeluiden lijken toekomstig gedrag te beïnvloeden (Owren e.a. 1993, Silk 2000, 2001, 2002, Whitham e.a. 2007).

Cheney en Seyfarth (1982) merkten aanvankelijk op dat groene meerkatten in verschillende situaties knorgeluiden produceerden; ze meenden dat dit één vocalisatie was met meer dan één betekenis. Totdat ze bijhielden wat de reacties op de afzonderlijke knorgeluiden waren, en dat ze merkten dat bij het afspelen van deze afzonderlijke knorgeluiden de reacties hetzelfde bleven als bij het oorspronkelijk geluid. Kennelijk hoorden groene meerkatten verschillen tussen knorgeluiden, die mensen niet waarnamen. Later toonden Seyfarth en Cheney (1984) dat die knorgeluiden inderdaad akoestisch verschillend waren.

### Contactgeluiden bij chimpansees

Ook chimpansees maken knorgeluiden, die meestal op een ander individu gericht zijn. Dit zijn korte geluiden van 0,1 - 0,3 sec. "*Communicatie tussen bevriende individuen verloopt vooral met allerlei zachte knorgeluiden (grunts).*" (Goodall 1986, p. 128). Er zijn verschillende knorgeluiden, die in verschillende situaties gebruikt worden, en verschillende betekenissen (Slocombe en Zuberbühler 2006). Bijvoorbeeld chimpansees gebruiken '*pant grunts*' bij het naderen van een hoger geplaatste chimp (Crockford en Boesch 2005, Slocombe en Zuberbühler 2005). *Pant grunts* zijn bij chimpansees een betrouwbare maat voor onderwerping en ze verminderen agressief gedrag (Pusey e.a. 1997). Chimpansees

modificeren hun voedselknorgeluiden op basis van de voedselknorgeluiden in hun omgeving. We hebben de indruk dat we nog lang niet alle verschillende *grunts* onderscheiden. Wat veroorzaakt dat mensapen die geluiden maken, en wat zijn de voorspelbare gevolgen van die geluiden? Wat is de betekenis van die geluiden, en het '*goal*' van de productie ervan? We weten dat chimpansees hun groepsgenoten individueel onderscheiden, maar we weten niet of chimpansees verschillende geluiden voor de afzonderlijke individuen (= namen) gebruiken. Om de evolutie van mensentaal te evalueren, moeten we weten wat chimpansees wel en niet tegen elkaar zeggen.

### Contactgeluiden en mensentaal

Het is de simpelste hypothese dat de *humanoid grunts* en *girneys* van chimpansees en andere apen, en de gesproken taal van de mens een gemeenschappelijke oorsprong hebben (d.i. homoloog zijn). We weten nog te weinig over de knorgeluiden en *girneys* van apen en chimpansees. Het is al moeilijk betekenis te ontdekken in een onbekende mensentaal, maar het is nog veel moeilijker betekenis te ontdekken in vocalisaties van andere dieren. Zo'n onderzoek begint met de oorzaken en gevolgen van die vocalisaties. Bedenk verder dat mensen minder verschil horen tussen klanken in een andere taal als die verschillende klanken niet tot een betekenisverschil in hun moedertaal leiden (sectie 3.3.1.). Dus we mogen verwachten dat mensen grote moeite hebben relevante klankverschillen in de vocalisaties van een andere diersoort te onderscheiden. Het verband tussen vocalisaties van mensapen en taal van de mens is moeilijk te onderzoeken.

### 2.1.3. Complexe vocalisaties

#### Reeksen vocalisaties

Onderzoekers besteden extra aandacht aan reeksen geluiden van dieren, omdat ze willen weten of bij dieren - net als bij mensen - de betekenis van vocalisaties bepaald wordt door de volgorde van de afzonderlijke elementen. Er zijn inmiddels verscheidene aanwijzingen bij vogels en zoogdieren dat de volgorde van elementen in een korte vocalisatie van 2 - 4 elementen invloed heeft op de reacties op die vocalisatie (Ficken en Ficken 1973, Robinson 1979, Zuberbühler 2002, Crockford en Boesch 2005, Clarke e.a. 2006, Genter e.a. 2006, Ouattara e.a. 2009, Arnold en Zuberbühler, 2012, Collier e.a. 2014). Bonobo's hebben verschillende voedselvocalisaties. Een reeks van vier van die geluiden codeert voor het type voedsel, zoals dat met *play-back* experimenten aange-

toond is (Clay en Zuberbühler 2011). Het lijkt erop dat de volgorde van de geluiden de betekenis en de reactie op de boodschap bepaalt.

### **Langdurige, complexe vocalisaties bij dieren**

Langdurige, complexe, variabele vocalisaties komen voor bij enkele soorten. Sommige soorten zangvogels maken liedjes uit meer dan 100 verschillende klank-elementen die ze op wisselende manier aaneenrijgen. Ze reageren flexibel op vocalisaties die ze horen (Ficken en Ficken 1973, Beer 1982, Marler en Peters 1988).

Bultruggen maken variabele liedjes die 5 - 35 minuten duren. Ze passen hun liedjes aan aan de liedjes van hun groepsgenoten (Payne en McVay 1971, King e.a. 2013).

Gibbons zijn mensapen die in paren leven. Het mannetje en vrouwtje maken langdurige, complexe duetten, die uit veel verschillende elementen bestaan. Als reactie op een zangsequentie van hun partner gebruiken gibbons soms elementen uit die sequentie (Geissmann 2000). Als een predator nadert, slaken gibbons langdurige alarmsequenties die uit dezelfde elementen bestaan als de duetten, maar de volgorde van de elementen is anders; de toehoorders reageerden hier anders op dan op de duetten (Clarke e.a. 2006).

Er zijn argumenten dat de volgorde van elementen ('woordvolgorde') of subtiele wijzigingen van de elementen van vocalisaties van dieren een rol spelen in de betekenis en de reacties op de vocalisaties. Als dat inderdaad zo is, is dat een overeenkomst met mensentaal. Wat zeggen die zangvogels, bultruggen en gibbons tegen elkaar? Om die vraag te beantwoorden moeten we weten waar die vocalisaties en elementen ervan naar verwijzen.

## **2.2. Reacties van dieren op gesproken mensentaal**

Helaas zijn er alleen anekdotes over de reacties van dieren op gesproken mensentaal. Allerlei gedomesticeerde dieren reageren correct op gesproken mensentaal. Honden, paarden, olifanten en dolfijnen reageren op gesproken opdrachten, zoals hun baas dat bedoeld heeft. Een ervaren dressuurruiter kan haar paard met alleen woorden aansturen. Er was een hond, Rico, die de woorden voor meer dan 200 verschillende speeltjes geleerd had (Cheney en Seyfarth 2010). De bonobo Kanzi (zie tekstkader) reageerde goed op ingewikkelde gesproken mensenzinnen.

## **3. Mensentaal**

Mensen gebruiken taal om iets te bereiken (Austin 1962). Ik beschrijf hier bevindingen over de eerste geluiden van baby's, het ontdekken en leren van woorden door peuters, en het ontdekken of maken van zinnen door kleuters. Ik formuleer hypothesen over de oorzaken van deze processen. Als ik dan vervolgens kan toelichten waardoor gesproken mensentaal voordelen heeft voor de allelen van de zender en ontvanger, vergeleken met de communicatie bij chimpansees of bonobo's, geeft dit een causale (evolutionaire) verklaring voor het ontstaan van mensentaal. Ik bespreek hier eerst de biologische evolutie van de klank- en taalvormende organen van de mens, en daarna de culturele evolutie van talen.

### **3.1. Het klank- en taalvormend systeem van de mens**

#### **Hoogstandjes**

Spreken is een motorisch hoogstandje. Mensen produceren 5 - 6 lettergrepen per seconde, met wel 10 of meer klanken per seconde (Ladefoged 2001, p. 185-198). Ter vergelijking: een getraind concertpianist kan 7 vingerbewegingen per seconde maken. De 10 klanken per seconde vergen een razendsnelle en precieze coördinatie van longen, stembanden, kaken, tong en lippen.

Het taalvormend systeem van de mens bestaat uit de hersenen, bovengenoemde organen en de zenuwen die deze organen aansturen. Vergeleken met mensapen zijn enkele onderdelen van dit systeem in de evolutie van de mens sterk veranderd.

Ook het begrijpen van gesproken taal is een sensorisch-cognitief hoogstandje. De beste Morse-luisteraars halen 3 letters per seconde (d.i. 12 Morsetekens, inclusief pauzes), maar mensen begrijpen tot 30 fonemen per seconde in gesproken taak (uit Pinker 1994).

#### **Toonhoogte**

Mensen kunnen geluiden waarnemen van 20 Hz tot maximaal 20 kHz. De grondtoon van spraak door mannen ligt rond 100 Hz, door vrouwen rond 200 Hz, en door kinderen rond 300 Hz; de 1<sup>e</sup> harmonische klank ligt tussen 250 en 700 Hz, en hogere harmonische klanken tot 9000 Hz (Ladefoged 2001). De grondtonen worden gemaakt door de stembanden, en de hogere harmonische tonen door de stand van tong en lippen. De combinatie van grondtoon en hogere harmonische tonen bepaalt welke klank geproduceerd wordt.

### Hersenen

Bij de mens zijn de belangrijkste taalgebieden in de hersenschors de centra van Wernicke, Geschwind en Broca; deze liggen in de linker hersenhelft en worden verbonden door de *fasciculus arcuatus*. Deze zenuwbaan is bij de resusaap klein, bij de chimpansee aanzienlijk groter en bij de mens veel groter (Rilling e.a. 2008, Sousa e.a. 2017). Dat wijst erop dat bij de chimpansee de auditief-vocale capaciteit al aanzienlijk groter is dan bij de resusaap, en dat deze bij de mens veel groter is. Men dacht vroeger dat cerebrale asymmetrie karakteristiek was voor de mens, maar ook de cerebrale cortex van mensapen en Hominiden vertonen eenzelfde asymmetrie (LeMay 1976).

Ongeveer 6 miljoen jaar geleden (6 Mya) is de afstammingslijn naar mensen afgesplitst van de lijn naar chimpansee/bonobo. Sinds die tijd is het hersengewicht in de lijn naar chimpansee/bonobo gelijk gebleven, maar het gewicht van de hersenen en de oppervlakte van de cerebrale cortex van de mens is met een factor 3 toegenomen (Jerison 1973, Van Dongen 1998). De hersenen van *Australopithecus* waren ongeveer zo groot als van de chimpansee. Bij *Homo habilis* (1,8 Mya) begon het hersenvolume toe te nemen. De Neanderthalers en de voorouders van de moderne mens hadden rond 400 kya gemiddeld een hersenvolume zoals de huidige mensen. Mijn hypothese is dat grotere hersenen betere communicatie door taal mogelijk maakten, en dat dit de belangrijkste selectiedruk was voor hersenvergroting in de lijn naar de mens.

### Longen en ruggenmerg

Lucht uit de longen is nodig voor klankvorming. Spreken vergt een precieze en snelle aansturing van de uitgaande stroom lucht door strottenhoofd en mond (Lenneberg 1967, p. 77-89). Ademhaling en spraak zijn op elkaar afgestemd (MacLarnon en Hewitt 2004). Dat wordt geregeld door zenuwcellen in het thoracale ruggenmerg, die de spieren van de borstkas en het middenrif aansturen. Bij mensen is dit stuk ruggenmerg dubbel zo dik als bij chimpansees en bonobo's (MacLarnon en Hewitt 1999). Het grotere ruggenmerg speelt een rol bij gesproken taal. Het ruggenmerg van *Australopithecus* en de vroege *Homo erectus* (*Homo ergaster*, 1,5 Mya) was zo groot als bij de chimp. Helaas heb ik geen gegevens over de latere *Homo erectus*. Bij Neanderthalers (300 kya) was het thoracale ruggenmerg zo groot als bij de moderne mens (MacLarnon en Hewitt 1999, Meyer en Haeusler 2015, figuur 2).

### Strottenhoofd en stembanden

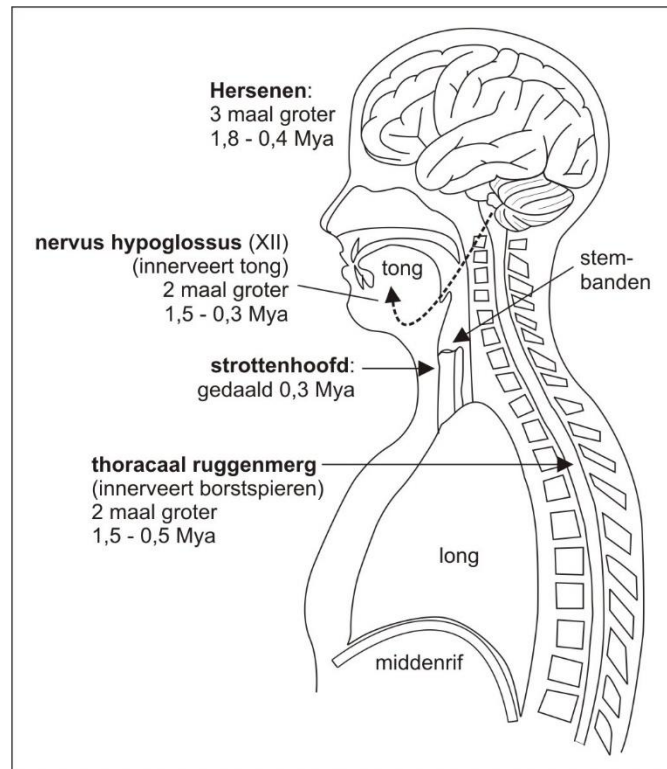
Het strottenhoofd bevat de stembanden, die de grondtonen maken voor de verschillende klinkers en stemhebbende medeklinkers. De stembanden worden geïnnerveerd door de *nervi recurrens*, die een tak zijn van de *nervus vagus*. Vergeleken met de mensapen ligt het strottenhoofd bij de mens lager in de keel (Fitch 2000). Door het lagere strottenhoofd bij de mens is de tong beweeglijker; daardoor kan de mens meer klanken vormen dan de chimpansee. Lieberman en Crelin (1971) meenden aanvankelijk dat het strottenhoofd bij Neanderthalers nog te hoog lag, zodat ze onder andere de klanken /a/, /i/ en /u/ niet voldoende verschillend konden uitspreken. Maar ook bij Neanderthalers was het strottenhoofd al gedaald, zodat ze in principe goed-gearticuleerd konden spreken (Arensburg e.a. 1989, Boë e.a. 2002, 2007, Lieberman 2007, Barney e.a. 2012).

### Tong en lippen

Het belangrijkste klankvormende orgaan in de mondholte is de tong. De spieren van de tong worden geïnnerveerd door de *nervus hypoglossus*; deze zenuw is bij de mens twee maal zo groot als bij chimpansee en bonobo (Kay e.a. 1998). Men neemt aan dat gearticuleerd spreken mogelijk is door een grotere zenuw. In *Australopithecus* is deze zenuw zo groot als bij de chimp, terwijl deze vanaf 400 kya bij *Homo heidelbergensis*, *Homo rhodesiensis* en de Neanderthaler even groot was als bij de mens. Bij onze voorouders van 400 kya was de *nervus hypoglossus* groot genoeg om gearticuleerde spraak mogelijk te maken (Kay e.a. 1998, figuur 2). De spieren van de tong zijn bevestigd aan het tongbeen. Het tongbeen van de mens is anders dan dat van de chimpansee, maar de Neanderthaler had een tongbeen zoals de moderne mens (Arensburg e.a. 1989); ook dat is een aanwijzing dat de Neanderthaler kon spreken.

De lippen spelen ook een belangrijke rol bij de klankvorming. De lippen van chimpansees zijn extreem beweeglijk – veel meer dan bij de mens. De spieren van de lippen worden geïnnerveerd door de *nervus facialis*. Het aantal zenuwvezels in de *nervus facialis* is ongeveer gelijk bij mensapen en de mens (Sherwood 2005).

Hierboven zijn gegevens gepresenteerd verkregen bij fossielen die tonen dat de benodigde organen voor taal (hersenen, ruggenmerg, en *nervus hypoglossus*) in de lijn naar *Homo sapiens* sterk vergroot zijn tussen 1,8 en 0,4 Mya. Toen is dus mensentaal ontstaan.



Figuur 2. Evolutie van de hersenen en de klankvormende organen bij de mens. Spraak is bij de mens tussen 1,8 en 0,4 Mya ontstaan.

### 3.2. De culturele evolutie van talen

Talen evolueren sneller dan genen (Chater e.a. 2009). De taalveranderingen van de laatste 400 ky zijn een gevolg van culturele evolutie en niet van biologische evolutie, d.w.z. dat taalveranderingen vanaf die tijd niet door veranderingen in allelfrequenties veroorzaakt zijn.

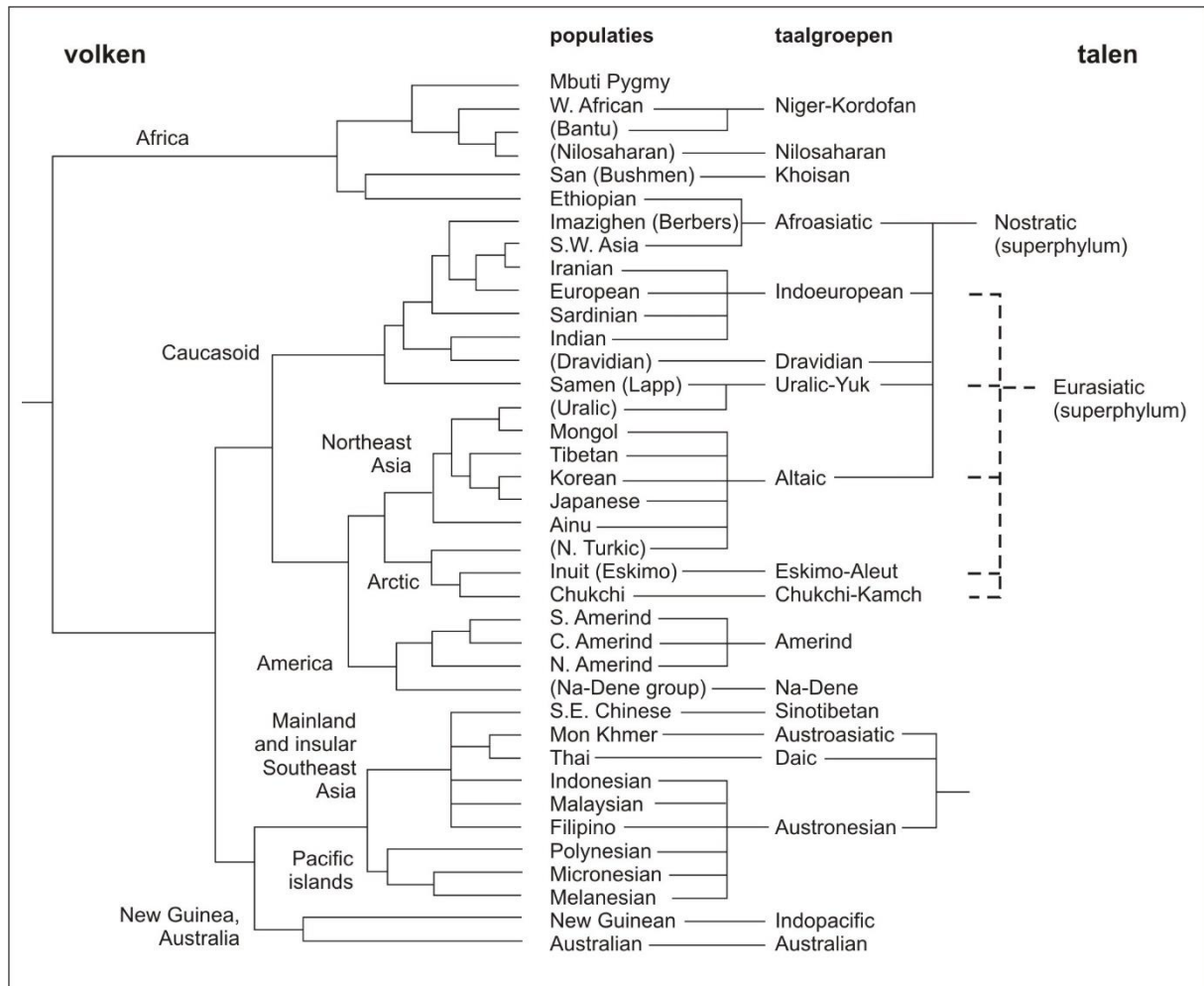
#### De volken en talen van de wereld

Geleerden discussieerden duizenden jaren over wat de oudste taal is (zie sectie 3.4.1.). Raciale, nationalistische en religieuze vooroordelen speelden een rol. Om onaangename, nutteloze discussies te voorkomen, besloten de leden van de *Société de Linguistique de Paris* in 1866 om het onderwerp de oorsprong van de taal taboe te verklaren. Darwin (1859, p. 456) voorspelde: "Als we een perfecte stamboom van de mensheid zouden hebben, dan zou een stamboom van de wereldrassen de beste classificatie zijn van de talen die nu gesproken worden." Sinds ongeveer 80 kya heeft de mensheid zich vanuit Afrika over de wereld verspreid. Figuur 3 toont een voorbeeld van een stamboom van veel volken gebaseerd op biochemische gegevens. Dergelijke stambomen hebben hun beperkingen (hoofdstuk 2.1.). Er zijn veel meer verschillende volken en veel meer verschillende talen dan in figuur 3 ge-

toond worden. Er is een opmerkelijke, maar geen absolute, overeenstemming tussen de afstammingslijnen van de talen en de taalgroepen enerzijds, en de afstammingslijnen van de mensen (Lansing e.a. 2017, Thouzeau e.a. 2017, Verdu e.a. 2017). De talen zijn in het algemeen veranderd samen met de volken die migreerden en zich afsplitsten. De talen van volken zijn meer gerelateerd aan hun afstamming dan aan het gebied waar de volken wonen (Longobardi e.a. 2015). Bij taalontwikkeling is er een stabiele grammaticale en lexicale kern, maar verder veranderen woorden en woordbetekenissen sneller dan de grammatica (Greenhill e.,a. 2017). In de ontwikkeling van volken en talen zijn er afsplitsingen en samenvoegingen. Daardoor zijn er geen correcte en overzichtelijke stambomen mogelijk van volken en talen (hoofdstuk 2.1.).

#### Ontwikkeling van klanken in een taal

Er is een grote variatie in het aantal klanken in de gesproken mensentalen. Verspreid over allerlei talen komen er wel 800 verschillende klanken voor: 200 klinkers en 600 medeklinkers (Maddieson 1984, Ladefoged 2001). Het aantal verschillende klanken per taal varieert sterk: het Rotokas (Nieuw Guinea) en het Pirahã (Amazone) hebben slechts 11 verschillende klanken, het Hawaïiaans slechts 13, het



Figuur 3. Schematische stamboom van enkele volken en talen (ontleend aan Cavalli-Sforza 1988). De stamboom van volken is gebaseerd op biochemische gegevens. De stamboom van talen is gebaseerd op theorieën van taalkundigen.

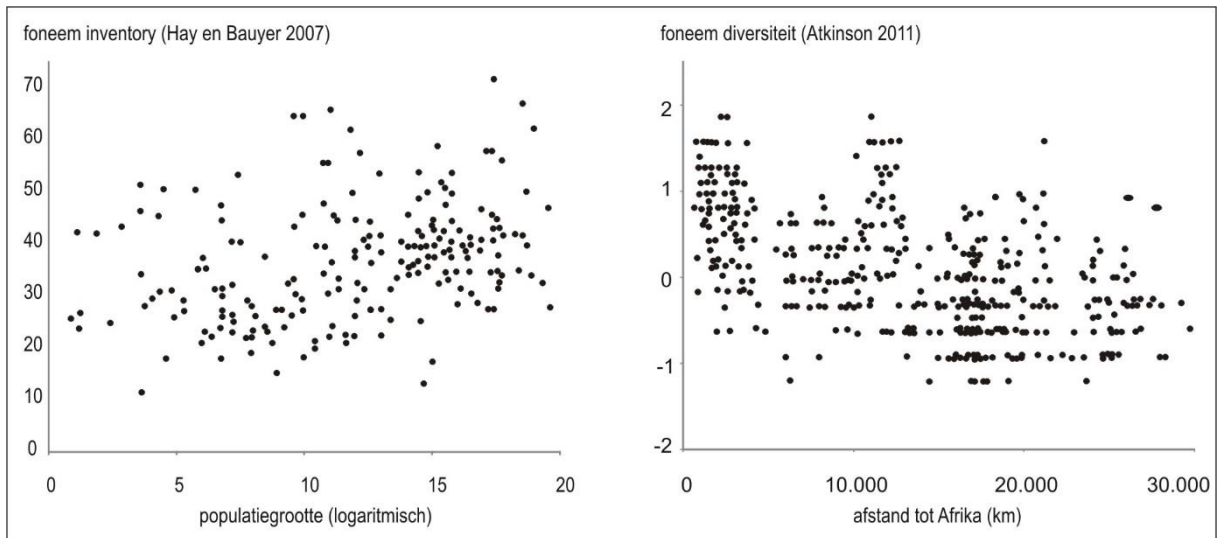
Nederlands en Engels ongeveer 40, en het !Xû (een Afrikaanse kliktaal) wel 141. In talen met weinig verschillende klanken zijn de woorden gemiddeld langer (Nettle 2012); dat lijkt nodig om voldoende betekenisverschil te maken. Het aantal verschillende klanken per taal hangt af van enkele factoren. Hoe meer sprekers een taal heeft, hoe meer klanken, al is er een erg grote spreiding (figuur 4A, Hay en Bauer 2007). De Moderne mens is in Afrika ontstaan en heeft zich vanuit Afrika over de wereld verspreid (hoofdstuk 2.2.). De verspreiding van de mensheid is ook weerspiegeld in de verspreiding van de talen. Als een groepje mensen zich afsplitst, neemt ze maar een deel van de klanken van hun moedergroep mee; maar vervolgens vormt ze er in de loop der tijd extra klanken bij. Het BBC-Engels bevat 20 klinkerklanken, maar het Californisch Engels slechts 15 – hoewel er binnen de USA veel variatie is (Ladefoged 2001). Naarmate het gebied van een taal verder verwijderd is van Afrika, komen

er in die taal gemiddeld minder verschillende fonemen voor, maar de spreiding is erg groot (figuur 4B, Atkinson 2011). Sommige klanken veranderen sneller dan andere (Creanza e.a. 2015).

### Toontalen en klemtoontalen

Klemtoontalen en toontalen zijn de uitersten van een continuüm.

- **Klemtoontalen.** Nederlands en Engels zijn klemtoontalen. Ieder woord heeft een klemtoon, waarbij de nadruk op een lettergreep gemaakt wordt door luidheid, of een hogere of lagere toon. Er zijn enkele woorden in het Nederlands, waarbij verschillen in klemtoon leiden tot verschillen in betekenis (**o**verdrijven en **o**ver**d**rijven, **u**itstekend en **u**it**s**tekend, **v**oorkomen en **v**o**o**r**k**omen).
- **Toontalen.** Bij toontalen worden verschillen in de betekenis van een woord gemaakt door verschillen in toonhoogte. Hier zijn twee varianten:



Figuur 4. Het aantal klanken per taal. A. Afhankelijk van de populatiegrootte (gegevens van Hay en Bauer 2007); naarmate de populatie groter is, komen meer fonemen voor, maar de spreiding is zeer groot. B. Afhankelijk van de afstand van Afrika (gegevens van Atkinson 2011); naarmate de afstand tot Afrika groter is, komen minder fonemen voor, maar de spreiding is zeer groot.

- Registertoontalen: hierbij bepaalt de toonhoogte de betekenis van een woord. Hiertoe behoren de talen van de Khoikhoi en de !Kung en de Bantoetalen (vergelijk figuur 3);
- Contourtalen: hierbij bepaalt het verloop van toonhoogte de betekenis van een woord. Hiertoe behoort het Vietnamees en de taalfamilie van Sino-Tibetaanse talen.
- **Pitch accent talen:** hierbij bepaalt de toonhoogte van sommige woorden de betekenis. Deze talen nemen een tussenpositie in. Hiertoe behoren het Zweeds en het Noors, maar ook het Limburgs en het Luxemburgs. De eerste afsplitsingen van de stamboom van mensen zijn volken die toontalen spreken, daarom neemt men aan dat de oorspronkelijke taal van *Homo sapiens* een toontaal was. Wellicht waren er aanvankelijk toontalen in vochtige klimaten, maar in drogere klimaten evolueerden die toontalen tot klemtoontalen (Everett e.a. 2015). Later zijn sommige klemtoontalen terug veranderd in *pitch accent* talen of toontalen.

#### Ontwikkeling van woorden in een taal

In de ontwikkeling van een taal veranderen ook de afzonderlijke woorden – zowel in klank als in betekenis. Dat komt doordat klanken nu eenmaal geleidelijk veranderen, er nieuwe dingen komen, die benoemd moeten kunnen worden, en oude dingen en oude woorden in onbruik raken. Nieuwe woorden ontstaan ook doordat taalgebruikers nieuwe woorden met extra attentiewaarde vormen. Speciaal voor

den voor positieve kwalificaties ‘slijten’ snel, zodat er weer nieuwe woorden of uitdrukkingen moeten komen. Het aantal verschillende woorden weerspiegelt welke begrippen belangrijk zijn in een taal. We zien vooral verschillen in woorden voor verwantschapsrelaties: het ene uiterste is het Hawaïaanse systeem, waarin alle ooms ‘vader’ worden genoemd, en alle tantes ‘moeder’; alle kinderen van die ooms en tantes noemen ze ‘broer’ of ‘zus’ (hoofdstuk 5.2.). Het andere uiterste is het Soedanese systeem, waarin unieke woorden zijn voor iedere verwantschapsrelatie.

#### Ontwikkeling van grammaticale regels in een taal

In veel talen wordt de betekenis van woorden in een zin uitgedrukt door subtiele veranderingen van die woorden, zoals verbuigingen of naamvallen. Dat noemt men ‘morfosyntaxis’. Talen met veel morfosyntactische veranderingen noemt men ‘morfologisch complex’. Als een taal morfologisch complex is, kan een boodschap met minder woorden worden uitgedrukt (Nettle 2012). Voor de Indo-Europese talen heeft Jespersen (1921) geconcludeerd dat er een voortdurende trend tot vereenvoudiging is. Die vereenvoudiging betreft de naamvallen van zelfstandige en bijvoeglijke naamwoorden, de categorieën naamwoorden met verschillende verbuiging, de verbuiging van werkwoorden, de categorieën werkwoorden met verschillende verbuiging, en het geslacht (*gender* van zelfstandige naamwoorden: ‘die’, ‘der’ en ‘das’ met hun naamvallen in het Duits; ‘le’ en ‘la’ in het Frans, ‘de’ en ‘het’ in het Ne-

Tabel 1. Categorieën van menselijke vocalisaties (Oller 2000, Wharton 2003).

Vegetatieve geluiden	Vaste geluiden	Protofonen	Interjecties	Spraak
hoesten niezen boeren hikken slikken knorren snurken en andere	huilen lachen kreunen schreeuwen zuchten en andere	quasiklinkers <i>gooing (cooing)</i> echte klinkers pruttelen marginaal brab- belen canoniek brab- belen en andere	wow aha au oeps ah tsk-tsk psst en andere	privé 'woorden' echte woorden echte zinnen verhandeling zingen en andere

derlands, en alleen 'the' in het Engels). In de Indo-Europese talen worden betekenisverschillen steeds meer gemaakt door woordvolgorde dan door morfosyntaxis. De trend tot vereenvoudiging is voor de Indo-Europese talen algemeen geaccepteerd, maar de vraag dringt zich dan op: "Hoe is dan die eerdere complexiteit überhaupt ooit ontstaan?" Er is nog geen goed antwoord op deze vraag. Mogelijk speelt taalvermenging een rol.

### 3.3. Kinderen verwerven <sup>2</sup> hun eerste taal

#### Twee simultane ontwikkelingsprocessen

Bij opgroeiende jonge kinderen vinden er gelijktijdig twee parallelle ontwikkelingsprocessen plaats.

1. Verwerven van **kennis van de wereld**. Mensen en dieren verwerven door observatie hun eerste concepten (hoofdstuk 3.2.), waarbij ze die concepten meteen in categorieën leren (hoofdstuk 3.5.). Mensen en dieren combineren primitieve concepten tot steeds complexere concepten.
2. Verwerven van de **moedertaal**. In eerste instantie leren kinderen dat de woorden uit de moedertaal staan voor eerder geleerde concepten; dat is het leren van woordbetekenis. Geleidelijk vormen ze complexere zinnen die de complexere concepten representeren.

#### 3.3.1. Klanken

##### De eerste klanken

Vanaf de geboorte maken baby's allerlei klanken. Oller (2000) onderscheidde (tabel 1):

- **Vegetatieve geluiden**, zoals niezen, hoesten, boeren en hikken; dit is geen communicatie.
- **Vaste vocalisaties**, zoals huilen, lachen, kreunen e.d.; dit is de eerste communicatie.
- **'Protofonen'**: dit zijn de eerste geluiden van baby's die een voorloper van brabbelen en van gesproken taal zijn.

#### Vegetatieve geluiden

Vanaf de geboorte maken baby's vegetatieve geluiden, zoals niezen, hoesten, boeren en hikken. Deze geluiden spelen geen rol in de taalontwikkeling. Op grond van de geëigende prikkels niezen, hoesten en boeren mensen reflexmatig al vanaf de geboorte, en dat gaat toevallig met geluid gepaard. Ook dove kinderen maken deze geluiden. Men vond dat het zo evident dat deze geluiden erfelijk zijn, dat men dit niet systematisch onderzocht heeft. Ook apen en mensapen maken erfelijk\* vegetatieve geluiden die ongeveer hetzelfde klinken als die van de mens

#### Vaste vocalisaties

Vanaf de geboorte maken baby's vaste vocalisaties, zoals huilen, lachen en kreunen. Deze geluiden zijn universeel en worden ook door dove kinderen gemaakt. Voor baby's is huilen de eerste communicatie na de geboorte. Het huilen van pasgeboren baby's klinkt karakteristiek doordat de klankvormende organen zo klein zijn; dat verandert na enkele maanden. Vanaf 1 tot 2 maanden huilen baby's met tranen. Andere varianten van huilen komen ook bij volwassenen voor. Zonder verder onderzoek gaat iedereen ervan uit dat huilen van baby's een erfelijk gedrag is. Men vond dat het zo evident dat huilen erfelijk is, dat men dit niet systematisch onderzocht heeft. Ook baby's van mensapen vocaliseren bij honger en verlatting, maar dit klinkt anders dan het huilen van mensenbaby's.

<sup>2</sup> Sommige auteurs gebruiken de uitdrukking 'het leren van de moedertaal', maar ik spreek liever over 'verwerven van de moedertaal', omdat het niet alleen leren is, maar ook imitatie en intelligente processen.



Tabel 2. De verschillende fases van vroege taalontwikkeling.

leeftijd	Kuhl en Meltzoff (1996)	Oller 2000
0 – 2 maanden	reflexgeluiden	kwasiklinkers
1 – 4 maanden	cooing	gooing
3 – 8 maanden	expansie	marginaal brabbelen
5 – 10 maanden	canoniek brabbelen	canoniek brabbelen
Vanaf 10 maanden	betekenisvolle spraak	

### Perceptie: Onderscheiden van klanken

Pasgeboren baby's reageren al verschillend op het ritme en de intonatie van gesproken mensentaal (Langus en Nespor 2013). Rond 4 maanden schenken baby's meer aandacht aan mensen- en apengeluiden, dan aan achterstevoren spraak of sinusgolven; na 6 maanden prefereren ze mensengeluiden boven apengeluiden (Ferry e.a. 2013). Het onderscheid tussen /la/ en /ra/ is in het Amerikaans relevant, maar niet in het Japans; Amerikaanse en Japanse baby's van 6 maanden onderscheiden beide klanken, maar op 12 maanden onderscheiden Amerikaanse baby's dit beter, en Japanse baby's slechter dan op 6 maanden. Omgekeerd is het onderscheid tussen /qi/ en /xi/ in het Taiwanees relevant, maar niet in het Amerikaans; Taiwanese en Amerikaanse baby's van 6 maanden onderscheiden beide klanken, maar op 12 maanden onderscheiden Taiwanese baby's dit beter, en Amerikaanse baby's slechter dan op 6 maanden (Stager en Werker 1997, Kuhl 2004). Het vermogen om klanken van vreemde talen te onderscheiden neemt dus af.

### Productie: “alle klanken van alle talen”?

Een oude theorie was dat baby's eerst alle klanken van de wereldtalen maken, en dat in de loop der ontwikkeling de klanken van vreemde talen geëlimineerd werden (Jakobson 1941). Dat klopt niet: baby's beginnen met de klanken die het klankvormend systeem van de mens het gemakkelijkst vormt, maar dat zijn niet de goed-gearticuleerde klanken uit de wereldtalen. *“In hun eerste levensjaar produceren baby's geluidjes die wat lijken op zeldzame fonetische eenheden uit allerlei talen, en niet alleen Engels.”* (Oller 2000, p. 49). Behalve de klinkers zijn de klanken zo weinig gearticuleerd dat ze niet betrouwbaar fonetisch kunnen worden opgeschreven; eerdere pogingen daartoe zijn misleidend (Oller 2000). Maar fonemen die niet tot de moedertaal behoren, worden steeds minder vaak uitgesproken door baby's (Oller e.a. 1975). Onderzoekers die fonetisch getraind waren, konden bij baby's van 3 maanden klinkers onderscheiden die op een /a/, /i/ of /u/ leken, maar er was nog weinig fysiek verschil tussen deze klanken. Vanaf een leef-

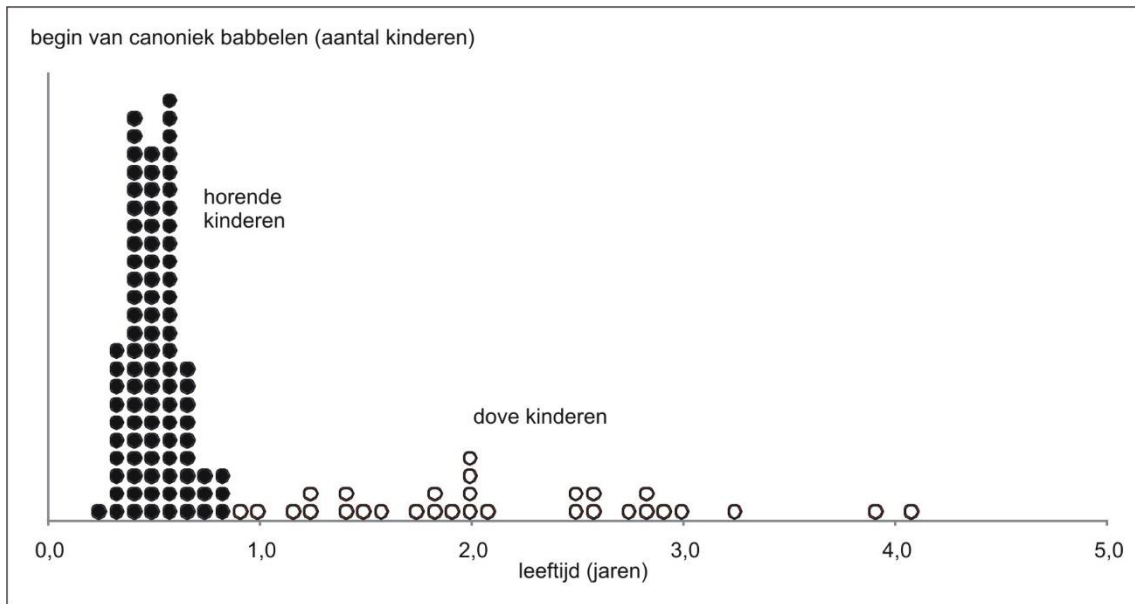
tijd van 3 maanden gaan baby's ook enigszins klinkers imiteren. Er is variatie tussen baby's in de leeftijden waarop ze deze geluiden beginnen te produceren. Op een leeftijd van 5 maanden produceerden ze fysisch gescheiden klinkerklanken (Kuhl en Meltzoff 1996).

### Productie van vóórtaalse geluiden

Van 0 – 8 maanden produceren baby's allerlei vóórtaalse geluiden, die een voorloper van echte gesproken taal zijn (Oller 2000). Vóórtaalse geluiden zijn frequenter dan huilen of lachen (Oller e.a. 2013). Hierin zit een karakteristieke ontwikkeling (tabel 2). De eerste 2 maanden maken baby's comfort-geluiden. Na 1 – 4 maanden starten kinderen met 'murmelen', 'kirren' e.d. Moeders doen deze geluidjes na. Van maand 3 – 8 gaan baby's complexere geluiden maken: marginaal brabbelen met klinker-achtige geluiden, pruttelen en gillen. Ook deze geluiden doen moeders soms na. Na 2 – 3 maanden beginnen baby's min of meer klinkerachtige geluiden te maken; dat noemt men quasiklinkers (Oller e.a. 1994). Na 4 maanden beginnen baby's echte klinkers te vormen. Er zijn akoestische verschillen tussen de vóórtaalse geluiden van baby's van 3 – 12 maanden. Baby's produceren bijvoorbeeld kreten, klinker-achtige geluiden en geknor, maar er is geen verband gevonden tussen gelaatsuitdrukkingen en de vocalisaties van baby's, behalve voor huilen en lachen (Oller e.a. 2013).

McCune e.a. (1996) gebruiken de term 'knorgeluiden' (*grunts*) als overkoepelende term voor comfort-geluiden en de quasiklinkers en echte klinkers. Daarmee benadrukken ze de continuïteit met communicatiegeluiden van apen en mensapen. Baby's van 0 - 2 maanden maken knorgeluiden bij voedselopname. Knorgeluiden komen voor bij inspanning en als de baby dingen ziet of manipuleert. Er is een geleidelijke overgang van knorgeluiden naar taalklanken. Na een leeftijd van 12 maanden richten peuters hun knorgeluiden naar hun moeder als communicatie, zoals bleek uit hun niet-vocaal gedrag.

Vroeger was het niet duidelijk of het initiatief tot het maken van geluiden van de baby of van de ouders uitging (Greenlee en Ohola 1980, p.



Figuur 5. Verdelling van de leeftijd waarop kinderen starten met canonic brabbelen (gegevens van Oller en Eilers 1988). Horende kinderen starten met canonic brabbelen voor een leeftijd van 11 maanden. Bij dove kinderen is dat veel later.

283). Nu weten we dat het initiatief om geluid te maken de eerste 4 maanden van de baby uitgaat. Ook dove kinderen, al dan niet met sprekende ouders, uiten ongeveer dezelfde klanken in dezelfde volgorde en hetzelfde tempo als horende kinderen. In de eerste maanden imiteren moeders en baby's over en weer elkaars bewegingen en geluiden (Papousek en Papousek 1989). Op zich is imitatie evolutionair een oud proces, veroorzaakt door spiegelneuronen (hoofdstuk 3.3.). Imitatie is een belangrijk onderdeel van taalverwerving. Soms stimuleert de moeder haar kind tot imiteren.

### Canonic brabbelen bij baby's

Vanaf 5 – 10 maanden beginnen baby's te brabbelen in redelijk omschreven lettergrepen, die fonetisch beschreven kunnen worden; dit noemt men canonic brabbelen (Oller e.a. 1975, Eilers en Oller 1994). Het begin van canonic brabbelen is een taalmijlpaal. De lettergrepen die kinderen het eerst spreken, komen in de meeste talen van de wereld voor, en deze blijven het langst gespaard bij spraakstoornissen. In het eerste levensjaar produceren baby's vooral brabbelsequenties zoals 'baba', 'mama', 'yaya' (Oller 2000, p. 56), waarbij vooral de klanken uit tabel 3 voorkomen; complexere geluiden zoals 'skaskaska' en 'rarara' komen niet voor. Als kinderen van 10 maanden niet canonic brabbelen, is dat een punt van zorg: dat kan wijzen op een stoornis zoals doofheid (figuur 5, Oller e.a. 1999). Men kon nog geen verschil horen in brabbelklanken

tussen peuters van 12 maanden met Engels of Spaans als moedertaal.

### Productie en onderscheid van klanken

Het strottenhoofd en de mondholte van mensen vormen sommige klanken gemakkelijker dan andere klanken. Sommige klanken komen in meer dan 50% van de talen voor (tabel 3), en andere slechts in één taal (Maddieson 1984). Klanken die veel voorkomen, zijn ook de eerste klanken die kinderen het eerst uitspreken. Kinderen brabbelen canonic eerst vooral in medeklinker-klinker combinaties - in deze volgorde. In het begin zijn vooral de combinaties 'tata', 'papa', 'baba', 'mama', 'nana', 'wawa' frequent (Jakobson 1960, de l'Etang en Bancel 2005). De moeder imiteert deze klanken in het *motherese* (sectie 3.4.5.). Na de leeftijd van 12 maanden gaan horende (maar niet dove) peuters steeds beter de klanken van hun moedertaal nabootsen; daar zit dus een imitatie- en leerelement in. Na 24 maanden was er wel verschil te horen tussen kinderen met Engels of Spaans als moedertaal (Oller en Eilers 1982, Eilers e.a. 1984). Verspreid over 19 verschillende talen vond men bij 2-jarige kinderen vooral de medeklinkerklanken /m, n, p, s, k, t, b, d, f/ (Greenlee en Ohala 1980, Shriberg 1993). Bij het uitspreken van woorden maken jonge kinderen karakteristieke fouten (Oller 2000, p.54): van twee opeenvolgende medeklinkers laten ze er één weg ('stuk' wordt 'tuk'), ze laten de laatste medeklinker weg ('bal' wordt 'ba'), of ze vervangen de /r/ of /l/ door een /w/, maar nooit omgekeerd.

Tabel 3. De meest voorkomende klanken in 317 verschillende talen (Maddieson 1984)

		Fractie van de talen waar- in deze klank voorkomt
<b>medeklinkers</b>		
stemhebbend bilabiaal neusklink	/m/	0,94
stemloos velaar plofklank	/k/	0,89
stemhebbend palataal glijklank	/j/	0,85
stemloos bilabiaal plofklank	/p/	0,83
stemhebbend labiaal-velaar glijklank	/w/	0,75
stemloos "h"	/h/	0,64
stemhebbend bilabiaal plofklank	/b/	0,62
stemhebbend velaar plofklank	/g/	0,55
stemhebbend velaar neusklink	/ŋ/	0,53
stemhebbend dentaal/alveolaar neusklink	/n/	0,49
<b>klinkers</b>		
laag midden open klinker	/a/	0,86
hoog vooraan open klinker	/i/	0,85
hoog achteraan gesloten klinker	/u/	0,80

Verspreid over allerlei talen gaan kinderen ongeveer dezelfde geluiden het eerst gearticuleerd brabbelen. Tot een leeftijd van 6 jaar leren kleuters de klanken van hun moedertaal steeds beter te produceren. Sommige klanken zijn moeilijker dan andere: in het 3<sup>e</sup> jaar kunnen kinderen in de USA de meeste Engelse klanken uiten, maar de vloeiklanken (*liquida*, /l/ en /r/) komen later: de /l/ tussen het 4<sup>e</sup> en 5<sup>e</sup> jaar, en de /r/ tussen het 5<sup>e</sup> en 6<sup>e</sup> jaar (Porter en Hodson 2001). Sommige combinaties van medeklinkers komen vaker voor dan andere. Verspreid over allerlei talen zijn er bijvoorbeeld meer woorden die met /b/ beginnen dan met /lb/ (Berent e.a. 2008). Het blijkt dat woorden die met /b/ beginnen, twee maal vaker correct worden verstaan dan woorden die met /lb/ beginnen. Kinderen kunnen eerder klanken onderscheiden dan produceren. Dat leidt soms tot grappige conversaties zoals: volwassene: "Hoe heet jij?"; kind: "Blam"; volwassene: "Heet jij Blam?"; kind: "Niet Blam, Blam"; volwassene: "Heet jij Bram?"; kind: "Ja, Blam".

### Intonatie

De eerste maanden brabbelen kinderen ook terwijl hun ouders praten, maar daarna praten kinderen en ouders meestal om beurten (Ginsburg en Kilbourne 1988, Papousek en Papousek 1989). Er zijn karakteristieke zinsmelodieën, bijvoorbeeld voor vragen of opdrachten, of als de spreker ergens de nadruk op wil leggen (D'Odorico 1984). Vanaf de 8<sup>e</sup> maand gaan kinderen de zinsmelodie van hun

moedertaal imiteren – voordat ze een duidelijk woord spreken. De melodie van die brabbelen zinnen kan zijn als van een neutrale zin, een vraag, een antwoord of een bevel. In eerste instantie leiden baby's de globale betekenis van een zin af, op basis van intonatie (Fernald 1992). Ouders melden dat een kind 'in hele zinnen spreekt', voordat hij een woord kan spreken (Schaerlaekens 1977, p. 88).

### Wat beschouwen we als een afzonderlijke klank?

Het aantal verschillende klanken die mensen kunnen onderscheiden en produceren, is nagenoeg onbepaald. Bij veel talen onderscheiden we dialecten met unieke klanken. Bovendien heeft iedere mens unieke klanken, zodat mensen elkaar individueel aan hun spraak kunnen herkennen. En een mens modificeert zijn unieke klanken afhankelijk van zijn stemming, zodat deze een andere lading krijgen. Binnen talen en dialecten veranderen die klanken in de loop der tijd. Omdat klanken voortdurend, geleidelijk uit andere klanken ontstaan, is er geen strikte grens tussen klanken (Kuhl 2004, p. 834). Meestal associeert men klanken met klinkers en medeklinkers, maar men onderscheidt in het Engels en Nederlands veel meer verschillende klanken dan verschillende letters. Zo heeft het Engels ongeveer 15 klinker-klanken, maar slechts 6 klinker-letters (Fitch 2011).

Er is een verband tussen welke klankverschillen relevant zijn in de moedertaal, en welke

klanken mensen kunnen onderscheiden, en kunnen produceren. In West-Europese talen zijn er woorden met een /l/ of /r/, en er is betekenisverschil tussen dergelijke woorden, zoals bijvoorbeeld 'election' en 'erection'. In het Japans is er niet zo'n onderscheid tussen /l/ en /r/; volwassen Japanners hebben grote moeite om dit verschil te horen, en grote moeite deze klanken goed gearticuleerd uit te spreken (Miyawaki e.a. 1975, Iverson e.a. 2005). Het is moeilijk een tweede taal te leren spreken en te begrijpen waarin andere klanken voorkomen dan in de moedertaal. Nederlanders leren moeizaam het verschil tussen de klanken van de Engelse woorden 'bed', 'bet', 'bad' en 'bat'. Er zit een belangrijk leerelement in het onderscheiden en produceren van klanken. In toontalen, zoals het Chinees, wordt de betekenis van woorden bepaald door het toonhoogteverloop van de klinkers. Voor mensen die opgegroeid zijn met een klemtoontaal, zoals in het westen, is het moeilijk dit verschil te horen en de juiste klanken uit te spreken. Kinderen leren de klanken van hun moedertaal spreken in interactie met hun moeder. Sommige talen hebben extra moeilijke klanken die kinderen toch aanleren. Xu-peuters produceren verschillende klik-klanken en Nederlandse peuters produceren de sch-klank. Als ze die klanken niet voor hun 6<sup>e</sup> jaar geleerd hebben, wordt later aanleren moeilijk.

#### **Hoe produceren baby's de eerste vóórtaalse klanken?**

Ik stel hier de hypothese voor dat er een erfelijk\* systeem in de hersenen is dat allerlei geluiden genereert. De klankvormende organen van mensen zijn erfelijk anders dan van mensapen, apen en zangvogels. Daardoor zijn ook de vóórtaalse geluiden van mensenbaby's anders. Het produceren en waarnemen van fonemen heeft een erfelijke component (Stromswold 2001). Als een baby opgroeit met sprekende mensen, vogeltjes, honden en stofzuigers, gaat zo'n baby in zijn gebrabbel nooit vogel-, honden- of stofzuigergeluiden nabootsen. Het is erfelijk\* dat kinderen juist menselijke vóórtaalse geluiden maken. Baby's produceren eerst die klanken die hun klankvormende orgaan het gemakkelijkst vorm.

#### **Hoe produceren kinderen de taaleigen klanken?**

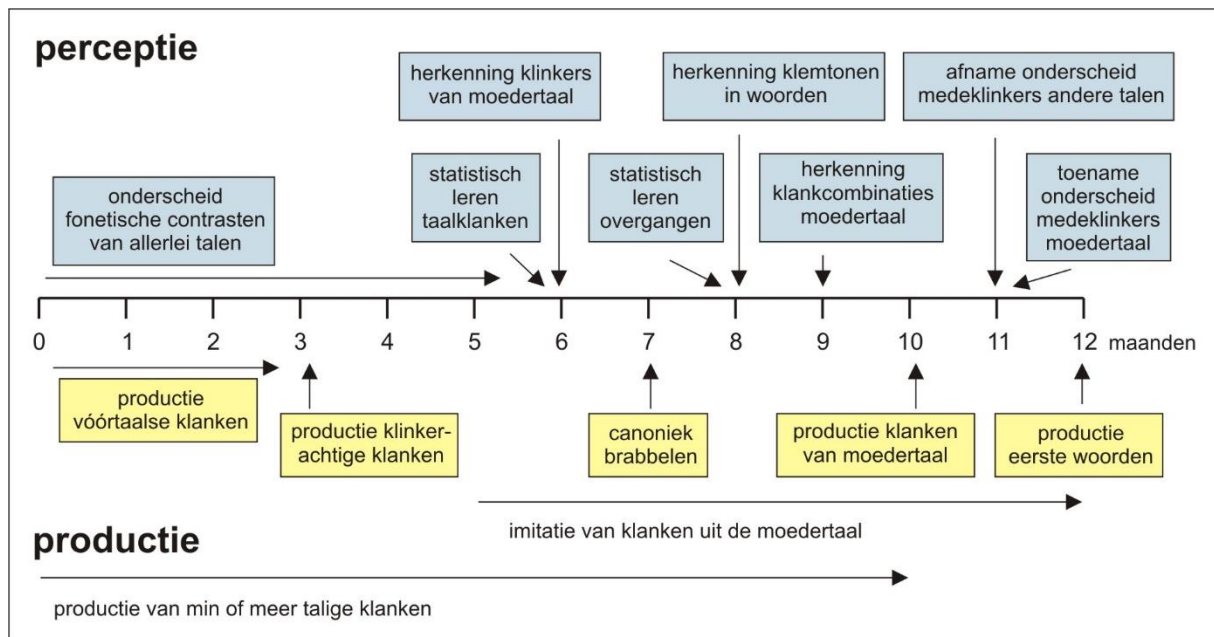
Ik stel hier de hypothese voor dat er een erfelijk\* leersysteem is in de hersenen van kinderen dat klanken van de moedertaal identificeert, die informatie vastlegt, en die klanken imiteert. De *template* voor het systeem voor klankherkenning is vaag gevuld met menselijke spraakklanken – en dus niet met andere gelui-

den, zoals van dieren of apparaten. Dit systeem identificeert fonemen die in de omgeving gesproken worden, en leert die fonemen. Andere fonemen worden niet geleerd, zodat die taalvreemde fonemen na 12 maanden nauwelijks meer geproduceerd worden. De input van dit systeem zijn vooral de klanken van de moeder en de eigen brabbelklanken van het kind. Als kinderen wel horen, maar niet kunnen brabbelen, wordt het proces vertraagd of verstoord. Dove kinderen gaan op die leeftijd in gebaren brabbelen. Gedurende de rest van het leven wordt de *template* van dit systeem verder gevuld met de neurale representaties van andere klanken uit de moedertaal, inclusief subtiele klankaspecten die met individuele klanken en met dialecten gepaard gaan. Ongewijfeld spelen hier spiegelneuronen van het kind een rol (hoofdstuk 3.3.). Ook de moeder heeft een actieve rol in deze taalverwerving van baby's en peuters: zij imiteert de klanken van de baby; hier spelen spiegelneuronen van de moeder een rol. Bovendien spreekt de moeder de baby in *motherese* toe. In *motherese* is er meer toonhoogteverschil binnen de lettergrepen, misschien komt dat omdat de oorspronkelijke talen vooral toontalen waren (zie sectie 3.2.). Ik vermoed dat het erfelijk is dat volwassenen hun spraak naar baby's en peuters aanpassen. Ik vermoed ook dat het erfelijk is dat baby's zich meer richten op *motherese* dan op *adult-directed speech* (ADS, sectie 3.3.5.), maar dit alles is niet aangetoond<sup>3</sup>.

Figuur 6 toont de ontwikkeling van perceptie en productie van taal door baby's tot 12 maanden (ontleend aan Kuhl 2004).

Het systeem dat taaleigen klanken vastlegt, heeft een relatieve sensitieve periode: klanken die men voor het 5<sup>e</sup> jaar geleerd heeft, kan men accentloos produceren, maar daarna wordt het steeds lastiger om de moeilijkste klanken van een andere taal uit te spreken zonder buitenlands accent. Boven een leeftijd van 7 jaar hebben immigranten grote moeite om nieuwe klanken aan te leren (vergelijk figuur 14). Alleen begaafde imitators kunnen de moeilijkste klanken van een andere taal correct imiteren. Overigens komt het ook bij volwassenen voor dat ze klanken en andere taalaspecten van andere 'belangrijke' personen onbewust imiteren (hoofdstuk 3.3., Giles 1979).

<sup>3</sup> Juist voor dit soort situaties heb ik het woord erfelijk\* (met een sterretje) voorgesteld (hoofdstuk 3.1.).



Figuur 6. Schematisch overzicht van de gemiddelde perceptie en productie van de eerste taal door baby's tot 12 maanden (ontleend aan Kuhl 2004).

### 3.3.2. Woorden

#### De gemakkelijkste klanken en betekenis

Baby's beginnen met canoniek brabbelen, en baby's en peuters gaan geleidelijk beter articuleren. Langzamerhand gaan ze klanken produceren die min of meer op woorden lijken. In allerlei talen koppelt men een betekenis aan de eerste klanken die kinderen uitspreken, dus aan combinaties zoals 'tata', 'papa', 'baba', 'mama' en 'nana'. De eerste gearticuleerde klanken van baby's krijgen in veel talen de status van relevante woorden, die verwijzen naar nauwe verwanten of voedsel. 'Mama' is vaak het woord voor moeder hetzij in de officiële taal, of in het *motherese* zoals in het Spaans en Arabisch (Ferguson 1964). Het woord 'mama' is *motherese* voor voedsel in het Gilyak. Het *motherese* voor vader is 'baba' in het Arabisch en Marathi, en 'tata' in het Spaans. Het woord 'papa' is *motherese* voor voedsel in het Spaans, en voor water in het Marathi en Comanche.

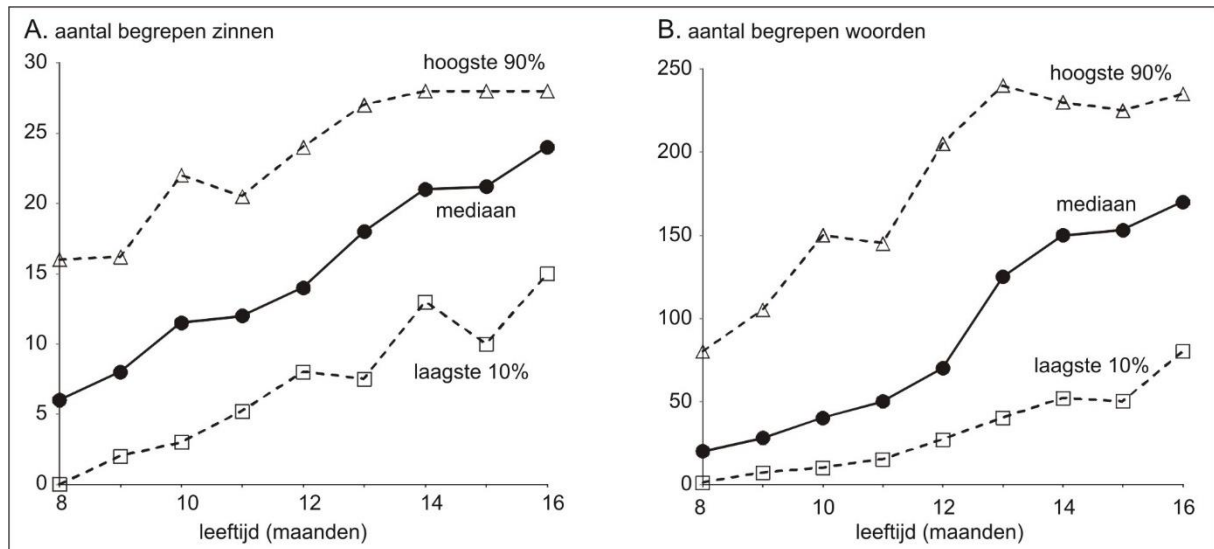
#### Taalbegrip eerder dan taalproductie

Taalbegrip van baby's en peuters kan alleen uit gedrag worden afgeleid. Om dat taalbegrip te onderzoeken, heeft men drie opties: het gedrag van het kind observeren tijdens gesproken taal, het kind vragen te reageren op gesproken woorden, of het oordeel van de ouders. Helaas zijn baby's en peuters geen ideale proefpersonen voor taal. Men vermoedde ook dat het oordeel van ouders nogal onbe-

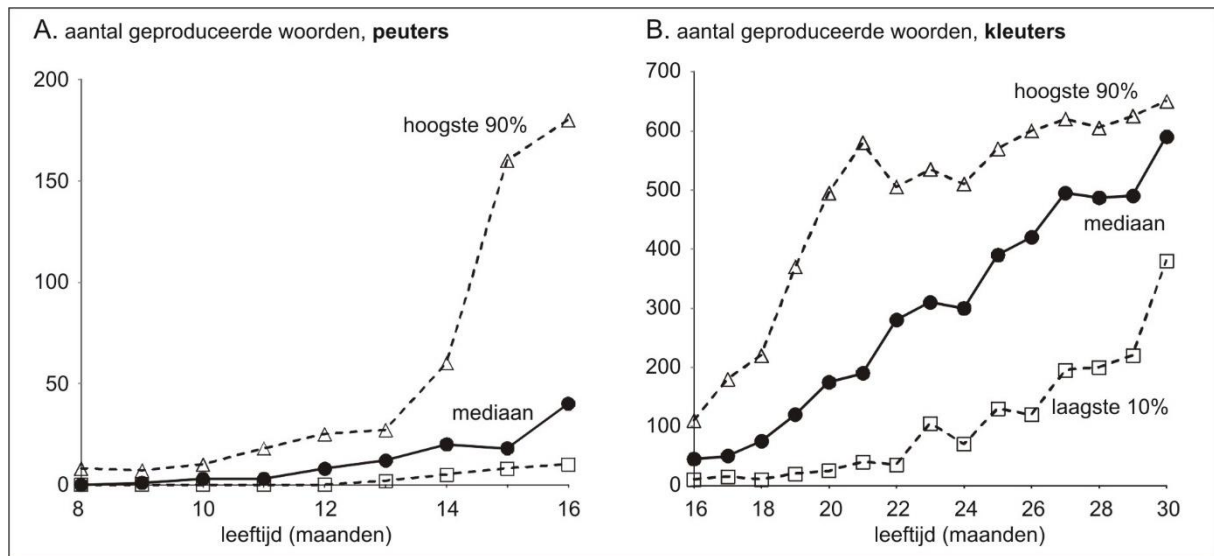
trouwbaar zou zijn, maar het oordeel van ouders over het taalbegrip van baby's en peuters correleert met taalproductie, dus het oordeel van de ouders is zo slecht nog niet (Fenson e.a. 1994). Baby's van 6 maanden oud kijken langer naar een afbeelding, als het afgebeelde voorwerp eerder benoemd was (Bergelson en Aslin 2017).

Fenson e.a. (1994) hebben aan de ouders gevraagd of ze meenden dat hun kind items uit een lijst van 396 **woorden** begrepen. Volgens de ouders begrepen 8-maands baby's gemiddeld 20 woorden, en op later leeftijd aanzienlijk meer; er was steeds een grote spreiding (figuur 7B). Baby's begrepen 4 maal meer verschillende woorden dan ze uitspraken (figuur 8). Baby's van 6 - 9 maanden kijken langer naar een plaatje met het voorwerp X, als de moeder gevraagd had "Kun je de [X] vinden?" (Bergelson en Swingley 2012). Baby's begrijpen woorden eerder dan dat ze deze uitspreken (vergelijk de figuren 7 en 8).

Fenson e.a. (1994) hebben ook aan ouders gevraagd of hun kind korte **zinnetjes** zoals "Geef me een knuffel", "Doe je mond open" en "Stop daarmee" begrepen. Volgens de ouders begrepen 8-maands baby's, die nog geen woorden produceerden, gemiddeld 5 zinnetjes, en op later leeftijd aanzienlijk meer (figuur 7A). Baby's en peuters vertoonden eerder adequaat gedrag op uitgesproken zinnen, dan dat ze zelf de woorden van die zinnen uitspraken (Benedict 1979).



Figuur 7. Taalbegrip bij 659 peuters van 8 - 16 maanden. A. Het mediane aantal begrepen zinnen, met daarbij het laagste en het hoogste deciel. De grafiek vlakkt af, omdat maximaal 26 zinnen getoetst werden. B. Het mediane aantal begrepen woorden, met daarbij het laagste en het hoogste deciel. De grafiek vlakkt af, omdat maximaal 396 woorden getoetst werden. (gegevens van Fenson e.a. 1994).

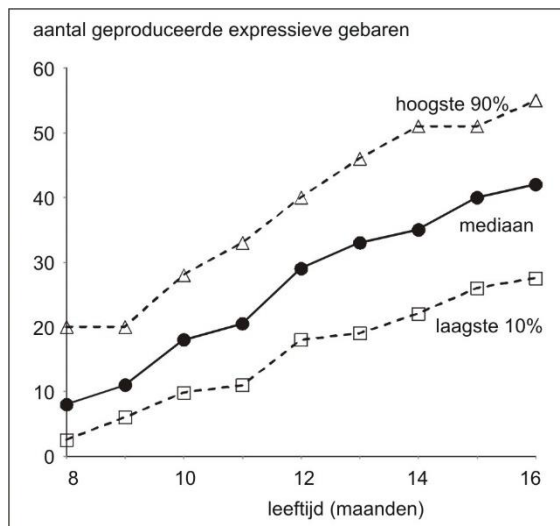


Figuur 8. Taalontwikkeling bij 659 peuters van 8 - 16 maanden en 1130 kleuters van 16 - 30 maanden. Het mediane aantal geproduceerde woorden, met daarbij het laagste en het hoogste deciel (gegevens van Fenson e.a. 1994).

### Het aantal geproduceerde woorden

In gesproken taal gaan peuters woorden als afzonderlijke eenheden ontdekken. Het is voor een kind een moeilijke taak, om afzonderlijke woorden te ontdekken, doordat er in gesproken taal geen pauzes vallen tussen woorden (behalve in *motherese*, sectie 3.3.5.), en doordat woorden afhankelijk van de context anders uitgesproken worden (Ladefoged 2001, Kuhl 2004). Geleidelijk interpreteren moeders en taalkundigen steeds meer vocalisaties van

baby's als 'woorden'. De meeste kinderen spreken hun eerste woord tussen 8 en 15 maanden (figuur 8). Het spreken van het eerste woord is een taalmijlpaal. In eerste instantie spreken peuters alleen losse woorden uit. "*Nagenoeg alle kinderen gaan door een vrij lange periode van enkele maanden dat zij slechts één los woord uiten.*" (L. Bloom 1973, p. 11). De 1-woords fase valt tussen leeftijden van 8 en 24 maanden, met grote verschillen tussen kinderen (vergelijk figuren 7 en 8).



**Figuur 9.** Ontwikkeling van communicatie bij 659 peuters van 8 - 16 maanden: het mediane aantal communicatieve gebaren, met daarbij het laagste en het hoogste deciel (gegevens van Fenson e.a. 1994).

In die periode neemt niet alleen het aantal geproduceerde woorden toe, maar ook het aantal geproduceerde expressieve gebaren (figuur 9). Er zijn grote verschillen tussen kinderen, maar tussen 15 en 24 maanden spreken de meeste kinderen wel 50 verschillende woorden (Goldfield en Reznick 1990, Fenson 1994, Bates e.a. 1995). Na 24 maanden gaan peuters gemiddeld 0,5 – 2 nieuwe woorden per dag uitspreken (Smith 1926, Goldfield en Reznick 1990, Bates e.a. 1995). Soms spreekt men van een 'woordenschatpurt' (Goldfield en Reznick 1990, Hoff 2009), maar deze 'spurt' in nieuw uitgesproken woorden gaat nog jaren door. Kinderen leren veel verschillende woorden 'vanzelf'. Als men 2000 verschillende woorden kent, begrijpt men daarmee 96% van de alledaagse gesproken woorden, en 80% van de geschreven woorden. Rond de leeftijd van 6 jaar begrijpen kinderen gemiddeld 14.000 al dan niet samengestelde woorden, of 8.000 enkelvoudige woorden (Miller 1977, Carey 1978). Tot 6 jaar leren kinderen 'vanzelf' iedere dag gemiddeld de betekenis van 5 nieuwe enkelvoudige woorden. Op de basisschool leren kinderen de betekenis van gemiddeld 3.000 nieuwe woorden per jaar, dus 8 nieuwe woorden per dag, maar er is een groot verschil tussen kinderen (White e.a. 1990).

#### Woorden: grammaticale categorieën

Lange tijd meende men dat de woordenschat van peuters aanvankelijk vooral uit zelfstandige naamwoorden bestond (McCarthy 1946). Maar om te beginnen kunnen de eerste klan-

ken van jonge kinderen niet als woorden geclassificeerd worden: de allereerste woorden zijn nogal ongrijpbaar (L. Bloom 1973, Kamhi 1986). Er zijn grote verschillen tussen peuters. Verder zijn de eerste woorden van peuters abstract, zoals 'there', 'up', 'more', 'down', 'no' en 'gone' (L. Bloom 1973, p. 68). Als kinderen van 1 – 2 jaar zelfstandige naamwoorden gebruikten, was dat vooral voor dingen die ter plekke aanwezig waren. Ze produceren niet vooral zelfstandige naamwoorden, maar evenzeer abstracties en kreten zoals 'oh', 'no' en 'bye' (L. Bloom 1993, L. Bloom e.a. 1993, Caselli e.a. 1995). Woorden voor substanties (zoals 'juice') waren zeldzamer. Zelfstandige naamwoorden voor abstracte begrippen kwamen niet voor, en werkwoorden waren zeer zeldzaam ('go', 'eat').

#### De betekenis van woorden

**Betekenis.** Volgens Quine (1960) was het aanleren van een eerste of tweede taal een onmogelijke taak, omdat het aantal mogelijke betekenissen van ieder nieuw woord te groot is. Ik benader dit anders. Baby's en peuters hebben voor de leeftijd van 2 jaar een aantal concepten geleerd over personen, dingen en activiteiten die ze waargenomen hebben, en die voor hen relevant waren. Vervolgens is het hun taak om bij die concepten de juiste woorden in hun moedertaal te vinden. "*Kinderen bepaalde conceptuele representaties van vaker voorkomende stimuli, en daarna leren ze welke woorden doelmatig coderen voor die concepten.*" (L. Bloom 1973, p. 113). Peuters ontdekken dat woorden naar iets verwijzen. Er zijn unieke woorden voor personen, zoals 'mama', 'papa', de eigen naam, en namen van broertjes of zusjes. Er zijn woorden voor eten en drinken, dingen (pop, auto), dieren en spelletjes (Fenson e.a. 1994). Kinderen leren of een klank verwijst naar een actie of naar een ding (Brown 1957). Peuters produceren eerst die woorden die in de situatie relevant zijn, zoals eigennamen (inclusief mama en papa), geliefd voedsel, 'more', of speelgoed. Dit heet het '*Principle of Relevance*' (L. Bloom 1993). Men neemt aan dat kinderen woordbetekenissen ontdekken, bijvoorbeeld met de strategie om eerst de meest plausibele woord/betekenis-combinaties te toetsen, en de aanname dat er één woord voor één voorwerp is (Markman 1990, L. Bloom 2000, Yu en Smith 2007). Het ontdekken van de betekenis van woorden is een intelligent proces.

**Een hypothetische 'goal'.** Kinderen gebruiken woorden niet random: ze hebben een 'goal'<sup>4</sup> met hun taaluitingen. In mentale termen: het

<sup>4</sup> Zie hoofdstuk 10.2.: 'goal' en 'purpose'.

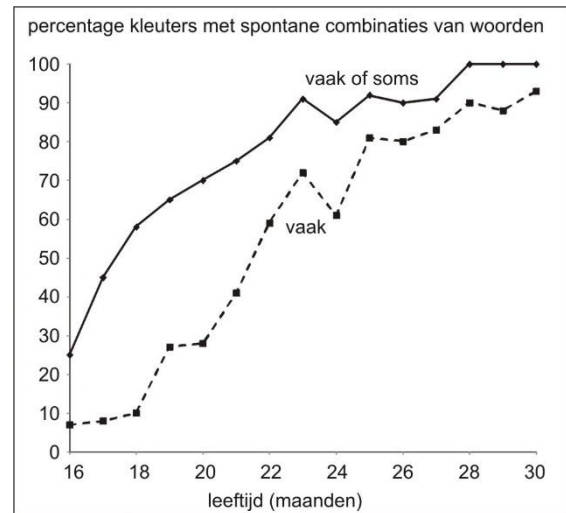
kind wil iets hebben, of het wil dat de ouders iets doen. Daarvoor gebruikt het kind aanvankelijk gebrekkige taaluitingen. Met afzonderlijke woorden kan hij complexere 'goals' uitdrukken. Als een kind 'cookie' zegt, is zijn 'goal' duidelijk. Achteraf blijkt uit het gedrag van het kind of hij zijn 'goal' behaald heeft. Soms is het 'goal' afhankelijk van de situatie, en wordt uitgedrukt door de intonatie en non-verbale ondersteuning, zoals wijzen, kijken en de gelaatsuitdrukking (Greenfield en Smith 1976, p. 160-163). In het begin begrijpen ouders vaak niet wat het kind bedoelt. Maar het is indrukwekkend dat kinderen ondanks alle frustratie over onbegrip door volwassenen blijven proberen te communiceren. Ook kinderen die niet zelf kunnen spreken, ontdekken woordbetekenissen, maar spreken helpt wel bij het ontdekken van woordbetekenissen. Het ontdekken van woordbetekenissen is een intelligent proces (hoofdstuk 3.5.).

### Woorden: overextenties

Als een kind eenmaal een woord geleerd heeft voor een bepaald concept (stimulus, ding, geluid), dan gebruikt hij vaak dat woord ook voor andere concepten uit die categorie, dat noemen we een overextentie (Clark 1973). Als peuters de woorden 'broer' of 'zusje' geleerd hebben, gebruiken ze die woorden een tijdje voor alle jongens of meisjes, en soms zelfs voor alle mannen en vrouwen (Piaget 1924, Clark 1973). Peuters maken overextenties voor ongeveer een derde van de woorden die ze verworven hebben (Rescorla 1980). Het lijkt erop dat de processen van het vormen van overextenties en het later inperken van de betekenissen normaal onderdeel zijn van het proces waarmee kinderen de betekenis van woorden ontdekken. Als peuters zelf kunnen spreken, zijn bepaalde foute interpretaties algemeen, zoals het gebruik van het woord 'hond' voor allerlei andere viervoeters. Of ze gebruiken 'mama' ook voor andere vertrouwde vrouwen. Ze wijzen naar dingen en benoemen die (Dromi 1999). Hiervoor ontvangen ze ook feedback van hun ouders (Chapman e.a. 1986).

### De 2-woords fase

Vanaf een leeftijd van ongeveer 16 maanden gaan peuters combinaties van twee woorden<sup>5</sup> vormen (figuur 10). Ook dit is een taalmijlpaal. Sommige peuters beperken zich enkele maanden tot dergelijke 2-woords combinaties, terwijl



Figuur 10. Ontwikkeling van communicatie bij 659 peuters van 8 - 16 maanden. Het percentage kleuters die soms of vaak spontaan combinaties van meer dan één woord vormden (gegevens van Fenson e.a. 1994).

andere peuters snel reeksen van meer dan 2 woorden vormen. Aanvankelijk bestudeerden onderzoekers vooral de taalontwikkeling van hun eigen kinderen in het Engels. Maar Braine (1976) gaf de resultaten van 11 kinderen in het Engels, Samoaans, Fins, Joods of Zweeds.

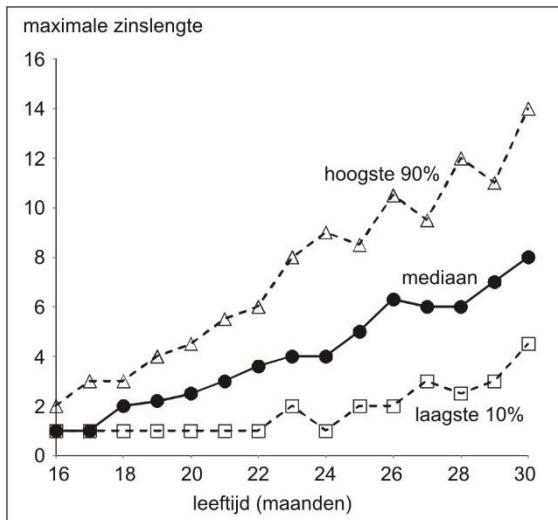
**Woordvolgorde.** Aanvankelijk was er een fase waarin beide woorden ongeordend waren; dat was de fase van tastend zoeken naar effectieve woordvolgordes (Braine 1976). Er waren grote verschillen tussen kinderen, maar kinderen met dezelfde taal vertoonden geleidelijk meer dezelfde patronen, zodat er een voorkeursvolgorde ontstond. Met de 2-woords uitingen drukt de peuter allerlei betekenissen en 'goals' uit (Hoff 2009).

**Morfosyntax.** In veel talen hangt de betekenis van woorden in een zin af van de vorm van de woorden. Er zijn bijvoorbeeld vaak meervoudsvormen, en verbuigingen van zelfstandige naamwoorden, bijvoeglijke naamwoorden en werkwoorden. In de 1-woords- en 2-woordsfase hanteren peuters alleen de basisvorm van de woorden, en zijn dus nog geen morfosyntactische veranderingen. In het Nederlands rijgt de peuter twee 'kale' woorden aan elkaar zonder de morfologische veranderingen die in de moedertaal normaal zijn (bijvoorbeeld 'warm water' en 'warm soep' – niet 'warme soep', Schaerlaekens 1977).

Met hun 2-woords uitingen benoemen peuters wat ze zien, of proberen ze een 'goal' te bereiken. Ze gebruiken daarvoor de woorden die ze dan kunnen uiten.

<sup>5</sup> De tijdelijke bovengrens is eerder 4 morfemen dan 2 woorden.





Figuur 11. Taalontwikkeling bij 1130 kleuters van 16 - 30 maanden. De mediane maximale zinslengte, met daarbij het laagste en het hoogste deciel (gegevens van Fenson e.a. 1994).

#### Invloed van een generatieve grammatica?

Op basis van zijn theorie van een generatieve grammatica meende Chomsky (1964) dat jonge kinderen over veel syntactische kennis beschikken. In de 1-woords en 2-woords fase zouden kinderen in gedachte complete zinnen vormen en elementen uit die zinnen weglaten. Daar zijn geen aanwijzingen voor. *“Kortom, kinderen die losse woordjes uiten, weten niets over zinnen, maar een heleboel over dingen,*

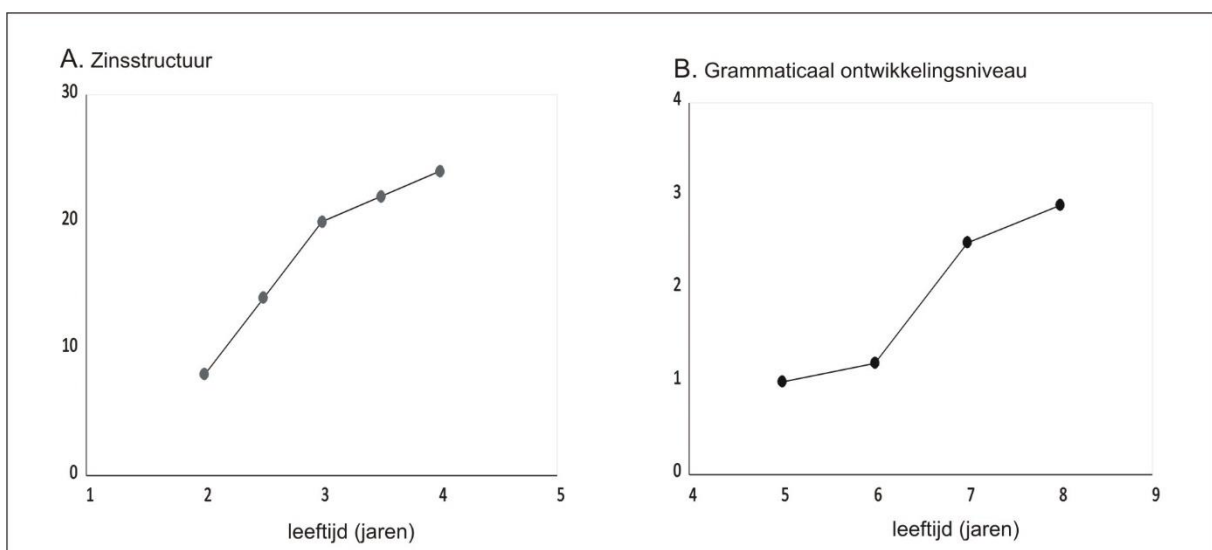
*gebeurtenissen en relaties.”* (L. Bloom 1973, p. 31.).

In het begin drukken kinderen vooral betekenissen uit zonder grammaticale regels. De kinderen hanteren simpelere, nauwere en meer concrete semantische categorieën dan de theorie van een generatieve grammatica voorspelde (Braine 1976). *“De hele wetenschappelijke literatuur heeft het vooroordeel dat jonge kinderen veel meer weten van grammaticale structuur, dan volgt uit de databestanden.”* (Braine 1976, p. 93). *“[Veel auteurs] hebben kinderen categoriëren en regels toegeschreven die veel abstracter zijn en breder van toepassing dan de kinderen volgens de gegevens hebben.”* (Braine 1976, p. 4). *“Er zijn overweldigende argumenten dat er niet op grote schaal concepten gewist worden.”* (Braine 1976, p. 78).

#### 3.3.3. Zinnen

##### Grammatica en betekenis

Na het 2-woords stadium gaan kleuters steeds langere taaluitingen ('zinnen') vormen (figuur 11). In dit opzicht is er een groot verschil tussen mensen en chimpansees. Terwijl mensenkinderen steeds langere zinnen maken, bleef de chimpansee Nim Chimsky steken bij uitingen van een paar woorden (Terrace e.a. 1979). Het is uniek voor de mens dat mensenkinderen steeds langere en complexere zinnen maken (figuur 12).



Figuur 12. Grammatica-ontwikkeling bij kinderen. A. Maat voor zinsstructuur voor 15 kinderen van 2 – 4 jaar (Index of Productive Syntax, Scarborough 1990). B. Grammaticaal ontwikkelingsniveau voor 62 kinderen van 5 – 8 jaar (DLevel, Kemper e.a. 1995).

Aanvankelijk rijgen mensenkinderen losse woorden aan elkaar, maar geleidelijk verwerken ze de grammatica van hun moedertaal. De betekenis van zinnen hangt af van:

- de woordvolgorde, wat vooral belangrijk is in het Engels, Nederlands en Chinees,
- de woordvormen (verbuigingen) die vooral belangrijk zijn in bijvoorbeeld het Latijn en Grieks,
- voorzetsels, bijwoorden en andere tussenvoegsels (zoals 'niet') bepalen de betekenis van zinnen.

Bijvoorbeeld in het Duits zijn zowel de woordvolgorde als de verbuigingen van zelfstandige naamwoorden en lidwoorden relevant voor de betekenis.

### Woordvolgorde

In veel talen bepaalt de woordvolgorde de betekenis van een zin. Als zinnen een onderwerp (S, *subject*), werkwoord (V, *verb*) en lijdend voorwerp (O, *object*) hebben, is in de meeste talen de volgorde SVO of SOV. In het Nederlands en Engels is de woordvolgorde SVO: 'man bijt hond' betekent dat de man de actie verrichtte. In de USA werden kinderen van 2,5 jaar getest: 94% interpreteerde zinnen zoals "De jongen duwde de wagen voort" correct, maar zinnen zoals "De wagen duwde de jongen voort" werd maar in 50% correct geïnterpreteerd (Chapman en Miller 1975). Bij "De wagen duwde de jongen voort" namen veel peuters aan dat toch de jongen de handeling verrichtte en niet de levenloze auto. Zij gaven dus de voorkeur aan de meest plausibele betekenis boven de grammaticale interpretatie. Volwassenen gaan er in dit voorbeeld van uit dat de auto duwt. Kinderen van 2 of 2,5 jaar gaan er vanuit dat het levende wezen de handeling verricht, ongeacht de woordvolgorde, maar kinderen van 3,5 jaar begrijpen de zin grammaticaal correct (Chapman en Kohn 1978). Bij Engels- of Nederlands-sprekende ouders produceren kinderen bij voorkeur de woordvolgorde SVO (Slobin 1970). Bij wereldtalen komt de woordvolgorde VSO minder vaak voor dan SVO of SOV (Pinker 1994). Slechts bij 1% van de talen is VOS of OVS de gebruikelijke grammaticale volgorde, terwijl OSV niet voorkomt.

### Zelfstandige naamwoorden (morfosyntaxis)

In het klassieke Grieks en Latijn bepaalt de vorm van de zelfstandige naamwoorden (naamvallen) de betekenis van de zin, en niet de volgorde van de zelfstandige naamwoorden. Zelfstandige naamwoorden kunnen een enkelvoudsvorm hebben en een meervoudsvorm. In het Engels en Nederlands is er een algemene meervoudsvorm, met daarop uitzonderingen.

In sommige talen zijn er aparte meervoudsvormen als er 2 of zelfs 3 exemplaren van dezelfde categorie zijn. In het Engels wordt het meervoud van zelfstandige naamwoorden meestal gevormd door een *-s* achter het woord te zetten. Als peuters deze regel vermoeden, gaan ze hem algemeen toepassen: ze proberen bijvoorbeeld ook de meervoudsvormen 'womans' en 'foots', totdat ze leren dat de juiste meervoudsvormen 'women' en 'feet' zijn. Kinderen vermoeden meer regelmaat en logica in meervoudsvormen, dan het Nederlands en Engels waarmaken. Peuters en kleuters gebruiken steeds meer onregelmatige woorden op de juiste manier.

### Werkwoorden:

#### *Tense – mood – aspect (TMA)*

Voor veel boodschappen is het relevant wanneer iets gebeurde, of dat het zal gebeuren (d.i. 'tense'), enige indicatie voor de waarschijnlijkheid dat het gebeurt (d.i. 'mood' of 'modality'), en of het kort of lang duurde, nog voortduurt, of herhaald gebeurt of gebeurd is (d.i. 'aspect'). *Tense*, *mood* en *aspect* worden als één begrip benoemd, omdat het grammaticale constructies van werkwoorden betreft. TMA is een meer algemeen principe dan 'werkwoordstijden'. TMA is ontdekt in creooltalen: in creooltalen wordt TMA uitgedrukt door aparte woorden die voor het werkwoord geplaatst worden (*preverbal markers*, Bickerton 1981, Veenstra 2008). Veel Indo-Europese talen maken geen strikt onderscheid tussen *mood* en *aspect*, in dat opzicht zijn Indo-Europese talen minder logisch dan creooltalen. In natuurlijke talen kan TMA uitgedrukt worden door hulpwerkwoorden of door verbuigingen van het werkwoord. In sommige talen wordt met *mood* ook uitgedrukt of de spreker het zelf waargenomen heeft, of van anderen gehoord heeft; in dergelijke talen is het lastiger om te liegen. In creooltalen zijn er ook aparte woordjes die aanduiden of een activiteit inderdaad uitgevoerd is. Peuters zoeken naar regelmaat in de verbuigingen van werkwoorden die ze horen. Het is alsof de kinderbreintjes eerst de hypothese toetsen dat alle werkwoorden zwakke werkwoorden zijn (bijv. 'ik loopte' i.p.v. 'ik liep'). Die hypothese wordt voor de meeste werkwoorden bevestigd, maar voor sommige werkwoorden verworpen: sterke werkwoorden worden als uitzondering geleerd. Het testen van regelmatige werkwoordvormen is het proces van vermoeden en toetsen van regels met *trial and error*, en het leren van uitzonderingen. Iedere taal heeft subtiliteiten om tijden en modaliteiten te verwoorden. Kinderen vermoeden aanvankelijk meer regelmaat en logica in werkwoordvervoeging, dan het Nederlands en Engels

waarmaken. Een Nederlander gebruikt zonder na te denken 'ik liep' en 'ik heb gelopen' in de gebruikelijke context, maar weinig Nederlanders kunnen verwoorden wanneer ze welke variant gebruiken, en waarom. Nederlanders hebben daarentegen grote moeite met het onderscheid in het Engels tussen 'I walked' en 'I have walked'. In talen zoals het Nederlands en het Engels komen werkwoorden voor die onregelmatig verbogen worden. Als peuters en kleuters ouder worden, gebruiken ze steeds vaker onregelmatige werkwoorden op de juiste manier – dat is: volgens de principes van hun moedertaal (figuur 13).

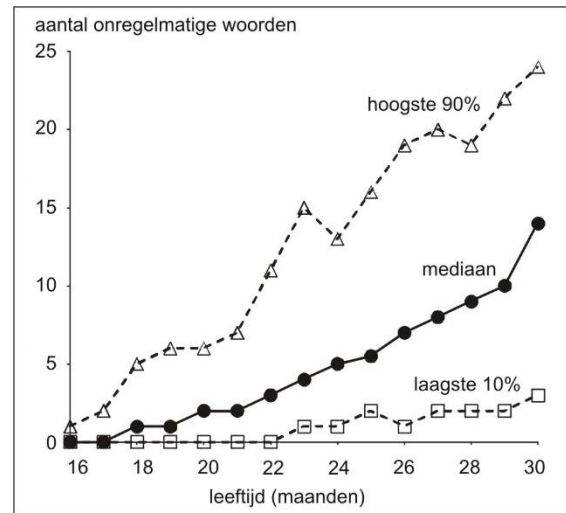
### Het voordeel van grammatica

Vergeleken met 1- of 2-woords uitingen kan men door het toepassen van grammaticale regels complexe en genuanceerde boodschappen overdragen. Men kan dingen verder specificeren door gebruik van lidwoorden e.d., zoals in het Nederlandse 'de', 'het', 'een', 'deze', 'die', 'dezelfde', enz. En ook kan men dingen specificeren door beperkende bijzinnen. Men kan specificeren wanneer iets gebeurde of zal gebeuren, hoe lang iets gebeurde. en verder kwalificaties, zoals 'dat zou moeten gebeuren' met TMA. De relaties tussen dingen of tussen gebeurtenissen kan men specificeren door bijwoorden of voorzetsels. Door gebruik te maken van verscheidene grammaticale regels kan men complexere, meer genuanceerde en preciezere boodschappen overdragen dan door reeksen losse woorden. Men kan boodschappen overdragen over afwezige dingen of over gebeurtenissen in het verleden of in de toekomst.

### Langere, complexere zinnen

Kleuters produceren niet alleen steeds langere zinnen, maar ook complexere zinnen. Met langere, complexere uitingen kunnen ze meer diverse, genuanceerde signalen uitzenden. Kleuters maken reeds in de 1- en 2-woordsfase ontkennende uitingen (L. Bloom 1970).

Kleuters maken ook (uit zichzelf) vragende zinnen. Aanvankelijk maken ze zinnen met 'who', 'what', 'where', 'how' en 'why', maar eerst met een ongrammaticale volgorde, wat dus geen imitatie van gehoorde taal is (Brown 1968). Later worden de vraagzinnen wel conform de willekeurige regels van de moedertaal. Gemiddeld uiten kinderen 'what', 'where' en 'who' vragen op een leeftijd van 26 maanden, en later, bij 28 maanden, 'how', 'why' en 'when' vragen (L. Bloom e.a. 1982). Dat laatste weerspiegelt de ontwikkeling van temporele en causale kennis. Het formuleren van vragen is een intelligente prestatie. De kleuter moet we-



Figuur 13. Taalontwikkeling bij 1130 kleuters van 16 - 30 maanden. Het mediane aantal onregelmatige zelfstandige naamwoorden en werkwoorden, met daarbij het laagste en het hoogste deciel (gegevens van Fenson e.a. 1994).

ten wat hij niet weet (wat op zich bijzonder is), en hij moet zijn vraag richten tot een persoon die wellicht het antwoord heeft.

Vanaf een leeftijd van 3,5 jaar gaan kleuters passieve zinnen vormen. Passieve zinnen zijn vooral handig als de spreker de uitvoerder van de daad niet weet, of niet wenst te specificeren (Hoff 2009, p. 239).

### Ontdekken van grammaticaregels bij normaal taalaanbod

Ik speculeer dat kinderen een erfelijk\*, intelligent ontwikkelings- en leersysteem hebben waarmee ze in hun pogingen tot communiceren de verborgen regelmaat van hun moedertaal (d.i. grammatica) verwerven. Peuters en kleuters hebben 'goals', en met *trial and error* maken ze taaluitingen totdat ze die 'goals' behaald hebben, of het opgeven: "dingen met woorden voor elkaar krijgen" (naar Dore 1975, geciteerd uit Bruner 1975, p. 284). "Men kan de overgang van prelinguïstische naar linguïstische communicatie alleen begrijpen als men uitgaat van het gebruik van spreekhandelingen als communicatie." (Bruner 1975, p. 283). Als de omgeving een volgroeiende taal presenteert, dan is het de taak van de kleuters om de regels van die taal te ontdekken - en toe te passen. Het kind gebruikt steeds langere en complexere taaluitingen om zijn 'goals' te bereiken. Als kinderen met een taaluiting hun zin gekregen hebben, wordt die truc vastgelegd in het geheugen. Brown en Bellugi (1964) noemen een proces van grammaticaverwerving de 'inductie van de latente structuur van de moe-

*dertaal*'. Dit is een complex, intelligent proces dat niet eenvoudig door standaard leertheorieën verklaard kan worden (Brown en Bellugi 1964, p. 151). Het is erfelijk\* dat kinderen dit intelligente leerproces doorlopen. De grammatica's voor de gevestigde talen zijn het product van tienduizenden jaren culturele evolutie. In die tijd zijn er speciale grammaticale varianten ontstaan met de meest bespottelijke uitzonderingen. Er zijn inmiddels grote verschillen in de grammaticaregels van talen (inclusief gebarentalen). Het is een geweldige prestatie van het brein dat kinderen die (vaak onlogische) grammatica's met veel uitzonderingen schijnbaar met het grootste gemak leren. Dat brein is dan ook 3 maal zo groot als het brein van een chimpansee.

### De betekenis van zinnen en de hersenen

Voor een experiment hoe de hersenen op zinnen reageerden, werden 8 woorden of items achtereenvolgens op een scherm gepresenteerd. Die 8 stimuli vormden tezamen hetzij:

1. begrijpelijke, grammaticaal correcte zinnen,
2. een lijst van dezelfde woorden in random volgorde,
3. een reeks nonsens woorden (zonder betekenis) in een volgorde die op een zin leek,
4. een reeks stimuli zonder woordbetekenis en zonder zinsstructuur.

Met hersenscans (fMRI) bleek dat hersendelen verschillend reageerden op echte zinnen en nonsens reeksen (Fedorenko e.a. 2010). Maar met deze methode kunnen snelle veranderingen in de tijd niet waargenomen worden; dat kan wel met het EEG (electro-encefalogram). Bij 6 patiënten met epilepsie waren 36 – 134 elektrodes in de hersenen geïmplanteerd om de bron van de epilepsie te detecteren. Die elektrodes konden ook gebruikt worden om de hersenreacties op zinnen of onzin-reeksen te bestuderen. Bij de eerste twee woorden was er geen verschil tussen echte zinnen en onzin-reeksen, maar bij de laatste 8 woorden was er een groot verschil tussen de hersenreacties op echte zinnen en onzin-reeksen (Fedorenko e.a. 2016).

### 3.3.4. Sensitieve periodes

#### Sensitieve periodes voor taalverwerving

Jonge kinderen verwerven hun moedertaal in afzonderlijke episodes die in alle talen voorkomen (Stark e.a. 1993, Kuhl 2004). Lenneberg (1967) sprak van kritieke periodes voor taalverwerving. Deze periodes koppelde hij aan hersenontwikkeling en aan de episode dat de hersenen nog zo flexibel zijn dat er nog veel kan veranderen. *“Analoog aan de vraag op welke leeftijd een kind uit de omgeving taal*

*verwerft, is de vraag op welke leeftijd mensen te oud zijn om nog spraak en taal te verwerven.”* (p. 142). In verscheidene figuren toonde Lenneberg de 'kritieke periode' voor taalverwerving tussen 2 en 12 jaar. Dat baseerde hij vooral op de volgende bevindingen.

1. Na de leeftijd van 6 jaar wordt het steeds moeilijker om de taaleigen fonemen juist uit te spreken, en na een leeftijd van 12 jaar wordt het steeds moeilijker om de taaleigen grammatica te beheersen.
2. Als kinderen jonger dan 10 jaar kort na een hersenletsel niet meer kunnen praten, is de kans groot dat de spraak herstelt, maar als ouderen dan niet meer kunnen praten, is herstel veel zeldzamer.
3. Bij taalontwikkeling bij minder begaafde jongeren is er vaak een niveau waarbij geen verdere verbetering meer optreedt; dat treedt op na een leeftijd van 12 jaar.
4. Voor een leeftijd van 10 jaar worden de eerste taal en een tweede taal gemakkelijk, automatisch verworven, maar het aanleren van een tweede taal op latere leeftijd is moeizamer, en daarvoor is expliciete training nodig.
5. Ernstige taaldeprivatie vanaf de geboorte leidt tot taalstoornissen, die na de leeftijd van 10 – 14 jaar niet meer teniet gedaan kunnen worden (zie ook: Campbell en Grievé 1982, Skuse 1988).

De taalverwerving hangt niet alleen af van de leeftijd, maar ook van de intelligentie (Hakuta e.a. 2003). Voor taalverwerving is er niet één 'kritieke periode', maar enkele sensitieve periodes, waarin aspecten van de taalverwerving simpel en automatisch verlopen. Figuur 6 geeft een schematisch beeld van de ontwikkeling in het onderscheiden van fonemen, het produceren van fonemen, het produceren van nieuwe woorden, en het produceren van nieuwe grammaticale constructies. Voor deze processen is er geen absoluut einde, maar met het vorderen van de leeftijd wordt het proces steeds minder effectief. Ook voor het verwerven van gebarentaal gelden sensitieve periodes: naarmate kinderen vroeger starten met gebarentaal, hantieren ze signalen in gebarentaal beter (Mayberry en Eichen 1991).

#### Klankverwerving

Kinderen leren de meeste klanken van de moedertaal correct uitspreken gedurende de eerste 3 jaren, maar tot 6 jaar leren kinderen ook moeilijkere klanken. Men denkt dat een deel van de neocortex gereserveerd wordt voor waarnemen en produceren van fonemen, als men in de sensitieve periode fonemen heeft gehoord en gesproken, blijven deze fonemen onderdeel van het repertoire. Het is

**Kanzi**

De onderzoekster Sue Savage-Rumbaugh probeerde een vrouwtjes bonobo van 10 jaar, Matata, een symbolentaal te leren door symbolen op een toetsenbord aan te wijzen. Ondanks veel uren intensieve training had dit geen succes. Tijdens de training had Matata een adoptief baby-bonobootje, Kanzi, bij zich. Tot ieders verrassing bleek dat Kanzi die symbolentaal wel geleerd had zonder training die op hem gericht was. Door toeval was Kanzi tijdens zijn sensitieve periode (sectie 3.3.4.) aan taal blootgesteld, en daardoor had hij 'vanzelf' die taal verworven. Daarnaast begreep Kanzi gesproken Engelse woorden en zinnen. Kanzi maakte geluidjes als hij de symbolen aanwees, maar aanvankelijk werd geen aandacht aan die geluidjes geschonken. Men vermoedde later dat Kanzi probeerde het Engelse woord voor die symbolen uit te spreken, maar dat lukte alleen in vervormde klanken met hoge toonhoogte, die mensen niet als woorden herkenden (Greenspan and Shanjer 2004). Door kwantitatieve analyse van de geluiden van Kanzi onderscheidde Savage-Rumbaugh e.a. (2001) onder andere de klanken voor 'banaan', 'druif', 'sap' en 'ja'. Kanzi had een stiefzuster, Panbanisha, die ook geleerd had te communiceren met een toetsenbord. Voor een experiment kon Panbanisha Kanzi niet zien, maar wel horen. Met het toetsenbord zei Savage-Rumbaugh tegen Kanzi dat hij yoghurt zou krijgen, en ze vroeg hem dat aan Panbanisha mee te delen. *"Kanzi vocaliseerde, en Panbanisha vocaliseerde terug en selecteerde 'yoghurt' op het toetsenbord."* (Raffaele 2006). Dus de bonobo Kanzi heeft een geluid voor yoghurt verworven, en zijn stiefzuster heeft de betekenis van dat geluid geleerd. Dit betreft een bonobo die op mensentaal reageert en die symbolen en mensachtige geluiden produceert. Helaas zijn dit nu nog anekdotes.

moeizamer om later nieuwe fonemen te verwerven<sup>6</sup>. Er zijn individuele verschillen. Sommige mensen zijn goede imitatoren; bij hen is er waarschijnlijk een extra goed systeem van spiegelneuronen (hoofdstuk 3.3.). Deze mensen kunnen op latere leeftijd relatief goed nieuwe fonemen verwerven, of klanken van anderen imiteren. Het verwerven van spraakklanken is een uniek proces: dan wordt een deel van de neocortex geclaimd voor fonemen. Als dit proces niet tijdig plaatsvindt, wordt dit deel van de neocortex kennelijk voor andere informatie gebruikt, en is het verwerven van fonemen verstoord.

**Woordverwerving**

Tussen de leeftijd van 15 – 24 maanden gaan kinderen de eerste 50 woorden spreken, waarvan ze de betekenis correct toepassen. Daarna leren ze 'vanzelf' snel heel veel woorden bij. Vermoedelijk leert men op jonge leeftijd heel gemakkelijk nieuwe symbolen en hun betekenis. Zelfs Genie (sectie 3.4.1.) kon, na een isolatie tijdens haar eerste 13 levensjaren, toch goed nieuwe woorden aanleren. Mensen van iedere leeftijd kunnen nieuwe woorden leren, maar het lijkt erop dat jonge kinderen hierin extra bekwaam zijn. Dat geldt ook voor chimpansees en bonobo's. De bonobo Kanzi heeft goed symbolentaal geleerd, doordat de onderzoekster Sue Savage-Rumbaugh hem bij toeval tijdens zijn sensitieve periode aan symbolentaal heeft blootgesteld (zie tekstkader 'Kan-

zi'). Ik denk dat mensen en mensapen op jeugdige leeftijd extra gemakkelijk betekenis koppelen aan signalen. *"Een gezond doof kind van 2 jaar of ouder gedijt wonderwel ondanks het feit dat hij totaal niet met woorden kan communiceren. Deze kinderen worden heel handig met gebaren, en zij hebben goed ontwikkelde technieken om hun verlangens, noden en zelfs opvattingen mee te delen."* (Lenneberg 1967, p. 140).

**Grammatica-verwerving**

Het systeem dat grammaticale regels vastlegt, heeft een relatieve sensitieve periode: regels die men voor het 12<sup>e</sup> jaar geleerd heeft, kan men moeiteloos toepassen, maar daarna wordt het steeds lastiger om moeilijke constructies van een andere taal toe te passen (zie figuur 14B). De gevoelige periode voor het aanleren van de grammatica duurt dus langer dan de gevoelige periode voor het leren spreken van taaleigen fonemen. Daarna kunnen mensen geschoold worden in het beter toepassen van grammaticale principes. Als men voor de leeftijd van 12 jaar geen grammatica van enige taal verworven heeft, zal men waarschijnlijk niet de grammatica van enige taal goed leren. Het verwerven van de grammaticale regels van de eerste taal is een uniek proces: dan wordt een deel van de neocortex geclaimd voor grammaticale regels. Als dit proces niet tijdig plaatsvindt, wordt dit deel van de neocortex kennelijk voor andere informatie gebruikt, en is het verwerven van grammaticale regels ernstig verstoord. Als men voor de leeftijd van 12 jaar de grammaticale regels van de moedertaal verworven heeft, kan het betreffende deel van de neocortex later waarschijnlijk gebruikt wor-

<sup>6</sup> Als volwassen mensen binnen hun taalgebied naar een gebied met een ander dialect verhuizen, leren ze wel de elementen van het dialect van hun nieuwe gebied.

den voor het aanleren van de grammatica van een tweede taal. "Concluderend, bij geboorte is de mens [...] begiftigd met grote gebieden cerebrale cortex die nog niet toegewezen zijn aan zintuiglijke of bewegingsfuncties. Veel van die nog-niet-toegewezen gebieden liggen in de temporale cortex die nog geen 'spraakcortex' is, maar die gebruikt wordt als 'interpretatiecortex', en daarmee een rol speelt in het perceptieproces. Terwijl de moeder het kind onderwijst om enkele honderden woorden te begrijpen en gebruiken, en om de betekenissen van woorden en belevingen te onderkennen, is zij het brein aan het 'programmeren'. Een deel van de niet-toegewezen cortex wordt geconditioneerd of 'geprogrammeerd' voor spraak. [...] De methode van een moeder om taal te onderwijzen kan gebruikt worden voor de tweede taal, maar dit moet zo mogelijk beginnen voor de leeftijd van 6 of 8 jaar. Als de niet-toegewezen cortex vroeg geconditioneerd wordt, wordt het individu een betere linguïst." (Penfield 1965, p. 797). Er is variatie tussen mensen in de kwaliteit van het aanleren van grammatica: hoe hoger de intelligentie, hoe beter de grammaticale vaardigheid.

### 3.3.5. Motherese

#### **Child-directed speech (CDS)**

Kinderen die veel een-op-een contact hebben met volwassenen, verwerven relatief snel en goed taal. Taalcontact met volwassenen (meestal de ouders) is belangrijk voor taalverwerving. Zolang het kind alleen maar brabbelt, spreken volwassenen in lange, complexe zinnen tot het kind. Maar zodra het kind herkenbare woorden uit, gaan de ouders 'vanzelf' in simpele zinnen praten.

**Klanken.** Als volwassenen tot baby's spreken, klinken ze anders dan wanneer ze tot volwassenen spreken (*adult-directed speech*, ADS). In het Engelse *motherese*<sup>7</sup> is er meer toonhoogteverschil binnen de lettergrepen: bij ADS varieert dit van 90 – 300 Hz, en bij *motherese* van 90 – 800 Hz (Fernald en Kuhl 1987). Men zegt dat de toonhoogte van *motherese* hoger is, maar dat klopt niet altijd. In *motherese* in het Engels, Russisch en Zweeds maakt de moeder (onbewust) de contrasten groter dan in ADS (Kuhl e.a. 1997). Dat leidt tot een hogere grondtoon van de /a/, een hogere eerste boventoon van de /i/, en een lagere eerste boventoon van de /u/. Wellicht gaan baby's daarvoor een groter onderscheid maken bij het uitspreken van deze klanken. In het *motherese* van Quiché Maya-moeders is de toonhoogte

hetzelfde of juist lager (Ratner en Pye 1984). Juist zoals peuters, laten volwassenen in *motherese* medeklinkers weg ('stuk' wordt 'tuk'; *cluster reduction*). Of men vervangt in *motherese* de 'moeilijke' medeklinkers /l/ en /r/ door /w/ (*liquid substitution*) en nooit omgekeerd, of men herhaalt lettergrepen (*reduplication*). *Motherese* is trager dan ADS, en bevat iets langere pauzes tussen woorden. Door het gebruik van *motherese* zouden baby's beter afzonderlijke woorden kunnen onderscheiden (Ratner 1984, Thiessen e.a. 2005). *Motherese* is niet voorbehouden aan moeders, maar andere volwassen vrouwen en mannen, en ook kinderen vanaf 4 jaar spreken (uit zichzelf of als imitatie) in *motherese* tot baby's (Shute en Wheldall 1999).

**Woorden.** In contact met kinderen beperken volwassenen hun woordkeus. De eerste woorden die peuters gebruiken zijn abstracties (sectie 3.3.2.). Ouders gebruiken vooral woorden voor dingen die aanwezig zijn, en waar het kind naar kijkt; of ze wijzen naar een ding en benoemen het. Ze gebruiken vooral woorden voor gezinsleden, lichaamsdelen, eten of speelgoed.

**Melodie.** *Motherese* heeft een verschillende melodie voor verschillende boodschappen:

- goedkeuring: opeenvolging van stijgende en dalende frequentie (*rise-and-fall contour*),
- gebod of verbod: een reeks afzonderlijke staccato geluiden (*sharp, staccato bursts*),
- aandacht zoeken: stijgende frequentie (*rise pattern*),
- troost/geruststelling: zacht, verbonden gemurmel (*smooth, low legato murmurs*).

Deze patronen komen in veel talen/culturen voor en zijn wellicht universeel (Pinker 1994, p. 284).

**Grammatica.** Als ouders met baby's of peuters praten, gebruiken ze korte zinnen, vaak zonder verbindingswoorden tussen de zinnetjes. Ook gebruiken de ouders – net zoals de kinderen – telegramstijl, en herhalen ze delen van de zinnen. Tegen kinderen maken volwassenen weinig grammaticale fouten (Newport e.a. 1977).

#### **De reacties van baby's op motherese**

Als baby's van 4 maanden geluiden horen in *motherese* of in ADS, richten ze zich vooral naar het *motherese*, ook van andere vrouwelijke sprekers dan de moeder (Fernald 1985). Speciaal toonhoogteverloop binnen een lettergreep (de melodie) is effectief (Fernald 1989). Baby's van 2 dagen oud kijken al vaker in de richting van *motherese* dan van ADS, al waren de verschillen klein (Cooper en Aslin 1990). Zowel mannen als vrouwen kunnen *motherese* spreken waarop baby's van 4 maanden selec-

<sup>7</sup> Ik gebruik (met Kuhl 2004) het woord *motherese* voor CDS.

tief reageren; baby's reageren iets meer op vrouwen- dan op mannenstemmen (Werker en McLeod 1989).

### **Motherese: universal, aangeboren en effectief?**

**Universal?** Ferguson (1978) presenteerde een tabel met 21 karakteristieke kenmerken van *motherese*. Hij onderzocht of deze items voorkomen in 27 verschillende talen (d.i. of deze items *universals* zijn). Het zijn geen *universals*. Bijvoorbeeld in het *motherese* van de Quiché Maya-indianen komen slechts 5 items uit de lijst van Ferguson voor, maar daarnaast 8 nieuwe elementen (Pye 1986). Ook in toontalen komen elementen van *motherese* voor (Grieser en Kuhl 1988). Dat ouders *motherese* gebruiken, is *universal*, maar de verschillen tussen *motherese* en ADS variëren per taal. **Effectief?** Taalinteracties tussen moeder en kind zijn belangrijk voor het verwerven van de moedertaal (Moerk 1983, Goldstein en Schwade 2008), maar het is nog niet expliciet onderzocht of kinderen beter taal verwerven dankzij *motherese*.

### **3.3.6. Fases van taalverwerving**

Bij mensen verloopt de taalverwerving in verscheidene, voorspelbare opeenvolgende fases. Hier onderscheid ik 13 fases (tabel 4, p. 540). De rol van erfelijkheid bij deze fases bespreek ik in sectie 4.

## **3.4. Taalverwerving bij taaldeprivatie**

### **3.4.1. Ernstige taaldeprivatie**

Er zijn twee varianten van taaldeprivatie bij horende kinderen: (1) experimenten op gezag van vorsten, en (2) ernstige verwaarlozing.

#### **Taalexperimenten met kinderen**

Vroeger, voordat er ethische toetsingscommissies waren voor experimenten met mensen, zijn er (zover bekend) 4 experimenten op gezag van vorsten uitgevoerd, waarbij kinderen zonder enige taal opgroeiden, maar verder wel 'normaal' verzorgd werden (Campbell en Grievé 1982). De volgende vorsten gaven de opdracht tot deze experimenten:

- farao Psammetichus I van Egypte (664 – 610 BCE),
- Frederik II van Hohenstaufen, koning van Sicilië (1194 - 1150, later keizer Frederik II van het Heilige Roomse Rijk),
- koning James IV van Schotland (1493 – 1513),
- Akbar de Grote, Moghul van India (1542 – 1605).

De eerste 3 experimenten waren uitgevoerd met twee kinderen, en het experiment van Akbar de Grote met 20 – 30 kinderen. De experimenten waren opgezet om te ontdekken wat de oudste (dus meest oorspronkelijke) taal was, waarbij gedacht werd aan Hebreeuws, Sanskriet, Egyptisch, Arabisch, Grieks of Latijn. De resultaten waren onduidelijk. De twee kinderen van het experiment van James IV ontwikkelden een privé-taal (zie sectie 3.4.6.): “... maar de zelf-geleerde spraak is niet te begrijpen, en we hoeven niet toe te voegen dat deze origineel moet zijn.” (Campbell en Grievé 1982, p. 51). In het experiment van Akbar groeiden de kinderen 12 jaar op zonder gesproken taal. Daarna spraken zij geen ‘begrijpelijke taal’, maar in hun huis was er wel ‘het geluid van de domme’ wat een privé-taal zou kunnen zijn. Wellicht gebruikten ze ook een vorm van gebarentaal. Algemeen concludeerde men uit deze experimenten dat kinderen die enkele jaren zonder taal opgroeien, geen gesproken taal ontwikkelen, waarbij men een eventuele privé-taal niet als taal beschouwde.

### **Verwaarloosde kinderen**

In de loop der tijden zijn door toeval kinderen ontdekt die zonder taal zijn opgegroeid (‘wolfskinderen’). Er zijn geen betrouwbare gegevens over deze kinderen voor en tijdens de verwaarlozing; daarom zijn deze gevallen moeilijk te interpreteren (Skuse 1984). We kunnen alleen concluderen dat “... een leven in donkere kasten, wolvennesten, bossen, of de tuinen van sadistische ouders niet leidt tot goede gezondheid of normale ontwikkeling.” (Lenneberg 1967, p. 142).

Het best onderzocht is nog wel Genie, een verwaarloosd en ondervoed meisje dat in 1970 op de leeftijd van 13 jaar en 7 maanden ontdekt werd, daarna beter verzorgd werd en onderzocht (Curtiss e.a. 1977). Bij de ontdekking sprak Genie niet; het was niet mogelijk vast te stellen in hoeverre ze gesproken taal begreep. Na 7 maanden sprak ze ongeveer 200 verschillende woorden, dus ongeveer 1 nieuw woord per dag, maar de uitspraak was gebrekkig. Ze reageerde goed op allerlei grammaticaal complexe zinnen, maar vormde niet zelf grammaticaal correcte zinnen (Rymer 1993, p. 160).

### **3.4.2. Kinderen met een hoorstoornis**

#### **Het brabbelen van kinderen met een hoorstoornis**

Vroeger meende men dat dove en slechthorende kinderen hetzelfde brabbelden als horende kinderen (Lenneberg 1967). Dat klopt de eerste 6 – 8 maanden; daarna gaan horende

kinderen goed-gevormde lettergrepen uitspreken (canoniek brabbelen), terwijl bij kinderen met een gehoorstoornis het canoniek brabbelen ernstig vertraagd is (figuur 5, Oller en Eilers 1988, Oller 2000). Het horen van anderen of van auditieve feedback is belangrijk om lettergrepen goed uit te spreken. Kinderen met een hoorstoornis spreken woorden op latere leeftijd dan horende kinderen (Moeller e.a. 2007).

### Gebarentaal

Doven communiceren onderling vaak in gebarentaal; in afzonderlijke landen zijn verschillende gebarentalen ontstaan. Gebarentalen zijn linguïstisch volwaardige talen (Stokoe 1978, 1980). Al voor de leeftijd van 10 maanden maken dove kinderen meer gebaren met hun handen dan horende kinderen; dit is brabbelen in gebarentaal (Petitto en Marentette 1991). De officiële gebarentalen zijn communicatieregels, die door nieuwe gebruikers verworven moeten worden. Dove kinderen gaan in gebarentaal steeds langere zinnen vormen, maar gemiddeld op een latere leeftijd dan horende kinderen. Overigens zijn veel dove kinderen tweetaalig: ze begrijpen en spreken, en gebruiken gebarentaal.

### Kinderen maken gebarentaal

In 1977 is er in Managua, de hoofdstad van Nicaragua, een dovenschool opgericht. De school groeide snel tot meer dan 400 kinderen: er ontstond een grote gemeenschap van dove kinderen. De leiders vonden dat de kinderen vooral moesten leren liplezen en Spaans spreken, om goed te kunnen functioneren in een samenleving van horende mensen. Maar op eigen initiatief ontwikkelden de kinderen onderling binnen een paar jaar een eigen gebarentaal. De kinderen die later op de school kwamen, verbeterden die gebarentaal nog, zodat de gebaren bijvoorbeeld ook verwezen naar de positie t.o.v. de gebaarder (Senghas en Coppola 2001). Dove kinderen maken dus een eigen gebarentaal; dat begint al met extra brabbelen in gebaren voordat ze 10 maanden zijn; later verbeteren ze die gebarentaal.

Een vergelijkbare situatie is beschreven over een doof kind, dat alleen ASL (*American Sign Language*) geleerd had van zijn ouders, die pas na de leeftijd van 15 jaar ASL geleerd hadden en dit gebrekkig beheersten. Het kind beheerste ASL op 7-jarige leeftijd beter dan zijn ouders (Singleton en Newport 2004). Ook hier verbeterde een kind een gebrekkig communicatiesysteem.

Iets vergelijkbaars is gevonden in het Bedoeienendorp Al-Sayyid in Sinaï, waar veel erfelijk dove mensen wonen. De dove mensen in dit dorp hebben in enkele generaties een eigen

gebarentaal gevormd, met een woordvolgorde, SOV, die afwijkt van de SVO-volgorde van het gesproken Arabisch of Hebreeuws uit de omgeving. Ze hadden geen voorbeeld voor die volgorde, maar ze zijn, gebarend en stilzwijgend, een nieuwe volgorde overeengekomen. Binnen een paar generaties hebben ze zelf een eigen grammatica gemaakt (Senghas 2005, Sandler e.a. 2005).

### 3.4.3. Niet-sprekende kinderen

Er zijn kinderen die door een aangeboren afwijking niet verstaanbaar kunnen spreken. Lenneberg (1967) beschrijft de ontwikkeling van zo'n kind met deze aandoening tot de leeftijd van 9 jaar. Dit kind heeft nooit gebrabbeld en nooit verstaanbaar gesproken. Toch begreep hij gesproken taal normaal en heeft hij leren lezen. "... *de speciale vaardigheid die we taalkennis noemen is niet hetzelfde als spreken.*" (Lenneberg 1967, p. 308).

### 3.4.4. Taal na tracheotomie

Helpt canoniek brabbelen voor taalverwerving? Ervaringen met jonge kinderen met tracheotomie kan hierover informatie geven. Bij verstopping van de luchtpijp is de ademhaling verstoord. Dan is het soms noodzakelijk om tracheotomie toe te passen, bij jonge kinderen of volwassenen. Er wordt een gaatje in de luchtpijp gemaakt onder de stembanden, en er wordt een canule in de luchtpijp geplaatst, zodat lucht kan blijven passeren, maar niet langs de stembanden. Hierdoor is spraak onmogelijk. Als kinderen de eerste jaren van hun leven niet kunnen spreken, en daarna wel, nadat de canule verwijderd is, dan is er in eerste instantie een forse spraakachterstand. Het lijkt erop dat die spraakachterstand enigszins kan worden ingelopen, maar vaak zijn er resterende fonologische beperkingen (Ross 1982, Simon e.a. 1983, Bleile e.a. 1993, Smith e.a. 1993). Brabbelen draagt dus bij aan de verwerving van spraakklanken (Locke en Pearson 1990, Smith e.a. 1993).

### 3.4.5. Privé-talen

#### De privé-taal van tweelingen ('*twin language*')

Bij sommige tweelingen komt een bijzondere situatie voor. Zij gebruiken onderling taaluitingen die als vloeiende zinnen klinken, die ze onderling goed lijken te begrijpen, maar die voor de meeste buitenstaanders onbegrijpelijk zijn. Soms begrijpen broers of zusjes die taal wel, maar de ouders niet.



**Tweelingen en taal**

Veel tweelingen hebben taalachterstand (Day 1932). Tweelingen scoren gemiddeld lager dan eenlingen op alle aspecten van taal, terwijl ze op overige aspecten van intelligentie gemiddeld gelijk scoren. Bijvoorbeeld met 21 maanden kenden tweelingen gemiddeld minder dan 75% van de woorden van eenlingen, en scoorden ze op conversatie minder dan de helft (Tomasello e.a. 1986). Op de leeftijd van 4 jaar was de achterstand 6 maanden (Mittler 1970). Record e.a. (1970) vonden wel een achterstand bij tweelingen die tezamen opgroeien, maar niet als een lid van de tweeling snel gestorven is. Echter, als tweelingen gescheiden werden opgevoed, vertoonden beide leden gemiddeld enige achterstand (Myriantopoulos e.a. 1976). Het verschil tussen dit onderzoek en dat van Record e.a. (1970) is wellicht dat bij Record het overleden lid van de tweeling in de slechtste conditie was, en niet meer meedeed aan het onderzoek. Verschillen in geboortegewicht gaan samen met verschillen in verbaal IQ tussen twee- en eenlingen (Lytton e.a. 1987). Bij tweelingen was bij jongens de taalachterstand groter dan bij meisjes (Hay e.a. 1987).

De taalachterstand bij tweelingen is waarschijnlijk veroorzaakt door een combinatie van factoren.

1. Bij tweelingen zijn er meer complicaties bij zwangerschap en bevalling.
2. Bij 15% van de ééneiige tweelingen is er een complicatie tijdens de zwangerschap, het tweelingtransfusie syndroom (TTS, hoofdstuk 3.1.), waardoor er neurologische afwijkingen, waaronder taalstoornissen, optreden bij één of beide tweelingen. Bij tweelingen komen meer premature geboortes voor.
3. Vergeleken met eenlingen, is er bij tweelingen gemiddeld minder gerichte taalaandacht van de ouder per persoon (Tomasello e.a. 1986).
4. Sommige tweelingen ontwikkelen een privé-taal, waardoor ze minder gemotiveerd zijn om in de officiële taal te communiceren. Bij tweelingen met taalproblemen meldde de ouders in 50% dat de kinderen een privé-taal gebruikten, en in de groep zonder taalproblemen slechts 11% (Bishop en Bishop 1998). Maar tweelingen met en zonder privé-taal hadden wel dezelfde scores op een psycholinguïstische test (Mittler 1970).
5. Het is relatief zwaar voor een moeder om een tweeling te hebben.

Dit wordt een 'privé-taal' genoemd<sup>8</sup>. Hoe vaak zo'n privé-taal bij tweelingen voorkomt, hangt af van de criteria die men ervoor gebruikt, maar vaak vindt men percentages tussen 38% en 48% (Mittler 1970, Hayashi en Hayakawa 2004). Gemiddeld gebruiken ze die taal tot de leeftijd van 2,5 jaar, maar soms veel langer (Bakker 1987, Hayashi e.a. 2006). Als de tweeling veel contact met andere kinderen heeft, stoppen ze vaak met hun privé-taal. Tweelingen die wel hun privé-taal spraken, maar niet hun moedertaal, hadden later een slechtere beheersing van de moedertaal (Bishop en Bishop 1998, Thorpe e.a. 2001). De privé-talen van tweelingen hebben de volgende kenmerken (Bakker 1990):

- **Fonemen.** Er komen minder verschillende fonemen voor dan in de moedertaal, en wel vooral de 'gemakkelijke' fonemen (tabel 3). Maar ook uiten ze enkele fonemen die niet in de moedertaal voorkomen.
- **Woorden.** Veel woorden lijken afgeleid te zijn van woorden uit de moedertaal, maar dan afgekort of met foute fonemen; andere woorden zijn klanknabootsingen, zoals 'tutu' voor auo. Van andere woorden kon de oor-

sprong niet achterhaald worden, misschien waren deze uitgevonden door de tweeling.

- **Morfosyntaxis.** In de privé-taal van tweelingen komen zelden verbuigingen van woorden voor.
- **Woordvolgorde.** In privé-talen is de zinsbouw simpel en kan afwijken van de moedertaal. Er is geen eenduidige volgorde van onderwerp, werkwoord en lijdend voorwerp. Toch is de woordvolgorde in privé-talen niet random. In privé-talen staat het belangrijkste ding vaak vooraan. Aansprekingen (vocatieven) en ontkenningen komen meestal vooraan of achteraan in de zin. In deze opzichten wijken ze af van creooltalen, en hebben ze enige overeenkomst met jargon of pidgin (Bakker 2008).
- **Dubbelzinnig.** Veel uitingen in een privé-taal zijn taalkundig gezien dubbelzinnig. Misschien komt de bedoelde betekenis toch vaak goed over op het andere kind uit de tweeling, doordat de tweelingen elkaar willen begrijpen – of doordat ze niet checken of ze echt begrepen worden.

De privé-talen zijn verschillend. Men denkt nu niet meer dat privé-talen verwijzen naar de 'meest oorspronkelijke taal' (Bakker 2008). Als kinderen een privé-taal ontwikkeld hebben en hun moedertaal aanleren, zijn zij in feite een korte tijd tweetalig.

<sup>8</sup> Er zijn verscheidene woorden voor zo'n eigen taal: tweelingtaal, autonome taal, privé-taal, geheimtaal, cryptofasie, idioglossie.

### Wanneer ontstaan privé-talen?

Privé-taal komt vaker voor bij tweelingen dan bij kinderen van verschillende leeftijden. Afhankelijk van de criteria, kwam privé-taal 2 – 5 maal vaker voor bij tweelingen dan bij eenlingen met een leeftijdsverschil van minder dan 30 maanden (Thorpe e.a. 2001). In het algemeen zijn tweelingen met een privé-taal psychologisch normaal. Privé-taal komt vaker voor bij eeneiige dan twee-eiige tweelingen (48% versus 38%, Hayashi en Hayakawa 2004). Het bleek dat kinderen met een privé-taal langere tijd aan elkaar overgelaten waren, hun uitspraak niet gecorrigeerd werd, en de ouders hun taal als wartaal zonder betekenis interpreterden (Bakker 1987). Als een tweeling een ouder broertje of zusje had, kwam de privé-taal vaker voor, maar als een tweeling naar een peuterschool ging, stopte de privé-taal (Hayashi e.a. 2006).

### 3.4.6. Kinderen maken spraakregels

#### Pidgin en creooltalen

Vaak moesten volwassenen van verschillende afkomst met elkaar communiceren zonder dat ze elkaars taal begrepen. Dat was het geval bij handel tussen volken, of als slaven of werklie-den met verschillende moedertalen bijeen gebracht werden. Deze mensen communiceerden aanvankelijk met losse woorden en gebaren. Er ontstond een primitieve taal, **pidgin**, met weinig woorden en weinig regels, met grote verschillen tussen individuele sprekers. Die woorden waren ontleend aan de moedertalen van de sprekers. Pidgin heeft geen eigen regels. Er zijn geen bijzinnen en vaak ontbreekt het werkwoord in een zin. Als er kinderen in zo'n gemeenschap geboren werden, hoorden die kinderen niet alleen pidgin, maar ook de oorspronkelijke talen. *“Zij hadden duidelijk veel verschillende oorspronkelijke talen gehoord. Maar deze negeerden zij, want voor hen was het uitwerken van het pidgin gemakkelijker dan het leren van een oorspronkelijke taal, en de overdracht daarna van de eigenschappen van die taal naar de groeiende creooltaal.”* (Bickerton 1988, p. 302). Dan vormden die kinderen uit zichzelf, onderling, binnen een of enkele generaties een nieuwe taal, een **creooltaal** (Bickerton 1981, 1984, Veenstra 2008).

#### Creooltalen en de oorsprong van taal

Verscheidene vorsten hadden geprobeerd de oorsprong van taal te ontdekken door kinderen zonder taal te laten opgroeien (sectie 3.4.1.). Daar waar deze vorsten faalden, claimde Bickerton (1981, 1984) dat de basale overeenkomsten tussen creooltalen de erfelijke grond-

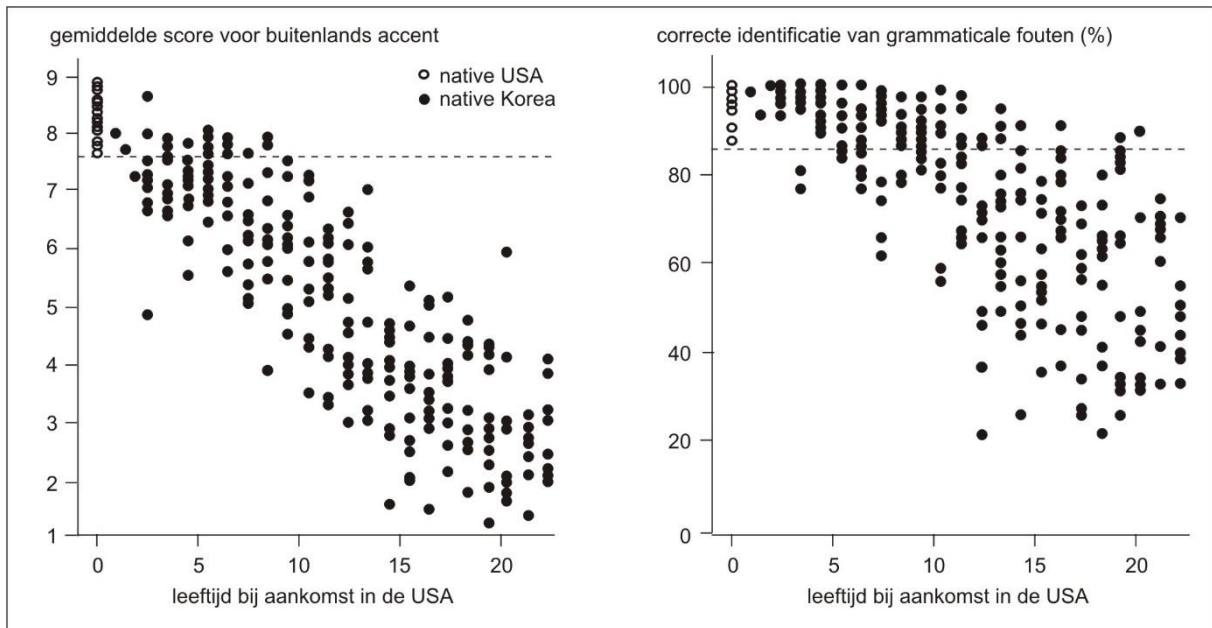
slag weerspiegelt voor de oorspronkelijke taal van de mens. Bickerton zag sterke overeenkomsten (*universals*) tussen creooltalen verspreid over de wereld, terwijl de sprekers ervan geen onderling contact hadden. Bickerton formuleerde de *Language Bioprogram Hypothesis* dat de overeenkomsten tussen creooltalen veroorzaakt zijn door een universeel, erfelijk taalprogramma. Op onderdelen is de *Language Bioprogram Hypothesis* afgezwakt, maar *“het idee van Bickerton is bewaard gebleven dat de creooltalen een speciaal venster bieden op het taalvermogen van de mens.”* (Veenstra 2008, p. 235).

### 3.5. Verwerving van een tweede taal

#### Tweetaligheid vanaf de vroege jeugd

Kinderen die vanaf de geboorte tweetalig opgroeien, gaan beide talen verrassend gemakkelijk en verrassend goed spreken. Als echter grotere groepen tweetalige kinderen kwantitatief vergeleken worden met ééntalige kinderen, worden toch enkele verschillen duidelijk (Gildersleeve-Neumann e.a. 2008, 2009, Hoff 2009). Sommige tweetalige kinderen gebruiken fonemen uit één taal in de verkeerde taal. Tweetalige kinderen hadden in beide talen gemiddeld een iets kleinere woordenschat dan ééntalige kinderen – maar het totaal aantal verschillende woorden dat ze produceerden, was groter. Ook hadden jonge tweetalige kinderen grammaticaal gemiddeld een achterstand op ééntalige kinderen, maar op de leeftijd van 10 jaar was er geen verschil meer. Kinderen waren meestal beter in één van de twee talen; één op de vier kinderen werd niet echt tweetalig. De empirisch onderbouwde conclusie is: jonge kinderen kunnen prima twee talen leren, maar de beheersing van de afzonderlijke talen is gemiddeld iets slechter dan bij ééntalige kinderen (Hoff 2009). Omdat de spreiding in taalvaardigheid tussen kinderen toch al erg groot is (Fenson e.a. 1994), is die achterstand in het dagelijks leven niet merkbaar. En iedereen is onder de indruk dat ze zo jong al twee talen spreken.

Voor het aanleren van een tweede taal, is aanleren in de vroege jeugd de gemakkelijkste methode, die bovendien het beste resultaat geeft. Op jeugdige leeftijd leert men het gemakkelijkst de juiste uitspraak, nieuwe woorden en grammaticale regels. Als kinderen vanaf de vroege jeugd tweetalig zijn opgegroeid, blijven beide talen alleen behouden als ze beide talen blijven spreken. In de praktijk is er bij tweetalige kinderen toch een 'hoofdtal'. Als bij het verouderen progressieve afasie optreedt, gaat de 'neventaal' het eerst verloren (Larner 2012).



Figuur 14. De taalvaardigheid van immigranten uit Korea in de USA, vergeleken met native speakers (gegevens van Flege e.a. 1999). A. Het buitenlands accent. B. Grammaticale vaardigheid.

### Latere verwerving van een tweede taal

Het later verwerven van een tweede taal is een ander proces dan het verwerven van de moedertaal in de vroege jeugd. Hoe goed mensen hun eerste en tweede taal spreken, kan alleen vastgesteld worden na kwantitatief onderzoek bij een groot aantal personen, omdat de variatie tussen mensen groot is. Er is een groot onderzoek gedaan bij 240 Koreanen die naar de USA migreerden en daar Engels leerden (Flege e.a. 1999). Hun uitspraak en grammaticale vaardigheden zijn kwantitatief onderzocht. De resultaten voor uitspraak en grammatica staan in figuur 14. Daaruit blijkt: (1) er is in iedere leeftijdsgroep een grote variatie; (2) als kinderen ouder dan 7 jaar in de USA kwamen, is de kans klein dat ze een goede uitspraak verwierven (d.i. even goed als de zwakste *native speaker*); (3) als kinderen jonger dan 8 jaar in Amerika kwamen, is de kans groot dat ze de grammatica redelijk beheersen (d.i. even goed als de zwakste *native speaker*), (4) als kinderen ouder dan 14 jaar in de USA kwamen, is de kans klein dat ze de grammatica redelijk gingen beheersen (Johnson en Newport 1989). Naarmate immigranten een hoger IQ hebben, leren ze een tweede taal beter; dat geldt voor alle leeftijdsgroepen (Hakuta e.a. 2003). Het aanleren van een tweede taal heeft ook gevolgen voor de moedertaal. Als Spaans-sprekende kinderen van 3 - 4 jaar uit Mexico in de USA Engels leerden, gingen ze Engelse klanken in hun Spaans taal invoegen (Gildersleeve-Neumann e.a. 2009).

### 3.6 Taal-universals?

Sommige wetenschappers waren op zoek naar '*human universals*', d.i. eigenschappen die voor alle mensen gelden (Kappeler en Silk 2010). Biologen twijfelen eraan of in de natuur überhaupt echte *universals* voorkomen. Een *universal* (d.i. eigenschap zonder variatie) is evolutionair een doodlopende straat waar geen biologische evolutie meer mogelijk is. Er zijn nagenoeg geen eigenschappen die letterlijk bij alle individuen van één soort voorkomen.

#### 3.6.1. Klanken

Het strottenhoofd en de mondholte van mensen zijn zo gevormd dat bepaalde klanken gemakkelijk gevormd worden en andere hooguit moeizaam. Sommige klanken komen in meer dan 50% van de talen voor (tabel 3), en andere slechts in één taal (Maddieson 1984). Er zijn geen klanken die in alle talen voorkomen. Wat klank betreft, zijn er dus veel voorkeursklanken, maar niet één strikte *human universal*.

#### 3.6.2. Woorden

In een poging een verband te ontdekken tussen klanken en begrippen hebben Blasi e.a. (2016) 4.298 talen verspreid over de hele wereld onderzocht. Zij vonden dat in bepaalde woorden/begrippen sommige klanken relatief vaak, en andere klanken relatie weinig voor-

komen. Meer onderzoek is nodig om te bepalen hoe relevant deze bevinding is.

### Verwantschapstermen

Er zijn suggesties dat woorden voor nauwe verwanten een gemeenschappelijke oorsprong hebben, die nog als *universal* te herkennen is, maar er zijn veel uitzonderingen.

- Woorden van de etymologische stam '(k)aka' verwijzen vaak naar een oudere man aan moederszijde (dus moeders vader, moeders broer, of de eigen oudere broer).
- Woorden van de stam 'aja' verwijzen vaak naar een oudere vrouw aan moeders zijde (dus moeder, moeders moeder, moeders zus, of eigen oudere zus).
- Woorden van de etymologische stammen '(p)apa' en '(t)ata' verwijzen vaak naar een oudere man aan vaders zijde (dus vader, vaders vader, vaders broer, en eigen oudere broer (Bengtson en Ruhlen 1994, de l'Etang en Bancel 2005).

Waarschijnlijk is dit ontleend aan de meest oorspronkelijke taal, voordat *Homo sapiens* zich over de wereld verspreidde - de proto-sapiens taal (Ruhlen 1994).

### Pijnkreten

**Erfelijke pijnkreten.** Mensen schreeuwen als ze gemarteld worden, Het lijkt erop dat er spontane, niet-aangeleerde, universele pijnkreten zijn.

**Aangeleerde pijnkreten.** Naast de spontane, niet-aangeleerde kreten voor pijn, zijn er aangeleerde woorden voor pijn. Maar daarin zijn er taalverschillen: 'au' door Nederlanders, 'aai' door Belgen, 'ouch' door Engelssprekenden, 'oi' door Israëli. Deze pijnkreten zijn niet universeel voor de mens.

### 'Huh?'

Waarschijnlijk het beste voorbeeld van een tussenwerpsel met universele betekenis en min of meer dezelfde vorm is de vraag om opheldering 'Huh?' Dit tussenwerpsel komt voor in allerlei talen verspreid over de wereld (Dingemanse e.a. 2013). Voorlopig is het een open vraag of de eerste individuen van *Homo sapiens* al 'Huh?' zeiden en dat deze interjectie nauwelijks veranderd is, of dat 'Huh?' een product van convergente culturele evolutie is, zoals Dingemanse e.a. menen. In iedere taal bestaat er ook een gearticuleerd woord voor 'Huh?': 'what' in het Engels, en 'wat' in het Nederlands.

### 3.6.3. Prosodie: ritme, klemtoon en intonatie

Of mensen een gesproken taaluiting bedoelen als inhoudelijke mededeling, vraag, goedkeuring, opdracht, verbod of troost, drukken ze uit met luidheid, toonhoogte en verloop in toonhoogte. Ook ironie en sarcasme wordt zo geuit. Dat noemt men prosodie. Het is nog niet kritisch onderzocht of prosodie een *universal* is, maar allerlei observaties lijken dat te ondersteunen. Akoestisch onderzoek aan prosodische uitingen van moeders tot baby's toonde dat het verloop gelijkaardig is het Frans, Duits, Italiaans, Engels en Amerikaans-Engels (Fernald 1992). Ook de prosodische uitingen in motherese zijn universeel (sectie 3.3.5.). Ook honden leiden de bedoeling van een taaluiting af uit de klankkleur. Menselijke toehoorders kunnen de geluiden van beermakaken voor bevelen, verzoeken, woede en angst goed onderscheiden (Leinonen e.a. 2003). Het verband tussen prosodie en bedoeling is vermoedelijk een *universal*, en misschien is het wel universeel voor mensen en apen.

### 3.6.4. Grammaticale universals

Over grammaticale universals zijn er enkele theorieën:

1. de *language universals* van Greenberg (1963),
2. de *language universals* van Hockett (1968),
3. de *generative grammar* hypothese van de vroege Chomsky (1975);
4. de *language bioprogram* hypothese van Bickerton (1981);
5. de *'merge'/'recursion'* hypothese van de latere Chomsky (1995, Hauser e.a. 2002)

### Greenberg: *language universals*

Bij een vergelijkend onderzoek aan 30 talen verspreid over de wereld vond Greenberg (1963) 45 grammaticale *universals*. Daarbij onderscheidde hij absolute en statistische '*universals*', en onvoorwaardelijke en voorwaardelijke '*universals*'. Linguïsten en taalpsychologen waren vooral op zoek naar onvoorwaardelijke, absolute *universals* (Evans en Livinson 2009). Maar: "Als we aannemen dat het belangrijk was om generalisaties te ontdekken die werkelijk voor alle talen gelden, dan wordt het aantal generalisaties erg klein, en hun inhoud nogal banaal. Voorbeelden zouden zijn dat alle talen zelfstandige naamwoorden en werkwoorden hebben (al zijn er linguïsten die zelfs daaraan twifelen), of dat alle talen geluidssystemen hebben en het onderscheid tussen fonetische klinkers en medeklinkers." (Greenberg 1986, p. 14).

**Duality of patterning**

Volgens Hockett (1960) hebben alle mensentalen gemeen:

- de kleinste klankelementen, fonemen (die op zichzelf geen betekenis hebben) worden gecombineerd tot woorden (morfemen), die wel betekenis hebben;
- morfemen of woorden worden gecombineerd tot grotere eenheden met betekenis (zinnen).

Dat noemt Hockett '*duality of patterning*'. Volgens hem is dit uniek voor mensentaal. Maar Robinson (1984) claimt expliciet dat *duality of patterning* ook voorkomt bij de vocalisaties van springaapjes (of titi's). En ook bij andere complexe vocalisaties van dieren is er *duality of patterning* (zie sectie 2.6.4.).

**Hockett: language universals**

"*We willen geen taal-universals uitvinden, maar ontdekken.*" (Hockett 1968, p.1). Hockett verwoordde algemene principes over mensentaal, zoals: mensentaal gebeurt met geluiden, ieder mens is zowel zender en ontvanger van taal, alle volken hebben een taal, alleen mensen hebben een taal, alle mensentalen hebben woorden voor 'ik' en 'jij', alle mensentalen hebben eigennamen, enz.

**Bickerton:****de Language Bioprogram Hypothesis**

Als kinderen opgroeien in een gemeenschap met een pidgin-taal, dan vormden die kinderen uit zichzelf, onderling, een nieuwe, verbeterde taal, een creooltaal (Bickerton 1981, 1984, Veenstra 2008). Over de hele wereld zijn er veel verschillende creooltalen gevormd.

Bickerton (1981, 1984) zag overeenkomsten (*universals*) tussen creooltalen verspreid over de wereld, terwijl de sprekers ervan geen onderling contact gehad hadden. Bickerton formuleerde de *Language Bioprogram Hypothesis*, dat de overeenkomsten tussen creooltalen veroorzaakt zijn door een universeel, erfelijk taalprogramma. De volgende grammaticale uitgangspunten zouden universeel en erfelijk zijn (Muysken 1980, Bickerton 1981, 1984, Veenstra 2008, Bakker 2008).

- De woordvolgorde: in nagenoeg alle creooltalen is SVO (hond bijt man) de basale woordvolgorde, ook als de moedertalen van de sprekers een andere woordvolgorde hanteerden.
- Het '*determiner system*'. Er is een grammaticaal principe om dingen (zelfstandige naamwoorden) te onderscheiden van andere dingen uit dezelfde categorie. In het Nederlands gebeurt dat met lidwoorden en aanwijzende en bezittelijke voornaamwoorden (de man, een man, die man, deze man, jouw man).
- *Tense-mood-aspect* wordt in creooltalen uitgedrukt door woorden (*preverbal particles*) voor het werkwoord, steeds in de volgorde *tense, mood* en *aspect*. Dit geldt voor alle creooltalen; het principe TMA

werd ontdekt in creooltalen (Taylor 1960, Muysken 1980).

- *Sentence complementation*: het benoemen van het '*goal*' van een actie, inclusief varianten die specificeren of het '*goal*' al dan niet bereikt is (*'for-complementation'*).
- Geen *morfosyntax*. In creooltalen is er weinig verbuiging van werkwoorden, zelfstandige naamwoorden en bijvoeglijke naamwoorden waarmee hun grammaticale positie (= betekenis) wordt aangeduid.

De overeenkomsten tussen creooltalen zijn niet zo sterk als Bickerton claimde, maar de *language bioprogram* hypothese geeft een overzicht van grammaticale voorkeuren van mensen.

**De vroege Chomsky: een generatieve grammatica**

Het viel Chomsky op dat jonge kinderen automatisch en schijnbaar moeiteloos iedere moedertaal leren waaraan ze zijn blootgesteld.

Chomsky (1975) postuleerde dat mensen een erfelijke ('*innate*') generatieve grammatica (*generative grammar*) hebben, een 'taalverwervings-apparaat' (*language acquisition device*, LAD). Dit heeft geleid tot een explosie van onderzoek naar grammaticale overeenkomsten tussen talen. Pinker en Bloom (1990) hebben dergelijke grammaticale *universals* gespecificeerd. Maar er zijn nauwelijks voorbeelden van absolute, onvoorwaardelijke grammaticale *universals* (Evans en Levinson 2009).

Tomasello zag overeenkomsten tussen talen, maar volgens hem waren deze niet het gevolg van een erfelijke generatieve grammatica, maar van algemene aspecten van het menselijk verstand, sociale interacties en informatieverwerking. Tomasello (2009, p. 471) merkt op: "*... de taal-universals zijn afgeleid van het feit dat mensen overal:*

1. een niet-talig concept hebben van de uitvoerder van een handeling, degene die een handeling ondergaat, bezitters, plaatsen enz.
2. de intenties van anderen lezen, inclusief de intenties tot communicatie;
3. de aandacht van anderen volgen, richten en delen;

### Chomsky versus Skinner

**Burrhus Skinner** (1904 - 1990) was een Amerikaans psycholoog. Met Pavlov en Watson was hij een van de voormannen van het behaviorisme. Hij noemde zichzelf een radicaal behaviorist, dat wil zeggen een onderzoeker die zich beperkt tot direct waarneembare dingen in de omgeving, en direct waarneembaar gedrag. Hij was materialist. In zijn wetenschappelijk denken zijn mentale processen geen oorzaken van gedrag. Hij erkent mentale processen, maar in zijn denken zijn dit slechts bijproducten van hersenprocessen. Sinds 1930 heeft hij veel experimenten uitgevoerd met operant conditioneren van laboratoriumdieren. Hierin stond het begrip reinforcement centraal. Skinner meende dat iedere gedragsverandering bij dier en mens het gevolg was van reinforcement. Hij was overtuigd van een directe continuïteit tussen mensen en de andere dieren. Hoewel hij zelf vooral met dieren experiment heeft uitgevoerd, heeft hij twee boeken gepubliceerd over het gedrag van de mens: (1) algemeen: *Science and Human Behavior* (1953) en (2) over communicatie: *Verbal Behavior* (1957), dat ondanks de titel breder over communicatie gaat, inclusief non-verbale communicatie. In het laatste boek analyseert hij veel verschillende taaluitingen, en hij formuleert de theorie dat deze door reinforcement tot stand gekomen zijn.

**Noam Chomsky** (geboren 1928) is een toonaangevend theoretisch linguïst, die enkele theorieën gepubliceerd heeft over hoe mensen taal verwerven. Daarvoor postuleerde Chomsky erfelijke verbindingen in de hersenen, die hij de 'universele grammatica' noemde. Chomsky (1959) heeft een artikel geschreven dat hij een boek-bespreking van '*Verbal behavior*' noemde. Deze boekbespreking wordt beschouwd als het begin van de cognitieve psychologie. Chomsky (1959) plaatste een frontale aanval op het boek van Skinner en op het behaviorisme en het empirisme. Chomsky valt vooral het empirisme aan. Maar wat is er mis met het empirisme? Het empirisme heeft het enorme nadeel dat in principe empirisch aangetoond kan worden dat je dierbare hypothesen en theorieën onjuist zijn... Volgens mij zijn veel uitspraken van Chomsky niet toetsbaar; hij formuleert veel magische zinnen (hoofdstuk 7.3.).

Chomsky verzette zich vooral tegen het determinisme en tegen het empirisme. Overigens wordt het uitwisselen van gedachten met Chomsky bemoeilijkt door zijn agressieve communicatiestijl en zijn magische zinnen.

	Burrhus Skinner	Noam Chomsky
Opleiding	Psycholoog	Taalkundige
Gedrag of mentaal	Alleen gedrag	Gedrag en mentaal
Filosofische stroming	Empirisme Determinisme/materialisme	Rationalisme/nativisme
Psychologische stroming	Behaviorisme	Cognitieve psychologie
Politiek	Humanist	Anarchist

4. *dingen van anderen leren door imitatie, categorisatie en analogie gebruiken, en hiërarchisch gestructureerde patronen van taalgebruik ontdekken met statistisch leren;*
5. *vocale informatie op speciale manieren verwerken.*

Maar ... dit alles doen chimpansees ook – tenminste als je in punt 4 taalgebruik vervangt door signaalgebruik. Nadat Chomsky (1995) het minimalistische programma had voorgesteld en het '*recursion only*' principe, is de aandacht voor de generatieve grammatica *generative grammar* afgenomen.

### De late Chomsky: '*merge*' en '*recursion only*'

Omdat er nauwelijks echte grammaticale *universals* gevonden werden, heeft Chomsky (1995) het minimalistische programma ontwik-

keld, waarin '**samenvoegen**' '**merge**' centraal stond. In 2002 heeft Chomsky met Marc Hauser en Tecumseh Fitch een artikel over het taalvermogen ('*faculty of language*') gepubliceerd (Hauser e.a. 2002). Er zijn elementen van taalvaardigheid die ook bij dieren voorkomen, maar volgens hen is uitsluitend '**recursie**' uniek en essentieel voor mensentaal. '*Merge*' en '*recursion*' houden in dat men aan iedere bestaande zin toch weer elementen kan toevoegen, en dat geldt ook voor die zin met toevoegingen tot in principe een oneindig lange zin (Chomsky 1964, p. 17, 2000, p. 3, 6 en p. 73). Er is nog discussie of recursie inderdaad in alle talen voorkomt (Evans en Levinson 2009, Tomasello 2009).

### 3.7. Taalverwerving: rijping, leren, imitatie en intelligentie

Er is een langdurig en verhit debat tussen linguïsten en taalpsychologen over hoe kinderen taal verwerven. Is dit vooral leren, zoals Skinner (1957) beweerde, of moeten we een speciaal taalverwervings-orgaan postuleren, zoals Chomsky en Pinker meenden.

#### Taalverwerving in verschillende culturen

De fases van taalverwerving die in het westen gevonden zijn, komen ook in andere culturen voor; dat proces is universeel. In allerlei culturen produceren baby's dezelfde vóórtaalse klanken: dit zijn de klanken die het klankvormend systeem van de mens het gemakkelijkst produceert. Er zijn grote verschillen tussen individuele kinderen in het tempo van taalverwerving (Fenson 1994). Maar het gemiddelde verloop is in allerlei culturen ongeveer hetzelfde. Bij navraag bleek dat de mijlpalen bereikt werden zoals in het westen: rond de tijd dat kinderen begonnen te lopen, begonnen ze ook de eerste woorden te spreken. Rond de tijd dat een kind van een stoel kon springen, op zijn tenen kon lopen en naar achteren kon lopen, kon hij ook vloeiend communiceren (Lenneberg 1967, p. 138). Ook waren de taalmijlpalen (begin brabbelen, eerste woord, eerste 2 woordzin, e.d.) hetzelfde voor gesproken taal en gebarentaal.

Voor het verwerven van praten is contact met sprekende mensen belangrijk. Door alleen naar televisie te kijken, verwerven kinderen geen taal. Zonder expliciet empirisch onderzoek gelooft men in het westen graag dat veel voorbeelden, aanmoedigingen en correcties door de moeder belangrijk is voor de taalontwikkeling van baby's en peuters (Moerk 1983, 1990). Maar bij de Kabuli (Papoea's) en de Samoanen is er minder taalcontact, terwijl de taalontwikkeling toch ongeveer hetzelfde verloopt (Ochs en Schieffelin 1995).

#### Grammaticaregels

##### bij onvoldoende taalaanbod

Bij theorieën over het verwerven van grammatica gaat men uit van kinderen in een talige omgeving. Maar dat is niet goed genoeg. We zoeken een theorie over het verwerven van grammatica die ook zonder taalvoorbeeld werkt, want hoe is anders grammatica in de evolutie ontstaan? Communicatie is het uitgangspunt. Voor mensen en dieren is het belangrijk om evolutionair relevante 'goals' te bereiken, en communicatie is daartoe een van de middelen. Kinderen communiceren tegen de verdrukking in, ook bij weinig taalaanbod.

- Als baby's en peuters veel onderling contact hebben, en minder met sprekers van de moedertaal, is er kans dat zij onderling een privé-taal maken, met elementen uit de moedertaal.
- Voor dove kleuters is de gesproken moedertaal niet toegankelijk. Een groep dove kleuters ontwikkelt uit zichzelf een originele gebarentaal.
- Als er een primitief, ontoereikend communicatiesysteem is, zoals pidgin, dan gaan de kleuters samen betere regels maken tot een creooltaal.

In onderlinge communicatie komen peuters snel, automatisch, zonder taal overeen hoe ze hun symbolen – in woord of gebaar – hanteren tot effectieve zinnen, conform hun vermeende 'goal'. Dit is een intelligent proces. Wanneer een spreker waarneemt dat iemand op zijn signaal reageert conform het 'goal' van de spreker, is dat voor de spreker een positieve reinforcer om dit signaal in deze situatie te gebruiken.

Bij het maken van regels hebben ze enkele voorkeuren: zoals voor OSV of OVS, om woordjes voor het werkwoord te plaatsen waarmee ze TMA uitdrukken, en om de woorden (voorlopig) onveranderd te laten. Dit zijn zwakke erfelijke\* voorkeuren bij het ontstaan van taal. Het verbeteren van regels, en het onderling maken van regels zijn intelligente processen. De essentie van de vroege grammaticale verwerving is dat jonge kinderen steeds een 'goal' door communicatie willen realiseren, en dat ze daarvoor alles proberen en uitvinden, wat maar nodig is om betekenis over te dragen. Ze testen of hun taaluitingen werken. Kinderen ontdekken niet alleen de regelmaat in de gesproken of gebarentaal van hun omgeving, maar – indien nodig of gewenst om betekenis over te dragen en hun 'goal' te bereiken – **maken** ze gewoon een nieuwe taal: privé-talen, nieuwe gebarentalen of creooltalen. En op latere leeftijd veranderen ze de bestaande taalregels tot alles wat maar effect heeft om extra nadruk te geven of aandacht te trekken: nieuwe woorden, nieuwe intonatie, ingewikkelde, lange zinsconstructies, of juist korte zinnen, of zelfs 'magische zinnen' (hoofdstuk 7.3.).

De grammatica's van de huidige talen zijn zulke complexe producten van honderden generaties culturele evolutie dat de oorsprong ervan onherkenbaar veranderd is. Betekenis overdragen om een 'goal' te bereiken is primair. Grammatica is er alleen maar om dat 'goal' beter te behalen.

Tabel 4. Overzicht van de taalverwerving bij mensen, en in hoeverre bij de afzonderlijke fase ontwikkeling, leren, imitatie of intelligentie een rol speelde.

	leeftijd	proces	type systeem
1	0 - 4 maanden	Productie van allerlei niet-gearticuleerde klanken die niet in fonetische symbolen kunnen worden beschreven.	ontwikkelingssysteem
2	3 - 4 maanden	Productie van vóórtaalse geluiden	ontwikkelingssysteem
3	3 - 8 maanden	Productie van klinkerachtige geluiden.	ontwikkelingssysteem
4	Vanaf 6 maanden	Waarnemen van taaleigen klanken, en vastleggen van die klanken in het geheugen.	leersysteem
5	6 - 12 maanden	Productie van gearticuleerde klanken (canoniek brabbelen), wat in eerste instantie vooral afhangt van hun klankvormende organen.	leer- en imitatiesysteem
6	8 - 12 maanden	Onderkenning van de taaleigen klanken.	leersysteem
7	Vanaf 10 maanden	Productie van de taaleigen klanken; soms reeksen klanken in de juiste zinsmelodie van hun moedertaal zonder echte woorden.	leer- en imitatiesysteem.
8	Vanaf 10 maanden	Correcte reactie op taaleigen woorden.	leersysteem
9	Vanaf 12 maanden	Vanaf een leeftijd van 12 maanden produceren baby's losse taaleigen woorden in de juiste context.	intelligent systeem
10	18-26 maanden	Productie van 2-woords combinaties	intelligent systeem
11	Vanaf 18 maanden	Productie van reeksen taaleigen woorden in de juiste context.	intelligent systeem
12	Vanaf 2 jaar	Opgegroeid in volgroeide talige omgeving: productie van lange reeksen van woorden volgens de grammatica van hun omgeving.	intelligent systeem
13	Vanaf 2 jaar	Opgegroeid in een gebrekkige talige omgeving: vorming van eigen grammaticale regels in onderlinge communicatie.	intelligent systeem

### Hypothetische gespecialiseerde hersensystemen

Hier heb ik een overzicht gegeven van de fases waarin kinderen mensentaal verwerven. Bij iedere fase postuleer ik een hypothetisch erfelijk\* gespecialiseerd systeem, dat die fase tot stand brengt. Dat zijn ontwikkelings-, imitatie-, leer- en intelligente systemen (tabel 4). Dit zijn speciale systemen waarmee kinderen de klanken van hun moedertaal verwerven, de woorden van hun moedertaal en hun betekenis, het gebruik van werkwoorden, en de betekenis van zinnen in hun moedertaal gekoppeld aan woordvolgorde en morfosyntaxis. Er is dan een erfelijk\*, intelligent ontwikkelingssysteem waardoor peuters steeds langere zinnen van verschillende woorden maken, ook dove kinderen doen dat in woord en gebaar. Al deze taalverwervingssystemen hebben hun eigen sensitieve periode (figuur 15). Dit is een verregaand hypothetisch voorstel voor taalverwerving.

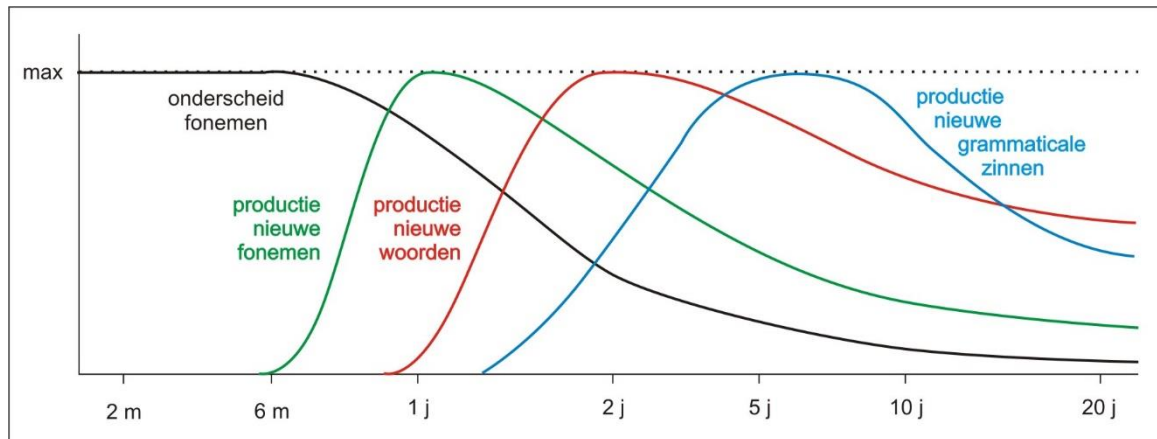
In het algemeen is er geen evidentie voor aangeboren concrete kennis (hoofdstuk 10.4.). Wel is er veel evidentie voor erfelijke\* ontwikkelings-, imitatie-, leer- en intelligente sys-

temen, niet alleen voor taal, maar bijvoorbeeld ook voor het herkennen van verwanten en soortgenoten, voor het onderkennen van goed voedsel en gevaarlijke dieren (hoofdstuk 3.2.). Het is evolutionair voordelig dat dit flexibele systemen zijn, en niet systemen gevuld met concrete inhoud (zoals *a priori* kennis), want allerlei relevante stimuli veranderen in de miljoenen jaren. Daarnaast zijn er ontwikkelingsystemen die relatief onafhankelijk zijn van leerinhouden (hoofdstuk 3.3.), en zijn er verschillende intelligenties bij mensen en dieren (hoofdstuk 3.5.).

### 4. Taalvaardigheid en erfelijkheid

De taalverwervingssystemen zijn ongetwijfeld grotendeels erfelijk, want (1) ze komen algemeen voor bij mensen, (2) voor deze processen is er geen andere verklaring dan erfelijkheid, (3) er zijn sensitieve periodes voor de afzonderlijke aspecten, (4) de heritabiliteit van bepaalde aspecten is gemeten, en (5) er zijn erfelijke taalstoornissen waarbij vooral bepaalde aspecten aangetast zijn (dit hoofdstuk).





Figuur 15. Sensitieve periodes voor het onderscheiden van fonemen, de productie van nieuwe fonemen, de productie van nieuwe woorden en nieuwe grammaticale constructies (gebaseerd op gegevens van Kuhl 2004).

Het verwerven van taal is evident afhankelijk van erfelijkheid en omgeving.

- Nagenoeg alle mensen verwerven taal, terwijl geen enkel dier in dezelfde omgeving een vergelijkbaar communicatiesysteem verwerft - het is dus evident erfelijk dat mensen taal verwerven.
- Nagenoeg alle mensen verwerven de taal van hun talige omgeving - het is dus evident afhankelijk van de omgeving welke taal mensen verwerven.

In dit boek probeer ik de invloeden van erfelijkheid, omgeving en andere invloeden zoveel mogelijk empirisch te onderscheiden.

#### 4.1. Hersenen en spraakorganen

Volgens Jerison (1976) is taal 'vanzelf' ontstaan toen de hersengrootte een kritieke waarde (een 'Rubicon') overschreden had. Dat vind ik onwaarschijnlijk. Mensentaal is ontstaan nadat en doordat de hersenen en de zenuwen naar de ademhalingspijpen en naar de tong groter geworden zijn, en het strottenhoofd gedaald is. De hersengrootte is in belangrijke mate erfelijk (Bartley e.a. 1997, Baaré e.a. 2001), terwijl de erfelijkheid van de andere eigenschappen niet onderzocht is. Maar eigenlijk gaat iedereen ervan uit dat deze lichamelijke eigenschappen ook vooral erfelijk zijn.

#### 4.2. Heritabiliteit van taalvaardigheden

De heritabiliteit van allerlei aspecten van taalvaardigheid is gemeten. Bij volwassenen in het westen is de heritabiliteit van het verbaal IQ en het verbaal begrip nu zeer groot (respectievelijk 0,85 en 0,83) (Posthuma 2008). Voor algemene taalvaardigheid was de heritabiliteit groot (0,67, DeThorne e.a. 2008). In verschei-

dene onderzoeken zijn de invloeden van erfelijkheid en opgroeien in dezelfde omgeving onderzocht. Voor de meeste aspecten was de invloed van erfelijkheid groter dan van opgroeien in dezelfde omgeving. Dat geldt voor de meeste aspecten van fonologie, de woordenschat, grammatica en algehele taalvaardigheid. Maar er was een grote invloed van opgroeien in dezelfde omgeving voor uitspraak en werkwoordverbuiging. Deze gegevens moeten met zorg worden geïnterpreteerd.

- Bij jonge kinderen was de invloed van erfelijkheid klein, maar van opgroeien in dezelfde omgeving relatief groot (Dale e.a. 2000,

#### 'Bijproducten'?

Er zijn biologische processen die bepaalde biologisch nuttige gevolgen hebben en daarnaast ook andere gevolgen. Bijvoorbeeld bij irritatie in de neusholte gaat men niezen. Door dit niezen wordt vaak de bron van irritatie verwijderd. Bovendien gaat het niezen met geluid gepaard, maar dat is een biologisch irrelevant gevolg: het geluid is een 'bijproduct' van het niezen.

Volgens Jerison (1976) is taal 'vanzelf' ontstaan toen de hersengrootte een kritieke waarde (een 'Rubicon') overschreden had. Taal zou dan een bijproduct zijn van een groter geëvolueerd brein. Maar dat lost niet de vraag op waardoor dat brein in de evolutie groter geworden is.

*"Selectie ten gunsten van een krachtigere reken capaciteit (taal, perceptie, redeneren enz.) moet ons een groter brein hebben gegeven als bijproduct, en niet omgekeerd."* (Pinker, 1994, p. 375). Het is nogal bizar om structuur en functie zo te scheiden, en te beweren dat de structuur 'bijproduct' was van de evolutie van functie, of *vice versa*.

Spinath e.a. 2004), terwijl bij oudere personen de invloed van erfelijkheid relatief groot was. Dergelijke leeftijdsverschillen in heritabiliteit worden ook voor andere eigenschappen gevonden.

- Er is heritabiliteit gemeten voor fonologie, woordenschat en grammatica, maar er zijn geen aparte genen voor fonologie, woordenschat en grammatica (zie onder).

Deze erfelijke factoren zijn niet specifiek voor taal, maar ze spelen ook een rol bij hersenontwikkeling, leren, imitatie en intelligentie (Colledge e.a. 2002).

#### 4.3. Aangeboren grammatica's?

##### Chomsky

Het viel Chomsky op dat jonge kinderen automatisch en moeiteloos iedere taal leren waaraan ze zijn blootgesteld, zodat ze impliciet de grammatica van die taal beheersen. *“Een normaal kind verwerft deze kennis na relatief weinig blootstelling en zonder speciale training. Hij kan moeiteloos gebruik maken van de ingewikkelde structuur van speciale regels en principes om zijn gedachten en gevoelens op anderen over te dragen.”* (Chomsky 1975, p. 4). Het verwerven van een taal is zo complex, en de taal die kinderen horen, is zo beperkt of zelfs fout, dat kinderen volgens Chomsky alleen door leren nooit goed een ‘natuurlijke taal’ zouden kunnen verwerven. Chomsky suggereerde dat mensen een aangeboren generatieve grammatica hebben, waarmee de basisprincipes van de grammatica voor alle talen overgedragen worden. *“Het argument dat de stimulus te arm is, laat ons geen redelijk alternatief dan te veronderstellen dat deze eigenschappen op een of andere manier in de generatieve grammatica zijn vastgelegd, als deel van het genotype.”* (Chomsky 1980, p. 9). In 2002 heeft Chomsky met Marc Hauser en Tecumseh Fitch een artikel over de taalvaardigheid gepubliceerd (Hauser e.a. 2002). Er zijn elementen van taalvaardigheid die ook bij dieren voorkomen, maar volgens hen is uitsluitend 'recursie' uniek en essentieel voor mensentaal. Recursie houdt in dat men aan iedere bestaande zin toch weer zinsdelen kan toevoegen, en dat geldt ook voor die zin met toevoegingen (Chomsky 1964, p. 17, 2000, p. 3 en p. 73), tot in principe een oneindig lange zin. Het idee van Chomsky van een aangeboren generatieve grammatica was opmerkelijk in de alfa-wetenschappen, omdat alfa-wetenschappers in het algemeen een rol van erfelijkheid verwierpen (hoofdstuk 6.3.). Zij meenden dat taal vooral door leren tot stand komt. Ik heb verdedigd dat er voor taal verscheidene erfelijke\* gespecialiseerde imitatie-, leer-, ontwikke-

lings- en intelligente systemen zijn met verschillende sensitieve periodes (sectie 3.3.4.).

##### Bickerton

Bickerton (1981, 1984) speculeerde dat de basale overeenkomsten tussen creooltalen de erfelijke grondslag weerspiegelt voor de oorspronkelijke taal van de mens. Die erfelijke grondslag voor mensentaal zou in de evolutie plotseling, als een *catastrophic event* of een macromutatie, tot stand gekomen zijn (Bickerton 1990).

#### 4.4. Erfelijke taalstoornissen

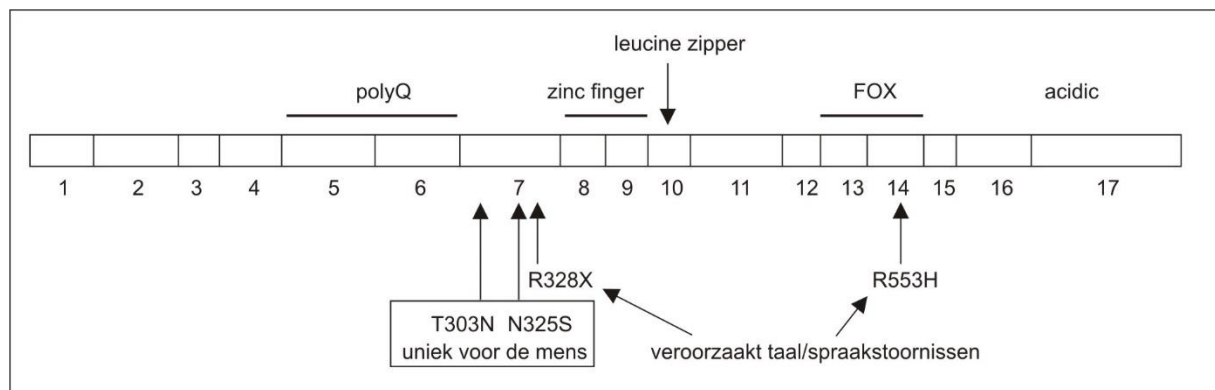
Taalvaardigheid heeft ook veel met intelligentie te maken, maar de relatie tussen verbaal IQ en non-verbaal-IQ is grillig. Sommige mensen scoren hoger voor het verbaal IQ dan voor het perfoormaal IQ, en *vice versa*. Het was al lang bekend dat taalstoornissen in families voorkomen (Lenneberg 1967). Men spreekt wel van ‘*specific language impairment*’ (SLI), als de taalvaardigheid gestoord is en de overige intelligenties relatief intact. Maar het woord ‘specifiek’ suggereert te veel: eigenlijk is SLI *“de term om te verwijzen naar onverklaarde moeilijkheden bij de taalverwerving door kinderen”* (Bishop 2003). SLI is heterogeen (Allen e.a. 1988, van der Lely 1993, Bishop e.a. 1995, 2006):

- sommige kinderen begrijpen gesproken taal slecht (*verbal auditory agnosia, receptive language disorder*);
- anderen spreken weinig en slecht gearticuleerd (*oromotor dyspraxia, speech sound disorder*);
- anderen komen niet op de juiste woorden (*lexical-syntactic deficit*);
- anderen spreken vloeiend in ‘zinnen’ met onbegrijpelijke klanken (*phonologic programming deficit*);
- anderen maken grammaticale fouten (*phonologic syntactic deficit*);
- anderen spreken vloeiend, maar met bizarre inhoud (*semantic-pragmatic deficit*).

Maar de meeste patiënten kunnen niet eenduidig in dit schema ingedeeld worden. SLI is niet één welomschreven stoornis, maar een verzameling van verschillende spraak- en taalstoornissen, waarschijnlijk door invloeden van verscheidene genen. Niettemin is er voor SLI een grote heritabiliteit gemeten van 0,67 – 0,85 (Stromswold 2001). Het komt ook voor dat de intelligentie verstoord is, maar de taalvaardigheid relatief intact, zoals bij het Williams syndroom en bij sommige patiënten met hydrocephalus ('waterhoofd').

**FOXP2**

FOXP2 is een eiwit van de grote familie van FOX (*forkhead box*) eiwitten. Deze eiwitten beïnvloeden de transcriptie van andere eiwitten (transcriptie is het proces dat van een stuk DNA een RNA-kopie gemaakt wordt). FOX-eiwitten komen voor bij schimmels en dieren. Er zijn verscheidene eiwitten afgeleid van het FOXP2-gen, afhankelijk van welke deel van het gen afgelezen wordt (er zijn splitsingsvarianten); bij de mens is de variant van 715 aminozuren het meest algemeen (Lai e.a. 2001). FOXP2 is in de evolutie van de meeste soorten weinig veranderd: het hoort daar tot de 5% meest conservatieve eiwitten (Zhang e.a. 2002, Enard e.a. 2002). Eiwitten die in de loop der evolutie weinig veranderen zijn in het algemeen belangrijk voor overleven of voortplanten. In dit opzicht is er een opmerkelijke uitzondering: bij vleermuizen met echolocatie is FOXP2 sterk veranderd (Li e.a. 2007). Bij zangvogels, muizen en vleermuizen speelt FOXP2 een rol bij vocalisaties. Sinds de afsplitsing van de evolutielijnen van de chimpansees en de mens zijn er in de lijn van de mens twee mutaties opgetreden (T303N en N325S, figuur 15). Deze mutaties komen bij alle normale individuen van alle onderzochte volken voor (Zhang e.a. 2002, Enard e.a. 2002). Kennelijk was die mutatie zo voordelig dat andere varianten verdronken zijn. Vooral T303N is bijzonder, omdat er alleen bij de mens asparagine op deze positie wordt aangetroffen, en bij alle andere zoogdieren threonine (Zhang e.a. 2002). Hiermee zijn we twee mutaties op het spoor die een oorzaak kunnen zijn van de hersen- en cognitieve veranderingen die mensen van mensapen onderscheiden. Maar er zijn veel andere genen die een rol spelen bij taal, dus het is onjuist om FOXP2 'het taalgen' te noemen.



*Figuur 16. De structuur van het gen FOXP2 met daarin de mutaties die uniek zijn voor de mens, en de mutaties die de taalstoornis in de KE-familie veroorzaken (gegevens van Lai e.a. 2001, Zhang e.a. 2002, MacDermot e.a. 2005).*

Erfelijkheid speelt een grote rol bij gesproken taal (Stromswold 2001, Bishop e.a. 2002, 2006, Kang en Drayna 2011). Genen hebben ook invloed op lezen: voor dyslexie en woordblindheid is de heritabiliteit groot ( $> 0,60$ , Stromswold 2001, Kang en Drayna 2011).

**4.5. Genen en taalvaardigheid****FOXP2**

Er is in het algemeen een grote overeenkomst tussen de genen van mensen en chimpansees, maar er zijn ook verschillen. Veel aandacht gaat naar FOXP2, want hierin zijn twee mutaties opgetreden die uniek voor mensen zijn, die universeel bij de mens voorkomen, en die een rol spelen in taal. In 1990 werd de Engelse KE-familie beschreven met spraak- en taalstoornissen die door één allel met dominante overerving veroorzaakt werden. Dit betreft een allel

van het gen FOXP2 (zie tekstkader FOXP2). Bij deze stoornis is de ontwikkeling van spieren in het gezicht verstoord, waardoor patiënten slecht kunnen spreken (verbale apraxie). Bij mensen in de KE-familie met spraak/taalstoornissen zijn er de mutaties R553H en R328X van dit gen, maar niet bij familieleden zonder de stoornis (Lai e.a. 2001, MacDermot e.a. 2005). Tot nu toe is dit het enige voorbeeld van een spraak/taalstoornis die door één geïdentificeerd allel veroorzaakt wordt. Dit allel veroorzaakt ook andere stoornissen, zoals een lager non-verbaal IQ (gemiddeld minus 18 IQ-punten). Deze mutaties zijn niet aangetroffen bij andere taalstoornissen (Meaburn e.a. 2002). FOXP2 komt ook tot expressie in de longen, het cardiovasculair systeem en de ingewanden; het is dus niet specifiek voor de hersenen of voor taal. Mogelijk draagt de uniek menselijke variant van FOXP2 wel bij tot de unieke

taalvaardigheid van de mens, en wellicht tot andere aspecten van intelligentie. Maar hoe de unieke menselijke variant van FOXP2 bijdraagt tot taalvaardigheid, is nog onbekend. Neanderthalers hebben dezelfde variant van FOXP2 als moderne mensen (Krause e.a. 2007). Ook dit is enige ondersteuning voor het idee dat Neanderthalers spraken.

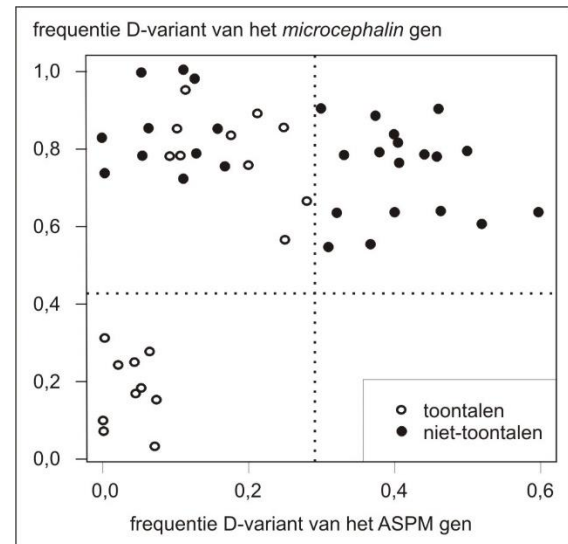
### Toontalen en genen

Er is een bijzonder verband gepubliceerd tussen allelfrequenties en eigenschappen van talen. Eerder was gevonden dat de genen MCPH-D (*microcephalin* gen) en ASPM-D (*Abnormal spindle-like, microcephaly-associated* gen) een rol spelen in hersengroei en -ontwikkeling (Woods e.a. 2006). Er is een sterk verband tussen de frequentie van deze allelen en het type taal. Bij alle volken met niet-toontalen was de frequentie van ASPM-D lager dan 30%, en bij alle volken met toontalen was de frequentie van MCPH-D hoger dan 50% (figuur 17, Dediu en Ladd 2007). Zo'n sterk verband tussen allelen en gedrag wordt verder zelden gevonden.

### Associaties van genen met taal

Naast FOXP2, MCPH-D en ASPM-D zijn er tientallen allelen beschreven waarvan varianten met taalstoornissen geassocieerd waren (Szalotai en Csiszar 2013). We moeten bezien of deze verbanden reproduceerbaar zijn (hoofdstuk 3.1.). Later hoopte men dat *genome-wide association studies* (GWAS) betere en meer reproduceerbare resultaten zouden opleveren. Er zijn inmiddels verscheidene publicaties over GWAS-onderzoek naar taal- en leesvaardigheid (Eicher e.a. 2013, Luciano e.a. 2013, Gialluisi e.a. 2014, Zhu e.a. 2015). Verscheidene allelen zijn geassocieerd met taalvaardigheid, maar als die taalvaardigheid gecorrigeerd wordt voor IQ, is er een sterkere associatie met sommige allelen (op de chromosomen 7, 9 en 12, die dus selectiever aan taal gekoppeld zijn) en een zwakkere met andere allelen (op de chromosomen 2 en 22, die dus meer aan IQ gekoppeld zijn, Gialluisi e.a. 2014). Dat is ook weerspiegeld in erfelijke stoornissen waarbij vooral taal of vooral IQ verstoord zijn (sectie 4.4.).

Juist zoals lichaamslengte, IQ en schizofrenie, wordt taalvaardigheid door zeer veel verschillende genen beïnvloed, die ieder een kleine invloed hebben; door die kleine invloed is de rol van de afzonderlijke genen moeilijk te onderzoeken. Veel van die genen zijn ook bij andere eigenschappen betrokken. Het verband tussen genen en taal is sterk, maar uiterst complex en voorlopig onduidelijk.



Figuur 17. Het verband tussen de frequentie van voorkomen van de D-variant van het *microcephalin* gen, en de D-variant van het *abnormal spindle-like, microcephaly-associated* gen bij allerlei volken enerzijds, en het voorkomen van toontalen of klemtoontalen bij deze volken (gegevens van Dediu en Ladd 2007).

## 5. Het ontstaan van mensentaal

### 5.1. Kennis en communicatie

#### Kennis bij (mens)apen

Tijdens hun leven leren dieren van alles, afhankelijk van hun erfelijke eigenschappen. Dat zijn concepten. Het begint met simpele begrippen<sup>9</sup>, en vervolgens leren dieren koppelingen van concepten; die koppelingen zijn de leerinhoud. Dieren leren concepten meteen in categorieën (hoofdstuk 3.5.), zoals 'eetbare dingen', 'andere dieren', 'gevaarlijke dieren', of andere categorieën. De neurale representatie van die concepten veroorzaakt soms gedrag; bij voorstelbaar gedrag noemen we dat reflexen of instinctieve gedragingen. Bij complex, onvoorspelbaar gedrag, kan er sprake zijn van intelligent gedrag. Voor sommige concepten hebben dieren bijpassende vocalisaties, zoals selectieve alarmkreten.

#### Communicatie bij (mens)apen

Apen en mensapen communiceren met geluiden, gebaren, lichaamshoudingen en gezichts-

<sup>9</sup> De simpelste basale concepten die ook dieren geleerd hebben, zijn de archai van Aristoteles of de *simple concepts* van Locke (1689) en Hume (1739) (hoofdstuk 3.2.).

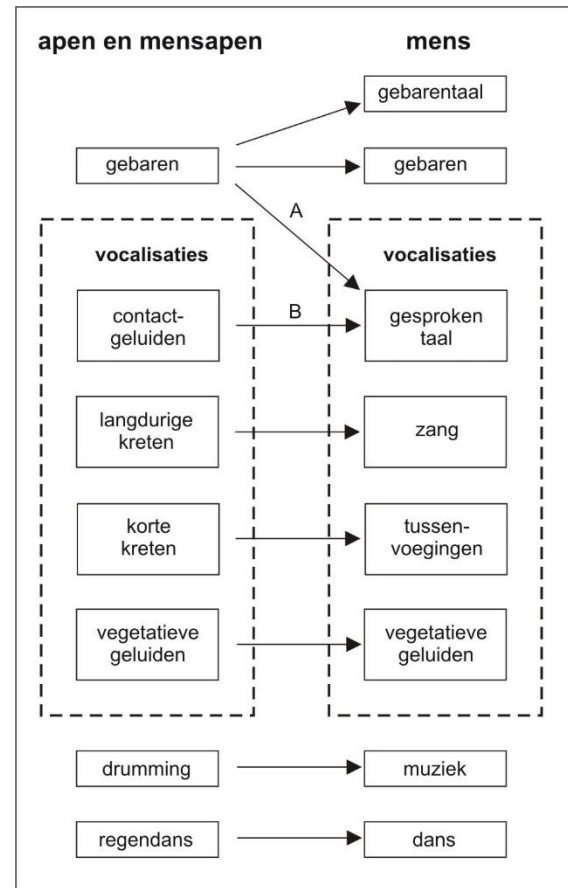
**Darwin: taal, imitatie en zingen**

"Ik kan er niet aan twijfelen dat de oorsprong van taal ligt in imitatie en modificatie, ondersteund door tekenen en gebaren, allerlei natuurlijke geluiden, de stemmen van andere dieren en de instinctieve kreten van mensen zelf. Als we seksuele selectie bespreken, zullen we zien dat de primitieve mens, of liever een vroege voorganger van de mens, zijn stem zo gebruikte zoals de huidige gibbons, in echte muzikale cadences, dat is zingen. Na analogie mogen we concluderen dat dit een rol speelde in de hofmakerij, om allerlei emoties uit te drukken, zoals liefde, jaloezie, triomf en het uitdagen van rivalen. De imitatie van natuurlijke kreten in gearticuleerde geluiden zou de oorsprong kunnen zijn van woorden die allerlei complexe emoties uitdrukken. Wat betreft imitatie: de sterke neiging bij onze naaste verwanten, de apen, bij microcefale idioten, en bij de barbaarse rassen om te imiteren wat ze maar horen, verdient aandacht." (Darwin 1871, p. 56-57).

uitdrukkingen. Een voorbeeld van een korte vocalisatie is het arend-alarm van groene meerkatten (hoofdstuk 3.2.). De kreet voor het arend-alarm betekent niet simpel 'arend', maar 'kijk uit voor de arend' (Wray 1998). Of in mijn termen van de betekenis van signalen (hoofdstuk 7.1.), zendt een groene meerkat met een arend-alarm het signaal: { [1 ik ben die-en-die groene meerkat], [2 ik heb gevaar uit de lucht waargenomen], [3 vlucht in de struiken] }. De essentie is: deze kreet is niet zomaar een geluid, maar het is een signaal (of een boodschap, Wray 1998). Door een erfelijk\* gespecialiseerd leersysteem leren jonge groene meerkatten de juiste kreet in de juiste situatie te maken, en de juiste reactie op iedere kreet (hoofdstuk 3.2.).

Bij primaten in het wild onderscheidt men enkele tientallen verschillende vocalisaties. Hier speelt wel het probleem dat mensen geen verschil horen tussen sommige vocalisaties van apen, terwijl apen wel verschil horen. Dat kon aangetoond worden door gedragsobservaties en *play-back* experimenten voor knorgeluiden van groene meerkatten, en voor voedselvocalisaties door bonobo's (Cheney en Seyfarth 1982, Clay en Zuberbühler 2011). Mensen onderscheiden veel minder verschillende apengeluiden dan apen zelf.

Vroeger meende men dat de vocalisaties van dieren star en erfelijk waren, maar nu weet men dat allerlei dieren, waaronder primaten, hun geluiden aanpassen aan de omgeving (sectie 2.1.).



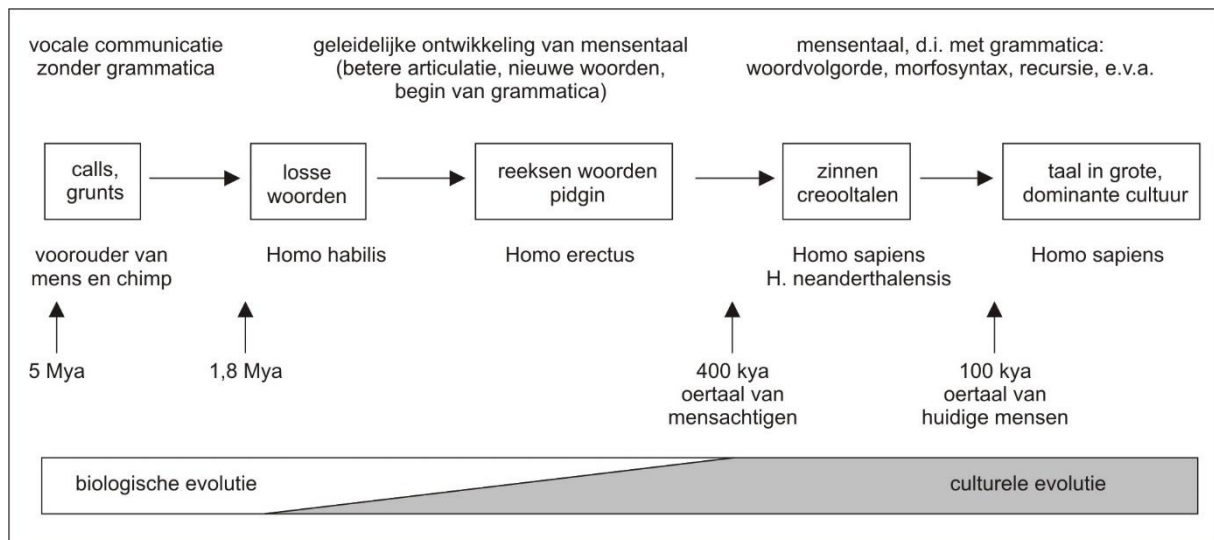
Figuur 18. Hypothetisch schema over hoe communicatie van mensen ontstaan zou kunnen zijn uit communicatie bij mensapen. Volgens sommigen (Hewes 1973, Tagliatela e.a. 2011, Sterelny 2012) is gesproken taal van de mens afgeleid van gebaren van mensapen (A). Volgens mij is gesproken taal van mensen afgeleid van de zachtere contactgeluiden van (mens)apen (B).

**Complexe vocale communicatie bij dieren**

Een voorbeeld van lange, luide, complexe vocalisaties zijn de langdurige vocalisaties van gibbons. Gibbons produceren langdurige, complexe duetten, maar bij gevaar ook langdurige alarmkretten. De duetten en de alarmkretten bestaan uit verscheidene elementen, maar wel schijnbaar dezelfde elementen in een andere volgorde. Dus de volgorde van de elementen bepaalt de betekenis van de vocalisatie (Geissmann 2000, Clarke e.a. 2006, sectie 2.1.3.). Dat lijkt op de relevantie van woordvolgorde voor betekenis in mensentaal.

**Verbale communicatie bij mensen**

Ongeveer 6 Mya leefde de gemeenschappelijk voorouder van mens en chimpansee. Zijn brein woog éénderde van het brein van de mens, en



Figuur 19. Hypothetisch schema over de ontwikkeling van mensentaal gedurende de laatste 5 miljoen jaar.

we nemen aan dat hij de sociale intelligentie en signaalintelligentie had zoals de huidige chimpansees en bonobo's (hoofdstuk 3.5.). Juist zoals mensapen, communiceren mensen met geluiden, gebaren, lichaamshoudingen en gezichtsuitdrukkingen. Mensen maken zelfs bij telefoneren gebaren en veranderen hun gezichtsuitdrukkingen, dus als de toehoorder de gebaren en gezichtsuitdrukkingen zeker niet kan waarnemen. Ik veronderstel continuïteit: dat geluiden van mensen ontstaan zijn uit geluiden van mensapen, en dat gebaren van mensen ontstaan zijn uit gebaren van mensapen (figuur 18).

Gezien de hersenontwikkeling, vermoed ik dat onze voorouders van 1,8 Mya nog niet de cognitieve mogelijkheden tot taalproductie hadden, maar 400 kya wel. Complexe, goed-garticuleerde menselijke spraak is tussen 1,8 Mya en 400 kya achtereenvolgens bij *Homo habilis* en *Homo erectus* ontstaan (figuur 19). Iedereen neemt aan dat hierdoor het taal- en spraakvermogen, en sociale-, signaal- en andere intelligenties toegenomen zijn. Uniek voor de mens is dat mensen beter garticuleerde klanken kunnen produceren.

### Eerst concepten dan pas woorden

Volgens de theorie van het sterke linguïstisch relativisme bepaalt en beperkt de moedertaal wat mensen kunnen waarnemen en kunnen denken (Whorf 1942). Mensen zouden alleen kunnen waarnemen, denken en doen waar ze woorden voor hebben. Het sterke linguïstische relativisme wordt niet meer aangehangen. Quine (1960, p. 3) meende dat het vormen van concepten en taal nauw aan elkaar verbonden zijn. "Concept-vorming op een aanzienlijke

*schaal is onafscheidelijk van taal, en onze gewone taal over fysieke objecten is zo basaal als taal maar kan zijn."* Quine meende dat objectkennis een gevolg is van taalverwerving; men zou taal moeten hebben om het ene voorwerp van het andere te onderscheiden en om begrensde voorwerpen van onbegrensde objecten te onderscheiden. Greenspan en Shanker (2004) meenden dat pas bij het ontstaan van mensentaal, het Eerste Idee (*The First Idea*) in de evolutie ontstaan is.

**Fylogenie.** Echter, dieren hadden al honderden miljoenen jaren leerinhouden over objecten, voordat mensen taal ontwikkeld hadden. Dieren hadden woordloze concepten (Koehler 1954). Voordat dieren een woord hadden voor seks, vertoonden ze seksueel gedrag. Alle dieren leren, en hun leerinhouden zijn woordloze concepten (of *ideas*, Locke 1689, Hume 1739). Apen en mensapen beschikken over veel concepten, bijvoorbeeld over hun groepsgenoten, hun gebied, voedsel en roofdieren. Bij sommige concepten zijn ook bij dieren discrete vocalisaties ontstaan, zoals de verschillende alarmkreten. Volgens mij zijn dat de voorlopers (homologen) van sommige woorden.

**Taal en betekenis.** Gopnik en Meltzoff (1986) claimen dat 'betekenis' pas ontstond toen taal ontstaan was: "Door de allereerste woorden te bestuderen, kunnen we hopen de oorsprong van betekenis te vinden." Ik ben van mening dat betekenis er was zodra er signalen waren – dat was minstens 695 Mya.

**Ontogenie.** Ik ben het niet eens met Quine, Greenspan en Shanker. Kinderen hebben al van alles geleerd over objecten en personen, voordat ze kunnen spreken. Ook in de ontogenie gingen concepten en daden vooraf aan

**Woordloze concepten**

Overigens zijn er ook directe waarnemingen, bijvoorbeeld van muziek, geuren en smaken, waar geen woord voor is en die niet gerelateerd zijn aan een helder te verwoorden concept, maar wel aan een unieke beleving. Kunnen we niet van Mozart genieten, omdat we er geen woorden voor hebben? Analyseer bijvoorbeeld hoe wijnkenners de smaak van wijn beschrijven. Schakers waarderen een schaakstelling zonder woorden. Mensen kunnen een deel van hun kennis in taal uitdrukken. Maar mensen weten veel meer dan ze helder kunnen verwoorden. We kennen bijvoorbeeld een aantal mensen, d.w.z. we herkennen hen als we hun gezicht zien. Het totale patroon van hun gezicht is bekend, zonder dat we hen precies kunnen beschrijven. Bovendien denken we te weten hoe ze zich meestal gedragen. We kunnen ook weten dat een gezicht bekend is, maar we weten niet concreet wie de persoon is, en waar we hem van kennen. Kortom: sommige kennis kan helder in taal verwoord worden, maar de meeste kennis niet.

Mensen die werken aan een gedicht, een roman of een wetenschappelijke verhandeling, denken tijdens die activiteit in woorden, want het zijn woorden die ze produceren. Maar er zijn ook woordloze varianten van denken. Grote wetenschappers, zoals Faraday, Maxwell, Tesla, Kekulé, Watson, Crick en Einstein, hebben beschreven dat zij hun ontdekkingen deden door te denken in beelden (Pinker 1994, p. 61-62). Ook wiskundig denken en muziek componeren verlopen zonder woorden.

woorden. Ook iemand die geen woorden heeft voor bijvoorbeeld incest of homoseksueel gedrag, kan die gedragingen toch uitvoeren. Wat nieuw is bij taal van de mens, is dat er voor meer dan 10.000 concepten ook woorden gekomen zijn. Dat is een cognitieve verdubbeling, die mogelijk werd door de vergroting van het brein.

Kinderen begrijpen en produceren het begrip 'hetzelfde' ('same') al op jonge leeftijd. Maar terwijl kinderen van 3 jaar, het concept 'same' beheersen, hebben ze meer moeite met de woorden 'same' en 'different'. De kinderen kregen plaatjes te zien die in alle opzichten hetzelfde waren of niet. Vervolgens kregen ze de vragen of de plaatjes 'the same in some way' of juist 'different in some way' waren. Het bleek dat ze de woorden 'same' en 'different' niet konden onderscheiden (Donaldson en Balfour 1968). "In feite interpreteerden ze het woord *verschillend* alsof het *hetzelfde* betekende." (Clark 1973). Whorf (1942) had ongeveer: peuters begrijpen concepten, voordat ze de woorden voor deze concepten begrijpen. Het linguïstisch relativisme wordt niet meer aangehangen (Lenneberg 1967, Pinker 1994).

**Hurford: eerst concepten**

Ook James Hurford (2007) meent dat concepten voorafgingen aan taal. In onderstaand citaat heb ik 'geest' vervangen door 'hersenen', en 'mentaal' door 'neuraal'. "De evolutionaire basis van semantiek ligt in de interne neurale (was mentale) representaties die dieren hebben van de dingen, gebeurtenissen en situaties in hun omgeving. Het traditionele filosofische concept 'betekenis' als een directe verbinding tussen taal en wereld, omzeilt de hersenen (was geest). [...] Een natuurlijke evolutionaire benadering dwingt ons tot een meer specifieke positie, namelijk dat neurale (was

mentale) representaties van dingen en gebeurtenissen in de wereld vooraf gingen aan de corresponderende uitdrukking in de taal. De neurale (was mentale) representaties gingen fylogenetisch vooraf aan woorden en zinnen." (Hurford 2007, p. 5). Baby's en peuters hebben al veel woordloze concepten en begrijpen al veel verbanden en gedragingen, voordat ze de woorden ervoor kennen.

**Waar zijn woorden van afgeleid?**

Er is in de loop der tijd veel gespeculeerd over de oorsprong van woorden (tabel 5). Linguïsten zijn al lang bezig geweest om binnen taalgroepen te bezien welke woorden een gemeenschappelijke oorsprong hebben (Jones 1788, Trombetti 1905). Jones postuleerde dat het Sanskriet, Perzisch, Grieks, Latijn, Germaans en Keltisch een gemeenschappelijke oorsprong hebben. Vooral de suggesties van Müller (1866) worden aangehaald, omdat hij grappige woorden voor zijn theorieën had:

**Darwin: het overleven van taal-elementen**

"Zoals Max Müller terecht opmerkte: "Binnen iedere taal is er een voortdurende strijd om het leven tussen allerlei woorden en grammaticale vormen. De beste, kortste en gemakkelijkste vormen zullen altijd winnen, en zij danken hun succes aan hun inherente deugd." Aan deze belangrijke oorzaken voor het overleven van bepaalde woorden, zou ik willen toevoegen: pure nieuwigheid, want er is de in geest van iedere mens een voorkeur voor kleine veranderingen in alle dingen. Het overleven of het behoud van bepaalde begunstigde woorden in de strijd om het bestaan is natuurlijke selectie." (Darwin 1871, p. 60-61).

Tabel 5. Theorieën over de oorsprong van vorm en betekenis van woorden (zie ook Müller 1866, van Hooff 1972, Yule 1996, Boeree 2003).

	Hypothetische oorsprong	Bij chimpansees
<b>Kreten</b>	Tussenwerpsels, pooh-pooh (Müller 1866)	Allerlei kreten
	Aandacht trekken	
	Lachen	Geluiden bij spel
<b>Zingen</b>	Zingen (Jespersen)	
	Ritmisch zingen, yo-heave-ho (bijv. bij werk)	
	Magie, religie (chants)	
<b>Goed gearticuleerd</b>	Gemakkelijkste klanken (mama, tata e.d.)	Knorgeluiden e.d.
	Bewegingen van ledematen gaan gepaard met bewegingen van tong en lippen (Piaget 1927)	
	Geluidssymbolisme, ding-dong (Müller 1866)	
	Klanknabootsing, bow-wow (Müller 1866)	
	Bewust uitgevonden woord (eureka)	

bow-wow voor klanknabootsing, pooh-pooh voor tussenwerpsels, en ding-dong dat kleine dingen een scherpe, hoge klank krijgen, en grote dingen een doffe, lage klank. Mijn hypothese is dat zachte contactgeluiden (*grunts*) van apen geleidelijk geëvolueerd zijn tot woorden van mensen (zie ook Zuberbühler e.a. 2009, Cheney en Seyfarth 2010). Volgens mij zijn er verschillende oorsprongen voor allerlei woorden.

- Allerlei tussenwerpsels zijn wellicht afgeleid van de kreten van onze voorouders.
- Lachen van mensen is afgeleid van geluiden van apen tijdens spel (van Hooff 1972).
- Woorden zoals 'mama', 'papa' e.d. zijn waarschijnlijk ontstaan doordat betekenis werd toegekend aan frequente brabbelgeluiden van baby's (sectie 3.3.2.).
- Woorden voor dieren zijn vaak afgeleid van de geluiden die dieren maken, zoals 'koe' en 'koekoek'.
- Voor nieuwe uitvindingen mocht de maker een nieuw woord verzinnen.

Ruhlen (1994) beschrijft de etymologische samenhang van 27 woorden in alle grote taalfamilies verspreid over de hele wereld. In de Euraziatische taalfamilie konden Pagel e.a. (2013) een gemeenschappelijke oorsprong traceren van 24 woorden. Andere linguïsten vinden etymologieën die zo ver teruggaan in de tijd, te speculatief.

### Grammatica

Grammatica betreft de regels waarmee mensen alle mogelijke inhoud kunnen overdragen met weinig basiseenheden (zoals klanken, letters of woorden). Het aantal verschillende, grammaticaal correct zinnen, uitgaande van een eindig aantal woorden en een eindig aantal regels, is virtueel 'oneindig'. Dat geldt omdat men aan iedere bestaande zin toch weer elementen kan toevoegen, en dat geldt ook voor

die zin met toevoegingen. (Chomsky 2000, p. 3 en p. 73). In dat opzicht is mensentaal niet uniek: in de natuur zijn er veel systemen die oneindig gebruik maken van eindige middelen. Ook als communicatiemiddel is mensentaal niet uniek. Ook sommige dieren kunnen een nagenoeg onbeperkt aantal combinaties vormen uit een beperkt aantal klankelementen. Aan de langdurige vocalisaties van bijvoorbeeld zangvogels, bultruggen en gibbons kunnen steeds weer nieuwe elementen toegevoegd worden (tabel 6, sectie 2.1.3.), dus ook die vocalisaties zijn formeel even onbeperkt als mensentaal.

### Kunnen chimpansees en bonobo's mensentaal leren?

**Begrijpen.** Chimpansees en bonobo's reageren normaal op vocalisaties van soortgenoten in het wild. Ook kunnen ze nieuw-gevormde vocalisaties van soortgenoten begrijpen, Chimpansees en bonobo's kunnen goed leren waarnaar gesproken, complexe, grammaticaal correcte mensentaal verwijst, en daar adequaat op reageren (Gardner en Gardner 1969, Premack 1971, Savage-Rumbaugh e.a. 2001, Raffaele 2006).

**Produceren.** Chimpansees en bonobo's in het wild produceren soort-eigen vocalisaties waarop soortgenoten voorspelbaar reageren. Maar chimpansees kunnen de geluiden van mensentaal niet goed nadoen<sup>10</sup>. Wel kunnen bonobo's soorteigen nieuwe geluiden maken die verwijzen naar nieuwe dingen (zoals yoghurt), en die door andere bonobo's geleerd en be-

<sup>10</sup> Mensen kunnen de contactgeluiden van chimpansees, zoals de verschillende *grunts*, ook niet goed onderscheiden of goed nadoen.



Tabel 6. Overzicht van de verbanden die door mensen en dieren aangeleerd kunnen worden.

<b>Het aanleren van verbanden door mensen en dieren</b>			
	processen	product	ook bij dieren
Ontstaan van kennis	herhaald waarnemen en onthouden	archè (Aristoteles), beginkennis, first principles	ja
Uitbreiding van kennis	koppeling van concepten	associatief leren	ja
	sociaal leren, imitatie	cultuur	ja
	simpele aangeleerde vocalisaties die naar iets verwijzen	mens: taal, woorden	ja
	complexe, aangeleerde vocalisaties die naar iets verwijzen	mens: taal, zinnen, grammatica	zangvogels? bultrug? gibbons?
	vastleggen van boodschappen zodat deze naar veel individuen, over afstanden en de tijd verspreid kunnen worden	geschreven taal, boekdrukkunst, radio, televisie, kopiëren, elektronische documenten, internet	nee

grepen worden; mensen begrijpen dit niet (Savage-Rumbaugh e.a. 2001, Greenspan en Shanjer 2004). Chimpansees en bonobo's kunnen leren met gebarentaal of met een symbolenbord symbolen te gebruiken in communicatie met mensen. Daarmee konden ze vragen beantwoorden, hun wensen uiten en zo nodig liegen. Maar chimpansees en bonobo's kunnen niet zelf complexe, grammaticaal juiste zinnen produceren (Terrace e.a. 1979). Productie van grammaticale taal is uniek voor de mens.

#### **Hypothesen over de eerste mensentalen**

Sinds ongeveer 400 kya was er geen verdere biologische evolutie van de hersenen en de spraakorganen in de lijn van de mens. Ik neem aan dat de gemeenschappelijke voorouder van Neanderthaler, Denisova-mens en moderne mens een communicatiesysteem met grammaticale regels had. Dan spreek ik van echte 'mensentaal', of proto-Homo-taal. Deze mensentaal ontstond tussen 700 en 400 kya. Ik neem aan dat *Homo sapiens* een gevorderde taal sprak, de proto-sapiens-taal (Ruhlen 1994). We kunnen een enigszins onderbouwde speculatie formuleren over de oertaal van 100 kya. Wellicht was dit een toontaal met klikklanken en de gemakkelijkste klanken voor de klankvormende organen van mensen (tabel 3). Vermoedelijk waren er al grammaticale verfijningen met regels voor morfosyntaxis, lidwoorden, voorzetsels en MTA. Er waren vermoedelijk al veel verschillende woorden. De woordvolgorde was hetzij SVO zoals in de vroege kindertaal of in creooltalen, of SOV zoals in veel Afrikaanse en Australische talen (Slobin 1970, Newmeyer 2000, Gell-Mann en Ruhlen 2011). Vanuit deze proto-sapiens-taal zijn duizenden verschillende talen ontstaan met nieuwe woorden en nieuwe grammaticale variaties.

Iedere grote gevestigde taal is uitgegroeid tot een bouwwerk van regels met sadistische uitzonderingen, dat zo complex is dat linguïsten het niet volledig kunnen uitschrijven. Grootse culturele verworvenheden, zoals de huidige talen en religies (hoofdstuk 8.2.), zijn in duizenden jaren zo complex geworden, dat de oorsprong ervan niet meer herkenbaar is in de huidige toestand.

#### **5.2. Selectiedrukken en mensentaal**

##### **Biologische evolutie van signalen**

Vaak zijn groepsgenoten elkaars concurrenten in biologische evolutie. Dan is evolutie competitie tussen groepsgenoten. Maar de evolutie van signalen is complexer. Bij signalen is er een zender en een ontvanger. Volgens Darwinistische natuurlijke selectie kan een signaal in de populatie bevorderd worden, als (1) dat signaal een erfelijke component heeft, en (2) het ten voordele van zowel zender als ontvanger is. Een voordeel voor enkelen houdt meestal een nadeel voor buitenstaanders in. Aan die voorwaarden is voldaan bijvoorbeeld bij de alarmkreten van vogels en apen.

##### **Darwin: taal als product van natuurlijke selectie**

*"Allerlei barbaarse talen zijn zeer complex en hebben een regelmatige constructie, maar dat is geen bewijs dat zij het product zijn van een speciale scheppingsdaad. Het spraakvermogen op zich is geen harde objectie tegen het idee dat de mens uit een of andere lagere vorm ontstaan is."* (Darwin 1871, p. 62).

Tabel 7. Overzicht van het nut van taal (Cowie 2008, Redhead en Dunbar 2013, met aanvullingen).

	Referentie	Uniek voor mens
<b>Sociale communicatie</b>		
Anderen beïnvloeden	Dawkins en Krebs 1987, Pinker en Bloom 1990, Catania 2001, Dunbar 2009	N
Universeel sociaal gereedschap	Redhead en Dunbar 2013	N
Hofmakerij	Jespersen 1921 (p. 484), Redhead en Dunbar 2013	N
Roddelen, misleiden	Redhead en Dunbar 2013	N
Sociale contracten	Redhead en Dunbar 2013	J
Samenhang kleine groepen (< 150)	Dunbar 2009	N
Samenhang grote groepen (> 150)	Dit hoofdstuk	J
<b>Communicatie over feiten</b>		
Verwijzen naar iets afwezig	Hockett 1960	J
Overdracht feitelijke informatie	Redhead en Dunbar 2013	J
Aanpassing aan omgeving	Brandon en Hornstein 1986, Sterelny 2012	N
Eenvoudige culturele overdracht		N
Complexe culturele overdracht	Dit hoofdstuk	J
Arbeidsspecialisatie	Quiatt 2001	N
Denken in woorden en abstracties	Bickerton 1981	J

### Niet uniek voor mensen

In de loop der jaren zijn er allerlei voorstellen gedaan over wat mensen dankzij taal kunnen, en wat chimpansees - zonder taal dus - niet doen (tabel 7). Zonder taal zijn chimpansees in staat tot plannen, coalities, allianties, complotten, en overdracht van vaardigheden en gewoontes (De Waal 1982, Goodall 1986, Wrangham e.a. 1994, Boesch en Tomasello 1998, Whiten e.a. 2001, Gruber e.a. 2009, Whiten 2011). Bij dieren is er woordloze culturele overdracht voor goed voedsel en gevaarlijke dieren. Culturele overdracht kan dus zonder mensentaal. Volgens Jespersen (1921) speelde taal vooral een rol bij paarvorming en verleiding. Daarvoor gebruiken mensen inderdaad taal, maar chimpansees kunnen dit uitstekend zonder taal. De claims dat taal noodzakelijk is voor het beïnvloeden van anderen, misleiden, groepssamenhang een aanpassing aan de omgeving, zijn onjuist, want chimpansees doen dit zonder taal.

### Uniek voor mensen: gedetailleerde communicatie

Vergeleken met chimpansees kunnen mensen met gesproken taal gedetailleerde berichten overdragen over gebeurtenissen in verleden of toekomst, en over personen en dingen die hier en nu niet aanwezig zijn. Zonder taal kan dat niet. Hockett (1960) noemde dat verwijzen naar iets afwezig (*displaced reference*). Door taal konden onze voorouders beter communiceren. Beter communicatie lijkt in het algemeen evolutionair voordelig (Pinker en Jackendoff 2005, Cheney en Seyfarth 2005). Ik

denk dat taal in eerste instantie een sociale functie had. Bij competitie tussen een groep met taal en een groep zonder taal, zal de groep met taal winnen. Het is plausibel dat betere communicatie een oorzaak (de selectiedruk) was van de vergroting van de hersenen. Toen er eenmaal gedetailleerde inhoud met gesproken taal kon worden overgedragen, werden allerlei culturele innovaties mogelijk, zoals culturele overdracht van complexe concepten.

Met gesproken taal konden onze voorouders ook anderen bedriegen (Dawkins en Krebs 1978). Maar bedriegen kan niet een oorzaak van het ontstaan van taal zijn, want een communicatiesysteem kan pas ontstaan door natuurlijke selectie, als het aanvankelijk voordelen voor zender **en** ontvanger heeft. Pas nadat er een communicatiesysteem ten voordele van zender en ontvanger ontstaan is, kon het ook gebruikt worden om te bedriegen <sup>11</sup>, wat overigens ook bij dieren voorkomt (hoofdstuk 3.5.).

### Beter communiceren, of beter denken?

Vocalisaties bij dieren en taal bij mensen zijn belangrijk voor communicatie. Door communicatie kan men evolutionair gunstige 'goals' bereiken. Maar andere auteurs benadrukken de rol van taal in het denken, of in zichzelf spreken (Von Humboldt 1836, de Saussure 1916, Lenneberg 1967, Chomsky 2000). "Zonder taal is denken een vage, niet-afgegrensde

<sup>11</sup> In oneigenlijk taalgebruik: "Taal is een pre-adaptatie voor bedrog."

nevel. Er zijn geen eerder-bestaande ideeën, en niets is helder voor het ontstaan van taal.” (de Saussure en Baskin 1959, p. 112). “Mensen gebruiken taal vooral tot zichzelf: ‘binnenpraat’ voor volwassenen, en monoloog voor kinderen.” (Chomsky 2000, p. 77). Ik heb bedenkingen tegen deze visie.

1. Beter denken kan alleen een selectiedruk zijn voor het ontstaan van mensentaal, als dat beter denken leidt tot gedrag, hetzij effectieve communicatie of effectief gedrag.
2. Grote wetenschappers, zoals Faraday, Maxwell, Tesla, Kekulé, Watson, Crick en Einstein, hebben beschreven dat zij hun ontdekkingen deden door te denken in beelden en niet in woorden (Pinker 1994, p. 61-62).

### De gevolgen van mensentaal

**Gesproken taal.** Het is uniek voor mensen dat groepen groter dan 150 individuen voorkomen, en dat bondgenootschappen tussen groepen voorkomen. Dat is bij chimpansees niet waargenomen (hoofdstukken 6.2. en 8.3.). Ik denk dat gesproken taal dit mogelijk maakte. Een trend in sociale ontwikkeling is dat de sociale eenheden steeds groter worden door samenvoeging van kleinere eenheden (Flannery 1972, Johnson en Earle 1987). Dat komt omdat bondgenootschappen van verscheidene groepen de concurrentiestrijd beter aankunnen, en dat geïsoleerde kleine groepen geëlimineerd zijn. De leiders van groepen konden alleen door taal grote bondgenootschappen vormen. Gesproken taal maakte het ontstaan van tradities, zoals religie mogelijk (hoofdstuk 8.2.).

**Geschreven taal.** Het vastleggen van gesproken taal in schrift is uitgevonden in Mesopotamië, Egypte, Oost-Azië en Midden-Amerika (Coulmas 2003, Rogers 2005). Door het schrift bleef de inhoud beter bewaard dan met mondelinge overdracht, en kon deze eenvoudig naar meer mensen en op latere tijdstippen of andere plaatsen overgedragen worden. Geschreven taal maakte het mogelijk om precieze formuleringen vast te leggen, zoals in wetten en contracten. Een geschreven bericht kon vermenigvuldigd worden door het over te schrijven, en dat gebeurde op grote schaal in kloosters. Later vonden mensen een techniek uit om geschreven taal op grote schaal te vermenigvuldigen: de drukkunst, en later de fotokopieermachine. De massale verspreiding van kennis maakt allerlei uitvindingen mogelijk, zoals windmolens, stoommachines, elektriciteit, auto's, enz. Er werden nieuwe technieken uitgevonden waarmee informatie op grote schaal verspreid kon worden, zoals radio en televisie. Eindgebruikers konden informatie

vastleggen met audio- en video-recorders. Informatie op computers kon gemakkelijk en goedkoop vermenigvuldigd worden. Kennis is massaal ontsloten door het internet.

### Taal en erfelijkheid

Als taal een erfelijke component heeft, wat is er dan erfelijk? Aanvankelijk meenden Chomsky (1975) en Bickerton (1984) dat concrete grammaticale principes erfelijk zouden zijn, maar de afzonderlijke talen zijn grammaticaal zo verschillend, dat er niet één erfelijke universeel grammaticaal principe kan zijn. Later meende Chomsky dat uitsluitend 'recursie' een uniek, essentieel en erfelijk principe voor mensentaal zou zijn (Chomsky 1995, Hauser e.a. 2002). Als er iets erfelijks is, is dat de methode om taal te verwerven, en niet concrete grammaticale regels: “*Het aangeboren aspect van het taalvermogen is het leren van taal van de gemeenschap, en niet het uitvinden van taal.*” (Pinker en Jackendorff 2005, p. 225). Alleen zou ik dit niet 'leren' noemen, maar 'verwerven'.

Hier heb ik voorgesteld dat jonge kinderen erfelijk\* zo in elkaar zitten dat ze in de aanwezigheid van anderen gaan communiceren met geluiden en gebaren. Bij voldoende taalaanbod van de omgeving verwerven normale kinderen hun moedertaal – en dat is complexer dan alleen 'leren' (tabel 4). Bij onvoldoende taalaanbod maken kinderen die kunnen horen en spreken, onderling een communicatiesysteem met geluiden – geluid heeft dan kennelijk hun voorkeur; dat noemt men 'privé-talen'. Bij onvoldoende taalaanbod maken dove of niet-sprekende kinderen in onderlinge interactie hun eigen communicatiesysteem met gebaren. Allerlei aspecten van taalverwerving zijn in zekere mate erfelijk. Veel genen spelen een rol in taal, en niet speciaal één belangrijk allel – ook niet FOXP2. Taal is dus niet het gevolg van een macromutatie.

### Is er een instinct voor mensentaal?

Steven Pinker (1994) noemde zijn boek “*The language instinct. How the mind creates language.*” Het was in de taalwetenschap en in de psychologie uitdagend om het woord 'instinct' te gebruiken (hoofdstuk 3.1.). Volgens Darwin “*is taal een kunst zoals brouwen en bakken. [...] Het is zeker geen instinct, aangezien iedere taal geleerd moet worden. Het is echter heel anders dan de gewone kunsten, want mensen hebben een instinctieve neiging om te spreken, zoals we zien in het babbelen van onze jonge kinderen, terwijl geen kind heeft de instinctieve neiging om te brouwen, bakken of schrijven. Bovendien, geen filoloog gaat er nu van uit dat*

Tabel 8. Speculaties over de evolutie van mensentaal.

<b>De overgang van communicatie bij primaten naar mensentaal is continu</b>	<b>De overgang van communicatie bij primaten naar mensentaal is discontinu</b>
Darwin 1872, Koehler 1954, Skinner 1957, Hockett 1960, Lancaster 1968, Hill 1974, Tooby en Cosmides 1990, Pinker en P. Bloom 1990, Ulbaek 1998, Dunbar 1993, Griebel en Oller 2008, Wilson en Petkov 2011 (mijn opvatting)	Descartes 1637, Wallace 1895, Lenneberg 1967, Jerison 1976, Bickerton 1990, Chomsky 1968, 2002, Premack 2007, Arbib e.a. 2008
<b>Mensentaal is ontstaan uit vocalisaties van primaten</b>	<b>Mensentaal is ontstaan uit gebaren van primaten</b>
Darwin 1872, Hill 1974, Pinker en P. Bloom 1990, Wray 1998, Griebel en Oller 2008, Zuberbühler 2009 (mijn opvatting)	Tylor 1868, Wallace 1895, Wundt 1912, Johannesson 1950, Hewes 1973, Arbib e.a. 2008, Tomasello 2008, Corballis 2009,
<b>Functie: communicatie (E-language)</b>	<b>Functie: denken (I-language)</b>
Jespersen 1921, Skinner 1957, Lancaster 1968, Pinker en P. Bloom 1990, Ulbaek 1998, Pinker en Jackendoff 2005, Cheney en Seyfarth 2005, Griebel en Oller 2008 (mijn opvatting)	Von Humboldt 1836, de Saussure 1916, Vygotsky 1934, Lenneberg 1967, Chafe 1974, Pinker 1994, Fodor 1975, Bickerton 1990, Chomsky 2002
<b>Mensentaal is in belangrijke mate erfelijk</b>	<b>Mensentaal is niet erfelijk</b>
Darwin 1872, Chomsky 1975, Tooby en Cosmides 1990, Pinker en P. Bloom 1990, Bickerton 1990 (mijn opvatting)	Aanhangers van cultureel determinisme, Skinner 1957, L. Bloom 1993
<b>Mensentaal is het gevolg van veel mutaties</b>	<b>Mensentaal is het gevolg van één mutatie</b>
Light e.a. 1998, Stromswold 2001, Kovas e.a. 2005, DeThorne e.a. 2008 (mijn opvatting)	Bickerton 1990
<b>Mensentaal is ontstaan doordat taal evolutionair voordelig (adaptief) was</b>	<b>Mensentaal is niet ontstaan doordat taal evolutionair voordelig (adaptief) was</b>
Darwin 1872, Lancaster 1968, Tooby en Cosmides 1990, Pinker en P. Bloom 1990, Ulbaek 1998, Dunbar 1993 (mijn opvatting)	Lewontin 1990, Piattelli-Palmarini 1990, Wray 1998

*geen enkele taal weldoordacht uitgevonden is; iedere taal is traag en onbewust ontwikkeld in vele stappen.*" (Darwin 1871, p. 55).

Taal is een *human universal*. In een talige omgeving ontwikkelen bijna alle horende kinderen grammaticaal correcte taal. De meeste dove kinderen ontwikkelen gebarentaal. Alleen kinderen met een zeer laag IQ verwerven geen taal. In de hersenen zijn er min of meer vaste delen voor het horen en verwerken van gesproken taal, en voor het produceren van gesproken taal.

Mensen verwerven instinctief taal, in enkele opeenvolgende fases, die voor verschillende volken hetzelfde zijn.

## 6. Besluit

### Vocalisaties bij dieren en mensen

Sommige vocalisaties van dieren en mensen en de reacties daarop zijn volledig erfelijk, en niet aangeleerd.

- In tabel 4 onderscheid ik 13 fases van taalverwerving bij **mensen**.
- Bij verscheidene **diersoorten** verwerven de individuen hun soorteigen vocalisaties; dan doorlopen ze globaal de eerste 9 fases. Andere dieren hebben complexe vocalisaties waarbij losse elementen in een wisselende volgorde aan elkaar geregen worden, en waarbij de betekenis afhangt van de volgorde.

**Taal is essentieel**

Het formuleren van toetsbare uitspraken over wat voor een wezen de mens is, stelt hoge eisen aan de taal. Ook is een helder begrippenkader over oorzaken en gevolgen nodig. Daartoe gebruiken de betrokken denkers een eigen, precieze, kale taal (Aristoteles, Hume 1739, 1748, Darwin 1859, 1871, Wittgenstein 1921, Carnap 1928, 1936, Skinner 1953, Tinbergen 1963, Hempel 1965). Ook ik stimuleer het gebruik van toetsbare taal (Van Dongen en Van den Bercken 1981, dit boek). Dit is in de traditie van het wetenschappelijk empirisme.

**Continuïteit dier – mens?**

In tabel 8 staan 6 x 2 tegengestelde opvattingen over het ontstaan van taal. Ik onderzoek continuïteiten en discontinuïteiten tussen mensen en dieren. Ik presenteer een hypothetisch scenario hoe mensentaal uit vocalisaties van primaten ontstaan is. En ik presenteer een hypothese waardoor mensentaal evolutionair voordelig was en is. Onderzoekers die het intellectuele spel van natuurwetenschappelijke causale verklaringen willen spelen, gaan uit van continuïteit tussen mensen en andere dieren. Anderen voelen zich als mens boven de andere dieren verheven; zij vinden taal absoluut uniek menselijk. Er is een enorm verschil tussen de communicatie van chimpansees en de huidige mensentalen. De huidige mensentalen zijn zo geavanceerd en zo verschillend door 400.000 jaar culturele evolutie. In die tijd zijn de mensentalen uitgebouwd tot communicatiesystemen, waarin de pre-mens oorsprong niet meer te herkennen is. Door mensentaal hebben mensen een enorme voorsprong op chimpansees verworven.

**Met taal en cultuur****heeft de mens de aarde veranderd**

Door taal en daarmee door cultuur is er gedurende veel mensengeneraties een diepe kloof tussen mensen en de andere dieren ontstaan. Die ontwikkeling bij mensen is zo succesvol geweest dat het oorspronkelijke beginpunt van mensentaal met wortels in de dierenwereld, niet meer herkenbaar is.

De gevolgen van mensentaal zijn enorm.

1. Mensen bewonen nagenoeg de hele aarde.
2. Er zijn weinig biologische aanpassingen aan nieuwe omgevingen, maar veel culturele aanpassingen, zoals kleding, huizen, klimaatbeheersing en aanpassing van het landschap.
3. Het aantal mensen is toegenomen tot 7 miljard in 2013.
4. Mensen vormen een bedreiging voor diersoorten en niet *vice versa*, integendeel mensen proberen nu bedreigde diersoorten te behouden.
5. Door het grootschalig verbranden van fossiele brandstoffen neemt het CO<sub>2</sub>-gehalte van de atmosfeer toe, en wordt het klimaat wereldwijd veranderd.

Zolang de aarde bestaat, is de mens de enige diersoort die dit tot stand gebracht heeft.



## 7.3. Magische zinnen.

### Sommige onlogische zinnen zijn extra effectief

Paul A.M. van Dongen © 2021

*De beste zinnen deugen niet.*

#### Samenvatting

In poëzie, religie en liefde zijn vooral die zinnen effectief waar logisch gezien iets mis mee is. Deze zinnen zijn onlogisch en daardoor niet toetsbaar. Dit noem ik ‘magische zinnen’, omdat deze zinnen meer impact hebben dan op grond van woordbetekenis en grammatica te verwachten zou zijn – zoals bij toverspreuken. Veel mensen vinden dergelijke magische zinnen aantrekkelijk. Dit is een extra blijk van de voorkeur van mensen voor het irrationele. Intelligente gesprekspartners zijn te overbluffen met magische zinnen, omdat er nu eenmaal geen redelijk verweer is tegen magische zinnen. In wetenschappelijke discussies is het belangrijk ‘magische zinnen’ te onderkennen – en geen tijd te verspillen met redelijke reacties op deze zinnen.

#### Structuur

1. Inleiding
2. Toetsbare zinnen
3. Niet-toetsbare zinnen
  - 3.1. Interne tegenstellingen
  - 3.2. Categoriefouten
  - 3.3. Dubbelzinnigheid
  - 3.4. Zinnen in sociale context
  - 3.5. Vermijd waarheid
4. Magische zinnen

### 1. Inleiding

Sinds het ontstaan van taal gebruiken mensen taal voor allerlei sociale en praktische doelen. Taal is niet ontstaan om logica, wiskunde of wetenschap te bedrijven, maar wel voor allerlei opportunistische doelstellingen in de strijd om het bestaan en de voortplanting.

In dit artikel onderscheid ik toetsbare en niet-toetsbare zinnen. In empirische wetenschappen en in een exacte filosofie hecht men eraan dat uitspraken toetsbaar zijn (Carnap 1936, 1937). Toetsbare zinnen verwoorden een verband dat door logica, wiskunde of door observaties van feiten aangenomen of verworpen kan worden.

Niet-toetsbare zinnen zijn boeiender. Deze zinnen verwijzen niet eenduidig naar toestanden of gebeurtenissen. Dat komt onder andere omdat ze dubbelzinnig zijn, categoriefouten bevatten, of intern tegenstrijdig zijn. In dit artikel betoog ik dat sommige niet-toetsbare zinnen veel mensen speciaal aanspreken. Omdat die zinnen onlogisch zijn, kan men niet aantonen dat ze onjuist zijn. Aan de hand van voorbeelden zal ik deze zinnen bespreken. Sprekers/schrijvers bereiken extra effect met zinnen met logische fouten: ze krijgen extra aandacht of prestige door ‘bijzondere zinnen’.

Sommige deelnemers aan rationele discussies gebruiken deze ‘bijzondere zinnen’ om uitspraken te doen die diepzinnig lijken, die niet ontkracht kunnen worden, en de spreker meer prestige lijken te geven. Dit maakt rationele discussies onmogelijk.

Voordat ik over niet-toetsbare zinnen spreek, bespreek ik eerst welke zinnen getoetst kunnen worden en hoe dit toetsen verloopt <sup>1</sup>.

### 2. Toetsbare zinnen

#### Zinnen in logica en wiskunde

Formules in wiskunde en logica zijn zinnen waarin de woorden vervangen zijn door symbolen en operatoren. Binnen een stelsel van axioma's en definities kun je dankzij rekenregels bewijzen of een uitspraak waar of onwaar is. Zo is binnen de Euclidische meetkunde de stelling van Pythagoras waar, en men kan bewijzen dat deze stelling waar is. Door meetkundige berekeningen zijn bijvoorbeeld veel decimalen van het getal  $\pi$  berekend:

<sup>1</sup> Het criterium “toetsbaarheid” is vanzelfsprekend niet van toepassing op vragen, opdrachten, waarde-oordelen (ethisch/esthetisch), of complimenten. Met dergelijke zinnen houd ik me in dit stuk niet bezig.

$\pi = 3,1415926535\dots$  Binnen de wiskunde kan men van veel uitspraken bewijzen dat ze waar of onwaar zijn. Daarnaast zijn er in de wiskunde uitspraken waarvan men dit nog niet kan vaststellen, zoals het Riemann-vermoeden. Wat geldt voor wiskunde en logica, geldt ook voor formele talen, die een speciaal geval van logica zijn.

De talen van wiskunde en logica zijn talen die speciaal geconstrueerd zijn om heldere uitspraken mogelijk te maken. Het vergt speciale training om deze talen te gebruiken.

### **Uitspraken in empirische wetenschappen**

Uitspraken in empirische wetenschappen moeten toetsbaar zijn. 'Toetsbaar' betekent hier dat men observaties kan doen die in overeenstemming of strijdig zijn met die uitspraak. De uitspraak moet voldoende helder zijn, en de observaties betrouwbaar. In de praktijk wil men niet zozeer een concrete observatie toetsen, maar het theoretisch bouwwerk achter die observatie. Verscheidene observaties die reproduceerbaar zijn en gereproduceerd zijn, leiden tot algemene uitspraken en wetmatigheden.

Men kan natuurkundige wetten in wiskundige formules vatten. Dat heeft ertoe geleid dat natuurconstanten met een ongekennde precisie gemeten konden worden. Bijvoorbeeld de lichtsnelheid in vacuüm  $c = 299.792.458 \text{ m/s}^2$ . Alle toetsbare uitspraken in de empirische wetenschap kunnen in formules worden verwoord (bijvoorbeeld Bunge 1977). Dat waarborgt dat de uitspraken exact zijn.

<sup>2</sup> Dit is nu een exacte waarde, maar niet vroeger. In het oude stelsel was een seconde 1/60 deel van een minuut, die 1/60 deel van een uur was, dat 1/24 deel van de zonnedag was. In het oude stelsel was een meter de lengte van een staaf in Parijs. Uitgaande van deze definities van tijd en afstand heeft men de oude waarde van de lichtsnelheid gemeten met onvermijdelijke meetonzekerheid.

Dat is nu fundamenteel anders. Een seconde is sinds 1967 een exacte tijdmaat die (per definitie) 9.192.631.770 perioden duurt van de straling die correspondeert met de overgang tussen de twee hyperfijn-energieniveaus van de grondtoestand van een <sup>133</sup>cesiumatoom in rust bij een temperatuur van 0 K. (De Kelvin (K) is in 1967 gedefinieerd.) Toen de seconde eenmaal gedefinieerd was, kon men de lichtsnelheid definiëren. De lichtsnelheid in vacuüm is nu een natuurconstante met de waarde van 299 792 458 m/s. In het huidige stelsel is hierdoor sinds 1983 de meter gedefinieerd (Folger 2017).

"*Wetenschap is de kunst van het oplosbare.*" (Medawar 1969), maar dat veronderstelt wel dat de zinnen zo geformuleerd zijn dat ze toetsbaar zijn. Ook in de scheikunde, biologie en geneeskunde zijn toetsbare uitspraken mogelijk. Men spreekt van *evidence-based medicine*, d.i. wetenschappelijk onderbouwde geneeskunde.

Het succes van empirische wetenschappen hangt ermee samen dat uitspraken getoetst en geëlimineerd kunnen worden. Daartoe moeten de uitspraken toetsbaar zijn. Om toetsbare uitspraken te doen heeft men in de natuurwetenschappen een eigen vaktaal ontwikkeld. Vaak is het moeilijk om uitspraken in de natuurwetenschappen in alledaagse taal te verwoorden en meestal leidt dit tot verlies aan precisie.

### **Uitspraken over concrete unieke gebeurtenissen**

Wetmatigheden in empirische wetenschappen zijn gebaseerd op observaties van verscheidene concrete gebeurtenissen. Maar ook één concrete gebeurtenis kan betrouwbaar worden vastgesteld. Bijvoorbeeld: op 11 september 2001 vlogen twee vliegtuigen in de Twin Towers in New York. Het kan betrouwbaar worden vastgesteld dat dit voorval heeft plaatsgevonden, o.a. omdat er video-opnames van zijn. Het is een feit dat op 11 september 2001 twee vliegtuigen in de Twin Towers in New York gevlogen zijn.

Dat geldt ook in rechtszaken. Het is de taak van een rechter om te bepalen of een eenmalige gebeurtenis op grond van de aangedragen gegevens "wettig en overtuigend bewezen" wordt geacht.

Stel men doet de uitspraak "*op 16 mei 2007 om 9.00 u regende het in Tilburg.*" De datum is dan helder. We moeten afspreken hoeveel water er per m<sup>2</sup> per minuut moet vallen, voordat we het 'regen' noemen. Wat bedoelen we met 'Tilburg': klopt de uitspraak pas als het in heel de gemeente Tilburg regende, of is een plaatselijk buitje goed genoeg? We moeten de uitspraak dus aanscherpen. Meteorologische instituten bewaren satellietbestanden, waaruit men kan concluderen: het is een feit dat het op 16 mei 2007 om 9.00 uur in Tilburg regende. Niet de structuur van de zin, maar de kennis van feiten bepaalt of een zin toetsbaar is. Zo is de zin "*op 16 mei 1007 om 9.00 u regende het in Tilburg*" bijna zeker niet toetsbaar.



**Twee soorten filosofie, filosofen of zinnen**

Er zijn **twee soorten filosofie** (Aristoteles, Locke, Hume):

- Filosofie over abstracties (*relations of ideas*);
- Filosofie over concrete dingen (*matters of fact*).

Men kan ook **twee soorten filosofen** onderscheiden:

- Filosofen die zoveel mogelijk ideeën willen verhelderen door zorgvuldige formuleringen en een zorgvuldige keuze van termen.
- Filosofen die met de meest fantastische formuleringen hun gehoor willen imponeren en daar ook in slagen.

Men kan ook **twee soorten zinnen** onderscheiden:

- Toetsbare zinnen verwoorden een verband zodanig dat dit door logica, wiskunde of door observaties van feiten getoetst kan worden.
- Niet-toetsbare zinnen zijn dusdanig verwoord dat hun onderwerp niet door logica, wiskunde of door observaties van feiten getoetst kan worden. Niet-toetsbare zinnen hebben een groot nadeel en een groot voordeel. Het grote nadeel is dat niet-toetsbare zinnen niet kunnen bijdragen tot het uitbreiden van getoetste kennis. Het grote voordeel van niet-toetsbare zinnen is dat niemand ooit kan aantonen dat ze onjuist zijn; dus de spreker kan tot in lengte van dagen volhouden dat hij gelijk had.

Ik vind het productiever om zinnen te onderscheiden in plaats van filosofen of filosofieën. Immers, afzonderlijke filosofen verwoorden zowel toetsbare als niet-toetsbare zinnen. En binnen een filosofisch betoog kunnen toetsbare en niet-toetsbare zinnen voorkomen.

### 3. Niet-toetsbare zinnen

In het dagelijks spraakgebruik treffen we zinnen aan die zo vaag zijn dat ze niet toetsbaar zijn. In dit stuk spreek ik niet zo maar over vage zinnen, maar over speciale zinnen waarmee iets mis is. Ik noem hier interne tegenstellingen, categoriefouten en dubbelzinnigheid, maar er zijn ook andere varianten. Eigenlijk kan ik dit alleen maar met veel voorbeelden toelichten.

#### 3.1. Interne tegenstellingen

Sommige zinnen bestaan uit delen die elkaar tegenspreken, of die strijdig met de logica zijn.

##### Het Thomas theorema

Een beroemde zin in de sociologie is het Thomas theorema: *“Het is niet zo belangrijk of de interpretatie al dan niet correct is - als mensen situaties als werkelijk definiëren, dan zijn zij werkelijk in hun gevolgen.”* (Thomas en Thomas 1928). Bijna altijd gebruikt men alleen het laatste deel: *“Als mensen situaties als werkelijk definiëren, dan zijn zij werkelijk in hun gevolgen.”* Maar wat betekent “zij zijn werkelijk in hun gevolgen”? Dit zou ook logisch verwoord kunnen worden: *“Als mensen situaties als werkelijk definiëren, dan zijn de gevolgen van deze meningen werkelijk.”* Maar deze laatste zin is zo banaal dat Thomas daar nooit beroemd mee geworden was.

Als genoeg mensen geloven dat een man potenter wordt van gemalen hoorn van een neushoorn, heeft dat tot gevolg dat er extra placebowerking uitgaat van echte of vervalste gemalen neushoornhoorn. En dit heeft tot gevolg dat neushoorns dreigen uit te sterven. Maar om vast te stellen of gemalen neushoornhoorn mannen echt potenter maakt, is gerandomiseerd, dubbelblind, vergelijkend onderzoek nodig.

Bij veel niet-westerse volken is de geaccepteerde mening dat mensen niet zomaar sterven, maar dat een overlijden bijna altijd het gevolg is van tovenarij. Dan zijn de gevolgen (1) dat ieder overlijden leidt tot verdachtmakingen, (2) dat het de norm in de stam is dat het sterven van een mens gewroken moeten worden, (3) dat een overlijden aanleiding geeft tot vijandigheden en oorlog, en (4) dat iedere stam sjamanen moet hebben om toverkracht van anderen af te weren, en om vijanden door tovenarij te treffen.

Een ander voorbeeld: *“Als mensen geloven in ongeluksdagen, dan zijn er ongeluksdagen.”* Chinezen hebben andere ongeluksdagen dan westerlingen: mensen uit beide groeperingen hebben meer ongeluk op hun eigen ongeluksdag (Phillips e.a. 1993). In dit laatste voorbeeld is het Thomas theorema een *self-fulfilling prophecy*. Het Thomas theorema is volgens mij beroemd geworden, omdat Thomas gekozen heeft voor een onlogische (prikkelende) formulering.

### “Het geheel is meer dan de som der delen”

“Het geheel is meer dan de som der delen” is een citatiefout. Aristoteles zei: “Het geheel is iets aparts, en niet zomaar de onderdelen samen, maar **iets anders**” (Aristoteles *Metaphysica*, 1041b). De Gestalt-psycholoog Kurt Koffka zei hetzelfde “Het geheel is **anders** dan de som der delen.” Koffka corrigeerde mensen die zeiden dat het geheel meer is dan de som der delen (Heider 1977). Toch heeft de foute citatie het ruimschoots gewonnen. Wat kan er bedoeld zijn met “de som der delen”? Ik kan aantallen optellen (sommeren), of gewichten of lengtes, maar wat kan er bedoeld worden met de som van dingen? En wat kan men bedoelen met “is meer”? Een systeem is een samenstel van elementen die tezamen iets doen. Een elektronische schakeling doet iets anders dan de losse weerstanden, condensatoren, transistors, draadjes en soldeer, maar een elektronicus kan de werking van een schakeling voorstellen uit de onderdelen en hun verbindingen. Daar is niets geheimzinnigs aan. Maar het klinkt platvloers vergeleken met de (wezenlijk onbegrijpelijke) zin “het geheel is meer dan de som der delen”.

Essentie van de Gestalt-theorie van waarneming is dat mensen complexe bekende stimuli meteen als één geheel waarnemen, en niet de samenstellende delen. We zien niet 48 strepen, maar we zien een zebra. Oorspronkelijk werd dit toegelicht met geometrische figuren, maar het geldt nog sterker bij de herkenning van bekende gezichten en de waarneming van gesproken en geschreven bekende woorden. Ons brein werkt zo, dat we bekende dingen en bekende geluiden meteen als één geheel herkennen. Maar “het geheel is meer dan de som der delen” is een rare manier om dit te verwoorden; vaak winnen rare zinnen het van logische zinnen.

Er zijn ook voorbeelden van het tegenovergestelde: activistische beleggingsmaatschappijen kopen een bedrijf, splitsen het en verkopen de onderdelen. De som van de waarde van de delen is meer dan de waarde van het geheel (wat eigenlijk bizar is).

### Gelijk hebben?

Innerlijke tegenstellingen vinden we ook in een zin zoals “De winnende trainer heeft altijd gelijk.” Winnen en gelijk hebben zijn onafhankelijk van elkaar. We kunnen alleen zeggen dat de winnende trainer gewonnen heeft. We weten meestal niet waardoor zijn ploeg gewonnen heeft: betere spelers, betere tactische opdrachten van de trainer, geluk, ziekte bij de tegenstander, fouten van de scheidsrechter of omkoperij. Winnen staat echt los van gelijk hebben.

Een variant hierop is “De kiezer heeft altijd gelijk”. De meerderheid heeft niet per definitie de beste ideeën, maar wel de macht in een democratie. De Romeinse schrijver Titus Livius (10 CE) heeft het tegenovergestelde beweerd: “Maar zoals het meestal gebeurt, heeft het grootste deel het gewonnen van het beste deel.”

### “Less is more” “Minder is meer”

De romantische Engelse dichter Robert Browning (1855) schreef in het gedicht Andrea del Sarto “*less is more*”. Deze zin is door anderen overgenomen. Ook de architect Ludwig Mies van der Rohe (1886 – 1969) koesterde het motto “*Less is more*”. Van der Rohe lichtte dit toe: de vorm moet tot het minimum worden teruggebracht, maar de vorm moet qua verhoudingen en materialen wel perfect zijn. Dit is nauwelijks een verduidelijking. Van der Rohe bedoelde dat de verhoudingen en materiaalkeuze van een gebouw ‘perfect’ moeten zijn, en dat er geen extra versieringen mogen zijn. Ook in de communicatiewetenschappen wordt “*Less is more*” gebruikt. De betekenis hiervan is: hoe korter een boodschap is, hoe groter de kans dat deze zal overkomen. Als Van der Rohe betaald moest worden voor zijn architectonische werk, huldigde hij opeens niet het motto “*Less is more*”.

### Innerlijke tegenstellingen in religie

“De meeste religieuze tradities negeren het vereiste van consistentie. Ja, sommige religieuze claims zijn ONTWORPEN om dit principe te schenden. Skeptici zijn overdonderd door de Christelijke opvatting dat drie personen één persoon zijn, en dat God almachtig is en wij vrije wezens, en door veel andere evident inconsistente beweringen.” (Boyer 2001 p. 344-345). Het lijkt erop dat gelovigen dergelijke onlogica (mystiek) juist aantrekkelijk vinden. “Gods wegen zijn ondoordringelijk”.

### 3.2. Categoriefouten

Een categoriefout is het toekennen van een predicaat aan een object, terwijl dit predicaat niet logisch bij dit object past. De beroemde voorbeeldzin van Noam Chomsky (1957) is “*Colorless green ideas sleep furiously*”. Deze zin is grammaticaal juist, maar hij is onzinnig om twee redenen: (1) hij bevat twee categoriefouten – abstracte begrippen hebben geen kleur en kunnen niets doen -, en (2) hij bevat twee interne tegenstellingen – iets kan niet tegelijkertijd kleurloos en groen zijn, en slapen is rustig gedrag dat niet furieus uitgevoerd kan worden -. Ik zal hier wat meer voorbeelden geven van categoriefouten.

**Do not stand at my grave and weep**

Bezie het bekende, onderstaande gedicht, waarschijnlijk in de oorspronkelijke versie van Mary Frye.

*Do not stand at my grave and weep,  
I am not there, I do not sleep.  
I am in a thousand winds that blow,  
I am the softly falling snow.  
I am the gentle showers of rain,  
I am the fields of ripening grain.  
I am in the morning hush,  
I am in the graceful rush  
Of beautiful birds in circling flight,  
I am the starshine of the night.  
I am in the flowers that bloom,  
I am in a quiet room.  
I am in the birds that sing,  
I am in each lovely thing.  
Do not stand at my grave and cry,  
I am not there. I do not die.*

“Ik ben...” van alles wat een mens niet kan zijn: duizend winden, vallende sneeuw, graanvelden, in de sterrenhemel. Dat is karakteristiek voor dit type transcendente zinnen. Zinnen met dergelijke categoriefouten worden extra gewaardeerd. Zinnen die logisch niet kloppen, geven meer troost dan logische zinnen.

**Selfish genes**

In 1976 publiceerde Richard Dawkins het boek *“The selfish gene”* “Het zelfzuchtige gen”. Genen zijn stukjes DNA, die de code bevatten voor eiwitten. Dus genen kunnen niet zelfzuchtig zijn, alleen levende organismen kunnen zelfzuchtig zijn. Het begrip *“selfish gene”* is een categoriefout. *“Maar toen de uitdrukking ‘zelfzuchtig gen’ eenmaal over de aarde verspreid was, veranderde zijn betekenis tot iets onherkenbaars, zodat de meeste mensen het interpreteerden als ‘een gen dat ons zelfzuchtig maakt’.”* (Boyer 2001, p. 44). Ook om politieke redenen leidde het begrip *“selfish gene”* voor spelbaar tot grote weerstanden en misverstanden. Dat verstoortte een inhoudelijke discussie van de inhoud van het boek. Ik denk dat Dawkins expres gekozen heeft voor een provocerende beeldspraak: zonder deze provocatie had hij nooit zoveel aandacht gekregen voor het idee dat in een natuurwetenschappelijke analyse van evolutie het gen (of eigenlijk het allel) de eenheid van natuurlijke selectie is, en niet het individu, de populatie of de soort (hoofdstuk 4.1.).

**Andere beroemde categoriefouten**

De uitspraak *“The medium is the message”* (“Het medium is de boodschap”, McLuhan 1964, p. 23) wordt vaak geciteerd. Een logi-

sche betekenis van deze zin zou kunnen zijn: “De reacties op een boodschap worden mede bepaald door het medium waarmee deze boodschap verspreid wordt”, maar met deze saaie uitspraak was McLuhan nooit beroemd geworden. Het boek van McLuhan bevat overigens veel niet-toetsbare zinnen.

“Wij zijn ons brein” is de titel van een populair boek van Dick Swaab (2010). De ontologische status van 'brein' is helder: het is een ding. Maar de ontologische status van 'wij', of 'ik' of 'zelf' is niet duidelijk (hoofdstuk 10.3.). Dit begrip heeft te maken met zoiets als een levende persoon, maar niet simpel met zijn levende lichaam. Mijn mentale gebeurtenissen zijn ervaringen van mij. Alleen... vraag me niet wie die 'ik' dan wel is, want dat tart iedere beschrijving (hoofdstuk 10.3.).

*“Wetenschap is verbeeldingskracht in een dwangbuis”* (Richard Feynman) is zowel categoriefout (een abstractie kan niet in een dwangbuis) als een innerlijke tegenstelling (velen associëren wetenschap vooral met vrij, creatief, ongebonden denken, maar wetenschap wordt juist ingeperkt door logica en feiten).

**Een abstract begrip als actor**

De categoriefout dat een abstract begrip als actor opgevoerd wordt, komt vaak voor. Men zegt wel: “deze eigenschap van dieren moet wel ergens goed voor zijn, anders had de evolutie hem wel geëlimineerd”. Hier wordt de evolutie voorgesteld als een machtige, wijze regelaar die ‘het goede’ behoudt en ‘het foute’ elimineert. Deze beeldspraak heeft tot vele misverstanden geleid. Ik presenteer hier andere voorbeelden van zinnen waarin een abstract begrip actor is.

*“Vriendelijkheid verwekt vriendelijkheid”* (Sophocles 440 BCE, Ajax, line 522).

*“Veroorzaakt religie gezondheid?”* (Oman en Thoresen 2002).

*“Volgens het verslag hebben aanvallen binnen gemeenschappen 26 individuen gedood.”* (Wrangham e.a. 2006, p. 16).

*“Want uitsluitend kunst en wetenschap verheffen de mens tot het goddelijke.”* (Ludwig van Beethoven).

*„De mens maakt de religie, de religie maakt niet de mens.”* (Marx 1844).

De kernspreuk van de antroposofie is *“Er is geen religie hoger dan waarheid.”* (Blavatsky 1888).

*„... wij geloven dat natuuronderzoek nooit een godheid kan vernietigen, maar uitsluitend de lemen voeten van een door mensen gemaakt afgodsbeeld.”* (Lorenz 1941, p. 125).

*“Informatie wil vrij zijn”* (Brand 1985). De complete tekst was: *“Aan de ene kant wil informatie*

*duur zijn, want het is zo waardevol. De juiste informatie op de juiste plaats verandert uw leven. Aan de andere kant wil informatie vrij zijn, want de kosten om het te krijgen, worden de hele tijd lager en lager.”*

*“Nurture is a product of nature” en “Nature is a product of nurture” (Hagen 2005, p. 159 – 160).*

*“Hoe praten omgevingen tot genen?” (Szyf 2013).*

*“Het is gesuggereerd dat sociaal leren en cultuur zowel een oorzaak als een gevolg zijn van de grotere intelligentie van mensen en primaten.” (Reader e.a. 2011, p. 1017). In deze zin wordt een abstractie als actor opgevoerd, en zit de innerlijke tegenstelling dat een gebeurtenis tegelijk oorzaak en gevolg is.*

*“Dit shirt wil de trots voelen als het gedragen wordt.” (de Nederlandse voetbalbondcoach Louis van Gaal bij de presentatie van een nieuw tenue van nationaal voetbalelftal). Bij een ideologische strijd zijn wijsheid, respect en tolerantie de eerste slachtoffers.*

### **Belevingen – mentale processen**

Er zijn verschillende visies mogelijk over het verband tussen fysische processen en mentale processen (hoofdstuk 10.3.). Volgens mij zijn er geen dwingende argumenten vóór of tegen de afzonderlijke visies.

Het wordt extra complex als men mentale processen vermengt met doelen in de fysische betekenis (*‘goal’*) of in de mentale betekenis (*‘purpose’*, hoofdstuk 10.2.), vooral als men spreekt over *‘de wil van de natuur’*. *“The unconscious Will of Nature eo ipso presupposes an unconscious Idea as goal, content or object of itself. [...] Instinct is defined as a purposive action without consciousness of the purpose.”* (Wilm 1925, p. 135). *“Instinct is conscious willing of the means to an unconsciously willed end.”* (Wilm 1925, p. 139). (Ik kan deze zinnen niet vertalen.)

Een ander voorbeeld is: *“Emotions are facts.”* Toestanden of gebeurtenissen van concrete dingen zijn in principe publiek waarneembaar; daardoor kunnen uitspraken daarover toetsbaar zijn. Maar mentale gebeurtenissen zijn niet publiek waarneembaar, dus uitspraken daarover zijn principieel niet-toetsbaar. Het staat iedereen vrij om in termen van belevingen, gevoelens en drijfveren te spreken. Maar dan brengt de spreker het offer dat zijn zinnen niet meer toetsbaar zijn. Echter, sommigen vinden dit geen offer, maar juist een enorme winst: nu kan niemand meer aantonen dat ze ongelijk hebben.

### **Mentalistische of behavioristische psychologie?**

Er zijn twee hoofdtradities in de psychologie.

- In de traditie van **William James** (1890) is psychologie de wetenschap van het mentale leven. *“Psychologie is de Wetenschap van het Mentale Leven, zowel de verschijnselen ervan en de voorwaarden ervoor. De verschijnselen zijn zulke dingen die we noemen gevoelens, verlangens, cognities, redeneringen, besluiten en dergelijke.”* (James 1890, chapter 1). Maar uitspraken over mentale processen kunnen niet wetenschappelijk getoetst worden.
- In de traditie van **John Watson** (1913, 1924), **Karl Lashley** (1923) en **Burrhus Skinner** (1938, 1953) is psychologie de wetenschap van gedrag. Zij bestudeerden uitsluitend direct waarneembare processen (= gedrag); Uitspraken over gedrag kunnen wetenschappelijk getoetst worden.

Omdat ik zoveel mogelijk toetsbare uitspraken wil doen, kies ik voor de gedrags-traditie. Volgens Frans de Waal is het belangrijk *“om onbeantwoorbare vragen te vermijden en om emoties te beschouwen als mentale en lichamstoestanden die gedrag bevorderen geëigend voor de uitdagingen van de omgeving. [...] Het taboe dat zo lang geheerst heeft in het onderzoek naar gedrag van dieren, lijkt verouderd.”* (de Waal 2011, p. 191). Volgens mij produceer je juist onbeantwoorbare vragen, als je emoties tegelijk als mentale en lichamelijke toestanden beschouwt. Er is niet zozeer een taboe op dergelijke woorden, maar het is een tactische, verstandige spelregel om vervelende, oeverloze discussies te vermijden. Toetsbare uitspraken bevorderen vooruitgang in de wetenschap, en niet-toetsbare uitspraken belemmeren deze.

Eigenlijk hadden veel psychologen vooral verzet tegen het behaviorisme, omdat zij dit een beperkte, simplistische visie op dier en mens vonden. *“Ik hield niet zo van de aanpak van Watson om iedere afzonderlijke stimulus en iedere afzonderlijke reactie als geïsoleerde verschijnselen te beschouwen. [...] ... doel en cognitie zijn verdere essentiële beschrijvingen voor ieder niet-fysiologisch gedefinieerd gedrag.”* (Tolman 1967, p.xiii). Inderdaad hadden sommige behavioristen een simplistische visie op mensen en dieren. Maar hier hoop ik te tonen dat ik in een behavioristische traditie kan spreken over:

1. allerlei leergedrag (hoofdstuk 3.2.),
2. verschillende vormen van intelligentie (hoofdstuk 3.5.),
3. selectief bevoordelen of benadelen van soortgenoten door dieren en mensen (hoofdstuk 4.3.),

4. doelmatig en doelgericht gedrag van dieren en mensen (hoofdstuk 10.2.),
5. de overdracht van betekenis met signalen (hoofdstuk 7.1.),
6. liefdevol gedrag van dieren en mensen (hoofdstuk 5.3.),
7. voorspelbaar irrationeel gedrag van mensen (hoofdstuk 3.6.).

### 3.3. Dubbelzinnigheid

Dubbelzinnigheid is het gebruiken van woorden of zinnen in meer dan één betekenis.

#### 'Verklaren' en 'waarom-vragen'

Volgens Hempel (1965) kan men met 'waarom-vragen' zoeken naar een oorzaak, of zoeken naar een reden. Volgens Hempel is wetenschappelijk verklaren van gebeurtenissen en processen het herleiden van deze gebeurtenissen of processen tot natuurwetten. Als men in het dagelijks leven vraagt "Waarom deed je dat?", is het antwoord bijna altijd de reden, en maar zelden de oorzaak. "*Waarom is er eerder iets dan niets?*" (Leibniz 1714). Verscheidene mensen vinden dit een diepzinnige vraag. Maar als men het onderscheid maakt tussen zoeken naar een oorzaak of naar een reden, is de vraag opeens niet meer diepzinnig, maar dikdoenerig.

#### Oneigenlijk gebruik van het woord 'verklaren'

In een poging tot diepzinnigheid zegt men wel "*Men kan niet de mens verklaren door de evolutie*". Ik kan ook geen giraffe verklaren vanuit de evolutie (of liever vanuit natuurlijke selectie), maar wel het ontstaan van lange nekken. Het is de uitdaging voor de gedragsgenetica om een verband te zien tussen het DNA en het gedrag van de mens. En het is een uitdaging voor evolutiebiologen om het ontstaan van het menselijk DNA in de evolutie causaal te verklaren. Het woord "verklaren" slaat op gebeurtenissen of processen, en niet op dingen. Spreken over het verklaren van dingen is een categoriefout.

Dergelijke dubbelzinnigheden komt men ook tegen in boektitels, zoals "*Religion explained*" (Boyer 2001). Dit kan betekenen "*een speciale godsdienst uitgelegd*", zoals schrijftgeleerden de juiste interpretatie van teksten uit de Bijbel of Koran claimen. Het kan ook betekenen "*het ontstaan van godsdiensten in de evolutie verklaard*". De suggestie dat iemand in 384 pagina's zoiets heiligs als godsdienst kon verklaren, leidde tot boze reacties (Polkinghorne 2001).

"*Does evolution explain human nature?*" (Boek van de Templeton Foundation). Evolutie is een

abstract begrip; abstracte begrippen verklaren niets, alleen intelligente wezens kunnen iets verklaren. Niemand kan zeggen wat de aard van de mens is – ook mijn boek niet – al wordt het met mijn boek een beetje helderder.

### 3.4. Zinnen in sociale context

#### Zinnen in machtsrelaties

De mens is een hiërarchische diersoort, soms met buitengewoon complexe machtsrelaties, waarbij niet elke feitelijke hiërarchische relatie samenvalt met de officiële hiërarchie. In werkrelaties en in het gezin spreekt men vaak verhullend over de machtsrelaties. Waar een leidinggevende opdrachten zou kunnen geven, verwoordt hij deze opdrachten bij voorkeur in de vorm van afspraken, verzoeken e.d. bijvoorbeeld: "Wil je ...", "Kun je...", "Why don't you ...". "Kom je met een voorstel voor de planning voor het komende jaar? Zoals je weet, werken we in dit bedrijf met ambitieuze doelstellingen." Allerlei trucs worden gebruikt om machtszinnen te vermijden.

De Nederlandse minister van buitenlandse zaken was op bezoek bij Condoleeza Rice, de minister van buitenlandse zaken in de USA. Nadat veel fotografen veel foto's gemaakt hadden, zei Condoleeza: "Dank u, heren, dank u." Condoleeza bedoelde - en de fotografen begrepen dit -: "*Ik vind dat jullie genoeg foto's gemaakt hebben. Jullie moeten deze kamer nu verlaten.*" Haar formulering was veel charmanter – en werkte.

#### Geleerde zinnen

Taal is een van de middelen om anderen te imponeren en te overbluffen. Daartoe gebruikt men onder andere moeilijke woorden, soms woorden uit een specialistisch jargon, en lange, complexe, gezwollen zinnen. Meestal kunnen sprekers zich dat permitteren, omdat weinig luisteraars zullen vragen wat de spreker eigenlijk bedoelt. En als een luisteraar dat al vraagt, is een gewichtig, onbegrijpelijk antwoord meestal afdoende om verdere kritische vragen te voorkomen.

Toen ik studenten begeleidde bij het maken van scripties, stuitte ik op zinnen die ik echt niet begreep. Als ik daarop vroeg wat deze studenten bedoelden, gaven ze altijd een helder antwoord. Als ik dan vroeg: "*Waarom schrijf je dát niet op?*" was het antwoord dat die simpele zin niet zo geleerd klonk.

Er was een tijd dat men het maken van onbegrijpelijke zinnen als een teken van Grote Geleerdheid beschouwde. Zoals: "*De oorsprong van het incesttaboe is niet puur cultureel en niet puur natuurlijk, en het is ook niet een mengsel van culturele en natuurlijke elemen-*

ten. Dit vormt de fundamentele stap dankzij welke, door welke en vooral in welke de overgang van natuur naar cultuur plaatsvindt.” (Lévi-Strauss 1949, p. 28-29).

### Liefde en seks

Speciaal in zinnen rond liefde en seks komen veel dubbelzinnigheden en interne tegenstellingen voor. “*Jij bent mijn leven*” of “*Zonder jou kan ik niet leven*.” Rabindranat Tagore zei: “*Het geschenk der liefde kan niet gegeven worden, het wacht erop aangenomen te worden*”; in deze zin treedt een abstract begrip als actor op. Stel: iemand vermoedt dat hij of zij niet om de liefde begeerd wordt, maar bijvoorbeeld om het geld of de seks. Dan zal die persoon terughoudend zijn om een liefdesrelatie te beginnen. Woorden van liefde mogen daarom juist niet rationeel zijn. “*Als een partner jou kiest voor rationale redenen, dan zou hij of zij jou om dezelfde rationale redenen kunnen verlaten: het vinden van iemand die op deze ‘rationele’ criteria iets aantrekkelijker is. Dat schept het probleem van betrokkenheid: hoe kan je zeker zijn dat deze persoon bij jou blijft? Als je partner verblind is door oncontroleerbare liefde die niet verholpen en niet gekozen kan worden, een liefde uitsluitend voor jou en voor geen ander, dan zal de betrokkenheid niet afnemen als je ziek bent en niet gezond, als je arm bent en niet rijk. Liefde overschrijdt rationaliteit. Het is de emotie die verzekert dat jij niet vertrekt als een aantrekkelijker persoon langskomt.*” (Buss 2006, p. 71). “*Als betrokkenheid en het risico van verlating de problemen zijn, dan is liefde de oplossing, want dat is de passie die rationaliteit trotseert.*” (Buss 2000, p. 219).

De meest bijzondere zin is wel “*Ik houd van je*.” Wat betekent deze zin? Deze zin is ontstaan lang voordat er voorbehoedsmiddelen waren. De verdere context is dat mensen veel moeten investeren in hun nakomelingen, en dat er voortdurend een dreiging is voor verlating, wat vooral voor vrouwen met kinderen een risico vormt. Als je de ander kon overtuigen van je liefde en trouw, vergrootte dat je kans op een liefdesrelatie of op een vrijpartij. Betekent “*Ik houd van jou*” dan hetzelfde als “*Ik vind je aantrekkelijk, ik wil met je vrijen en ik zal trouw zijn*”? Volgens mij kan de betekenis van ‘*Ik hou van jou*’ niet overgedragen worden door andere zinnen met een duidelijke betekenis. “*Wèl kan de betekenis van ‘Ik hou van jou’ overgedragen worden door andere (poëtische) zinnen met even weinig analyseerbare betekenis.*” (van Dongen 1988). Het blijft de vraag of ooit een andere zin de magische kracht van “*ik hou van jou*” kan overtreffen – of het moest in de USA zijn “*wil je met me trouwen*”...

### 3.5. Vermijd waarheid

#### Realisme of idealisme?

“*Wie of wat bepaalt binnen de filosofie of een bewering waar is?... [dit is] de belangrijkste vraag in de filosofie, omdat het antwoord op die vraag bepaalt of je een realist of een idealist bent.*” (Menno Liefers, NRC Handelsblad 2006, april 16). Dit ging over zinnen zoals “*Sneeuw is wit*” en “*Het regende 16 mei 2007 in Tilburg*”. Een realist kan helder verwoorden wat hij bedoelt met sneeuw, wit, regen, 16 mei 2007 en Tilburg. Nu komt de vraag aan de idealist wat hij eigenlijk met deze woorden bedoelt. Pas na het antwoord op deze vraag kan hij zeggen of de zinnen “*waar*” zijn.

#### De begrippen ‘waar’ en ‘waarheid’

In hoofdstuk 10.1. heb ik voorgesteld om het bijvoeglijk naamwoord “*waar*” te reserveren voor bewezen uitspraken in de wiskunde en logica, en het woord ‘*waarheid*’ helemaal te vermijden. Dat zal in het dagelijks leven niet haalbaar zijn: mensen willen per sé, vaak de woorden ‘*waar*’ of ‘*waarheid*’ gebruiken. In het dagelijks leven is “*Dat is waar*” de instemmende reactie op allerlei uitspraken, niet alleen op uitspraken over wiskunde, logica en feitelijke voorvallen, maar ook op uitspraken over schoonheid, ethiek, politiek en religie. In het dagelijks leven betekent “*dat is waar*” hetzelfde als “*dat vind ik ook*.”

Het meest frequent gebruik van ‘*waarheid*’ in het dagelijks leven treffen we in “*Ik zal hem eens de waarheid zeggen*.” Dan is ‘*waarheid*’ identiek aan ‘*het subjectieve, negatieve oordeel over een afwezige andere persoon*’.

#### Waarheid in religie

In discussies tussen wetenschappers en gelovigen gebruiken de gelovigen vaak mystieke zinnen. Wetenschappers zijn geneigd daar serieus op in te gaan, alsof de gelovige een zin geformuleerd heeft waarop een rationeel antwoord mogelijk en gepast is. Ik denk dat gelovigen dit dierbare zinnen vinden, en dat ze ontdekt hebben dat die zinnen effectief zijn om hun rationale tegenstander met de mond vol tanden te laten staan.

Op 14 november 2006 hield prof. Bram van de Beek (theoloog) in het kader van de lezingenreeks Weten en/of geloven in Amsterdam een voordracht waarin het woord “*waarheid*” centraal stond. Hij zei onder andere: “*Er zijn verschillende Waarheidssystemen.*” “*Dat hun Waarheid ook voor anderen moet gelden.*” “*In naam van de Waarheid de Waarheid geweld aandoen.*” “*Een persoon behoort tot de Waarheid...*” Dit is maar een korte selectie uit de zinnen waarin hij het woord “*waarheid*” in ver-

schillende betekenissen gebruikte. Het is niet duidelijk of hij zijn voordracht als een wetenschappelijke bijdrage, een preek of een geloofsbelijdenis bedoelde. Serieuze bespreking hiervan of serieuze kritiek hierop was onmogelijk, zoals de discussie na de voordracht toonde.

#### Vermijd het woord “waarheid”

*“De waarheid was beter af geweest zonder mij.”* (Diederik Stapel – een sociaal psycholoog die op grote schaal wetenschappelijke fraude heeft gepleegd - 28 nov 2012, NOS TV).

*“Echt schrijven is als een jacht [...] een levenslange safari, en de prooi is de waarheid.”* (Ernest Hemmingway).

Een internetgoeroe zei: *“De waarheid is altijd betwist geweest. Waarheid is gerechtvaardigd geloof”* (Marjolein de Vos, NRC Handelsblad 2008, april 14, p.7).

*“[Postmodernisme is] een wereldvisie die gekenmerkt wordt door het geloof dat waarheid niet bestaat in enige objectieve betekenis, maar geschapen is in plaats van ontdekt. ... Waarheid is ‘geschapen door een bepaalde cultuur en bestaat alleen in die cultuur.’ Daardoor is ieder systeem of uitspraak die probeert waarheid mee te delen, een machtsspel, een poging om andere culturen te domineren.”* (McDowell en Hostetler 1998, p. 208).

Als anderen het zelfstandige naamwoord “waarheid” per sé in wetenschappelijke teksten willen gebruiken, zou ik hopen dat ze dit begrip eerst helder omschrijven.

## 4. Magische zinnen

### Hoe noemen we speciale niet-toetsbare zinnen?

In dit stuk heb ik veel voorbeelden gegeven van speciale niet-toetsbare zinnen. Zinnen waar – logisch gezien - iets mis mee is, maar die toch extra aantrekkingskracht hebben. Die zinnen zijn in dit stuk benoemd als niet-toetsbare zinnen, mystieke zinnen of transcendent zinnen. Sokal (1996a) en Boudry (Maundy 2011) hadden expres onzin ingezonden als een wetenschappelijk artikel om te zien of iemand dat ontdekte. Niemand ontmaskerde deze schelmenstreken, maar het werd pas bekend doordat de auteur het bedrog zelf gepubliceerd hadden (Sokal 1996b, Meester 2012). Niet-toetsbare zinnen kunnen jarenlang serieus genomen worden, en vormen zo een belemmering voor wetenschappelijke vooruitgang. Andere auteurs hebben gelijkaardige onzin gepubliceerd met de bedoeling wetenschap te presenteren.

Hierboven heb ik verscheidene mooie, niet-toetsbare zinnen gepresenteerd; die noem ik

hierna “magische zinnen”, omdat deze zinnen meer impact hebben dan men op grond van woordbetekenis en grammatica zou verwachten – zoals bij toverspreuken.

Dit is een boek over de ‘aard van de mens’, waarin ik zoveel mogelijk toetsbare uitspraken wil doen. Magische zinnen zijn juist niet toetsbaar. Ik heb drie redenen om uitgebreider over magische zinnen te spreken.

1. Het is onderdeel van de aard van de mens dat veel mensen een voorkeur hebben voor magische zinnen.
2. Er zijn veel mooie magische zinnen.
3. Magische zinnen kunnen desastreus zijn in rationele discussies; voor wetenschappelijke vooruitgang is het belangrijk magische zinnen te onderkennen.

### Erfelijke voorkeur?

Ik denk dat het onderkennen en waarderen van magische zinnen een universeel menselijke eigenschap is, die uiteraard pas kon ontstaan na de ontwikkeling van gesproken taal. Mensen onderkennen magische zinnen onbewust, en waarderen ze. Ik vermoed dat mensen een erfelijke voorkeur hebben voor magische zinnen. Ik vermoed dit omdat we in alle tijden en in alle culturen het belang van speciale, dichterlijke, retorische, magische, geestige of dubbelzinnige uitspraken zien. In allerlei culturen worden redenaars speciaal gewaardeerd. Leaders in kleinschalige, niet-westerse samenlevingen dienen goede redenaars te zijn. Bij de !Kung gold: *“Sommige leiders [...] hebben duidelijk leiderschapskwaliteiten, doordat ze uitstekende sprekers zijn of diplomatieke mediators.”* (Lee 1979, p. 345), en even later heeft Lee het over *‘hun extravagante toespraken’*. Op Samoa zijn redevoeringen tot een kunstvorm verheven. De mensen op Samoa hielden van ceremoniële redevoeringen; er was een speciale taal voor met ongebruikelijke woorden en cryptische spreekwoorden. Het gehoor gaat er bij voorbaat van uit dat redevoeringen onbegrijpelijk zijn (Duranti 1992, Ochs en Schieffelin 1995). Onbegrijpelijke geheimtaal is een van de methodes om belangrijk te lijken. *“Al te vaak vinden lezers iets diepzinnig wat ze niet kunnen begrijpen. Duisterheid genereert ontzag. Dat heb ik te duidelijk gezien toen ik leefde in het Parijs van Sartre, Lacan, Derrida en andere moeilijk te doorgronden ‘denkmeesters’.”* (Sperber 2010, p.583). *“Het epidemiologische mechanisme dat ik hier kort heb geschetst, verklaart hoe veel obscure teksten en hun schrijvers overschat worden, soms op het belachelijke af, niet ondanks, maar juist dankzij hun onbegrijpelijkheid.”* (Sperber 2010, p. 592). Sperber noemt dit het ‘Goeroe effect’. Serieuze, professionele

leraren hebben last van het al te grote prestige van goeroes (Kale 1970).

Ik denk dat in het sociale taalgebruik onlogische, verrassende wendingen effectief waren, en dat die mystieke wendingen ook in religieuze context gebruikt werden. Ik denk dat de waardering voor magische zinnen ontstaan is, omdat deze zinnen effectief zijn in machts-, liefdes- en religieuze situaties. Maar voorlopig is het nog speculatie dat een voorkeur voor magische zinnen erfelijk is. Waardoor heeft de mens zo'n voorkeur voor magische zinnen ontwikkeld? Er zijn situaties waarin het voordeel heeft om mensen met woorden te 'betoveren': (1) om een geliefde voor zich te winnen, (2) om medestanders te werven voor een politiek doel, of (3) om toehoorders te overbluffen. Dat lukt beter met magische zinnen dan met toetsbare maar saaie zinnen.

### Humor en magische zinnen

Magische zinnen hebben veel gemeen met humor. In beide gevallen is er iets onvoorspelbaars iets onlogisch, en iets dubbelzinnigs. Ik denk dat er tussen mensen erfelijke verschillen zijn in de waardering van magische zinnen. Er zijn geslachtsverschillen in het produceren en waarderen van humor (Finney 1994, Kotthoff 2006). Gevoel voor humor speelt een rol bij partnerkeuze: vooral vrouwen waarderen het als hun partner gevoel voor humor heeft (Lundy e.a. 1998, Bressler e.a. 2006). Bovendien hebben mensen met autisme meer moeite met onlogische, humoristische uitspraken (Baron-Cohen 1997, Emerich e.a. 2003).

### Onderken magische zinnen

Taal is speciaal. Veel zinnen in het dagelijks leven zijn niet helder en dus niet toetsbaar. Maar er is een speciale categorie niet-toetsbare zinnen: zinnen met iets mystieks: magische zinnen. De boodschap van dit artikel is: veel mensen hebben een voorkeur voor mystieke taal. Dat heb ik hier geoperationaliseerd tot "magische zinnen". Ik kan geen definitie geven van magische zinnen, maar ik heb wel enkele kenmerken benoemd (interne tegenstellingen, categoriefouten, dubbelzinnigheid), ik heb de sociale context van deze zinnen genoemd, en verder heb ik veel voorbeelden gegeven. Er zijn 'speciale woorden': als deze in een zin voorkomen, is de kans groot dat dit een magische zin is. Dit betreft vooral zelfstandige naamwoorden voor een abstract begrip. Voorbeelden van dergelijke speciale woorden zijn: waarheid, zingeving, betekenis, liefde, vrijheid of cultuur. Als deze zelfstandige naamwoorden in een zin voorkomen, is het verstandig je af te vragen wat deze zin eigenlijk betekent. Meestal zijn deze zinnen 'speci-

aal', en in ieder geval niet toetsbaar, omdat ze een niet-definieerbaar kernbegrip bevatten. Deze woorden op zich zijn geen garantie dat we met een magische zin te maken hebben. Een ander signaal voor magische zinnen is dat in één uitspraak mentale en fysieke gebeurtenissen gecombineerd worden. Of erger nog: dat mentale en fysieke gebeurtenissen tegenover elkaar worden geplaatst.

*"En dat je kunt spreken in een andere taal, liturgische taal, geloofstaal, vergelijkbaar met de zoete onzinwoordjes die geliefden elkaar toe fluisteren, giechelend, lachend en die betekenis hebben en geloof uitdrukken in 'altijd' en 'nooit'.* (Marjolein de Vos, NRC Handelsblad 2007, 2 april, p. 7).

Mensen maken snel onderscheid tussen magische zinnen en de saaie toetsbare zinnen. De elektrische activiteit van de hersenen is inderdaad anders bij het horen van metaforische taal dan bij zinnen met een letterlijke betekenis (Pynte e.a. 1996, Coulson en van Petten 2002). Die hersenactiviteit op metaforen is vooral groter na 0,4 sec. Er is ook onderscheid tussen gangbare metaforen en nieuwe metaforen. De hersenreacties op nieuwe, creatieve metaforen zijn groter dan op bekende, gangbare metaforen (Lai e.a. 2009, Rataj e.a. 2018).

### Waardeer magische zinnen

*"Hoe dingen te doen met woorden."* (Austin 1962). Met magische zinnen bereik je iets anders dan je semantisch of grammaticaal kunt verklaren. Als sprekers een speciaal effect met hun zinnen willen bereiken, is het een effectieve strategie om zinnen te maken waar logisch iets mis mee is, zoals innerlijke tegenstellingen, categoriefouten en dubbelzinnigheden. Ik denk dat veel sprekers/schrijvers een voorkeur hebben voor magische zinnen, omdat ze dit mooie zinnen vinden, en omdat ze ontdekt hebben dat deze zinnen nuttig zijn om rationalisten van een weerwoord te beroven. Magische zinnen zijn een retorische truc. Het grote voordeel van magische zinnen is dat ze onweerlegbaar zijn. Niemand kan aantonen dat de spreker/schrijver ongelijk heeft. Bovendien krijgt de spreker/schrijver door deze zinnen een imago van diepzinnigheid. Magische zinnen zijn mooi en effectief. Daarom zijn deze zinnen ook zo populair in religie, politiek, liefde, filosofie en helaas ook in bepaalde varianten van wetenschap.

Mensen hebben (in verscheidene taalspelen) een extra voorkeur voor magische zinnen. Daarom is mijn advies: gebruik magische zinnen als een bron van schoonheid, bewondering, inspiratie en troost.



**Diskwalificeer magische zinnen**

Maar magische zinnen kunnen het spel van rationele discussies verstoren. Omdat een inhoudelijk rationeel antwoord op magische zinnen onmogelijk is, dienen in rationele discussies magische zinnen gediskwalificeerd te worden. Met magische zinnen slaat de spreker een discussie dood, terwijl hij zichzelf het imago van diepzinnigheid aanmeet. Wetenschap is een spel met de rede en met observaties, maar dat spel is alleen leuk als het met de rede wordt gespeeld.

In de hele geschiedenis van de westerse en oosterse filosofie is er een strijd tussen rationale en antirationale filosofen. Speciaal Tao, Zen en postmodernisme worden gekarakteriseerd door magische zinnen. Antirationale filosofen gebruiken magische zinnen, waarop rationalisten nu eenmaal geen grip hebben. Lees bijvoorbeeld de volgende kritiek op Heidegger en

Sartre in een stuk over interpretaties van metafysica. *“Metafysica is een betoog (in klassiek Grieks of modern Duits) over Zijnde, het Niets, en ‘Dasein’ (het menselijk bestaan) (Heidegger 1953). Objectie: dit is onmogelijk omdat die discussie onbegrijpelijk is en openlijk irrationeel. Mocht je daaraan twifelen, probeer dan Heidegger of Sartre te lezen.”* (Bunge 1977).

Ik verwacht dat sommige objecties tegen mijn uitspraken in dit boek verwoord worden in magische zinnen. Door die magische zinnen lijkt de spreker van dergelijke objecties slim en spitsvondig, maar dat is dan ook alles. Dergelijke magische zinnen zijn geen constructieve bijdrage in een discussie om meer helderheid te krijgen. Met dit hoofdstuk heb ik een reactie voorbereid om een bespreking van mijn ideeën in dit boek constructief te houden.



---

<b>8</b>	<b>Religie</b>	567
	8.1. Ontstaan van religie, biologie	569
	8.2. Ontstaan van religie, cultuur	579
	8.3. Mensen en andere dieren	605



## 8.1. Het ontstaan van religie. 1. De biologische onderbouw

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Naarmate de kans op een gunstige uitkomst groter is, worden dieren en mensen eerder bijgelovig.*

### Samenvatting

Als mensen opgroeien in een samenleving zonder geloof in geesten of goden, is de kans klein dat ze uit zichzelf in geesten of goden gaan geloven. Maar mensen gaan gemakkelijk in bovennatuurlijke krachten geloven, als anderen in hun omgeving dat ook doen. Dat noemen we 'religiositeit'. Religiositeit bestaat uit twee elementen: mystieke ervaringen aan de ene kant, en devotie en gehoorzaamheid aan 'hogere machten'. Dit is karakteristiek voor respectievelijk de oosterse en de westerse spiritualiteit. Religiositeit is in kleine tot middelgrote mate erfelijk.

Een waardering voor het mystieke is nauw verbonden met religie, maar ook met andere aspecten van sociaal contact. Waarschijnlijk is het waarderen van speciale magische, mystieke en humoristische uitspraken een deels erfelijke verworvenheid van de mens, die bijdroeg tot soepel groepsleven, liefde, humor en de inspiratie voor gedichten.

- Samenvatting
- 1. Inleiding
- 2. Religie en religiositeit bij de mens
  - 2.1. Het meten van religiositeit
  - 2.2. Oorzaken van religiositeit: erfelijkheid en omgeving
  - 2.3. Associaties van religiositeit met levensverwachting
  - 2.4. Hoe verklaren we de positieve gevolgen van religieus gedrag?
- 3. Mogelijke voorlopers van religie bij dieren
- 4. Besluit

### 1. Inleiding

#### Religie: cultuur en biologie?

In dit en het volgende hoofdstuk probeer ik het ontstaan van religie te verklaren uitgaande van normale evolutionaire processen en normale psychische en sociale processen bij mensen. Ik houd me hier niet bezig met de vraag wat religie is, en of er bovennatuurlijke wezens of machten bestaan; **die** vragen zijn onoplosbaar in een empirische wetenschap. In dit hoofdstuk bespreek ik in welke mate religiositeit erfelijk is, en de associaties van religiositeit met levensverwachting. Daarna bezie ik of voorlopers van religie ook bij dieren voorkomen. In het volgende hoofdstuk presenteer ik een sociaal-cultureel scenario over het ontstaan van religie. Sociobiologen en de evolutionair psychologen hebben zich bezig gehouden met het ontstaan van religie. *“Religie vormt de grootste uitdaging voor de sociobiologie van de mens, en de meest opwindende kans op vooruitgang als een echt oorspronkelijk theoretisch wetenschapsgebied.”* (E.O. Wilson 1978, p. 175).

### 2. Religie en religiositeit bij de mens

#### 2.1. Het meten van religiositeit

##### Geen definities

De afzonderlijke onderzoekers hebben geen overeenstemming bereikt over een definitie van 'religie', 'ziel' of 'god' <sup>1</sup>. Sommige definities gaan uit van individueel geloven, en andere van geloof als sociaal verschijnsel. Sommige definities gaan uit van een veronderstelde reden voor religie (angst, zingeving), en andere definities gaan uit van het veronderstelde gevolg (een leven na de dood). Hier ga ik uit van een minimale definitie *“Religie is het geloof in bovennatuurlijke wezens of krachten”* <sup>2</sup> (zie ook Tylor 1871 en Rottman en Kelemen 2012).

<sup>1</sup> In het algemeen kan men kernbegrippen in een empirische wetenschap niet definiëren, maar wel kan men sommige relevante begrippen operationaliseren (hoofdstuk 7.1.).

<sup>2</sup> Een grensgeval vormen de mensen (toverars of heksen) aan wie men bovennatuurlijke krachten toeschrijft. Soms zijn zij onderdeel van een religie, maar vaak is dit profaan magisch denken.

Over bovennatuurlijke wezens kun je geen toetsbare uitspraken doen, maar wel over de mate waarin mensen zich religieus gedragen, of zeggen religieus te zijn. Verscheidene onderzoekers hebben meetschalen voor religiositeit ontwikkeld; die zal ik hier kort bespreken.

### Het meten van zelftranscendentie

Cloninger (1993) heeft een meetschaal, de *Temperament and Character Inventory*, ontwikkeld om zo goed mogelijk persoonlijkheid te meten. De TCI bestaat uit 7 subschalen, en één hiervan verwijst naar religiositeit of 'zelftranscendentie'. Zelftranscendentie bestaat weer uit 3 subschalen.

1. Zelf-vergetende vs. zelfbewuste beleving - met vragen zoals *"Ik ben vaak zo gefascineerd met wat ik doe, dat ik in het moment verloren ben, en los ben van tijd en plaats."*
2. Transpersoonlijke identificatie vs. zelf-isolering - met vragen zoals *"Ik voel me soms zo verbonden met de natuur dat alles onderdeel lijkt te zijn van één levend organisme."*
3. Spirituele aanvaarding vs. rationeel materialisme - met vragen zoals *"Soms heb ik het gevoel dat mijn leven geleid wordt door een spirituele kracht groter dan enig menselijk wezen."*

De afzonderlijke vragen bevatten veel magische formuleringen (hoofdstuk 7.3.), die niet te vertalen zijn in helder Nederlands, maar dat is niet te vermijden voor het meten van een mystiek begrip als 'zelftranscendentie'. Desondanks kan men met dit instrument reproduceerbare resultaten bereiken

### Religiositeit' en de Big Five (1998)

De 'Big Five' is tegenwoordig de gouden standaard om persoonlijkheid te scoren (hoofdstuk 3.4.). Goldberg (1993) heeft bijgedragen aan de ontwikkeling van de *Big Five*. Later hebben

Saucier en Goldberg (1998) onderzocht of er nog andere belangrijke factoren zijn die eigenschappen van personen karakteriseren. De belangrijkste factor die ze ontdekten naast de *Big Five*, was 'religiositeit'. De eigenschappen waarop dit gebaseerd was, waren eerbied, devotie en godsvrucht; dit verwijst dus vooral naar de traditionele westerse religiositeit.

### Het meten van spiritualiteit

Er waren 11 meetschalen gepubliceerd voor aspecten van spiritualiteit, piek-ervaringen en bijgeloof. Niemand kan zeggen wat men met 'echte religiositeit' bedoelt, en hoe dat gemeten zou kunnen worden. MacDonald (2000) heeft deze 11 schalen, inclusief de schaal van Cloninger (1993), onderzocht met factor-analyse op zoek naar onderliggende factoren. Op grond daarvan heeft hij een meetinstrument met 98 items ontwikkeld, dat hij de *Expressions of Spirituality Inventory* (ESI) noemde. De ESI heeft de volgende hoofddimensies.

1. Mystiek (belevings/fenomenologisch): heeft men zelf spirituele/mystieke/transcendente ervaringen of piekervaringen gehad.
2. Idealisme (cognitieve-affectieve oriëntatie op spiritualiteit): dit bestaat uit idealisme, geloof in de zin van het leven en altruïsme.
3. Bijgeloof (paranormaal en occult geloof): dit bestaat uit geloof in geesten, paranormale verschijnselen, hekserij en bijgeloof.
4. Traditioneel westers religieus (religiositeit); juist niet de mystieke oosterse gelovigheid.
5. Positieve houding (existentieel wel-bevinden/positieve zelfwaardering): een positieve houding t.o.v. zichzelf en de wereld.

### Religie en persoonlijkheid

Als men aspecten van religiositeit uit de ESI vergelijkt met persoonlijkheidseigenschappen, de *Big Five* (tabel 1), kan men de enkele facto-

Tabel 1. Correlaties van aspecten van religiositeit met persoonlijkheidskenmerken (onderdelen van de *Big Five*), volgens 3 verschillende onderzoeken. De vetgedrukt correlaties (gekleurde) zijn statistisch significant.

	stabiliteit			plasticiteit	
	neurotisch	vriendelijk	gewetensvol	extravert	open
Saucier and Goldberg 1998					
traditioneel westers religieus	0,11	<b>0,28</b>	0,18	0,15	<b>-0,22</b>
De Fruyt e.a. 2000 (TCI)					
zelf-transcendent	0,06	-0,01	0,16	<b>0,25</b>	<b>0,41</b>
MacDonald 2000 (ESI)					
idealisme	-0,06	<b>0,30</b>	<b>0,26</b>	0,15	<b>0,22</b>
mystiek	-0,06	0,02	0,10	0,14	<b>0,33</b>
bijgeloof	0,00	0,09	0,03	0,08	<b>0,37</b>
positieve houding	<b>-0,66</b>	0,13	<b>0,33</b>	<b>0,32</b>	0,08
traditioneel westers religieus	-0,03	<b>0,25</b>	<b>0,21</b>	0,15	0,00

ren onderscheiden, waarvan de eerste twee direct aan religie gekoppeld zijn.

- **Traditioneel westerse religiositeit** die gepaard gaat met vriendelijkheid en gewetensvolheid en aanvaarding van erkende 'waarheden', en juist niet met openheid voor nieuwe ervaringen.
- Er is een **mystieke, zelf-transcendente, oosterse religiositeit**, die gepaard gaat met openheid voor nieuwe eigen ervaringen, en ook met gewetensvolheid, extraversie en vriendelijkheid.

Twee andere aspecten hebben niet met het geloof in bovennatuurlijke wezens of krachten te maken.

- Een **positieve levenshouding** en **idealisme** gaan samen met extraversie en gewetensvolheid.
- **Bijgeloof** gaat sterk samen met openheid voor nieuwe ervaringen, maar niet met andere factoren van de *Big Five*. Veel bijgeloof is werelds bijgeloof zoals rond zwarte katten en vrijdag de 13<sup>e</sup>.

## 2.2. Oorzaken van religiositeit: erfelijkheid en omgeving

### Indirecte aanwijzingen voor erfelijke invloeden

Als een eigenschap niet of moeilijk te veranderen is, vormt dat een zwakke aanwijzing dat er een erfelijke component is (hoofdstuk 3.1.). In hun jeugd nemen kinderen het geloof van hun ouders over – dat is dus een aangeleerde omgevingsinvloed (Eaves e.a. 1990). Rond de puberteit maken veel mensen eigen keuzes voor religie of ideologie. De keuze die men rond de puberteit maakt, geldt meestal voor lange tijd. Volwassen mensen veranderen niet lichtvaardig van geloof. In het algemeen kost het missionarissen en zendelingen grote moeite om mensen van geloof te laten veranderen. Overal zijn wel individuen die de officiële leer van het volk niet geloven, maar soms is het gevaarlijk dat te laten merken. Malinowski (1925) meldt dat enkele Trobrianders hem toevertrouwden dat ze eigenlijk niet geloofden in de goden van het volk.

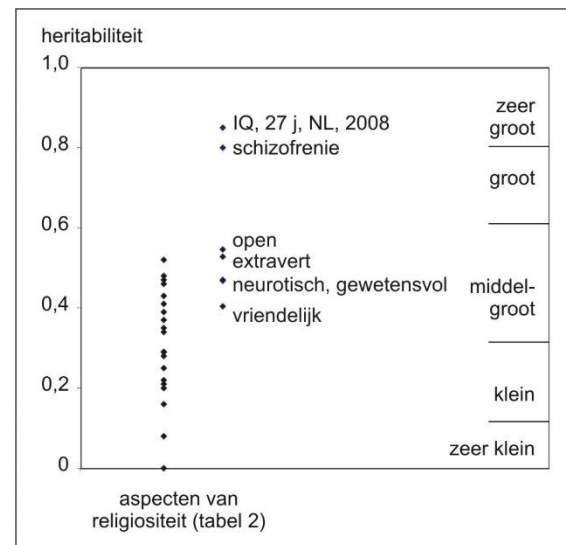
Het lijkt erop dat sommige mensen per sé willen geloven in een bovennatuurlijk wezen of invloed, en dat anderen daar per sé niet in willen geloven. Dit was bijvoorbeeld de kern van de verschillen tussen de ongelovige leden van de Wiener Kreis en Wittgenstein; Wittgenstein benadrukte de waarde van 'metafysica' en 'het mystieke' (Carnap 1963). Mensen ontwikkelen sterke gevoelens voor of tegen religie, doordat men loyaal is aan eigen groepsopvattingen (hoofdstuk 6.3.). De keuze voor of

tegen religie is in ieder geval niet alleen de invloed van opvoeding, want kinderen van gelovigen kunnen atheïst worden, en *vice versa*.

### Heritabiliteit van religiositeit

De heritabiliteit van aspecten van religiositeit staat in figuur 1. Erfelijkheid draagt in kleine tot middelgrote mate bij tot religiositeit<sup>3</sup>. Erfelijkheid is minder belangrijk voor religiositeit, dan voor bijvoorbeeld persoonlijkheid, IQ en schizofrenie. Hiervoor zijn aspecten van westerse en oosterse religiositeit onderzocht: kerkbezoek, subjectieve religieuze waarden en zelf-transcendentie.

Hoe men religiositeit ook definieert, religiositeit is deels erfelijk (tabel 2). Maar religiositeit is niet erfelijk bepaald; daarvoor zijn de gevonden heritabiliteiten te laag. Een lage tot matige heritabiliteit van religiositeit houdt in dat mensen verschillend zijn in de erfelijke aanleg voor religiositeit.



*Figuur 1. De heritabiliteit van aspecten van religiositeit (uit tabel 2), vergeleken met de heritabiliteit voor aspecten van persoonlijkheid (Big Five), schizofrenie en IQ, gemeten bij volwassenen boven 27 jaar in Nederland in 2008 (voor de heritabiliteit van het IQ zijn plaats, jaartal en leeftijd relevant).*

<sup>3</sup> Dean Hamer (2004) claimt dat het gen voor het eiwit *Vesicular MonoAmine Transporter 2* een belangrijke rol speelt in het ontstaan van spiritualiteit en zelf-transcendentie uit de TCI. Dat wordt niet meer aangehangen.

Tabel 2. De heritabiliteit van aspecten van religiositeit en de invloed van een gedeelde omgeving.

onderdeel	heritabiliteit	gedeelde omgeving	Bron
<b>Traditioneel westers religieus</b>			
Volgt sabbat-voorschriften	0,35	0,18	Martin e.a. 1986
Volgt godsdienstige wetten	0,22	0,26	
Aanvaardt het gezag van de kerk	0,29	0,20	
Geloof in de waarheid van de bijbel	0,25	0,34	
Religieuze belangstelling in vrije tijd	0,47	0	Waller e.a. 1990
Religieuze belangstelling in beroep	0,41	0	
Religieus fundamentalisme	0,46	0,54	
Belangstelling religieuze roeping	0,48	0,52	
Religieuze waarden	0,52	0,48	Truett e.a. 1992
Religieus conservatisme (mannen)	0,16	0,47	
Religieus conservatisme (vrouwen)	0,37	0,34	Beer e.a. 1998
Religieus orthodox	0,28	0,26	
Intrinsiek religieus	0,43	(0)	Bouchard e.a. 1999
Intern religieus (jongeren)	0,20	0,44	Koenig e.a. 2005
Intern religieus (volwassenen)	0,34	0,24	
Kerkbezoek (mannen)	0,0	0,66	Truett e.a. 1992
Kerkbezoek (vrouwen)	0,21	0,46	
Kerkbezoek (mannen)	0,26		Truett e.a. 1994
Kerkbezoek (vrouwen)	0,34		
Persoonlijke devotie	0,29	0,24	Kendler e.a. 1997
Religieuze belijdenis	0,29	0,42	D'Onofrio e.a. 1999
Extrinsiek religieus	0,39	(0)	Bouchard e.a. 1999
Extern religieus (jongeren)	0,08	0,53	Koenig e.a. 2005
Extern religieus (volwassenen)	0,39	0,18	
<b>Mystiek</b>			
Zelf-transcendent (mannen)	0,37	0	Kirk 1999
Zelf-transcendent (vrouwen)	0,41	0	

Er is ook erfelijkheidsonderzoek gedaan naar religiositeit bij jongeren (tot 18 jaar). Bij jeugdigen bepaalde de opvoeding grotendeels of ze godsdienstig waren, en of ze deelnamen aan religieuze activiteiten (Boomsma e.a. 1999, Winter e.a. 1999, Abrahamson e.a. 2002). Bij jongeren heeft de opvoeding zo'n sterke invloed op het religieus gedrag dat er nauwelijks invloed van erfelijkheid is. In het algemeen is de heritabiliteit van verscheidene eigenschappen bij jongeren kleiner dan bij volwassenen (hoofdstuk 3.1.). De waardes voor heritabiliteit van religiositeit voor volwassenen zijn groter dan voor jongeren (Koenig e.a. 2005).

#### Heritabiliteit van een positieve levenshouding, idealisme en bijgeloof

Een positieve levenshouding, idealisme en bijgeloof vormen ook assen van de ESI. Tabel 3 toont in welke mate aspecten van een positieve houding erfelijk zijn. Hier zien we middelgrote waardes van heritabiliteit – meestal boven 0,30. Er zijn dus erfelijke verschillen tussen mensen in de mate van een positieve grondhouding. De invloed van opgroeien in

een gemeenschappelijk omgeving op een positieve houding is meestal nul of zeer klein. De heritabiliteit voor geloof in astrologie was 0,39 (Alford e.a. 2005). Het begrip 'magisch denken' omvat onder andere geloof in gedachtenlezen, astrologie, UFO's, samenzweringstheorieën en geluospoppetjes. De heritabiliteit hiervan was 0,51 (Brambilla e.a. 2014, tabel 3). Mensen verschillen dus in hun erfelijke aanleg voor bijgeloof. Bij patiënten met obsessieve-compulsieve stoornis was de heritabiliteit van bijgeloof 0,34 (Katerberg e.a. 2010).

#### Heritabiliteit van politieke en sociale standpunten

Het blijkt dat er voor verrassend veel aspecten van politieke en sociale standpunten een meetbare heritabiliteit is. "De onderdelen met de grootste heritabiliteit betroffen religie en de aanpak van criminelen." (Eaves e.a. 1989, p. 322). De items die direct religie betreffen, staan in tabel 4; de invloed van opgroeien in dezelfde omgeving is voor deze items nul.



Tabel 3. De heritabiliteit van een positieve houding en bijgeloof, en de invloed van een gedeelde omgeving.

onderdeel	heritabiliteit	gedeelde omgeving	Bron
<b>Positieve houding</b>			
altruïsme	0,51	0,02	Rushton e.a. 1986
altruïsme	0,34	0	Jang e.a. 1996
Ontwikkeling van empathie (3,5 jaar)			Knafo e.a. 2009
Empathische bezorgdheid	0,19		
Empathisch inzicht (hypothese testing)	0,44		
Empathie	0,46	0	Bouchard e.a. 1999
Positieve emoties	0,39	ns	Jang e.a. 1996
Positieve emoties	0,40	0,22	Tellegen e.a. 1988
Negatieve emoties	0,55	0,03	
Positieve emoties (mannen)	0,53	0	Bouchard en McGue 2003
Positieve emoties (vrouwen)	0,48	0	
Negatieve emoties (mannen)	0,48	0	
Negatieve emoties (vrouwen)	0,42	0	
Well being	0,44	0	Bouchard e.a. 1999
Amicability	0,57	0	
<b>Bijgeloof</b>			
astrologie	0,39	0,09	Alford e.a. 2005
bij obsessieve-compulsieve stoornis	0,34	n.d.	Katerberg e.a. 2010
magisch denken	0,51	0,49	Brambilla e.a. 2014

In tabel 5 staat de heritabiliteit van sociale attitudes waarover religies een standpunt innemen, zoals abortus, doodstraf, gehoorzaamheid en seks. Voor de meeste items is de invloed van erfelijkheid groter dan van opgroeien in een gemeenschappelijke omgeving.

### 2.3. Associaties van religiositeit met levensverwachting

#### Kerkbezoek

Men kan de mate van religiositeit ook meten door te vragen naar de frequentie van kerkbezoek. Kerkbezoek vergt meer dan aankruisen van veldjes in een enquêteformulier. Verreweg het meeste onderzoek naar de effecten van religie is in de USA uitgevoerd. Van de 53 artikelen over religie en mortaliteit kwamen er 41 (77%) uit de USA, en slechts 4 (7%) uit Europa of uit Azië. Het verband tussen religiositeit en overleven is het sterkst, wanneer men religiositeit meet als frequentie van kerkbe-

zoek; voor andere maten van religiositeit is het verband zwakker (Hummer e.a. 2004). Steeds blijkt dat mensen die vaker naar de kerk gaan, gemiddeld langer leven (Levin en Vanderpool 1987, Levin 1996, Koenig e.a. 2001). Dit verschil is groot: vergeleken met mensen die nooit naar de kerk gaan, leven mensen die minstens één maal per week naar de kerk gaan, gemiddeld 7 jaar langer (Hummer 1999). Dit is een robuust verband dat in veel onderzoeken in allerlei landen gevonden is. Bedenk hierbij dat in de USA 73% van de bevolking gelovig is, en daarvan is 66% protestant. In Europa werden twee varianten van religiositeit onderscheiden: (1) stabiel religieus (d.i. bidden, deelnemen aan een religieuze organisatie en religieus opgevoed) en (2) crisis-religieus (alleen bidden). Stabiel religieuze mensen hadden iets betere gezondheid, terwijl crisis-religieuze mensen een iets slechtere gezondheid hadden (Ahrenfeldt e.a. 2017). Overigens zijn deze correlaties klein ( $r = 0,06 - 0,10$ ).

Tabel 4. Heritabiliteit van meningen over het belang van religie (Eaves e.a. 1989, p. 319-326).

onderdeel	heritabiliteit	Shared environment
Is goed leven zonder religie mogelijk	0,56	0
Meer invloed van de kerk op leven	0,54	0
Alleen door religie kan een beschaving overleven	0,54	0
Onvoorwaardelijk geloof in de Kerk	0,53	0

Tabel 5. Heritabiliteit van sociale attitudes, gerelateerd aan religie en moraal.

	heritabiliteit	Gedeelde omgeving	Bron
<b>Leven en dood</b>			
doodstraf	0,51	0	Martin e.a. 1986
doodstraf	0,50	0	Olson e.a. 2001
doodstraf	0,32	0,24	Alford e.a. 2005
Legaliseren van abortus	0,32	0,33	Martin e.a. 1986
abortus	0,54	0	Olson e.a. 2001
abortus	0,25	0,39	Alford e.a. 2005
euthanasie	0,44	0	Olson e.a. 2001
<b>Gehoorzaamheid</b>			
opvoeding	0,32	0	Olson e.a. 2001
strikte regels	0,31	0,08	Martin e.a. 1986
dienstplicht	0,38	0,02	Alford e.a. 2005
militaire discipline	0,40	0,11	Martin e.a. 1986
militaire discipline	0,29	0,09	Alford e.a. 2005
lijfstraffen	0,21	0,17	Martin e.a. 1986
castratie als straf	0,17	0,21	Olson e.a. 2001
dwangbuizen	0,09	0,13	Martin e.a. 1986
<b>Huwelijk en seks</b>			
neef-nicht huwelijk	0,35	0,04	Martin e.a. 1986
raciaal gemengde huwelijken	0,33	0,12	Martin e.a. 1986
ongehuwd samenleven	0,30	0,37	Alford e.a. 2005
chtscheiding	0,40	0,12	Martin e.a. 1986
chtscheiding	0,26	0,21	Alford e.a. 2005
voorbehoedsmiddelen	0	0,25	Olson e.a. 2001
seksfilms	0,35	0,28	Alford e.a. 2005
<b>bidden</b>			
gebed op school	0,41	0,25	Alford e.a. 2005

De vraag is: wat veroorzaakt deze geringe sterfte bij Christelijke kerkgangers? Ik denk niet dat kerkbezoek op zich de levensverwachting vergroot. Waarschijnlijk is kerkbezoek de meest eenvoudige, uitvoerbare maat voor de mate van religieuze betrokkenheid.

Er is wel gespeculeerd dat zieke mensen minder vaak naar de kerk konden gaan, en dat daardoor kerkgangers langer leven. Echter: mensen met belemmerde mobiliteit gingen juist vaker naar de kerk dan mensen zonder belemmerde mobiliteit (Strawbridge e.a. 1997).

### Zelfmoord

Een van de eerste sociologische onderzoeken ter wereld was het onderzoek van Durkheim (1897) naar het verband tussen religie en zelfmoord in Europa. Hij ontdekte dat mensen toen in katholieke landen 3 – 5 maal minder zelfmoord pleegden dan in protestantse landen. Durkheims verschil in zelfmoord tussen katholieken en protestanten is niet bevestigd in latere onderzoeken (Koenig e.a. 2001). Latere onderzoekers vonden wel de volgende twee consistente tendenties. (1) Zelfmoord komt weinig voor bij Moslims en bij enkele conserva-

tieve protestantse groeperingen zoals de Baptisten en de Mormonen. (2) Zelfmoord komt minder voor bij mensen die vaker naar de kerk gaan, vaker bidden of opvallend gelovig zijn.

### Mortaliteit in Christelijke sekten

Vergeleken met de gemiddelde Amerikanen leven Mormonen, de Amish en Zevende Dags Adventisten langer. Ook in Australië, Noorwegen en Nederland leven Zevende Dags Adventisten langer dan de overige plaatselijke bevolking (Koenig e.a. 2001). Niet bij alle christelijke sektes leven de aanhangers langer. *Christian Science* is een christelijk geloof gesticht rond 1866. Volgens de leer van *Christian Science* komt genezing tot stand door gebed en spiritualiteit en niet door geneeskunde. *Christian Science* verbiedt roken en alcoholische drank. De mortaliteit bij aanhangers van *Christian Science* is iets hoger dan bij mensen uit hetzelfde gebied (Wilson 1965, Simpson 1989). Niet roken en drinken zou een gunstig effect hebben op de overleving, maar dit wordt waarschijnlijk teniet gedaan doordat geneeskunde afgewezen wordt (Simpson 1989).

### Joden

In 4 verschillende studies bleek dat de mortaliteit onder Joden in de USA en Canada lager was dan onder niet-Joden (Koenig e.a. 2001). In Israël zijn idealistische egalitaire landbouw-gemeenschappen gesticht: kibboets. De meeste kibboets zijn gesticht door linkse (seculiere) idealisten, terwijl enkele juist door orthodoxe Joden gesticht zijn. In de religieuze kibboets was de mortaliteit 52% van die in de seculiere kibboets (Kark e.a. 1996). Dit onderzoek is bijzonder, omdat speciaal idealistische groepen (religieus en seculier) vergeleken zijn. Onder Joden vond Durkheim (1897) minder zelfmoord dan onder christenen, en dat werd bevestigd in de meeste recente onderzoeken (Koenig e.a. 2001).

### Andere religies

Niet alleen het geloof op zich, maar ook de sociale context rond het geloof speelt een rol. De sterfte van baby's rond de geboorte is gemeten bij Moslims en Hindoes. In het Hindoe-land India was de sterfte onder Moslim-baby's groter dan onder Hindoe-baby's (Saksena e.a. 1980). Omgekeerd stierven er in het Moslim-land Bangladesh meer Hindoe-baby's (Miah e.a. 1993). Gyimah (2007) heeft de sterfte onder kinderen tot 5 jaar in Ghana bestudeerd. Bij Christen-kinderen was de sterfte minder dan bij Moslim-kinderen of bij kinderen van wie de moeder een traditioneel geloof aanhing.

### 2.4. Hoe verklaren we de positieve gevolgen van religieus gedrag?

#### Natuurlijke oorzaken van positieve invloeden van religie

Verscheidene onderzoekers hebben details van de leefwijze statistisch geanalyseerd in een poging een causale verklaring te vinden waardoor sommige groepen gelovigen langer leefden dan andere. Hier zoek ik vooral naar natuurwetenschappelijke verklaringen. De vergelijking tussen het Hindoe India en Moslim Bangladesh wijst erop dat lidmaatschap van de dominante religie in een land gunstig werkt. Aanhangers van de dominante religie zijn in allerlei opzichten gemiddeld in het voordeel: ze zijn gemiddeld rijker, vertonen minder huiselijk geweld, minder drugverslaving, minder echtscheidingen, minder zelfmoord, ze eten gemiddeld gezonder, maken vaker gebruik van preventieve gezondheidszorg, en steunen elkaar in moeilijke tijden. Maar al met al is men er niet in geslaagd de hogere levensverwachting van christelijke kerkgangers door afzonderlijke factoren afdoende causaal te verklaren (Koenig e.a. 2001, Oman en Thoresen 2002, Musick e.a. 2004, Hummer 2004).

#### Natuurlijke oorzaken van negatieve invloeden van religie

Er zijn niet alleen positieve associaties gevonden tussen religie en levensverwachting, maar ook negatieve associaties, vooral bij religieuze sektes (Mueller e.a. 2001). Sommige sektes oordelen negatief over wetenschappelijk onderbouwde geneeswijzen. In sommige sektes zijn bloedtransfusie of preventieve vaccinaties verboden. Sommige sektes hebben medisch irrelevante voedselvoorschriften, en schrijven bij ziekte vasten of medisch schadelijke voedselbeperking voor.

### 3. Mogelijke voorlopers van religie bij dieren

Er zijn gedragingen of situaties bij dieren die een voorloper van religie kunnen zijn.

#### Causale misattributie bij dieren: 'bijgeloof'

Als men een dier of mens een positieve of negatieve stimulus toedient vlak na de uitvoering van een bepaald gedrag, is de kans groot dat dit gedrag respectievelijk frequenter of minder frequent wordt. Dat is de essentie van dressereren of operant conditioneren (hoofdstuk 3.2.). We mogen ervan uitgaan dat het evolutionair voordelig was dat dieren causale verbanden ontdekten en gebruikten. Maar toen bedacht Skinner (1948) een variant. Een duif kreeg via een apparaat voedsel met vaste intervallen, zonder enig verband met het gedrag van de vogel. Toen gingen 6 van de 8 duiven stereotiep gedrag vertonen, zoals rondraaien of karakteristieke kopbewegingen; dat gedrag was voor ieder individu verschillend. *"Het conditioneringsproces is meestal duidelijk. De vogel voert enige gedrag uit toen de voedselbak toevallig verscheen; daardoor ging de vogel dit gedrag vaker herhalen. Wanneer het interval tot de volgende voedselpresentatie niet zo groot is, dat extinctie optreedt, dan is een tweede contingentie waarschijnlijk. Dit versterkt de reactie nog meer en daaropvolgende reinforcement wordt waarschijnlijker."* (Skinner 1948, p. 168). *"Je kan zeggen dat dit experiment een soort bijgeloof toonde."* (Skinner 1948, p. 171). Het gedrag van deze duiven is dus gebaseerd op een causale misattributie; men had dit ook de illusie van invloed kunnen noemen ('*illusion of control*', Langer 1975, hoofdstuk 3.6.). Mensen en andere dieren maken voortdurend causale attributies (hoofdstuk 3.5.); sommige daarvan blijken achteraf juist te zijn en andere onjuist. Ieder geloof of bijgeloof is zo'n causale attributie (Beck en Forstmeier 2007). Skinner (1953, p. 350 – 358) noemde dit een basis voor religie.

### Al-goede moeder bij zoogdieren

Voor pasgeboren zoogdieren is de moeder een allesoverheersende, voedende, warme macht. Alle pasgeboren zoogdieren zijn in die situatie geweest, minstens sinds 200 Mya. Dat lijkt een primitieve beleving van een bovennatuurlijk wezen. *“De pasgeboren baby voelt onbewust dat er een voorwerp van unieke goedheid bestaat, dat maximale bevrediging levert, en dat voorwerp is de moederborst.”* (Klein e.a. 1952, p. 265). Een almachtige god ligt in het verlengde van een almachtige moeder. *“God wordt de perfecte vervanging voor de hechtings-figuur.”* (Dickie e.a. 1997). Zo ervaren pasgeborenen al vroeg een onvoorwaardelijk goed en machtig principe. Een volmaakt wezen sluit beter aan bij de eerste belevingen van jonge kinderen dan een werkelijke mens: *“... kinderen schrijven die eigenschappen gemakkelijker toe aan een niet-menselijke ‘agent’ (bijv. God) dan aan mensen die hen begrijpen.”* (Barrett e.a. 2001, p. 60).

### Gehoorzaamheid aan machtig wezens

In de natuur komt het regelmatig voor dat een dier een soortgenoot bijt, slaat, najaagt of bedreigt. Als de soortgenoot dat gedrag ‘accepteert’, is er een machtsverhouding. Een leidend dier kan onderschikte dieren afstraffen, als deze ongewenst gedrag vertonen (hoofdstuk 4.3.). Een moeder kan haar kinderen bestraffen. En een alfamannetje kan groepsgenoten bestraffen. Binnen een gemeenschap heeft straffen verscheidene gevolgen: het vestigen en handhaven van gezagsverhoudingen, het ontmoedigen van bedriegers en klaplopers, het corrigeren van nakomelingen of toekomstige sekspartners, en samenwerking in stand houden (Clutton-Brock en Parker 1995). Gestraft worden leidt altijd tot leren (Thorndike 1932). De gestrafte leert twee verbanden: welke gedrag tot straf leidt, en welke groepsgenoten straffen uitdelen. In de natuur kunnen dieren meestal straf vermijden door gedragsverandering, zoals vluchten of stiekem regels overtreden. Bij de mens variëren de heritabiliteiten van gezagsverhoudingen tussen 0,25 en 0,80. De heritabiliteit van gehoorzaamheid varieert van 0,30 – 0,40. Gezagsverhoudingen zijn vooral biologisch voordelig voor de machtige individuen (hoofdstuk 4.3.). Een gevolg van straffen is dat dieren leren machtige dieren te gehoorzamen. Gehoorzaamheid aan ouders en machthebbers is normaal, aangeleerd gedrag. Gehoorzaamheid aan priesters of goden ligt in het verlengde daarvan.

### Incest-vermijding bij zoogdieren

Het incesttaboe is wel geïnterpreteerd als de oorsprong van moraal en van ‘menswording’

(Lévi-Strauss 1949). Maar ook bij allerlei andere dieren is er inteeltvermijding; dit is het meest bestudeerd bij vogels en zoogdieren (hoofdstuk 5.2.). Bij chimpansees en bonobo’s verlaten meisjes voor de geslachtsrijpheid hun groep, en sluiten zich aan bij een andere groep; daardoor wordt de kans op incest kleiner. Bij chimpansees leven volwassen mannetjes met hun moeders in dezelfde gemeenschap. Zij paren zelden met hun moeder, maar in voorkomende gevallen verzette de moeder zich (Pusey 2005). De normale partnerkeuze bij vogels, zoogdieren is zodanig dat de kans op nauwe inteelt kleiner wordt, en daardoor wordt de kans op erfelijke afwijkingen minder. Dat heeft niets met religie te maken.

### Reacties op zieke en dode soortgenoten bij olifanten

De omgang met het stoffelijk overschot van dierbare soortgenoten wordt wel beschouwd als een teken van religie, of van een idee van een leven na de dood (Tattersal 1998). Dat is beschreven bij Afrikaanse olifanten en chimpansees. Afrikaanse olifanten leven in familiegroepen van 10 – 20 volwassen vrouwtjes en hun kinderen. Het leidend vrouwtje van zo’n familiegroep noemt men de ‘matriarch’. Als een Afrikaanse olifant verzwakt op de grond ligt, proberen soortgenoten met hun slag tanden, slurf en poten het individu overeind te krijgen. Dat doen ook niet-verwante olifanten. Als een matriarch overleden is, wordt het lichaam verscheidene dagen bezocht door leden van haar eigen familiegroep en van andere familiegroepen (Douglas-Hamilton e.a. 2006). Afrikaanse olifanten keren wel terug naar de plaats waar een matriarch overleden is, en manipuleren dan de botten en de slag tanden (Moss 1988, McComb e.a. 2006). De biologische relevantie van dit gedrag is onduidelijk.

### Reacties op zieke en dode soortgenoten bij chimpansees

Chimpansees vertonen speciaal en ambivalent gedrag op het lichaam van een overleden groepsgenoot. Groepsgenoten bezochten het verse lichaam frequent, en keken en roken eraan. Sommige individuen raakte het lichaam aan, of sloegen en sleepten het lichaam mee (Teleki 1973, Stewart e.a. 2012). Dit gedrag is moeilijk te interpreteren. Er is beschreven dat een ziek en verzwakt 20-jarig vrouwtje in Gombe zich de dagen voor haar dood teruggetrokken had (Stewart e.a. 2012). Een 50-jarig vrouwtje in een safaripark in de UK had zich de dagen voor haar dood teruggetrokken, in die tijd bezochten haar 3 groepsgenoten haar en vlooden haar (Anderson e.a. 2010). Ook dit gedrag is moeilijk te

interpreteren. Is het algemeen dat zieke chimpansees zich terugtrekken? Jane Goodall beschreef de reacties van chimpansees in Gombe op groepsgenoten die door polio verlamd waren geraakt (van Lawick-Goodall 1970). Chimpansees vermeden hun zieke groepsgenoten of behandelden hen met agressie, hoewel ze hem eerder vriendschappelijk behandeld hadden. Ook dit gedrag is moeilijk te interpreteren. We weten dat ook mensen een afkeer of afschuw hebben voor ziekte, verminking, bloed en dode lichamen. In dat opzicht zijn er verschillen tussen individuen. Mensen en chimpansees hebben de erfelijke\* neiging om het onbekende te vermijden. Daardoor verminderen ze de kans op besmetting en vermijden ze gevaarlijke situaties.

#### **‘Regendans’ bij chimpansees**

Jane Goodall heeft gedurende veel decennia het gedrag van chimpansees in het wild bestudeerd. *“Ik krijg vaak de vraag of chimpansees ook iets van religiositeit hebben. Velen vinden dat een absurde vraag. Daarom ga ik de regendans bespreken. [...] Bij het begin van een zware regenbui, beginnen verscheidene volwassen mannen een krachtige aanvalsshow op te voeren. Het is een gezamenlijk vertoon van trage en snelle aanvallen met imponeergedragingen zoals op de grond of tegen een boom slaan, takken meeslepen en pant hoots.”* (Whiten e.a. 2001). Dit gedrag is waargenomen bij hevige regenbuien en bij watervallen. De regendans is in sommige gebieden frequent en in andere gebieden niet waargenomen; daarom denkt men dat de regendans een cultureel verschijnsel bij chimpansees is (Whiten e.a. 2001). De regendans is wel geïnterpreteerd als een verbod voor religie (Guthrie 1993). Maar volgens mij staan de regendans en andere ritmische imponeeractiviteiten eerder aan de oorsprong van de dans (Francis 1991) dan aan de oorsprong van de religie.

## **4. Besluit**

### **Westerse en oosterse religiositeit**

Hier vallen twee hoofdstromingen van religiositeit op: de traditionele westerse religiositeit met devotie en gehoorzaamheid, en de oosterse religiositeit met mystiek en transcendentie. Dat is ook het verschil tussen een cultureel en theologisch vastgelegde geloofsleer (dogma) en subjectieve religieuze ervaring (Pyysiäinen 2003). Sommige onderzoekers benadrukken devotie, onderwerping en de erkende geloofsleer (Bouchard 2009), terwijl anderen juist het individuele mystieke, transcendente onderzoek benadrukken (Vaas 2009). Zowel de westerse religiositeit als de oosterse religiositeit hebben

enige erfelijke basis; dat is een biologische grondslag van religie.

### **Devotie en gehoorzaamheid**

Devotie voor een opperwezen en gehoorzaamheid aan dat opperwezen wordt vooral benadrukt in het Christendom (Ellison en Sherkat 1993). De heritabiliteit hiervan varieert van 0,30 – 0,50. Dergelijke traditionele westerse religiositeit gaan gepaard met vriendelijkheid en gewetensvolheid en juist niet met openheid voor nieuwe ervaringen.

In biologische evolutie blijven eigenschappen bewaard als deze tot meer vruchtbare nakomelingen leiden. Dawkins (2006) heeft betoogd dat er een selectievoordeel is voor kinderen die hun ouders gehoorzamen, en nadoen wat de ouders voordeden. Dit is niet uniek voor mensen. In situaties met machtsongelijkheid heeft gehoorzaamheid aan de meer-machtige meestal voordeel. Bij diersoorten met sociaal leren is er voordeel voor het imiteren van oudere of meer ervaren soortgenoten, onder andere voor voedselvoorkeur en voor te vermijden dieren (hoofdstuk 3.2.). Of dit ook echt evolutionair voordelig is in termen van meer overlevende nakomelingen, is niet onderzocht.

### **Mystiek en transcendentie**

Mystiek en transcendentie vindt men vooral in de oosterse religiositeit. De heritabiliteit hiervan is middelgroot (0,37 – 0,41). Dit gaat gepaard met openheid voor nieuwe ervaringen, en ook met gewetensvolheid, extravertie en vriendelijkheid. Mystiek en transcendentie zijn direct aan religie gekoppeld. Een voorkeur voor het mystieke is erfelijk, dat wil zeggen: sommigen hebben het sterk en anderen niet. Een voorkeur voor het mystieke kon pas ontstaan in de evolutie van de mens, nadat taal voldoende ontwikkeld was (hoofdstuk 7.2.). Op zich is geloof in bovennatuurlijke machten al geloof in magische machten. Maar binnen religies wordt het magische en onlogische extra gestimuleerd (d.i. schijnbaar onnodige innerlijke tegenstellingen worden geconstrueerd). *“De meeste religieuze tradities negeren het vereiste van consistentie. Ja, sommige religieuze claims zijn ONTWORPEN om dit principe te schenden. Sceptici zijn overdonderd door de Christelijke opvatting dat drie personen één persoon zijn, en dat God almachtig is en wij vrije wezens, en door veel andere evident inconsistente beweringen.”* (Boyer 2001 p. 344-345). Het lijkt erop dat gelovigen dergelijke onlogica (mystiek) juist aantrekkelijk vinden. Succesvolle religieuze concepten en verhalen moeten voldoende contra-intuïtief zijn (Fondevila en Martin-Loeches 2013).

In biologische evolutie blijven eigenschappen bewaard als deze tot meer vruchtbare nakomelingen leiden. Het ligt aan de omstandigheden of voorzichtigheid/conservatisme dan wel vernieuwingsdrang (*shy* of *bold*, hoofdstuk 3.4.) tot het grootste evolutionaire succes leidt.

**Religie en mortaliteit**

Religieus gedrag gaat gepaard met een hogere levensverwachting. Voor een deel kan dit causaal verklaard worden doordat religie gepaard gaat met gezonder gedrag, en met meer sociale steun in de gemeenschap. De aanhangers van de dominante godsdienst in een land hebben daardoor meer sociale steun en een betere levensverwachting, en zijn relatief rijk.

## 8.2. Het ontstaan van religie. 2. De sociaal-culturele bovenbouw. De Machtige-Voorouder Hypothese

Paul A.M. van Dongen © 2021

*De Ghost theory ter verklaring van het ontstaan van religie door Herbert Spencer (1876)  
is ten onrechte in de vergetelheid geraakt.*

### Samenvatting

Hoe komt het dat onze verre voorouders in kleine samenlevingen lang geleden zijn gaan geloven in een leven na de dood? Ik denk omdat ze in hun dromen en soms in het dagelijks leven hun overleden dierbaren zagen en hoorden. Geleidelijk meenden onze verre voorouders dat vooroudergeesten ook raad en hulp konden geven, en dat ze goed gedrag beloonden en slecht gedrag afstrafden. Ze probeerden de vooroudergeesten gunstig te stemmen door goed gedrag, gebed, offers en magie. De legendes en mythes over de voorouders werden steeds mooier en fantastischer, en vooral aan verre voorouders werd steeds meer bovennatuurlijke macht toegeschreven. Goden zijn uiteindelijk de opgewaardeerde geesten van de oudste voorouders van leiders – de stamouders van het volk.

Volken werden in hun bestaan bedreigd door buurvolken. Leaders hebben hun oeroude 'machtige' voorouders ingezet om zelf meer gezag te krijgen en om meer samenhang binnen hun stam te bewerkstelligen. Een stam met prestigieuze goden kon makkelijk bondgenoten werven, oorlogen winnen en blijven voortbestaan. Volgens mij is religie bewaard gebleven, doordat het bijdroeg aan het winnen van oorlogen. Ik noem dit de Machtige-Voorouder Hypothese voor het ontstaan en behoud van religie.

#### Samenvatting

1. Inleiding
2. Religie in geschiedenis en antropologie
  - 2.1. Archeologie en religie
  - 2.2. Antropologie en religie
  - 2.3. Geschiedenis en religie
3. Hypotheses over de oorsprong van religie
  - 3.1. Het wereldse en het heilige
  - 3.2. Ontstaan van religieuze varianten
  - 3.3. Magie
  - 3.4. Mana: een bovennatuurlijke kracht
  - 3.5. Religie als sociaal verschijnsel
  - 3.6. Religie als verklaring
  - 3.7. Religie en moraal
4. Is religie een instinct?
5. Besluit

### 1. Inleiding

#### Religie: cultuur en biologie?

Voor veel filosofen is religie niet zomaar belangrijk, maar zelfs Heilig. Toch probeer ik hier een causale verklaring voor het ontstaan van religie te vinden en te onderbouwen. Bloch (2008) meent dat het principieel onmogelijk is religie vanuit evolutie te verklaren. "... *het is een misleidende onderneming om religie in evolutionaire termen te verklaren, want religie is een onlosmakelijk deel van een uniek aspect van de menselijke organisatie.*"

In hoofdstuk 8.1. heb ik de beperkte erfelijke wortels van religie getoond. In dit hoofdstuk bespreek ik de sociale en culturele bovenbouw. De volgende vragen staan centraal.

1. Hoe zijn onze voorouders toen ze net taal ontwikkeld hadden, op het idee gekomen van bovennatuurlijke wezens?
2. En waardoor is dit idee bewaard gebleven?

#### Adaptatie of bij-product?

Tegenwoordig gaat de discussie over de evolutie van religie over de vraag of religie ontstaan is doordat het zelf 'ergens goed voor

was' (adaptatie <sup>1</sup>), of als bij-product van eigenschappen die ergens anders goed voor waren (Sosis 2009, Norenzayan 2016).

- Religie kost de gelovigen veel: offers, levensonderhoud van priesters, pelgrimages, kathedralen, grafmonumenten en investering van tijd (Atran 2007). Zo'n dure culturele variant kan alleen blijven bestaan, als er een Groot Voordeel tegenover die kosten staat. Ik probeer dat voordeel in dit hoofdstuk te specificeren.
- Boyer (2003), Dawkins (2006) en Pyysiäinen en Hauser (2009) zagen geen groot voordeel van religie. Daarom namen ze hun toevlucht tot een verlegenheidshypothese: religie is een bij-product van de werking van een complex brein. "*Religie is te beschouwen als een bijproduct van het haperen van een paar van die modules [in de hersenen], bijvoorbeeld van de modules voor het vormen van opvattingen over andermans denken, voor het vormen van bondgenootschappen en voor discriminatie ten gunste van groepsleden en ten koste van buitenstaanders.*" (Dawkins en van Riemsdijk 2006, p. 196).

Het is de vraag waardoor religie, die de gelovigen zoveel kost, niet door selectie geëlimineerd is (Bloom 2012, p. 183).

### De culturele bovenbouw

Om een oorsprong van religie te reconstrueren, moeten we kijken naar de meest simpele uitingen van religie bij kleinschalige, niet-westerse samenlevingen. Die meest simpele uitingen zijn bij veel volken complexer geworden tot de huidige religies. Huidige uitingen van religie zijn het resultaat van duizenden jaren culturele ontwikkeling. Religieus geïnspireerde heersers hebben indrukwekkende symbolen laten maken: piramides, tempels, kathedralen, mausolea, heilige boeken en indrukwekkende theologische en filosofische constructies. De religies van de klassieke Egyptenaren, Grieken, Romeinen en Maya's waren verontwikkelde religies. De culturele bovenbouw van de grote religies is zo indrukwekkend dat de oorsprong van religie onzichtbaar is geworden.

## 2. Religie in geschiedenis en antropologie

### 2.1. Archeologie en religie

Lange tijd hadden archeologen de neiging om oude vondsten bij voorkeur religieus te

interpreteren. Helaas; alleen expliciete religieuze teksten wijzen onmiskenbaar op religie. **Graven.** Men onderzocht hoe de doden begraven werden. Men vermoedde dat zorgvuldige begrafenissen wijzen op een geloof in een leven na de dood. Het oudst bekende graf met grafgiften is gevonden in Shanidar (Irak) van 80 - 60 kya (*kiloyears ago*, = duizenden jaren geleden). Een overleden Neanderthaler is in een grot bijgezet en bedekt met bloemen. In het huidige Israël is een graf van 12 kya van een 45-jarige vrouw gevonden. Er waren vele grafgiften waardoor de onderzoekers meenden dat deze vrouw sjamaan was (Grosman e.a. 2008).

**Kunst.** Ook allerlei beeldjes en schilderijen zijn religieus of magisch geduid. Schilderingen van jachtwild zouden de jacht bevorderen. Beroomd zijn de zogenaamde Venusbeeldjes: beeldjes van 40 - 11 kya uit Europa en Siberië van naakte vrouwen. Deze Venusbeeldjes illustreren het duidelijkst de grote onzekerheid in de interpretatie van archeologische vondsten. Zijn deze beeldjes religieus, voor vruchtbaarheidsrituelen of erotische kunst. Of misschien is eventuele kleding verdwenen (Nelson 2008, Culotta 2009)?

**Monumenten.** In Göbekli Tepe (zuidoost Turkije) zijn grote stenen (megalieten) in een cirkel ontdekt van 11,5 kya. De onderzoekers menen dat dit een religieus centrum is (Curry 2008), maar uit stenen alleen kan men niet afleiden waarvoor een gebouw gebruikt werd. Wel kan men sociale structuren afleiden uit monumenten (Renfrew 1983). Het kost vele manjaren om een groot monument te maken. De opdrachtgever was dus rijk en machtig genoeg om een groot monument te laten bouwen. Deze macht en rijkdom kan de heerser alleen ontleneren aan veel onderdanen en een sociale structuur, zodat veel rijkdom bij hem (het was bijna altijd een man) komt.

**Teksten.** Als er geschreven bronnen zijn, is het eigenlijk geen archeologie meer, maar geschiedeniswetenschap. Alleen teksten over religieuze onderwerpen zijn onmiskenbare tekenen van religie. In Mesopotamië en Egypte zijn teksten van 5 kya gevonden over religieuze onderwerpen. Op Soemerische kleitabletten staat een scheppingsverhaal met overeenkomsten met het scheppingsverhaal uit de Tenach (het Oude Testament) – maar de Soemerische kleitabletten zijn minstens 1.000 jaar eerder geschreven.

<sup>1</sup> Voor redenen vermeld in hoofdstuk 3.1. gebruik ik het woord 'adaptatie' liever niet.



## 2.2. Antropologie en religie

### Sociale ontwikkeling en religie

De ontwikkeling van een maatschappij kan afgeleid worden uit de middelen van bestaan of het aantal sociale geledingen.

**De middelen van bestaan** variëren tussen volken. In stijgende complexiteit zijn dit: jagen/verzamelen, visserij, tuinbouw, landbouw, veeteelt, handel, industrie en informatie-maatschappijen. Jagers/verzamelaars hebben het meest oorspronkelijke voedingspatroon <sup>2</sup>; de meeste jager/verzamelaar-volken geloven niet in machtige goden (tabel 2). Bij complexere samenlevingen komt vaker het geloof in machtige goden voor, maar aanvankelijk was religie geen basis voor moraal. Bij landbouwers en veehouders zien we vaker het geloof in een oppermachtige god, die een moraal voorschrijft (Roes en Raymond 2003, Moor e.a. 2007).

**Sociale geleding:** men onderscheidt gezinnen, grootgezinnen, stammen, volken, dorpen, steden en staten (hoofdstuk 4.1.). Bij samenlevingen met de minste sociale geledingen vinden we de simpelste uitingen van religie: men gelooft wel in vooroudergeesten, maar deze hebben vaak geen invloed op het dagelijks leven (tabel 1). In samenlevingen met meer sociale geledingen gelooft men vaker dat de vooroudergeesten wel invloed hebben, en men beoefent rituelen om deze vooroudergeesten gunstig te stemmen (Swanson 1960, Botero e.a. 2014). Er zijn verscheidene Austronesische gemeenschappen met verschillen in sociale ontwikkeling. Hiervan zijn 93 volken onderzocht. Bij 67% van de volken met de meeste sociale geledingen kwamen rituele mensenoffers voor, en bij 25% van de egalitaire samenlevingen (Watts e.a. 2016).

#### 2.2.1. Culturen over de ziel

Dit stuk gaat niet over de ziel. Dit stuk is uitsluitend culturele antropologie: over opvattingen van allerlei volken over de ziel en een leven na de dood.

#### 1. Wie of wat heeft een ziel?

1. Mensen. Volgens Plato, Aristoteles en de Stoïcijnen hebben alleen mensen een 'intelligente ziel' of ratio. Dit standpunt werd ook aangehangen door Thomas van Aquino, Descartes en Heidegger; het is de officiële Christelijke leer. Het standpunt dat alleen mensen een ziel hebben, gaat gepaard met

een fundamentele kloof tussen mensen en andere dieren.

2. Dieren. Volgens Plato en Aristoteles hebben mensen en dieren een emotionele ziel of wil. Linnaeus deelde de mens in bij de apen: *"Mensen moeten hun frustratie niet afreageren op dieren. De theologie verklaart dat de mens een ziel heeft en dat dieren slechts mechanische automaten zijn, maar volgens mij hebben dieren ook een ziel, maar minder adellijk."* (Linnaeus, geciteerd uit Frängsmyr e.a. 1983, p. 166). Als men gelooft dat zowel mensen als dieren een onsterfelijke ziel hebben dan zijn in dat opzicht mens en dier meer gelijk.
3. Alle levende wezens. Volgens Plato en Aristoteles hebben mensen, dieren en planten een voedende ziel die verlangt naar levensbehoeften.
4. Alle dingen. Veel mensen geloven in een 'bezielde natuur'. Er zijn 2 varianten. (1) de geesten van overleden mensen leven ook voort in dieren, planten, voorwerpen, bergen, rivieren en natuurverschijnselen zoals bliksem. (2) De levende en levenloze natuur is altijd bezielde geweest (Spinoza 1678). Dit lijkt op de visie van William James, een van de grondleggers van de psychologie. *"Maar concrete gedachten zijn van hetzelfde spul gemaakt als dingen. [...] In een volgend artikel <sup>3</sup> zal ik de opvatting dat de wereld samengesteld is uit zuivere belevingen, verhelderen."* (James 1904, p. 491).

#### 2. Waaruit bestaat de ziel?

1. De ziel is stoffelijk en bestaat uit atomen (Democritus). In het denken van Democritus verliezen de atomen van de ziel na het overlijden hun verband, en daarmee verdwijnt de ziel, terwijl de afzonderlijke atomen blijven bestaan. Bij gewichtsmetingen aan stervende mensen vond MacDougall (1907a,b) na het overlijden een gewichtsafname van 10,6 - 45,8 gram, terwijl het gewicht niet veranderde bij het overlijden van 15 verdoofde honden. Dit leidde tot het bericht in de populaire literatuur dat 'de ziel van de mens 21 gram weegt' <sup>4</sup>, wat niet eens een juist gemiddelde was. Er is sindsdien geen behoorlijke replicatie van de observaties van MacDougall bij stervende mensen gepubliceerd. Bij stervende schapen werd er juist een tijdelijke gewichtstoename gevonden (wat ook bizar is, Hollander 2001). Vooralsnog twijfel ik er

<sup>2</sup> Ook chimpansees leven als jagers/-verzamelaars.

<sup>3</sup> Zo'n volgend artikel heb ik niet gevonden.

<sup>4</sup> Daarom noemde Alejandro González Iñárritu zijn film '21 Grams'.

sterk aan of er echt een gewichtsverandering optreedt bij het overlijden van mensen of dieren (Ishida 2010).

2. De ziel is onstoffelijk en bestaat niet uit atomen. Dit is de officiële Christelijke leer.
3. "De ziel is een proces". Aristoteles gebruikt weliswaar een zelfstandig naamwoord voor 'ziel', maar voor hem is 'ziel' eerder een gebeurtenis (of een beleving) dan een ding: "*Er is geen ziel als er geen gedachte is*" (Aristoteles Peri psychè (de anima) 429b.22),

Een van de grootste voorvaders van de psychologie, William James, laat expliciet in het midden of de ziel stoffelijk of onstoffelijk is (James 1890, p. 348 – 349).

### 3. Wat gebeurt er met de ziel na het overlijden?

1. De sterfelijke ziel verdwijnt bij het overlijden (Aristoteles, Lucretius Carus). Volgens Democritus bestaat ook de ziel uit onsterfelijke atomen. Na de dood verliezen de atomen van de ziel en het lichaam hun verband: er is in zijn denken dus geen onsterfelijke ziel, maar alleen eeuwige atomen.
2. De onsterfelijke ziel gaat na het overlijden naar andere wezens: zielsverhuizing (Hindoës, Boeddha, Pythagoras, Plato en Plutarchus). Volgens de Boeddhistische leer kan men na een aantal zielsverhuizingen en een goed leven een toestand van verlichting of Nirwana bereiken, dat is bevrijd zijn van begeerte, hartstocht, hebzucht, afkeer, begoocheling en vastklampen aan het bestaan. In sommige interpretaties is dit een toestand van Leegte, en in andere een toestand van Eeuwig Geluk.
3. De sterfelijke ziel gaat naar 'elders'. Als de nabestaanden onvoldoende voor de ziel van een overledene zorgen, kan deze ziel geleidelijk verdwijnen. De ziel verdwijnt, wanneer er geen levende mensen meer aan de overledene denken.
4. De onsterfelijke ziel gaat naar een speciaal dodenrijk (Hades, Walhalla of hemel/hel/vagevuur/voorgeborchte). Dit is respectievelijk de Griekse, Germaanse en Christelijk traditie. Volgens Plato is er een onsterfelijk deel van de ziel, nous, die bij het overlijden overblijft.

William James laat in het midden of de ziel sterfelijk of onsterfelijk is (James 1890, p. 348 – 349).

### 4. Heeft de ziel van overledenen invloed op de nabestaanden?

1. In veel culturen meent men dat de vooroudergeesten invloed hebben op het leven nu. Daarom onderneemt men (soms moeizame

en dure) acties 'om de vooroudergeesten gunstig te stemmen'.

2. De zielen van de overledenen hebben geen invloed op het huidige leven. Dit is de officiële Christelijke leer, alhoewel sommige gelovigen de 'voorspraak van heiligen' inroepen.

### De ziel in de Christelijke traditie

Ten onrechte meent men dat 'de ziel' een eenvoudig concept is. Als men over 'de ziel' spreekt, kan men maar beter specificeren welke ziel men bedoelt. In het Christelijke denken associeert men een ziel met een onsterfelijk, onstoffelijk 'iets' dat het lichaam verlaat rond het moment van overlijden, naar een speciaal dodenrijk gaat, en geen concrete invloed heeft op het leven van de nabestaanden. De Christelijke ziel is volgens bovenstaande nummering 'ziel 1.1 \ 2.2 \ 3.4 \ 4.2'. Uitspraken over de ziel zijn niet empirisch wetenschappelijk toetsbaar; het zijn speculaties of geloofsbelijdenissen.

### 2.2.2. Culturen over god en goden

Dit stuk gaat niet over god of goden. Dit stuk is uitsluitend culturele antropologie: over opvattingen van allerlei volken over god en goden.

### Scheppingsverhalen

Allerlei volken en volkjes hebben hun scheppingsverhalen. Scheppingsverhalen beschrijven de oorsprong van de aarde, de zon, de maan, de sterren, planten, dieren en de mens. Verspreid over allerlei culturen, zijn er honderden verschillende scheppingsverhalen. In sommige verhalen waren er eerst god(en) en later materie, in andere verhalen is de volgorde omgekeerd. In verschillende verhalen is de materie ontstaan uit 'het niets', uit 'de chaos', uit een 'vereniging' (copulatie) van twee oudergoden, of uit delen van een oergod (hoofdstuk 5.2.). Zolang als de scheppingsverhalen mondeling werden overgeleverd, veranderde de inhoud voortdurend. Pas toen er grotere volken waren met een centraal bestuur, en met schriftelijk vastgelegde verhalen, werd één versie van het scheppingsverhaal als de officiële versie beschouwd.

### 1. Hoeveel goden zijn er?

Het aantal goden of godachtige *agents* verschilt per geloof. Dit aantal is niet precies te bepalen, want het is meestal niet duidelijk welke bovennatuurlijke *agents* tot de goden gerekend moeten worden. In veel religies onderscheidt men grotere en kleinere goden, en engelen en duivels, en in veel religies zijn er

heiligen, kleinere natuurmachten, tot uiteindelijk een bezielde natuur.

1. Nul. Er zijn twee varianten zonder goden.

- Sommige denkers zijn ervan overtuigd dat er geen enkel bovennatuurlijke *agent* bestaat. Dit is het strikte atheïsme. Een lastig aspect van deze visie is dat men niet helder kan verwoorden wat men niet accepteert (dit wordt wel *agnosticisme* genoemd).
- Er zijn geïstitutionaliseerde leefregels waarin geen plaats voor een god is. Confucius stelt dat mensen niets kunnen weten van goden of over een leven na de dood. Daarover doet hij geen uitspraken. Boeddhisme en Taoïsme zijn in principe leefregels zonder een god. In beide stelsels gelooft men wel in een leven na de dood door reïncarnatie. In sommige varianten van het Taoïsme gelooft men wel in goden.

2. Één. Er is slechts één god, of godachtige *agent*.

- Strikt monotheïsme. Er is slechts één god. Deze variant vinden we in het Jodendom en de Islam. Iedere verwijzing naar andere godachtige *agents* is afgoderij. Maar in de Koran worden expliciet andere bovennatuurlijke *agents* geaccepteerd: zoals engelen en djinns.
- Flexibel monotheïsme. Een speciale variant is de Christelijke Drie-eenheid, dat er één God <sup>5</sup> in drie personen is: de Vader, de Zoon en de Heilige Geest. In varianten van het Hindoeïsme geldt iets vergelijkbaars. Daar worden de drie hoge goden (Brahma, Krishna en Vishnu) soms als drie personen en soms als varianten van één persoon opgevat.
- 'ietsisme'. Sommige mensen geloven nadrukkelijk niet in een geïstitutionaliseerde godsdienst, maar zij zeggen wel "dat er iets meer moet zijn", een of andere bovennatuurlijke kracht (Verkuijlen 1996, Plasterk 1997). Dat 'iets' wordt niet gespecificeerd, maar iedere 'ietsist' heeft daar de eigen gevoelens bij.

3. Twee. In sommige religies meldt men twee strijdige principes van goed en kwaad.

- In het Zoroastrisme zijn er twee strijdende godheden: de goede Ahoera Mazda (Verlichtende Wijsheid) en de slechte Ahriman (Destructieve Geest, hoofdstuk 5.2.).

4. Meer dan twee. Aanhangers van polytheïstische godsdiensten geloven in het bestaan van allerlei persoonlijke goden. De grootste goden werden in lokale heiligdommen vereerd. In de oudheid onderscheidde de Grieken 12 Olympische goden. In alle grote polytheïstische

godsdiensten onderscheidt men één Oppergod; dat geldt voor de Egyptenaren, Grieken, Romeinen, Germanen en Maya's.

5. Allerlei kleinere bovennatuurlijke wezens. In de Christelijke en moslim traditie erkent men ook goedaardige engelen en kwaadaardige duivels (djinns). Bovendien kon de natuur bezielde zijn door ontelbare kleine goden, zoals nimfen en bosgoden.

6. Overal (monisme). Volgens sommige denkers is de natuur doortrokken van het goddelijke. Het goddelijke is overal in de natuur (en er zijn geen afzonderlijke goden of godjes). Er is een god/natuur, en geen god of natuur (Spinoza 1678).

7. Onkenbaar. In de Joodse traditie is 'het allerhoogst' onzegbaar, onkenbaar en onbenoembaar.

**Hindoeïsme.** In de lange geschiedenis van het Hindoeïsme zijn er veel bovennatuurlijke mannelijke en vrouwelijke 'principes' met een eigen naam (westerlingen noemen dit goden en godinnen). De belangrijke goden zijn Brahma, Vishnu en Shiva, maar er zijn ook andere goden en godinnen zoals Shakti, Parvati, Ganesha en Lakshmi. Volgens één interpretatie zijn dit allen verschijningsvormen van één goddelijk principe (Brahma). Volgens het andere uiterste zijn er 330 miljoen Hindoeïstische goden.

## 2. Zijn er persoonlijke goden?

1. Persoonlijke goden. In de meest oorspronkelijke mythes worden goden opgevoerd als personen die zich gedragen als gewone mensen, met alle deugden en ondeugden. Die goden hebben onderlinge relaties (en seks) en ze hebben ook relaties (en seks) met mensen. Er is de speciale situaties dat één *agent* zowel mens als god is. Dat geldt voor de god-vorsten in onder andere Egypte, Rome en Maya. Ook geldt dit voor de Christelijke Jezus van Nazareth, die volgens een gangbare Christelijke interpretatie "waarlijk god en waarlijk mens" is. In veel mythes hebben de goden een lichaam, zoals de mensen.

2. Het geslacht van god is nogal ongrijpbaar. In sommige scheppingsverhalen is het oerprincipe duidelijk vrouwelijk (Gaia, Moeder Aarde) of duidelijk mannelijk (de Griekse Kronos). Verscheidene scheppingsverhalen begonnen met de paring van een man en vrouw, of van een mannelijk en vrouwelijk principe. In allerlei mythes zijn de goden mannen of vrouwen, omdat de mens nu eenmaal goden naar zijn beeld en gelijkenis

<sup>5</sup> Ik gebruik het woord God met een hoofdletter als eigenaam voor de Christelijke god:

eigennamen zoals Jahweh, God, Allah, Zeus of Huitzilopochtli schrijf ik met hoofdletters.

### **Bovennatuurlijke wezens (*agents*) en hun eigenschappen**

Bovennatuurlijke 'wezens' of 'krachten' zijn in ieder geval niet natuurlijke dingen of krachten. De natuurkunde leert ons wat natuurlijke dingen of krachten zijn; daarmee zijn natuurlijke dingen en krachten omschreven. Andere dingen en krachten zijn 'bovennatuurlijk'. Sinterklaas en de Kerstman zijn geen bovennatuurlijke wezens (Anderson 2010), maar verklede mensen.

In de sociale wetenschappen komen vaak abstracte begrippen in zinnen voor als actor (Anderson 2010); dat is ongelukkig metaforisch taalgebruik, dat toetsbare zinnen in de weg staat (hoofdstuk 7.3.). Maar daarmee zijn die abstracte begrippen geen bovennatuurlijke wezens.

In de secties 2.2.1. en 2.2.2. is besproken welke verschillende eigenschappen in allerlei culturen worden toegeschreven aan 'zielen', 'geesten' en 'goden'. In sommige (maar niet alle) visies zijn 'zielen', 'geesten' en 'goden' actoren. Ik gebruik hier het woord '**agent**' voor alle actoren: dieren, mensen, 'engelen', 'duivels', 'zielen', 'geesten' en 'goden'. Men spreekt dus van natuurlijke en bovennatuurlijke *agents*.

Als men accepteert dat die bovennatuurlijke *agents* afgeleid zijn van vooroudergeesten aan wie leiders steeds meer macht toeschreven, dan worden alle eigenschappen van die bovennatuurlijke *agents* op slag voorspelbaar en voorstelbaar. In de terminologie van Boyer (2001) hebben bovennatuurlijke *agents* 'contra-intuïtieve' eigenschappen. Zo kan je dat noemen, maar 'contra-intuïtief' is niet noodzakelijk strijdig met de natuurwetenschap.

bedenkt. In de Christelijke en Hindoe Drie-eenheid zijn er uitsluitende mannelijke personages. In traditionele Joodse verhalen is Jahweh een man, maar volgens sommige moderne Joodse theologen is de categorie 'geslacht' niet van toepassing op Jahweh.

3. Onpersoonlijke goden. Andere denkers, zoals Maimonides, Spinoza, Einstein en Gödel, concludeerden tot een pantheïsme: een god die Alles is.

Voor Herbert Spencer (1862) stond 'het Onkenbare' (met een hoofdletter, *Unknowable*) centraal. Hij propageerde de aanbidding van 'het Onkenbare' als positief geloof dat het conventionele geloof kon vervangen. De werkelijk bestaande mensen hielden niet van zo'n abstract principe.

### **3. Waaruit bestaan de goden?**

1. De goden hebben een stoffelijk lichaam. In het denken van Democritus bestonden ook de goden uit atomen. In de Griekse mythologie kunnen goden nakomelingen bij mensen verwekken.
2. De goden zijn uitsluitend geestelijk en onstoffelijk.
3. Er is één goddelijk natuurprincipe (pantheïsme).

Er zijn ook religies met bovennatuurlijk wezens die deels mens, deels dier zijn (zoals de centauren).

### **4. Hoeveel macht hebben de goden?**

1. Geen macht. In de meeste kleinschalige, niet-westerse gemeenschappen met weinig sociale geleidingen gelooft men niet in geesten met macht (Swanson 1960). In het denken van Spinoza (1678) heeft de god/natuur geen verlangen en geen macht,

maar alles verloopt deterministisch volgens de natuurwetten.

2. Macht gedeeld met andere bovennatuurlijke *agents*. In de mythes van polytheïstische stelsels is er één oppergod die de meeste macht heeft, maar ook de lagere goden hebben enige macht. Er is strijd tussen de goden. In de Christelijke traditie is er ook plaats voor engelen, duivels en heiligen, aan wie ook enige macht wordt toegeschreven.
3. Macht beperkt door het Noodlot. In Griekse mythes werd de macht van de goden absoluut beperkt door het Noodlot, dat gepersonifieerd werd door de drie Schikgodinnen, Moira.
4. Voorwaardelijke macht: de goden zijn machtig, maar als een mens de 'juiste rituelen' uitvoert, moeten zelfs de goden daaraan gehoorzamen.
5. Één almachtige god. In de Christelijke traditie is God almachtig, alwetend, overal-aanwezig en al-goed, en heeft de mens een vrije wil. De combinatie van deze eigenschappen heeft geleid tot theologische debatten binnen het Jodendom en het Christendom.
6. Macht gedeeld met vrije mensen. Er is een Christelijke traditie dat God een vrije mens wilde scheppen.

### **5. Zijn de goden goed?**

De vraag of 'de goden' 'goed' zijn, is niet simpel te beantwoorden, want veel godsbeelden zijn veranderende tijdsbeelden.

1. Een straffende god. In latere interpretaties van religie (sectie 3.7.) meent men dat godheden slecht gedrag afstraffen. Jahweh, de god van de Joden, begon als een afschrikwekkende god die onder bedreiging het

juiste gedrag van zijn volk afdwong, en verscheidene malen opdracht tot genocide gaf. Later kreeg Jahweh een mildere status als Beschermers van Zijn volk. In veel religies eiste de god mensenoffers, anders werd het volk gestraft.

2. Een goede en een slechte god. In het Zoroastrisme zijn er twee goden: de goede Ahoera Mazda en de slechte Ahriman. In het Hindoeïsme is er een goddelijke drie-eenheid van Brahma (de schepper), Vishnu (de instandhouder) en Shiva (de vernietiger). Vernietiging is niet uitsluitend een verwerpelijke daad, maar het is noodzakelijk voor herschepping (vernieuwing).
3. Chauvinistische goden. Sommige volken menen dat ze door hun goden bevoordeeld worden, zoals in de Trojaanse oorlog, waar goden aan beide zijden meestreden. De Joden beschouwen zich als 'het uitverkoren volk'.
4. Onkenbaar. Sommige Joodse theologen verkondigen dat de categorie 'goed/slecht' niet van toepassing is op Jahweh.
5. Één algoede god. In de huidige tijd zeggen gelovigen graag: "God is liefde". 'Allah' is het woord voor god bij de moslims, maar ook bij sommige Christelijke en Joodse groepen. Allah wordt aangeduid als de Meest Barmhartige, de Meest Genadevolle.

## 6. Zijn de goden onsterfelijk?

1. Onsterfelijk. In de Christelijke traditie is God zonder begin en zonder einde, en daarmee onsterfelijk. In de Egyptische en Griekse traditie was er sprake van onsterfelijke goden, terwijl alle andere levende wezens sterfelijk waren.
2. Toch sterfelijk? De Egyptische god Osiris werd door zijn broer Seth vermoord, in stukken gehakt, en over de aarde verspreid, maar de vrouw en zus van Osiris, de godin Isis, verzamelde de stukken en gebruikte toverkracht om Osiris te herstellen. In de Germaanse mythologie is er een eindstrijd tussen goden en reuzen, de Ragnarok, of *Götterdämmerung*, waarin de meeste goden, reuzen en monsters omkwamen. Ook de oppergod Wodan vond daar zijn einde. Na de Ragnarok zou een nieuwe wereld met nieuwe goden ontstaan.

## Een god in de christelijke traditie

Ten onrechte meent men dat 'god' een eenvoudig concept is. Als men over 'god' spreekt, kan men maar beter specificeren welke god men bedoelt. In het Christelijke denken

associeert men God met een almachtige, onsterfelijke, onstoffelijke persoon. De Christelijke God is volgens bovenstaande nummering 'god 1.2 \ 2.1 \ 3.2 \ 4.5-6 \ 5.5 \ 6.1'. Er is geen uitgekristalliseerd, consistent Christelijk theologisch standpunt over de almacht van God, de vrijheid van de mens, en de macht van engelen, duivels of heiligen. Uitspraken over God of andere goden zijn niet empirisch toetsbaar; het zijn geloofsbelijdenissen.

## 2.3. Geschiedenis en religie

### 2.3.1. Religie en de machthebbers

#### Religie was oorspronkelijk een zaak van de machthebbers.

In veel oude samenlevingen bepaalden de machthebbers welke religie toegestaan was. Religie was een zaak van de machthebbers, en de machthebbers konden hun volk één religie opleggen of religieus tolerant zijn. Enkele samenlevingen waren religieus tolerant en pluriform (Chua 2007), zoals in Perzië onder Cyrus de Grote (600 - 530 BCE), het klassieke Rome, de Chinese Tang dynastie (618 – 907 CE), en het rijk van Djengis Khan (1162 – 1227). Als de machthebber één religie oplegde, was religieuze rebellie (ketterij) een opstand tegen de leider. Alle dominante beschavingen uit de geschiedenis hadden een bloeiende godsdienst, grote gebouwen en machtige priesters <sup>6</sup>. De religieuze en wereldlijke macht werkten nauw samen; soms waren er verschillende personen voor wereldse en religieuze zaken, en soms waren die taken in één persoon verenigd. Er zijn 3 varianten.

De leider **legitimeert** zich door religie. In de christelijke traditie baseert men zich op de Bijbel. "*Mijn Koning is gezalft door Mijn beleid; hij, door Mijn hand op Sions troon verheven, heerst op den berg van Mijne heiligheid.*" (Psalmen 2: 3). Ook in China spreekt Mengzi (Mencius 372 – 289 BCE) een soortgelijke gedachte uit. Toen Mengzi werd gevraagd wie aan keizer Shun zijn gezag verleende, zei hij: "*Het was de hemel.*"

De leider **stamt af** van de goden. In o.a. het oude Egypte, Griekenland, Rome, Scandinavië, Midden- en Zuid-Amerika en Polynesië claimden heersers dat ze van de goden afstamden. Romulus en Remus, de mythische stichters van Rome, waren zonen van Mars (de god van de oorlog), en hun moeder stamde af van Aeneas, die een zoon van de godin van de liefde, Aphrodite/Venus, was. Romeinse keizers construeerden afstammingslijnen,

leefregel was zonder uitgesproken bovenna-tuurlijke *agents*.

<sup>6</sup> De enige uitzondering was het Chinese rijk, waar het confucianisme de dominante

zodat ze van de grote goden afstamden. Ook nakomelingen van de profeet Mohammed ontleenden grote status aan hun afstamming. De leider is **goddelijk** of een reïncarnatie van een god. Als de leider van een god afstamt, is het maar een kleine stap dat hij zich bovenna-tuurlijke macht toeschrijft, of zich tot god verklaart tijdens zijn leven. Dat kwam al voor bij kleinschalige, niet-westerse samenlevingen (Spencer 1876), en ook in grote staten in Mesopotamië, Egypte, Rome, Midden- en Zuid-Amerika en Japan. Egyptische farao's werden beschouwd als reïncarnaties van grote goden. Cleopatra VII zei dat ze Isis was.

### Als de machthebber van geloof verandert

Toen religie vooral een zaak van de machthebber was, moest het hele volk van religie veranderen als de machthebber van geloof veranderde.

In het klassieke Egypte nam religie een belangrijke plaats in; er werden vele lokale goden vereerd en enorme monumenten gebouwd. De farao's werden als goden vereerd. Een uitzondering was farao **Echnaton** (ca. 1388 - 1351 BCE), die bepaalde dat er slechts één god was: Aton. Tijdens zijn regering is dit doorgevoerd, maar daarna gaf de nieuwe farao de Egyptenaren hun oude goden terug.

Volgens de legende leverde **Clovis** (465 – 511), de koning der Franken, veldslagen tegen de Alemannen. Eerst riep hij de Germaanse god Wodan aan, maar hij verloor, en vervolgens riep hij de Christelijke God van zijn vrouw aan, en hij won. Zijn volk moest zich daarna tot het Christendom bekeren.

Toen **Vladimir van Kiev** zich in 988 tot het Grieks orthodoxe geloof bekeerde, moest zijn hele volk zich ook laten dopen; dat was de start van de Grieks orthodoxe kerk in Rusland. Voor 1517 was de **kerk van Rome** in Europa dominant, als de enige toegestane godsdienst. De gezamenlijke geestelijke en wereldlijke leiders hadden kettters monddood of dood gemaakt. In Europa werd dit door de reformatie een moeizaam principe, omdat er toen andere geloven kwamen met de steun van machtige vorsten, zodat ze niet zo gemakkelijk uitgeroeid konden worden als de eerdere ketterijen. Er zijn in Europa bloedige godsdienstoorlogen (1522 – 1555) gevoerd tussen katholieken en protestanten. In 1555 is bij de Godsdienstvrede van Augsburg formeel vastgelegd dat de vorst de godsdienst van zijn gebied bepaalde. De Britse koning **Hendrik VIII** had een conflict met de kerk van Rome over zijn echtscheidingen en huwelijken. Hij scheidde in 1534 de Britse kerk af van de kerk van Rome en werd zelf hoofd van de Anglicaanse kerk.

Anglicaanse zendelingen probeerden stammen in Tahiti te bekeren. **Koning Pomare II** van Tahiti werd in 1810 bekeerd, en won vervolgens een grote veldslag. Om de onmacht van de vorige goden te demonstreren liet hij een grote stapel godenbeelden verbranden – zonder wraak van die goden. Heel Tahiti bekeerde zich tot het christendom.

### Religie en oorlogen

Van oudsher spelen religies een rol bij oorlogen. Religie is (naast ethniciteit) een middel om strijders te rekruteren en om bondgenoten te werven.

- In het verhaal van de Trojaanse oorlog strenden goden aan beide zijden actief mee: oorspronkelijk Griekse goden streden tegen oorspronkelijk Trojaanse goden. In de oudheid raadpleegden vorsten orakels voor de oorlog, en brachten ze offers voor de overwinning.
- In de Koran staat expliciet dat gelovigen ten strijde moeten trekken als er gezegd wordt "*Ruk uit op Allahs weg*". De strijders wordt het hiernamaals beloofd, terwijl dienstweigeraars door Allah bestraft zullen worden. Het begrip *Jihad* betekent 'streven': er is een innerlijke jihad tegen verleidingen, en een uiterlijke gewapende jihad ('heilige oorlog') ter verdediging van de islam.
- Pausen riepen op tot de kruistochten.
- De indianenopstanden van 1870 en 1890 hadden een religieus begin. In 1869 kreeg een indiaanse sjamaan een visioen dat de indianen geestendansen moesten houden om de geesten van hun voorouders te laten terugkomen, zodat ze samen met deze geesten de blanken konden verslaan (Howells 1950). Er ontstond een coalitie van indiaanse stammen, die het leger van generaal Custer bij Little Bighorn verslagen heeft (1876). Rond 1890 was er een opleving van geestendansen; vooral de Sioux kwamen in opstand, maar toen er 150 Sioux gedood waren bij Wounded Knee, kwam deze opstand tot een einde.
- Recente conflicten met radicale Moslim-groeperingen zoals Al Quaida en ISIS, zijn conflicten binnen de Islam (Sunni vs. Shia) en tussen de Islam en het Christelijke westen, waarbij radicale Moslims religie gebruiken om medestrijders te werven.

### 2.3.2. Religie na de Verlichting

#### Na de Verlichting

Na en door de Verlichting en de Franse Revolutie ontstaan er samenlevingen op een seculiere basis. Seculiere samenlevingen zijn niet altijd tolerant of pluriform. Communistische

**Karl Marx en religie**

Voor een materialist als Karl Marx is religie alleen relevant in zoverre het een middel is waarmee de bezittende klasse de arbeidersklasse onderdrukt. *“Religie is de zucht van het onderdrukte schepsel, het gemoed van een harteloze wereld, zoals ze de geest in een geesteloze toestand is. Ze is de opium van het volk.”* (Marx 1844, p. 71). Dit zijn magische zinnen. Meestal wordt dit korter geformuleerd *“Religie is de opium van het volk.”* Volgens Marx is religie een instrument van de heersende klasse, waarmee deze het lijden voor de onderliggende klasse acceptabel probeert te maken. Religie is in het denken van Marx een instrument voor onderdrukking. Marx (1844) schrijft: *“Mensen maken religie, religie maakt niet mensen.”* Ook in de Machtige-Voorouder Hypothese is religie een instrument van de machthebbers. Maar bij Marx is religie alleen maar voordelig voor de machthebbers, terwijl religie volgens de Machtige-Voorouder Hypothese nuttig is voor het overleven van het hele volk.

leiders vormden samenlevingen met één heersende ideologie waarin andere ideologieën niet getolereerd werden: er werden bijvoorbeeld miljoenen Christenen en Moslims vermoord. De antigodsdienstige communistische leiders Stalin en Mao Zedong consolideerden hun macht door persoonsverheerlijking, waarbij ze zelf een mythische rol van Onfeilbare Leider hadden.

**Religieuze verwijzingen in seculiere staten**

In westerse landen is er nu officieel een scheiding van kerk en staat. In Nederland is dit in 1795 door de Franse bezetter doorgevoerd, maar deze scheiding is onvolledig. In Nederland is sinds 1816 de Nederlandse Hervormde Kerk de officiële staatsgodsdienst, die in 2004 opgegaan is in de Protestantse Kerk in Nederland; de vorst dient lid van deze kerk te zijn. In Nederland regeert de vorst volgens de aanhef van iedere wet *“bij de gratie Gods”*. Op de rand van de Nederlandse guldens en de euro's die in Nederland geslagen zijn, staat *“God zij met ons”*. Conform de Christelijke traditie mag men in Nederland met slechts één persoon getrouwd zijn.

Ook in de USA zien we veel voorbeelden van invloed van de Christelijke godsdienst. De *“Pledge of Allegiance”* wordt bij veel gebeurtenissen geciteerd: *“Ik zweer trouw aan de vlag van de Verenigde Staten van Amerika, en aan de republiek waarvoor zij staat, één natie onder God, ondeelbaar, met vrijheid en gerechtigheid voor iedereen.”* Bij de inauguratie tot president van de USA hebben veel presidenten vrijwillig toegevoegd: *“Moge God mij helpen”*. Het nationaal motto van de USA is *“Wij vertrouwen op God”*. De USA wordt door veel inwoners beschouwd als *‘Gods eigen land’*. Conform de Christelijke traditie mag men in de USA met slechts één persoon getrouwd zijn. Ook de militaire eed, die alle Duitse soldaten moesten afleggen tussen 1934 en 1945, bevatte een verwijzing naar God (2 augustus 1934). *“Ik zweer bij God deze heilige eed, dat ik de Führer van het Duitse Rijk en volk, Adolf*

*Hitler, de opperbevelhebber van de Wehrmacht, onvoorwaardelijk gehoorzaam, en als dappere soldaat te allen tijde bereid wil zijn mijn leven voor deze eed te geven.”*

**Religieuze machtspolitiek**

In de meeste Moslimstaten mag men zich wel tot de Islam bekeren, maar een Moslim mag niet een andere godsdienst aannemen. Dit is expliciete religieuze machtspolitiek. Moslimmannen mogen met Joodse of Christelijke vrouwen trouwen, maar Moslimvrouwen niet met een Joodse of Christelijke man, vanuit het idee dat de man het geloof van het gezin bepaalt. Conform Islamitische voorschriften mogen Moslimmannen op één tijdstip met vier vrouwen getrouwd zijn, terwijl een vrouw met slechts één man getrouwd mag zijn. Mannelijke machthebbers gebruikten allerlei trucs om meer dan 4 vrouwen exclusief voor zich te houden.

De staat Israël is een Joodse (theocratische) staat. De wet van Israël is verschillend voor Joden en niet-Joden. Volgens de leer beschouwen de Joden zich als ‘het uitverkoren volk’ en hun gebied als ‘het Beloofde Land’. Joden mogelijk uitsluitend met andere Joden huwen.

**3. Hypothesen over de oorsprong van religie****Theorieën over de oorsprong van religie**

Cultureel antropologen formuleerden enkele theorieën over de oorsprong van religie:

- totemisme: McLennan (1869), Durkheim (1912), Freud (1913);
  - vooroudergeesten: Tylor (1871), Spencer (1876);
  - natuurverschijnselen: Müller (1878),
  - mana (een bovennatuurlijke kracht): Co-drington (1891), Marrett (1909);
  - magie: Frazer (1911), Malinowski (1925).
- Deze theorieën komen hier ter sprake.

### 3.1. Het wereldse en het heilige

#### Domeinen van kennis en handelen

Er zijn twee domeinen van kennis en handelen: het heilige en het wereldse, ofwel magie en religie versus waarneming en wetenschap (Durkheim 1912, Malinowski 1925). Frazer (1911) meende dat het denken van de mensheid drie opeenvolgende stadia doorliep: magie, religie en wetenschap. Volgens Frazer (1911) en Lévy-Bruhl (1910) maakten mensen aanvankelijk geen onderscheid tussen het heilige en profane; voor hen was alles mystiek, en zij gebruikten magie om de wereld te beïnvloeden. *“De gedachten [van primitieve mensen] zijn weinig gedifferentieerd, zodat het niet mogelijk is te besluiten of dit ideeën of beelden van de voorwerpen zelf zijn, of emoties en passies die deze ideeën oproepen of door hen opgeroepen zijn.”* (Lévy-Bruhl en Clare 1926, p. 36). *“... de werkelijkheid die primitieve mensen omringt, is zelf mystiek. In hun collectieve representatie is geen enkel wezen, of voorwerp of natuurverschijnsel wat het voor ons zou zijn.”* (Lévy-Bruhl en Clare 1926, p. 38). Malinowski (1925) meende dat volken steeds onderscheid maakten tussen het domein van praktische kennis en handelen, en tot het domein van magie en religie. Zo kennen boeren en tuinders het verschil tussen hun planten water geven, en water, wijn of bloed over hun veld sprenkelen om de groei te bevorderen. Ook als één persoon soms de leiding heeft van wereldse handelingen, en op andere momenten van magische handelingen, is het op ieder moment duidelijk wat er gebeurt: werken of magie bedrijven

#### Wat was er eerst: het wereldse of het heilige?

Ik heb de volgende argumenten dat het wereldse vooraf ging aan het heilige.

1. Uit ervaring hebben dieren, apen en mensapen veel praktische kennis opgedaan. Zij weten van veel planten en dieren of deze eetbaar waren. Ze kennen de gevaarlijke dieren. Onze naaste verwanten, de chimpansees en bonobo's hebben technieken om in groepen te jagen. Zij hebben van groepsgenoten simpele technieken geleerd, die ze over generaties overdragen: ze hebben dus een cultuur (Boesch en Tomasello 1998, Whiten e.a. 2001). Ze kennen de gebieden van hun groep en andere groepen, ze kennen hun groepsgenoten individueel en de relaties die ze met die groepsgenoten hadden. Kortom, voordat er mensen waren, was er al veel praktische, wereldse en sociale kennis.

2. Mensen en dieren zijn van de geboorte af gewend aan de gangbare natuurverschijnselen. Er was aanvankelijk geen reden (en ook geen taal) om aan natuurverschijnselen en andere waarnemingen bovennatuurlijke kwalificaties toe te schrijven.
3. De voorouders van de mens moeten miljoenen jaren overleefd hebben. Dat lukte met de praktische kennis van hun natuurlijke en sociale omgeving, en van de technieken en gereedschappen die tot hun beschikking stonden.
4. Als men meent dat magie er voor het wereldse was, komt toch de vraag naar de oorsprong van het magisch denken.

### 3.2. Het ontstaan van religieuze varianten

#### 3.2.1. Evolutie van ideeën

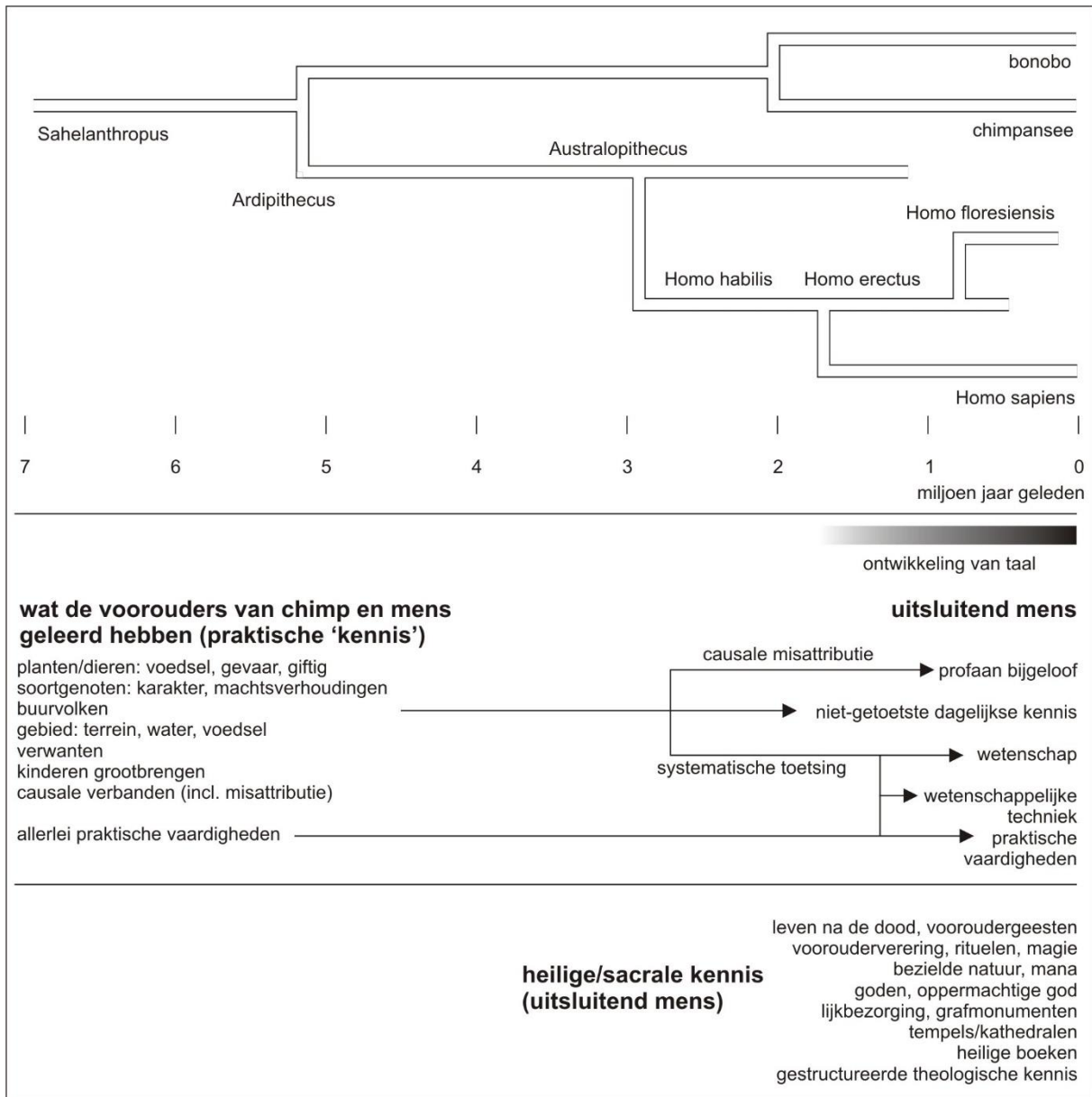
De gemeenschappelijke voorouder van de mens en de chimpansee/bonobo leefde ongeveer 6 miljoen jaar geleden (figuur 1). Deze voorouder had voldoende praktische kennis om te overleven, om een nieuwe generatie op de wereld te zetten, en deze op te voeden. Er was nog geen sprake van het heilige. Immers, taal is nodig voor een sociaal besef van het heilige (Palmer e.a. 2009). Er zijn bij de huidige mensen veel varianten van heilige kennis (figuur 1). Deze opvattingen zijn in 6 miljoen jaar tijd ontstaan. Het onderwerp van dit stuk is een plausibele hypothese te formuleren hoe deze varianten van heilige kennis konden ontstaan vanuit normale psychische en sociale verschijnselen.

#### 3.2.2. Een leven na de dood: vooroudergeesten

##### Voorouders en rouw

Als een dierbare overleden is, is het onderdeel van het normaal rouwproces dat de nabestaanden de overledene in dromen zien en horen, en ook in het dagelijks leven denken ze de overledene te zien of te horen. *“Soms verschijnt de geest na het overlijden, en kan niet worden onderscheiden van de persoon zelf.”* (Spencer 1876, § 92). *“Voorbijgaande hallucinaties kunnen voorkomen waarbij de stem van de overledene wordt gehoord, of vreemden worden ten onrechte aangezien voor de overledene.”* (Brown en Stoudemire 1983). Sommige mensen zien en horen hun overleden dierbaren af en toe, en horen raad of commentaar van die overledenen op gebeurtenissen van na hun overlijden (McVeigh 2016). Dat is – denk ik – de oorsprong waarom mensen in kleinschalige, niet-westerse samenlevingen





Figuur 1. **Boven:** Vereenvoudigde stamboom van mens, chimpansee en bonobo. **Onder:** de leerinhouden (kennis) die aanwezig zijn bij chimpansees en bonobo's, zoals blijkt uit hun gedrag. Deze leerinhouden waren waarschijnlijk ook bij de gemeenschappelijke voorouder van mens en chimpansee aanwezig. Ook zijn er voorbeelden van heilige/sacrale kennis die nu bij mensen aanwezig is. Dit artikel gaat over het ontstaan van die heilige/sacrale kennis.

lang geleden meenden dat de overledenen voortleven na de dood. Immers: men zag en hoorde zelf de overledenen. Het is een merkwaardige en onbegrepen eigenschap van de hersenen dat veel mensen dromen of hallucineren over hun dierbare overledenen, maar zo werken de hersenen nu eenmaal.

### De eenvoudigste uiting van religie

Tylor (1871) stelde zich eerst de vraag of er volken zonder religie zijn. Daarover was in die tijd een levendige discussie. Om dit te onder-

zoeken moest de antropoloog de taal van het volk goed beheersen, en moesten de informanten hierover eerlijk willen spreken. Maar eigenlijk doet het er niet toe of er volken bestaan zonder religie. "Als het definitief aangetoond was dat er niet-religieuze wilden bestaan of hebben bestaan, dan zou minstens plausibel opgemerkt kunnen worden dat dit voorbeelden zijn van het leven van de Mens voordat hij een religieuze cultuur ontwikkeld had." (Tylor 1871 (1929), 1e boek, p. 425). "Als we de religie van de lagere rassen als geheel overzien, dan is de leer dat de ziel na het overlijden voortleeft,

Tabel 1. Het verband tussen de sociale complexiteit van gemeenschappen en de rol die men vooroudergeesten toeschrijft (gegevens van Swanson 1960, p. 107).

		religieuze complexiteit			
		rol van vooroudergeesten:			
		inactief	actief	helpen of straffen	worden aanbeden
sociale complexiteit	weinig geledingen	50%	21%	17%	13%
	veel geledingen	13%	13%	26%	48%

*het meest algemene en belangrijke principe.*" (Tylor 1871 (1929), 2<sup>e</sup> boek p. 21). Ook Spencer zocht naar de eerste, primitiefste tekenen van religie. Er waren enkele stammen die geen enkel besef hadden van god, engel of duivel, maar: "de beschrijvingen van de antropologen wijzen steeds op enig besef, al is het vaag en tegenstrijdig, van een leven na de dood. Al is dit niet een expliciet geloof, toch blijkt het begin van een geloof uit begrafenisrituelen en angst voor de dode." (Spencer 1876, § 146) <sup>7</sup>.

Het eerste bovennatuurlijk geloof is een vaag geloof in een leven na de dood. Dat kan zich uiten in begrafenissen, eventueel met rituelen, maar ook bijvoorbeeld in voorouderbeeldjes. In eerste instantie schreef men deze vooroudergeesten geen invloed op het dagelijks leven toe. Dat is de geloofsvariant die het meest frequent is in samenlevingen met de minste sociale geledingen (tabel 1, Swanson 1960). Als een stam geen omschreven geloof heeft, zien we toch een begin van geloof in begrafenisrituelen en het ontzag voor de doden.

#### Taal: verhalen, sages, legendes en mythes

Voor het ontstaan van religie in een volk is taal onmisbaar. Taal is nodig om bovennatuurlijke ervaringen met stamgenoten te delen en uit te bouwen tot een samenhangend verhaal. Onze verre voorouders beschikten 400 kya over taal (hoofdstuk 7.2.).

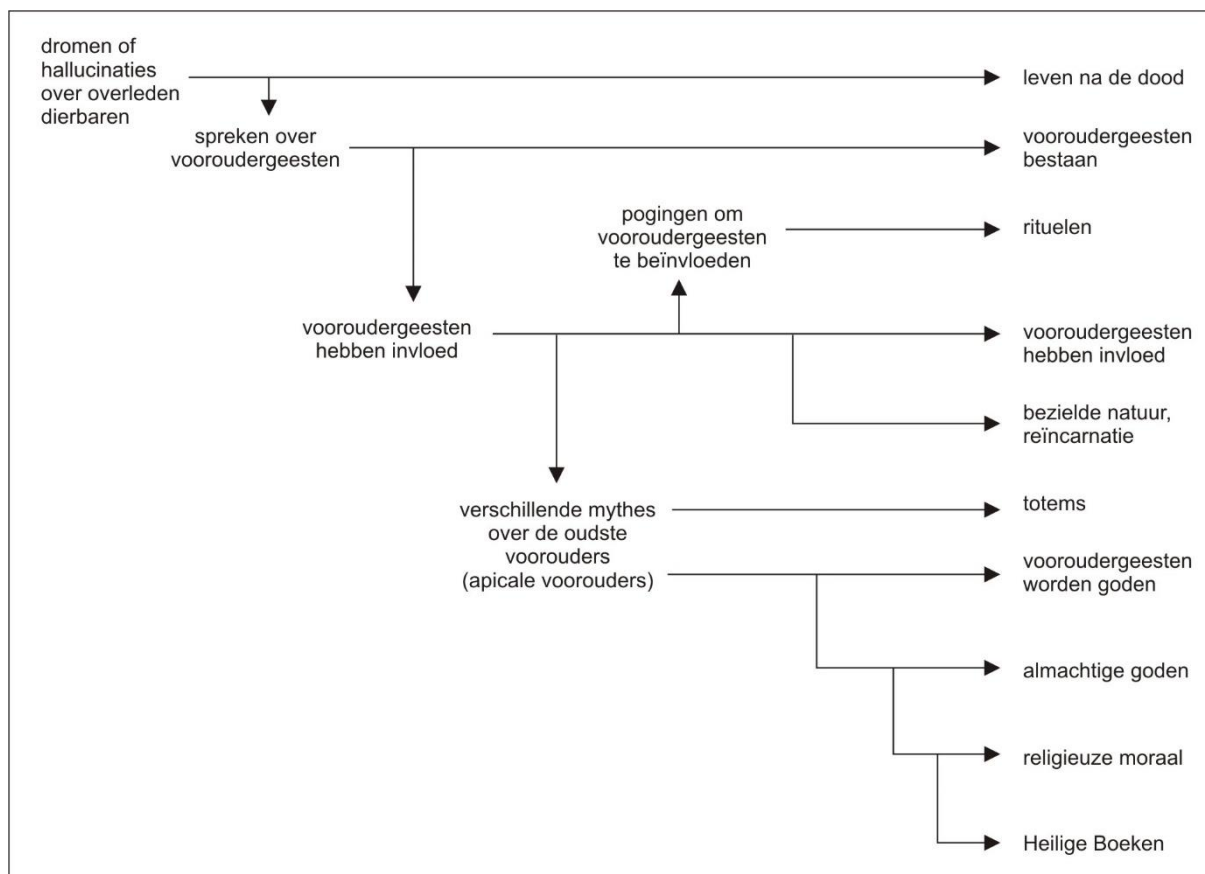
Onze voorouders hebben taal voor alle mogelijke doeleinden gebruikt: voor plannen, sociale contacten, handel, overdracht van praktische kennis, roddelen, verleiding, bedrog enz. De Moderne Mens vertelt verhalen. Ongetwijfeld heeft hij ook verhalen verteld over zijn ouders en grootouders – aanvankelijk historische verhalen. Maar die verhalen werden nu eenmaal steeds mooier en fantastischer. Men verzong legendes, mythes en scheppingsverhalen, en deze werden mondeling overgeleverd (Palmer

e.a. 2009). Legendes en mythes hebben een sociale rol. Groepsgenoten wisselden onderling de eigen ervaringen over vooroudergeesten uit, en versterkte hiermee het idee dat vooroudergeesten reëel zijn. Zij ontwikkelde mythes over de lotgevallen van de vooroudergeesten: een dodenrijk, hel of hemel. Het 'lot van de vooroudergeesten' zou afhankelijk zijn van een correcte begrafenis. Speciaal over de allereerste (d.i. de oudst overgeleverde) voorouders ontstonden grootse mythes. Men fantaseerde over de oorsprong van de stam met mythische voorouders. De geesten van voorouders konden bezit nemen van dieren, planten of dingen (animisme), of de voorouders konden reïncarneren in mensen of dieren.

#### Stadia van geloof in vooroudergeesten

*"Men gelooft dat spirituele wezens de gebeurtenissen in de materiële Wereld en het huidige en toekomstige leven van de mens beïnvloeden en sturen. Men gelooft dat zij betrekkingen met de mensen onderhouden, en verheugd of boos zijn over de handelingen van mensen. Het geloof in hun bestaan leidt vroeger of later vanzelf en zelfs onvermijdelijk tot actieve wraak en verzoening."* (Tylor 1871 (1929), 1<sup>e</sup> boek, p. 426-427). Het meest primitieve stadium was dat volken meenden dat de voorouders voortleefden, maar geen invloed hadden. Het is voor de volken steeds weer een intellectuele ontwikkeling om dit idee verder uit te bouwen (figuur 2). Een volgende stap is te concluderen dat de vooroudergeesten invloed hebben op het aardse leven. Weer een volgende stap is dat de mensen menen dat ze de vooroudergeesten konden beïnvloeden door de 'juiste rituelen' uit te voeren. In samenlevingen met geringe technologische ontwikkeling gelooft men nog niet in oppermachtige goden (tabel 2).

<sup>7</sup> Ook Darwin (1871, p. 66) onderschreef de ideeën van Tylor en Spencer.



Figuur 2. Speculatief schema hoe sacrale opvattingen ontstaan zijn en verder uitgebreid doordat mensen er in hun mythes steeds elementen aan toe voegden.

Tabel 2. Het verband tussen de sociale complexiteit van gemeenschappen en het geloof in oppermachtige goden en het geloof dat deze goden een moraal voorschrijven (gegevens van Moor e.a. 2007, p. 227).

		religieuze complexiteit		
		geen oppermachtige goden	oppermachtige goden, geen religieuze moraal	oppermachtige goden, religieuze moraal
sociale complexiteit	jagen/verzamelen	60%	37%	2%
	visserij	69%	21%	10%
	eenvoudige tuinbouw	60%	37%	2%
	ontwikkelde tuinbouw	21%	63%	16%
	akkerbouw	23%	11%	67%
	veehouderij	4%	16%	80%

### Voorouderverering

Sommige volken hebben de traditie om alle ziekte, tegenslag of meevallers toe te schrijven aan de invloed van goedaardige of kwaadaardige geesten of magie. Bij tegenslag meenden ze dat de vooroudergeesten ontstemd zijn en

verzoend moeten worden. Ze proberen op allerlei manieren de vooroudergeesten gunstig te stemmen: door rituelen of het schenken van voedsel of andere offergaven. In het algemeen is voorouderverering het offeren aan de geesten van de voorouders of tot hen bidden.

Voorouders kunnen vereerd worden bij het graf van de overledene of in een huisaltaar, maar ook in grootschalige vieringen zoals bij het Chinese *Hungry Ghost festival*. Voorouderverering komt voor in klein- en grootschalige samenlevingen. Voorouderverering zien we bij o.a. de oude Grieken en Romeinen, in India, China, Japan, Melanesië, Nieuw Guinea en Afrika ten zuiden van de Sahara. Volgens de theorie van Spencer (1876) is geloof in vooroudergeesten het begin van iedere religie. Spencer noemde dit de *Ghost Theory*.

### 3.2.3. Transformaties van vooroudergeesten

Spencer (1876) presenteert veel gegevens van niet-westerse volken, vaak ontleend aan Tylor (1871), dat de vooroudergeesten allerlei vormen en gedaanten aannemen in de mythes van het volk.

#### Reïncarnatie en animisme

Veel volken menen dat de geest van iedere overledene reïncarneert in een pasgeboren baby. Sommige rituelen zijn daarop gebaseerd. Dit is reïncarnatie van een mens in een andere mens. Maar er zijn ook volken die geloven dat de geesten van overledenen kunnen voortleven in dieren, planten of dingen. Soms is dat gebaseerd op triviale voorvallen: een dier dat loopt bij het graf of het huis van de overledene, zou dan de geest van die overledene hebben. Volgens sommige volken kunnen de geesten het lichaam van een mens of dier tijdelijk bewonen, zoals men in en uit een huis gaat. Men kan tijdelijk 'bezeten' zijn door een kwade demon. Volgens anderen bewoont een geest het lichaam van een mens of dier gedurende diens hele leven. Omdat dieren de geest van een stamgenoot kunnen bevatten, is het soms verboden bepaalde dieren te doden of te eten. In het hindoeïsme en boeddhisme reïncarneren mensen in andere mensen of dieren. Boeddha zelf zou in zijn eerdere levens onder andere een slaaf, een aap, een slang en een vis en een boomgeest geweest zijn. Het geloof in reïncarnatie of in een bezield natuur komt voort uit het geloof aan een leven na de dood. *"Het lijkt erop dat het eerste idee van zielen de zielen van mensen betrof, en dit werd later naar analogie uitgebreid naar de zielen van dieren, planten, enz."* (Tylor 1871 (1929), 2e boek, p. 17).

#### Vooroudermythes: totems

Bij volken komt de mythe voor dat de oudste, eerste voorouder van de clan een mythisch dier of plant was. Dit wordt 'totem' genoemd. Het totemisme is het meest bekend uit Noord-

Amerika en Australië, maar het komt ook elders voor (Tylor 1871 (1929), 2<sup>e</sup> boek, p. 234-237). De totem is een sociaal en een religieus symbool voor de clan (Frazer 1910). Men kreeg dezelfde totem als een van zijn ouders, meestal van de moeder. Het is verboden om met een persoon van dezelfde totem te trouwen. Meestal is het ook verboden om het totemdier of -plant te doden of te eten. Totemisme in Australië is het eerst uitgebreid beschreven door McLennan (1869), die meende dat totemisme de eerste religie was; de hele mensheid zou een totemstadium hebben doorgemaakt. Dat was mede gebaseerd op de mening dat de *native Australians* de simpelste cultuur zouden hebben. *"... over het geheel genomen zijn inboorlingen in Australië tot nu toe in een meer primitieve staat gebleven dan volken elders."* (Frazer 1910, p. 93, zie ook Crawford 1863). De *native Australians* hebben weliswaar een simpele materiële cultuur en vaak weinig woorden voor getallen, maar hun sociale structuur en hun totemmythes zijn complex. Ik ben het eens met Spencer (1876) dat totemisme naast andere varianten (figuur 2) afgeleid is van een geloof in een leven na de dood.

#### Vooroudermythes: goden

*"Bij alle naties blijkt hoe de samenleving en het bestuur van de mens het modelvoorbeeld werd voor de goddelijke samenleving en bestuur, omdat de mens het typevoorbeeld voor de godheid was. Zoals opperhoofden en koningen verkeren onder de mensen, zo verkeren de grote goden onder de kleinere geesten. Zij verschillen van de zielen en de kleinere geesten ... maar het verschil is kwantitatief en niet kwalitatief."* (Tylor 1871 (1929), 2<sup>e</sup> boek, p. 248). De mensen bedachten goden naar hun eigen beeld en gelijkenis. Spencer gaf veel voorbeelden dat de geest van de oudst-bekende voorouders in legenden en mythen steeds meer status kreeg en steeds meer bovennatuurlijke macht, totdat deze uiteindelijk de status van godheid kreeg. *"Gegevens bij niet-westerse volken tonen ... dat de oudste herinnerde voorouders geleidelijk godheden geworden zijn; ze bleven menselijk in hun uiterlijk en mentale eigenschappen, maar ze verschillen van de mensen in macht. Ze werden in de traditie erkend als de verwekkers, of veroorzakers van de huidige mensen, en zij werden stilzwijgend beschouwd als de veroorzakers van alle andere dingen, en zij zetelden in het gebied waar het ras vandaan kwam, dat is de andere wereld waar de doden heen reizen."* (Spencer 1876, § 149). In sommige talen is er slechts één woord voor 'god' en 'dode mens', of één woord voor 'vader' en 'het opperwezen' (Spencer 1876). *"In elk geval waren de (Polyne-*

sische) goden die plaatselijke betekenis kregen, vergoddelijkte voorouders die oorspronkelijk wel slechts de goden konden zijn van een grote familie, maar die door hun oudheid en de macht van de groep die hen vereerde, groeiden tot een districts- of stamgod en ten slotte tot een voornamen god van een grote eilandengroep. Zulke goden waren bekende voorouders, maar het is zeer waarschijnlijk dat de goden van het grote pantheon – Tane, Roe, Rongo en Tangaroa – niet enkel mythische voorouders waren [...], maar werkelijke voorouders uit een zeer ver verleden, leiders van de grote pionierstochten” (Howells en Van Agen 1963, p. 189-190). De grote goden zijn vaak zeer menselijk. *“Traditioneel schrijft men de goden een menselijke vorm toe, menselijke passies en een menselijke aard.”* (Tylor 1871 (1929), 2<sup>e</sup> boek, p 247). Goden met het uiterlijk van een mens (of van een dier) hebben zeer menselijke passies – met alle deugden en ondeugden: we hoeven maar aan de amoureuze escapades van Zeus of Wodan te denken, aan de jaloeuze reacties van Hera, of aan het overspel van Venus met Mars.

Overigens is het een oud idee dat mythes afgeleid zijn van historische gebeurtenissen, en goden van grote leiders of krijgers. Euhemus (ca 316 BCE) meende dat dit gold voor de Griekse mythen en goden, en Snorri Sturluson (1179 - 1241) voor de Germaanse mythen en goden.

### Transformaties van goden

In verdere mythische verhalen worden de macht, de positie en taken van de goden veranderd. Dat gebeurt bij allerlei volken. Er zijn twee hoofdpatronen (Tylor 1871).

Goden worden geassocieerd met **natuurverschijnselen**. De grootste god is vaak de zonnegod. Maar er zijn ook goden voor de maan, de donder, de wind, de regen, de aarde, de zee enz. Op basis van taalkundige argumenten meende Müller (1878) dat de namen van grote goden afgeleid waren van natuurverschijnselen; daarom meende hij dat verering van natuurverschijnselen het begin van alle religie was. Maar de vergelijkende antropologie (o.a. tabel 1 en 2) geeft hiervoor geen onderbouwing.

De goden kregen allerlei **taken**: de god van de oorlog, liefde, het huwelijk, vruchtbaarheid, geboorte, landbouw, jacht enz.

### Mengvormen

De fantasie van mensen is ontzagwekkend. Vooroudergeesten kunnen hun menselijke vorm behouden, maar ze kunnen ook de gestalte aannemen van dieren, planten of natuurverschijnselen, of van totems of grote goden

(zie boven). Al deze vormen kunnen in één cultuur naast elkaar bestaan. Zo hadden de Egyptenaren mensachtige goden, maar ook goden die half-mens/half-dier waren. Dergelijke mengvormen kwamen ook voor in de Griekse mythologie, zoals Pan en de centauren. Voorouderverering kan onderdeel zijn van een natuurgodsdienst, maar het komt ook voor in combinatie met geïnstitutionaliseerde religies of ideologieën, zoals hindoeïsme, boeddhisme, confucianisme en taoïsme. In het klassieke Rome zien we beide aspecten van voorouderverering. Families hebben hun *manes*, de familielieden, de geesten van overleden familieleden. Daarnaast hadden de Romeinen hun pantheon van grote goden met Jupiter aan het hoofd. In het monotheïsme claimen theologen dat er slechts één god is, maar naast die god accepteert men meestal allerlei andere bovennatuurlijke *agents*, zoals engelen, duivels, djins, andere geesten, profeten en heiligen

### 3.3. Magie

#### Magie

Magie is het uitvoeren van handelingen om een concreet doel te bereiken, terwijl volgens de natuurwetenschap deze handelingen dat doel niet veroorzaken. Magie wordt steeds bedreven door een persoon met speciale kennis, een priester of tovenaar. Door magie probeert de tovenaar vooroudergeesten, demonen, goden of natuurkrachten te beïnvloeden. De tovenaar claimt geheime magische kennis ‘van boven’ te hebben ontvangen. Als hij de juiste rituelen uitvoert, moeten goede en slechte geesten en zelfs goden wel gehoorzamen. *“Magie is gebaseerd op het vertrouwen van een mens dat hij de natuur direct kan domineren, als hij maar de magische wetmatigheden hiervoor kent. In dat opzicht is magie hetzelfde als wetenschap.”* (Malinowski 1925 (1954) p. 19). Magie komt voor bij die aspecten van het dagelijks leven die men niet met ervaringskennis of -kunde in de hand heeft. Daarom gaat magie vaak over gezondheid, vruchtbaarheid, het weer, de groei van gewas, succes bij jacht of visvangst, of voorspellen van de toekomst. Organismen die in hun omgeving causale verbanden ontdekken, vormen nu eenmaal af en toe causale misattributies, d.i. bijgeloof (Beck en Forstmeier 2007). Door deze normale psychologische processen ontstaat het geloof in magie en blijft dit geloof aanwezig. Dat geldt vooral als de hele sociale omgeving het geloof deelt (zie onder).

### 3.4. Mana: bovennatuurlijke kracht

#### Mana in Zuidzee-culturen

Een ontwikkeling in het denken over vooroudergeesten was dat men de vooroudergeesten invloed toeschreef op het dagelijks leven. Onderdeel van magie is dat men handelingen of objecten bovennatuurlijke macht toeschreef. Hiervan is afgeleid een abstract idee van bovennatuurlijke macht. Dit wordt meestal beschreven met het woord **mana** uit Polynesië. 'Mana' is een complex begrip, dat zowel werkwoord, zelfstandig naamwoord en bijvoeglijk naamwoord is (Keesing 1984). Mana verwijst naar natuurlijke en bovennatuurlijke macht. Mana is een onpersoonlijke kracht, die zetelt in alle levende wezens en ook in magische voorwerpen. Mensen zijn verschillend in aard, prestige, macht en prestaties. Dat verschil wordt bepaald door mana. Men kan mana verwerven door geboorte, door grote, goede daden of door rijkdom; en men kan mana verliezen door foute daden. Ook organisaties en objecten kunnen mana hebben. *"Het zou zeer moeilijk zijn vast te stellen ... of mana ... oorspronkelijk in verband gebracht is ... met spirituele wezens."* (Codrington 1881, geciteerd door Keesing 1984). Marrett meende dat het mana-idee het alleroudste religieuze idee was. *"Men kan zeggen dat het mana van de Pacific ... rudimentaire overweging belichaamt. – Het vormt een stukje onderbewuste filosofie."* (Marrett 1909, p. 118). Juist zoals veel religieuze kernbegrippen, is mana een vaag woord.

#### Equivalenten van mana in andere culturen

Ik ben het eens met de auteur van Wikipedia (<http://en.wikipedia.org/wiki/Mana> 27 feb 2010) dat er in veel culturen een idee van bovennatuurlijke macht leeft equivalent aan mana. Wikipedia presenteert veel equivalente woorden voor mana. Het idee van een bovennatuurlijke macht is complementair aan de ideeën over bovennatuurlijke wezens (zoals getoond in figuur 2). Immers bovennatuurlijke wezens hebben bovennatuurlijke macht. Een geest kan overgaan van het ene wezen in het andere; en daarmee gaat de macht van die geest over. Ik denk dat onze verre voorouders eerst geloofden in de invloed van vooroudergeesten, en dat het idee van een abstracte bovennatuurlijke macht (zoals mana) een latere opvatting is.

### 3.5. Religie als sociaal verschijnsel

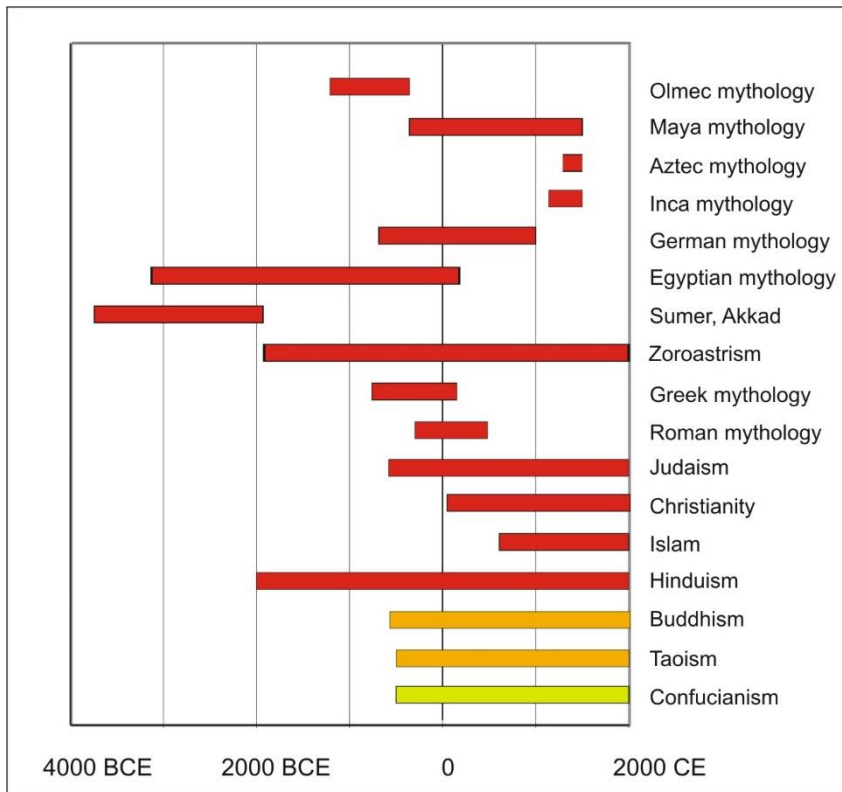
#### Opkomst en verval van volken, culturen en religies

Durkheim benadrukte het sociale belang van religie. Hij postuleerde zelfs dat god, de

samenleving en de clan hetzelfde zijn. *"Dus als het tegelijkertijd het symbool van de god en van de samenleving is, komt dat niet doordat de god en de samenleving hetzelfde zijn?... De god van de clan, het totem principe, kan daardoor niets anders zijn dan de clan zelf."* (Durkheim 1912, p. 293). Dit zijn merkwaardige uitspraken. Volgens mij kan een god en de samenleving niet hetzelfde zijn, want de samenleving heeft sacrale en profane elementen. Figuur 3 toont voor enkele grote religies en ideologieën de tijd dat ze bestonden. Een religie bestaat zolang er sociale continuïteit is voor de aanhangers. Die continuïteit hangt samen met de grootte van de groep. Er zijn voorbeelden van religieus geïnspireerde groepen die veel eeuwen zeer succesvol waren. Denk hierbij aan de Hindoes in India, de Maya's van 500 BCE – 1500 CE, het Christendom van 100 CE – heden, en de Islam van de jaren 800 – heden. Tot nu toe bestaan grote religies enkele duizenden jaren. Kleinere groepen verdwijnen veel sneller met hun religies. Volken zijn vergankelijk – en met hen verdwijnt hun religie. Religies gaan met hun scheppingsverhalen terug zolang er sociaal-culturele continuïteit voor het volk is. Bij sommige volken worden de afstammingslijnen over tientallen generaties mondeling overgeleverd. Dat geeft een nieuwe interpretatie van het begrip 'mensenheugenis'. Mensenheugenis is de tijd van sociaal-culturele continuïteit van een volk. Voor de grootste volken of culturen duurde die continuïteit enkele duizenden jaren (figuur 3), maar voor de meeste volken veel korter. De mensheid heeft zich minstens 80.000 jaren over de aarde verspreid. Volken hebben zich overal gevestigd. Als dat succesvol was gedurende enkele generaties kon er een sociaal-culturele eenheid ontstaan met eigen gewoontes, orale historie en mythes.

#### De Machtige-Voorouder Hypothese

Voorouderverering is niet beperkt tot de eigen familie. Mensen horen en zien vooral de geesten van de eigen dierbaren, maar soms neemt men de vooroudergeesten van grote leiders of grote medicijnmannen waar (Swanson 1960). De geesten van de oudste voorouders kregen steeds meer status en bovennatuurlijke macht (Tylor 1871, Spencer 1876). Er zijn binnen stammen altijd machtsstrijden tussen leiders en leden die meer macht willen hebben. Als iemand zo'n machtsstrijd wil winnen, is het belangrijk dat zijn stamgenoten geloven dat juist zijn voorouders extra machtig en geducht zijn. Machthebbers hebben er belang bij om hun voorouders zo machtig mogelijk voor te stellen. Het onderscheid tussen een machtige voorouder en een god vervaagt daardoor. Volken



Figuur 3. Het tijdsverloop dat sommige religies bloeiden. Echte godsdienst in rood, een wereldse leefregel als het Confucianisme in groen, en bovennatuurlijke visies zonder persoonlijke god in oranje.

Tabel 3. De Machtige-Voorouder Hypothese in een tabel.

Activiteit	Komt het eerst vooral voor bij:
Dromen over voorouders	Misschien al bij apen en mensapen
Ontzag voor de doden	Mensapen
Begraven van doden	Neanderthalers
Spreken over vooroudergeesten	Jagers – verzamelaars
Vertellen van mythes	Jagers - verzamelaars
Vereren van vooroudergeesten	Jagers - verzamelaars
Mythes over grote voorouders van de stam	Tuin- en landbouwers, veehouders
Uitvoeren van ritën	Tuin- en landbouwers, veehouders
Religieuze moraal	Tuin- en landbouwers, veehouders
Opschrijven van mythes – heilige boeken	Staten
Bouwen van piramides, tempels, kathedralen, stoepa's	Staten

schrijven hun oudste voorouders de meeste macht toe (Spencer 1876). Mijn hypothese is dat machthebbers hun eigen voorouders steeds meer macht toeschreven om hun eigen positie te consolideren. Volgens de Machtige-Voorouder Hypothese<sup>8</sup> zijn goden ontstaan doordat machthebbers hun vooroudergeesten

uiteindelijk opgewaardeerd hadden tot goden (tabel 3). Religie is politiek met bovennatuurlijke claims. Volgens de Machtige-Voorouder Hypothese kan in de loop der tijden de status van bovennatuurlijke *agents* veranderen: van machteloze geest tot kleine god naar grote god. Er zijn machtige en minder machtige

<sup>8</sup> Eigenlijk had dit de Machtige-Vooroudergeest Hypothese moeten heten, maar dat is een lelijke naam.

**Politiek en religie**

Definitie: politiek bedrijven = mobiliseren van middelen (= mensen, goederen, geld) voor een bepaald, omschreven doel. Drie opmerkingen.

1. Volgens mij kan 'politiek bedrijven' alleen teleologisch gedefinieerd worden, aan de hand van het doel van de actor.
2. Hiermee is politiek bedrijven als gedrag (= een reeks activiteiten) omschreven.
3. Bij alle sociale diersoorten waarbij individuen soortgenoten mobiliseren, kunnen we van 'politiek bedrijven' spreken, bijvoorbeeld bij chimpansees (de Waal 1982).

Definitie: Religie = politiek met bovennatuurlijke claims.

bovennatuurlijke *agents*. Dan is het triviaal hoeveel macht een bovennatuurlijke *agent* toegeschreven moet zijn, voordat we hem of haar 'god' noemen.

**Het belang van religie als sociaal verschijnsel**

Malinowski (1925 (1954) p. 60) stelde de volgende vragen. *“Waarom worden de meeste religieuze handelingen in primitieve samenlevingen collectief en in het openbaar uitgeoefend? Wat is de rol van de samenleving bij het vaststellen van de regels van moreel gedrag? Waarom zijn niet alleen de morele regels, maar ook het geloof, de mythologie en alle heilige traditie verplicht voor alle leden van een primitieve stam? Met andere woorden, waarom is er slechts één geheel van religieuze opvattingen in een stam, en waarom wordt verschil van opvatting nooit getolereerd?”* Religie zou belangrijk zijn voor de samenhang van een volk (Durkheim 1912, Malinowski 1925, Radcliffe-Brown 1952, Swanson 1960). Daarom vragen de leiders regelmatig van alle stamleden demonstraties van hun loyaliteit. *“In het regionale beleid wordt heiligheid het meest dramatisch ingezet in heilige ceremonies die bedoeld zijn om een begrip van gemeenschappelijke oorsprong, doelstelling en lotsbestemming te scheppen tussen vreemden. ... Zij maken indruk op het gehoor met een kracht die veel verder gaat dan hun normale beleving, en kracht die hen aantrekt, en tegelijkertijd de nuttelosheid demonstreert van ieder poging tot opstand of ontsnapping.”* (Johnson and Earle 1987, p. 250). *“Emotioneel intense rituelen hebben ons verbonden en gesteld tegenover onze vijanden gedurende de hele historie van onze soort”, zegt Whitehouse, “Maar pas toen nomadische verzamelaars zich hier begonnen te vestigen, ontdekten we de mogelijkheden om veel grotere gemeenschappen te vormen op basis van een gemeenschappelijk geloof en rituelen.”* De grote vraag, zegt hij, is of dit naar de hele mensheid kan worden uitgebreid.” (Jones 2013).

**Polytheïsme en monotheïsme**

Als leiders proberen hun eigen voorouders meer macht toe te schrijven, is er een logisch eindpunt: één alwetende, almachtige, alom aanwezige god: een 'oppermachtige god'. Sommige leiders lieten overwonnen stammen hun goden behouden, maar andere leiders vernietigden concurrerende 'afgoden' en hun beelden. Afhankelijk van de tolerantie ontstond polytheïsme of monotheïsme. Opmerkelijk is dat veel oppermachtige staten tolerant zijn voor religies en ideologieën (Chua 2007). Swanson (1960) onderscheidt grote goden zoals die voorkomen in een monotheïsme, en superieure goden in een polytheïsme. Een grote godheid heeft de wereld geschapen, maar daarna komen er verschillende interpretaties: (1) na de schepping heeft de god weinig bemoeienis met de wereld, of (2) na de schepping blijft de god ingrijpen in de wereld, schrijft gedragsregels voor en bestraft overtreding.

**Waarom is het idee van machtige voorouders bewaard gebleven?**

Ik kan wel met Tylor en Spencer fantaseren over mythevorming in het verre verleden bij allerlei volken, en ik kan proberen dat te onderbouwen door verhalen uit de antropologie. Maar een kernvraag is: waarom zijn deze mythes bewaard gebleven? Religie zou samenwerking binnen de groep bevorderen (Lahti en Weinstein 2005, Dow 2006, Graham en Haidt 2010, Atran en Henrich 2010). Maar men stelt niet de vraag waarvoor groepsbinding belangrijk was. De stammen van onze voorouders voerden regelmatig oorlog met buurstammen (Keeley 1996). Stammen die klein waren of minder coherent, liepen steeds het risico om uitgeroeid te worden. Dit was geen theoretisch risico: tot voor kort verdwenen in Nieuw Guinea afhankelijk van het gebied in 25 jaar 2% - 30% van de stammen (Soltis e.a. 1995). Succesvolle leiders gebruikten hun machtige voorouders om de samenhang in hun stam te bevorderen, hun eigen gezag te versterken, krijgers te bemoedigen, en dat alles om oorlogen



te winnen, en de stam te laten overleven<sup>9</sup>. Dat was in het belang van de leiders en alle stamleden. Als omringende volken onder de indruk zijn van de macht van een bepaalde godheid, helpt dat ook om bondgenoten te werven. Religieuze gemeenschappen vragen offers van hun leden: het afstaan van geld, goederen of kinderen, het investeren van tijd en inspanning, voedselbeperkingen, vasten, huwelijksregels, kledingrestricties en kennisrestricties (Sosis en Bressler 2003). Dat kan alleen blijven bestaan als een Groot Voordeel tegenover deze offers staat. Volgens mij is dit Grote Voordeel het voortbestaan van de groep. Alle dominante beschavingen uit de geschiedenis kenden een bloeiende godsdienst met grote goden, grote gebouwen en machtige priesters, of dominante leefregels. Alleen volken en culturen met een duidelijke centrale visie met bovennatuurlijk gezag konden voldoende groot worden en coherent blijven zodat ze lange tijd overleefden. Ik heb de *Ghost Theory* van Spencer uitgebouwd tot de Machtige-Voorouder Hypothese, omdat dit sociale element nodig was om te verklaren waardoor geloof in goden bewaard is gebleven. Volgens de Machtige-Voorouder Hypothese werken mensen van een groep samen onder een leider die van de goden afstamt. De groepsleden gaan ervan uit dat hun goden speciaal hun 'uitverkoren' stam steunt.

### Historische ondersteuning

In de geschiedenis zien we veel voorbeelden van heersers die claimden dat ze van de goden afstamden of dat ze zelf godheid waren (zie de alinea 'Religie was oorspronkelijk een zaak van de machthebbers'). Farao's en Romeinse keizers construeerden afstammingslijnen, zodat ze van de grote goden afstamden. Dat is de logische tegenhanger van de Machtige-Voorouder Hypothese: leiders schrijven de geesten van hun werkelijke voorouders zoveel macht toe dat deze geesten een goddelijke status krijgen, en dus stammen de leiders af van de goden.

### 3.6. Religie als verklaring

Pavlov meende dat een instinct voor religie (een religie-reflex) ontstaan is, doordat mensen angst hadden voor natuurverschijnselen. Religie zou die angst bezweren. *"Toen mensen voor het eerst het dier overtroffen, en zich bewust werden van hun eigen bestaan, werd hun*

*positie extreem onzeker. Hun begrip van hun omgeving was minimaal. Natuurverschijnselen joegen hen schrik aan. Mensen hebben zich gered door religie te scheppen, die hen in staat stelde zich op een of andere manier te handhaven, te overleven in een compromisloze almachtige natuur."* (Pavlov, geciteerd uit Windholz 1987, p. 124). Sommige onderzoekers meenden dat mensen religie geconstrueerd hebben als verklaring voor allerlei natuurverschijnselen, en om te verklaren hoe de wereld ontstaan is (Boyer 2001, p. 6). Antropologen tonen echter dat het verklaren van natuurverschijnselen geen rol speelt bij de eerste, meest simpele religies. Veel volken hebben schepingsverhalen waarin bovennatuurlijke machten een rol spelen; die schepingsverhalen komen vooral voor bij verder ontwikkelde religies. Wellicht hebben mensen bovennatuurlijke wezens verzonnen om elementaire voorvallen zoals donder, bliksem en de baan van de zon te 'verklaren'. Dat is dan een andere theorie over het ontstaan van religie als aanvulling op de Machtige-Voorouder Hypothese.

### 3.7. Religie en moraal

#### Het incesttaboe als de eerste moraal?

Er is wel geclaimd dat het incestverbod het enige universeel aanwezig verbod is, en dat het incestverbod de alleroudste morele regel was. Lévi-Strauss meende dat pas bij het ontstaan van het incestverbod 'de mens' ontstaan is. *"...in het incestverbod ... vinden we de overgang van natuur naar cultuur, van dier naar mens..."* (Lévi-Strauss 1956, p. 278). In hoofdstuk 5.2. heb ik inteelt en incest bij dieren en mensen uitgebreid besproken. Daar wordt onder andere getoond:

1. dat inteeltvermijding bij veel dieren voorkomt,
2. dat huwelijksverboden niet systematisch inteelt verbieden,
3. dat bij sommige volken de huwelijksregels huwelijken tussen neef en nicht bevoorwaarden,
4. dat mensen en dieren een voorkeur hebben voor seksuele partners die op hen lijken,
5. en dat de kans op seksuele aantrekking minder wordt (maar niet nul), als mensen of dieren van jongs af samen opgroeien (het Westermarck effect).

Freud (1913) en Lévi-Strauss (1949) geven het incesttaboe mythische properties. *"Ik wil bena-*

<sup>9</sup> Voor Norenzayan (2016) is het raadsel van grootschalige samenwerking een groot probleem voor het ontstaan van religie. Ook voor dieren is het ontstaan van groepen in de evolutie niet opgelost (hoofdstuk 5.1.). Wellicht heb

ik met de Machtige-Voorouder Hypothese het raadsel van grootschalige samenwerking tussen volken opgelost.

Tabel 4. Plaatsen in de Tenach (het Oude Testament), waar de auteur beschrijft dat Jahweh bevel tot genocide heeft gegeven. In sommige gevallen is niet gespecificeerd wat met het vee, de bezittingen of gebouwen moest gebeuren.

bron	mannen	vrouwen	jongens	meisjes	vee	bezittingen	gebouwen
Numeri 31: 1 – 18	gedood	gedood	gedood	buit	buit	buit	verbrand
Deuteronomium 2: 30-35	gedood	gedood	gedood	gedood	buit	buit	verbrand
Deuteronomium 3: 1-7	gedood	gedood	gedood	gedood	buit	buit	verbrand
Deuteronomium 21: 10-11	gedood	buit	gedood	buit	?	?	?
Jozua 6: 20 – 21	gedood	gedood	gedood	gedood	gedood	vernietigd	vernietigd
Jozua 8: 1 – 29	gedood	gedood	gedood	gedood	buit	buit	verbrand
Jozua 10: 8-40	gedood	gedood	gedood	gedood	?	?	?
Richteren 18: 27 – 29	gedood	gedood	gedood	gedood	?	?	verbrand
Richteren 20: 28-48	gedood	gedood	gedood	gedood	gedood	verbrand	verbrand
1 Samuel 15: 3	gedood	gedood	gedood	gedood	gedood	?	?
2 Koningen 10: 18 - 27	gedood	gedood	gedood	gedood	?	?	?
Jesaja 13: 15 – 18	gedood	verkracht	gedood	verkracht	?	buit	verbrand
Jeremia 50: 1 – 22	gedood	gedood	gedood	gedood	gedood	verbrand	verbrand
Ezechiël 9: 4 – 6	gedood	gedood	gedood	gedood	?	?	?
Amos 1: 6-8	gedood	gedood	gedood	gedood	?	?	?

drukken [...] dat de beginpunten van religie, moraal, samenleving en kunst samenkomen in het Oedipuscomplex.” (Freud 1913). Dat is overdreven.

### Een late religieuze moraal

Ook in de minst ontwikkelde samenlevingen is er een traditie over wat mag en wat niet. Deze leefregels zijn geworteld in traditie en werden aanvankelijk niet religieus opgelegd. In de minst ontwikkelde samenlevingen is er juist geen verband tussen moraal en religie. “De hogere naties vinden het morele element zo belangrijk, maar dat is nauwelijks gerepresenteerd in de religie van de lagere rassen.” (Tylor 1871 (1929), 1<sup>e</sup> boek, p. 427). Pas bij verder ontwikkelde samenlevingen treft men goden aan ‘die een moraal opleggen’ (tabel 2) met straffen voor overtredingen. Een religieuze moraal vinden we pas bij verder ontwikkelde samenlevingen. Als moraal de *cause d’être* van religie zou zijn, zou men moraal als religieuze uiting in de meest oorspronkelijke religies verwachten. Maar dat is juist niet het geval. Daarom concludeer ik dat moraal het ontstaan van religie niet kan verklaren. Wel is het aanmerkelijk dat een religieus ondersteunde moraal bijdraagt tot de samenhang van grote groepen (bijv. > 150 leden, Norenzayan en Shariff 2008). Gemeenschappen op religieuze basis bleven 4 maal langer bestaan dan

gemeenschappen op seculiere basis (Sosis en Bressler 2003).

### Moraal in de Tien Geboden

In veel gemeenschappen gelden morele regels, waarvan de priesters of de heilige boeken beweren dat een godheid deze oplegt; men spreekt van ‘morele goden’ of ‘moraliserende goden’. Eigenlijk is ‘straffende goden’ een logischer term. Voor het Jodendom (en het Christendom en de Islam) zijn de Tien Geboden de leefregels die zij aan hun God toeschrijven. Bij nader inzien gaan deze regels vooral over God: van de 301 woorden (Exodus 20, *New international version*), zeggen 89 woorden (30%) dat men geen afgoden mag hebben, en 97 woorden (32%) gaan over het eerbiedigen van de dag des Heren (sabbat). Weinig woorden worden gewijd aan bijvoorbeeld moord, overspel en diefstal: respectievelijk 4, 5 en 4 woorden. De Tien Geboden ondersteunden vooral de positie van Jahweh.

De Tien Geboden worden in de praktijk opportunistisch toegepast. Zo is er het verbod “Gij zult niet doden”. Volgens de tekst van de Tenach (het Oude Testament) heeft Jahweh zijn volk 15 maal de opdracht tot genocide gegeven; volgens de auteurs van de Tenach werden deze opdrachten uitgevoerd (tabel 4). De auteurs vonden dit respectabel gedrag en zelfs

Tabel 5. Het percentage volwassenen die zichzelf rekenen tot een van onderstaande categorieën in 7 landen (gegevens van Geertz en Markusson 2010, Bernts en Berghuijs 2016).

	USA	Italië	Spanje	Groot-Britannië	Duitsland	Frankrijk	Nederland
Gelovige in een god of opperwezen	73	62	48	35	41	27	42 *
Agnosticus (weet het niet)	14	20	30	35	25	32	34
Atheïst	4	7	11	17	20	32	24

\* Inclusief ietsisme

noodzakelijk om het gebod van Jahweh uit te voeren: andere volken moesten uitgemoord worden. Wie tot het eigen volk behoorde, werd ook opportunistisch toegepast. Zo is de stam van Benjamin uitgemoord, volgens de daders op bevel van Jahweh, terwijl Benjamin toch ook een zoon van Jacob was. Voor het Joodse volk was het winnen van oorlogen en het uitroeien van tegenstanders belangrijker dan braafheid (Miles 1995, p. 104). Overigens zijn de Israëlieten er niet in geslaagd al die volken volledig uit te roeien (Giem 2018).

#### Het belang van religieuze moraal

Volgens sommigen is religie noodzakelijk om te zorgen dat mensen zich juist gedragen (Durkheim 1912, vergelijk Boyer 2001). In allerlei religies wordt beweerd dat slecht gedrag tijdens of na het leven wordt afgestraft. We moeten het belang van religie voor moreel gedrag relativeren, want:

1. ook apen en mensapen straffen groepsgegoten bij overtreding van impliciete regels;
2. mensen in kleinschalige, niet-westerse samenlevingen leven samen, zonder religieuze moraal;
3. volken konden vele generaties overleven zonder religie;
4. ook atheïsten en agnostische humanisten gedragen zich vaak netjes;
5. sommige religieuze praktijken vinden wij nu verwerpelijk, zoals mensenoffers;
6. in de naam van religie zijn ook grote misdaden bedreven, zoals tijdens de kruistochten;
7. het blijkt dat in de meest ontwikkelde religieuze westerse landen ook moord en sociale problemen voorkomen (Paul 2005, Jensen 2006).

In een slim experiment met 591 deelnemers uit 8 kleinschalige, niet-westerse volkjes over de hele aarde is onderzocht of het geloof in alwetende, straffende goden invloed heeft op gedrag (Purzycki e.a. 2016). Mensen die geloven dat goden hun gedachten kunnen lezen, verdelen geld iets eerlijker dan mensen die dat niet geloven. Het verschil was klein ( $r = 0,05 - 0,06^{10}$ ), maar statistisch significant.

## 4. Is religie een instinct?

### Instinct

Volgens Thomas van Aquino (1274) hebben mensen een instinct om in God te geloven. Volgens onder andere René Descartes (1641) en Immanuel Kant (1781) heeft God een godsbesef in de hersenen van mensen geplant. Ook Pavlov sprak van een religie-instinct (of reflex). Sommige onderzoekers menen dat het geloof in goden, bovennatuurlijke wezens en een leven na de dood aangeboren is (Barrett e.a. 2001, Bering 2002). Er is ook recent gesuggereerd dat religie 'een instinct' is (Stella 2001, Wade 2009)<sup>11</sup>.

In hoofdstuk 3.1. heb ik voorgesteld om het zelfstandig naamwoord 'instinct' te vermijden, maar wel te spreken over 'instinctief' gedrag. Bij dieren noemde men gedrag 'instinctief', als (1) dit gedrag bij alle of verreweg de meeste leden van een soort voorkomt, (2) dit gedrag vooral erfelijk is, en (3) 'nuttig' is in termen van evolutie (zogenaamd 'adaptief'). Dit alles dient empirisch bevestigd te worden.

### Is religie een *human universal*?

Atran (2010) claimde dat religie een *Human Universal* is. Maar lang niet alle mensen geloven in bovennatuurlijke wezens. "Zowel in primitieve als in beschaafde samenlevingen zijn

and ancestors" (Boyer (USA) 2001, Boyer (UK) 2001). Boyer zelf prefereerde de USA ondertitel, maar hij had geen invloed op de UK ondertitel, die wellicht problemen veroorzaakt (persoonlijke mededeling).

<sup>10</sup> Odd ratio's omgezet in correlatiecoëfficiënten.

<sup>11</sup> De ondertitel van 'Religion explained' was in de USA "The evolutionary origins of religious thoughts", maar de UK-editie had de ondertitel "The human instincts that fashion gods, spirits

*er skeptici en mystici.*" (Frazer 1923, p. 416). Er zijn grote verschillen tussen westerse landen in de mate waarin men zegt in een god of opperwezen te geloven (tabel 5). Er is vaak sociale druk voor of tegen religie. Individuen in kleinschalige, niet-westerse volken vertrouwden antropologen wel toe dat ze eigenlijk niet in de goden van hun volk geloven. Ook komt het voor dat mensen 'hun geloof verliezen'.

### De erfelijkheid van religiositeit

Allerlei aspecten van religiositeit zijn in zekere mate erfelijk (hoofdstuk 7.2.). Maar voor religiositeit vinden we steeds betrekkelijk lage waarden van heritabiliteit, lager dan bijvoorbeeld voor lichaamslengte, IQ en persoonlijkheid.

### Is religie evolutionair voordelig?

Als religiositeit bijdraagt tot overleven en voortplanten, dan kan religiositeit een product van Darwinistische evolutie zijn. Religiositeit en religieus gedrag gaan gepaard met een langere levensverwachting (hoofdstuk 8.1.), maar de vraag is of religiositeit bijdraagt tot voortplantingssucces. Ik heb hier gesuggereerd dat religiositeit bijdraagt tot het voortbestaan van volken. Let wel: dit is geen groepsselectie, maar het voordeel voor de individuen die de groep vormen.

### Is religiositeit instinctief?

Er waren enkele stammen waarvan de leden geen besef hadden van god, engel of duivel, maar hooguit een vaag besef van een leven na de dood (Spencer 1876, § 146). Een geloof in geesten of goden komt niet 'vanzelf'. In de meeste kleinschalige, niet-westerse gemeenschappen met weinig sociale geledingen gelooft men niet in geesten met macht (Swanson 1960). *"Als we reizigers en historici mogen geloven, zijn er enkele samenlevingen gevonden totaal zonder religie. Maar geen twee volken, en nauwelijks twee mensen hebben onderling dezelfde gevoelens over religie. Het blijkt dat deze belangstelling voor religie niet voorkomt uit een origineel instinct of primaire indruk van de natuur, zoals eigenliefde, aantrekking tussen de seksen, ouderliefde, dankbaarheid en wrok."* (Hume 1757). Hume concludeerde dat er geen instinct voor religie is. Een concreet geloof in Horus, Jahweh, God, Allah, Zeus, Wodan, Brahma of Huitzilopochtli is niet instinctief.

Religie is vooral een product van cultuur dat goed aansluit bij allerlei erfelijke neigingen. Als kinderen opgroeien in een omgeving zonder geloof in bovennatuurlijke wezens, gaan ze niet 'uit zichzelf' geloven in geesten en goden. Kinderen schrijven bewegende dingen intenties toe. Kinderen geloven wel in die 'agents'

die de ouders bevestigen. Dat geldt voor onder andere Sinterklaas en ziektekiemen (Harris e.a. 2006). De ouders bepalen wat kinderen gaan geloven, en sommige samenlevingen bepalen wat volwassenen moeten geloven – of anders doen alsof.

## 5. Besluit

Naar mijn mening verdient de oude theorie van Spencer (1876) herwaardering. Religie is een belangrijke grondslag voor groepsvorming. Afstamming, 'ras' en politiek zijn andere grondslagen voor groepsvorming; net als religie leiden deze andere grondslagen tot heftige emoties. In de loop der tijd zijn er uitgesproken godsdienstige en uitgesproken anti-religieuze denkers geweest (figuur 4).

### Geloof in een leven na de dood

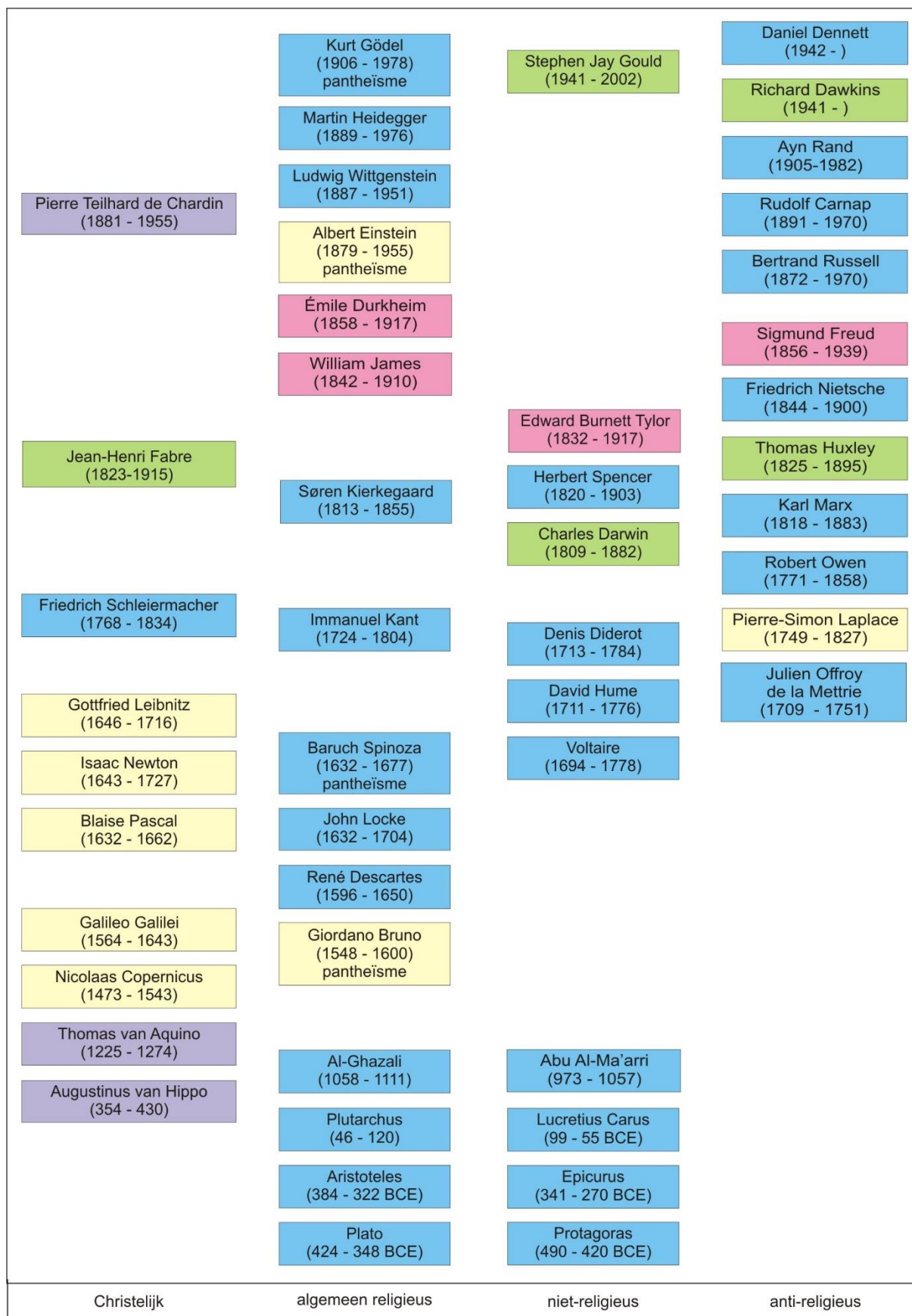
Ik denk dat het erfelijk\* is dat mensen overleden dierbaren waarnemen in dromen, hallucinaties en zinsbegoochelingen. Ze gaan ervan uit dat die overleden dierbaren waarnemen wat er gebeurt, en intenties hebben (Kelemen 1999, Bering en Parker 2006). Pas nadat onze voorouders hierover konden praten, kon binnen de stam het idee ontstaan van een voortbestaan na de dood; dit is dan een cognitieve, culturele verworvenheid. Voor kinderen en volwassenen is het de normale toestand dat mensen en dieren in leven zijn. Kinderen van 3 jaar denken dat een dode mens en een dood dier nog kunnen bewegen en voelen, maar op een leeftijd van 5 jaar denken ze dat dode mensen en dieren niet meer kunnen bewegen, maar nog wel dingen weten en verlangens hebben (Barrett en Behne 2005).

Volgens Malinowski (1925) zit het idee van een voortbestaan na de dood in de geest van ieder individu. Malinowski laat in het midden of een schepper dit in de geest van de mens gezaaid heeft, of dat dit een product van natuurlijke selectie is (p.62). Ook Bering (2002) claimt dat 'ghost concepts' aangeboren zijn.

Volgens de Machtige-Voorouder Hypothese is het geloof in geesten en goden ontstaan door normale psychische, sociale en culturele processen. Het is niet nodig om een speciale erfelijke oorsprong voor religie te veronderstellen.

### Herwaardering voor de Ghost Theory

Spencer (1876) heeft een theorie uitgewerkt dat er eerst een vaag besef kwam van een leven na de dood. Door hierover te spreken zijn er binnen stammen allerlei mythes ontstaan over de vooroudergeesten, hoe deze vooroudergeesten te beïnvloeden, hoe vooroudergeesten reïncarneren in mensen, dieren of



Figuur 4. Schematisch overzicht van de denkers in de loop de tijd, naarmate ze godsdienstig of antireligieus waren. Filosofen in blauw, theologen in grijs/paars, natuurkundigen in geel, biologen in groen en sociale wetenschappers in rood.

### Herbert Spencer

Herbert Spencer (1820-1903) was een universeel geleerde die gepubliceerd heeft over economie, biologie, sociologie, psychologie, ethiek, politiek en filosofie. Hij was geïnspireerd door Darwin en Tylor. Aan hem heeft Darwin het begrip '*survival of the fittest*' ontleend. Spencer ging uit van een continuïteit tussen dieren en mensen. Er zijn enkele verschillen tussen Tylor en Spencer. De ideeën van beiden gaan over de ontwikkeling van religie, maar Spencer spreekt consequent expliciet in evolutie-termen. Spencer claimde expliciet dat alle goden de opgewaardeerde geesten van de oudste voorouders zijn: de *Ghost Theory*. Dus dat alle religie afgeleid is van het geloof in vooroudergeesten. Volgens Spencer was het eerste begin van religie het idee van een leven na de dood. Zo populair als Herbert Spencer in de 19<sup>e</sup> eeuw was, zo impopulair werd hij in de 20<sup>e</sup> eeuw. Herbert Spencer werd 40 jaar na zijn dood door Hofstadter (1944) ten onrechte afgeschilderd als de voorman van het sociaal Darwinisme (Bannister 1973, 1979, Smith 1979, Hodgson 2004, Leonard 2009, Stewart 2011), en mede daarom werden zijn ideeën verworpen.

Nadat ik de Machtige-Voorouder Hypothese geformuleerd had, ben ik me in voorouderverering gaan verdiepen. Toen ontdekte ik dat Spencer (1876) en deels Tylor (1871) ongeveer dezelfde ideeën veel eerder verwoord hadden. Maar de ideeën van Spencer worden niet meer genoemd in de moderne wetenschappelijke literatuur (Swanson 1960, Hinde 1999, Boyer 2001, Stella 2001, Hamer 2004, Dawkins 2006, Dennett 2006, Atran 2007, Wright 2009, Wade 2009, Culotta 2009). Alleen Howells (1950) noemt Spencer één maal expliciet.

Toch is het idee niet helemaal verloren gegaan: zo lezen we in de *Britannica Concise Encyclopedia* (<http://www.answers.com/topic/ancestor-worship>), November 18th 2009: "Een voorouder met heroïsche daden kan de status van god verwerven."

### Edward Tylor

Edward Tylor (1832-1917) was een antropoloog in Oxford die in 1871 het boek '*Primitive culture*' publiceerde. Zijn boek heeft 19 hoofdstukken, waarvan er 7 over religie gaan – en die heten alle 7 '*Animism*'. Tylor gebruikt de naam 'animisme' voor alle religieuze uitingen: van een besef van een ziel en een geloof in een bezielde natuur, tot een geloof in vele goden of oppermachtige goden. "*Animisme omvat het geloof in zielen. In een verder ontwikkeling houdt dit in het beïnvloeden van de goden en lagere geesten. Deze opvattingen resulteren in de praktijk tot actieve verering.*" (p. 427). Tylor wilde niet het woord 'spiritisme' gebruiken voor zijn theorie, omdat dat woord toen al gebruikt werd voor wat we nu spiritisme noemen, d.i. in séances de geesten van overledenen oproepen. "*Ik stel hier voor om onder de naam Animisme de diepliggende leer van Spirituele Wezens te onderzoeken; die belichaamt de Spiritualistische filosofie als tegenhanger van de Materialistische filosofie.*" (p. 425, 426). Tegenwoordig wordt het woord 'animisme' gebruikt voor een geloof in de bezielde natuur. Het heeft tot veel misverstand geleid dat Tylor het woord 'animisme' gebruikte voor alle religieuze uitingen.

planten, en er ontstonden mythes over de oudste voorouders: deze konden veranderen tot totems of tot goden. Spencer formuleerde expliciet dat alle religieuze uitingen afgeleid zijn van het geloof in vooroudergeesten. "*Er is geen uitzondering hierop. Als we de term 'voorouderverering' gebruiken voor alle verering van de doden, al dan niet van hetzelfde bloed, dan concluderen we dat voorouderverering de oorsprong is van iedere religie.*" (Spencer 1876, § 204). Hij noemde dit de *Ghost Theory*. Naar mijn mening is deze theorie nog steeds overtuigend en in overeenstemming met oude en recente gegevens uit de vergelijkende antropologie (tabellen 1 en 2, figuur 2). Waarom zijn de ideeën van Spencer (en Tylor) verloren gegaan?

1. McLennan (1869) claimde dat totemisme de eerste religie was, en dat alle volken een totemstadium doorgemaakt hebben. De reden voor deze theorie is dat totemisme

wordt aangetroffen bij de *native Australians*, die in de meest primitieve samenleving zouden leven. Frazer (1910) en Durkheim (1912) bouwden voort op dit idee.

2. Tylor (1871) gebruikt het woord 'animisme' voor alle religieuze uitingen; dat is ongelukkig. Dit heeft tot veel misverstand geleid (zie tekstkader 'Edward Tylor').
3. Spencer publiceerde zijn ideeën in het boek '*The principles of sociology*'; dat is geen titel waaronder men een theorie over het ontstaan van godsdienst verwacht.
4. Spencer verloor terrein op 3 gebieden. (1) Voor Christelijke denkers, zoals Durkheim, was het onacceptabel dat de belangrijkste theorie over het ontstaan van religie door een ongelovige was geformuleerd. (2) De psychoanalyse werd populair met een andere theorie. (3) De libertijn Spencer werd door de marxist Richard Hofstadter (1944) *geframed* als voorman van het sociaal

**Esoterische fysica**

De moderne fysica heeft een groot prestige. Maar vooral de relativiteitstheorie, de kwantummechanica en de snaartheorie zijn bizar en niet invoelbaar vanuit het macroscopisch waarnemen van de buitenwereld.

Ook elementen van de religie zijn mystiek. Volgens sommige gelovigen zijn deze mystieke zaken DUS hetzelfde als de contra-intuïtieve elementen van de moderne fysica... Religie zou dan ondersteund worden door de moderne fysica.

Darwinisme (Bannister 1973, 1979, Smith 1979, Hodgson 2004, Leonard 2009, Stewart 2011).

5. Spencer was populair in de laatste helft van de 19<sup>e</sup> eeuw, maar impopulair in het begin van de 20<sup>e</sup> eeuw om sociaal-politieke redenen.
6. Durkheim (1912) benadrukte de sociale aspecten van religie.

Taylor wordt wel vaak geciteerd, maar door zijn ongelukkig gebruik van het woord 'animisme', geven veel citaties zijn mening niet correct weer. Taylor wordt meer geciteerd dan goed gelezen. Durkheim en Freud meenden dat totemisme de oorsprong van religie was; dat werd in het westen de dominante theorie, en de *Ghost Theory* is in onbruik geraakt. Spencer is door Hofstadter (1944) in diskrediet gebracht. De *Ghost Theory* wordt nauwelijks meer geciteerd.

**Het nut van het geloof in machtige voorouders**

De *Ghost Theory* (Spencer 1876) is een plausibele theorie voor het ontstaan van religie. Maar waardoor is die oorspronkelijke religie bewaard gebleven? De Machtige-Voorouder Hypothese is een combinatie van de *Ghost Theory* (Spencer 1876) en theorieën over

sociale besturing (*social control*) en sociale samenhang (Ross 1901, Durkheim 1912, Janowitz 1975, Friedkin 2004). In de culturele antropologie benadrukt men het belang van groeps-samenhang. Sociale samenhang is mooi en nobel, maar biologische evolutie gaat niet over mooi en nobel, maar over overleven en voortplanten. Kleine groepen chimpansees en mensen worden gemakkelijk verslagen en geëlimineerd (hoofdstuk 6.2.). De Machtige-Voorouder Hypothese specificceert waarvoor groepscohesie en groeps-grootte belangrijk zijn: voor het winnen van oorlogen. Daardoor overleeft de eigen stam, groep of volk.

Verscheidene oorlogen zijn gevoerd in naam van een religie. Het winnen van oorlogen vergt meestal Grote Offers van de strijders. "*Met de toename in sociale complexiteit, en de verbreding van staten en imperia, zijn sociaal-politieke eenheden gefuseerd tot veel grotere groepen, inclusief religies, etniciteiten en ideologieën.*" (Whitehouse 2018). Religie en ideologie zijn belangrijke verbindende factoren tussen mensen of groepen. Mensen kiezen hun religie en ideologie. Ook 'ras' is een belangrijke verbindende factor, maar (1) 'ras' kan niet wetenschappelijk onderbouwd worden (hoofdstuk 2.2.), en (2) men kan zijn 'ras' niet kiezen. Om de rol van religie bij oorlogen goed te praten, betogen gelovigen wel dat er bij menselijk handelen soms dingen verkeerd lopen. Maar volgens de Machtige-Voorouder Hypothese is een rol van religie in oorlogen niet toevallig, maar in tegendeel: het winnen van oorlogen is een causale verklaring (de *cause d'être*) van religie

Ik hoop dat ik met de Machtige-Voorouder Hypothese een plausibel scenario verwoord heb over hoe religie in de prehistorie stapsgewijs ontstaan kan zijn, en sindsdien bewaard is gebleven, gebaseerd op normale psychische, sociale en culturele processen. Ik claim niet dat dit per sé voor iedere religie zo verlopen is.





## 8.3. Mensen en andere dieren

Paul A.M. van Dongen © 2021

*De kwantitatieve verschillen in intelligentie, taal, sociaal leren en cultuur tussen mensen en dieren zijn enorm.*

### Samenvatting

Theologen en filosofen claimen dat het grote verschil tussen mensen en dieren is dat mensen een ziel, zelfbewustzijn en een vrije wil hebben. Maar daarover zijn empirisch wetenschappelijke uitspraken onmogelijk, dus daar zeg ik niets meer over.

Algemeen claimt men dat mensen zich van dieren onderscheiden door het Verstand. Dat is wel toetsbaar: verscheidene dieren zijn behoorlijk intelligent. Het grote verschil tussen mensen enerzijds, en chimpansees en bonobo's anderzijds is in twee fases tot stand gekomen.

1. **Hersenen en taal.** Bij de voorouder van de mens is het hersengewicht een factor 3 toegenomen. Toen kregen onze voorouders genoeg verstand om grammaticaal complexe taal te produceren. Met taal konden mensen analyseren, redeneren en overleggen.
2. **Cultuur.** Bij vogels en apen is er sprake van culturele overdracht van leerinhouden, maar pas door grammaticale taal kunnen mensen ook complexe boodschappen betrouwbaar overdragen. Door de generaties heen hebben mensen kennis en techniek geaccumuleerd. Door cultuur zijn er inmiddels enorme verschillen tussen mensen en chimpansees ontstaan.

	Samenvatting
1.	Inleiding
2.	Verschillen tussen mensen en andere dieren?
2.1.	Verstand
2.2.	Leren
2.3.	Communicatie en taal
2.4.	Doelmatig en doelgericht gedrag
2.5.	Cultuur
2.6.	Moraal
3.	<i>What makes us human?</i>
4.	Erfelijkheid en gedrag
5.	Besluit

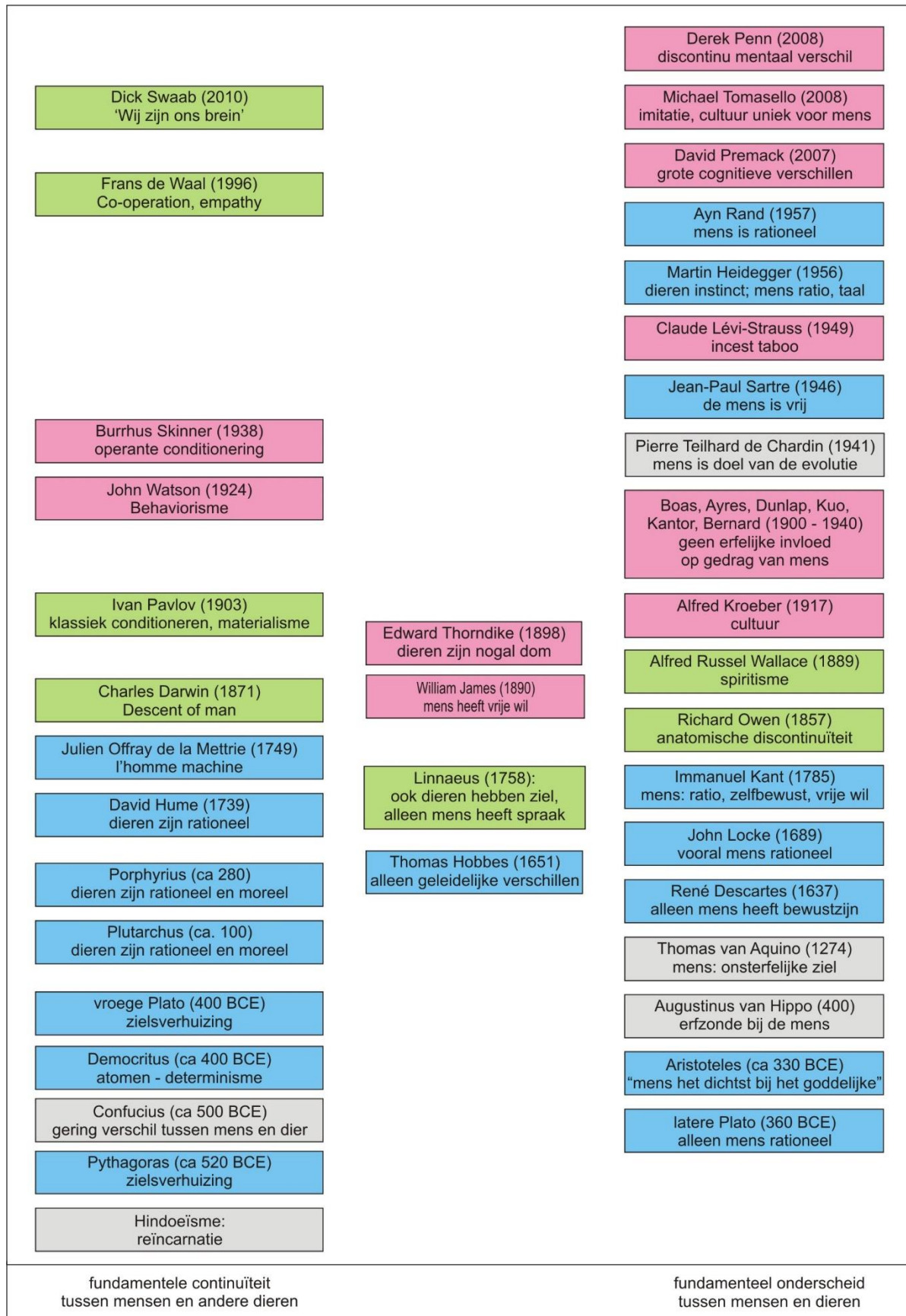
### 1. Inleiding

Sommige mensen zien fundamentele overeenkomsten tussen mensen en dieren, terwijl anderen fundamentele verschillen zien. Dat hangt vooral samen met het mens- en wereldbeeld. In dit hoofdstuk bespreek ik resultaten van empirisch onderzoek naar overeenkomsten en verschillen tussen mensen en andere dieren, en vooral tussen mensen enerzijds en chimpansees en bonobo's anderzijds.

Charles Darwin benadrukte geleidelijke overgangen tussen soorten en de continuïteit tussen mensen en andere dieren. Die geleidelijke evolutie postuleerde hij ook voor intellectuele vaardigheden. Inmiddels zijn er veel empirische gegevens over het gedrag en de intelligentie van dieren, die in dit boek besproken worden. Tabel 1 vermeldt de belangrijkste onderzoekers van dieren en mensen.

Tabel 1. De volgende aspecten zijn door deze auteurs bij dieren en mensen beschreven.

	Dieren	Mensen
Evolutie	Darwin (1859) <i>Origin of species</i>	Darwin (1871) <i>Descent of man</i>
Gedrag	Lorenz (1937), Tinbergen (1951), de Waal (1982), Goodall (1986)	Morris (1967), Kortlandt (1972), Eibl-Eibesfeldt (1972, 1989)
Leren	Thorndike (1898), Skinner (1938)	Thorndike (1931), Skinner (1953)
Intelligentie	Köhler (1921), de Waal (2016)	Binet en Simon (1904), Wechsler (1939), Raven (1941), Gardner (1983, 1993)
Taal	Seyfarth e.a. (1980)	Chomsky (1957), Skinner (1957)



Figuur 1. Schematisch overzicht van de denkers in de loop der tijd naarmate ze menen of er geleidelijke overgangen tussen dieren en mensen zijn, dan wel een fundamenteel onderscheid. Filosofen in blauw, biologen in groen, sociale wetenschappers in roze, en theologen in grijs.

Figuur 1 geeft een overzicht van de denkers en onderzoekers die meenden dat mensen en dieren fundamenteel verschillend zijn, of dat er geleidelijke overgangen zijn tussen mensen en andere dieren.

### Fundamentele verschillen tussen mensen en dieren

Franz Boas (1911) benadrukte in zijn boek *'The mind of primitive man'* het belang van leren, cultuur en opvoeding voor de mens. Psychologen en antropologen meenden dat bij mensen intellectuele vaardigheden aangeleerd zijn en een product van cultuur, en dat de invloed van erfelijkheid voor het gedrag van de mens te verwaarlozen is. *"Het behaviorisme van de periode tussen 1920 en 1950 was vervangen vanwege [...] een misvatting die deels inherent was aan de stichtingsverklaring van J.B. Watson, waarin hij de naadloze continuïteit tussen het gedrag van mensen en niet-menselijke dieren benadrukt."* (Mandler 2002, p. 339).

Volgens sommige Christelijke denkers is het verschil dat mensen ziel, bewustzijn, zelfbewustzijn en een vrije wil hebben, en dieren niet. Die uitspraken kunnen niet getoetst worden, maar hooguit verhelderd. In hoofdstuk 8.2 toon ik dat het begrip 'ziel' zo complex is, dat men daarover geen heldere uitspraken kan doen. Hier ga ik verder niet op in.

In het Marxisme was de officiële leer dat het Darwinisme ging over de wetmatigheden van de evolutie van dieren, en het Marxisme over de wetmatigheden van de ontwikkeling van de mens. Volgens het Marxistische denken zijn biologische concepten niet toepasbaar op gedrag van de mens (Singer 1999).

### Automatisch of verstandig gedrag?

Maar filosofen of onderzoekers die menen dat er weinig verschil tussen mensen en dieren is, verschillen fundamenteel van mening.

- *"Mensen en dieren zijn machines"*: Democritus, Julien Offray de la Mettrie (1747), Ivan Pavlov (1903), Burrhus Skinner (1938), Dick Swaab (2010).
- *"Dieren hebben veel verstand en moraliteit"*: Plutarchus, Porphyrius, David Hume (1739, 1748), Charles Darwin (1859, 1871), Frans de Waal (2009, 2016).

## 2. Verschillen tussen mensen en andere dieren?

### 2.1. Verstand

Is er continuïteit in de intellectuele eigenschappen van mensen en onze naaste verwanten de chimpansees en bonobo's? Er zijn

mensen die deze vraag met een categorisch JA beantwoorden, terwijl anderen antwoorden met een categorisch NEE. Deze standpunten zijn gekoppeld aan keuzes voor een bepaalde levenshouding, religie of ideologie. De opmerkingen die ik gemaakt heb over loyaliteit aan politieke of religieuze standpunten (hoofdstuk 6.3.), zijn ook van toepassing op het standpunt over continuïteit tussen mensen en andere dieren. Los van levensbeschouwing en ideologie probeer ik het verstand bij mensen en dieren empirisch te bespreken.

### Beraadslagen

Voor Aristoteles is 'beraadslagen' een vaardigheid die alleen mensen hebben. *"Maar onder alle dieren is de mens als enige in staat tot beraadslagen. Veel dieren hebben geheugen en kunnen geïnstrueerd worden, maar geen ander wezen behalve de mens kan naar eigen wil het verleden oproepen."* (Historia animalium book 1, part 1). 'Beraadslagen' is redeneren met woorden in een groep. Daarbij is het steeds de vraag of de deelnemers zoeken naar de beste oplossing, of dat ze proberen de ander te overtuigen, waarbij het bevestigingsvooordeel soms de beste oplossing belemmert. De retorica is de techniek van het overtuigen, waarbij allerlei trucs gebruikt worden (Plato, Aristoteles). Dankzij retorica kan men een ander (en zichzelf) overtuigen. Maar de retorisch verworven overtuiging is niet noodzakelijk het meest in overeenstemming met feiten en doelstellingen (Mercier en Sperber 2011).

### Begrijpen

Volgens Thomas van Aquino (de Aquino 1274) heeft God <sup>1</sup> bij de schepping dieren met instinct geschapen en mensen bovendien met de 'vrije intelligentie van de engelen' en een onsterfelijke ziel.

John Locke begon zijn *'Essay on human understanding'* met: *"Omdat het begrijpen de mens boven de rest van de voelende dieren plaatst, en hem het voordeel en de macht over hen geeft, daarom is het waard het begrijpen nader te onderzoeken."* (John Locke 1689).

Mensen onderscheiden zich van dieren door het verstand.

David Hume (1748) noemde zijn belangrijkste werk *'Een onderzoek naar het begrijpen van de mens'*. Hume was een uniek filosoof die niet alleen in mensen maar ook in dieren geïnteresseerd was, zoals blijkt uit zijn opmerkingen over paarden, honden en vogels. Hume (1739, 1748) wijdde een hoofdstuk aan *'de rede van dieren'*.

<sup>1</sup> Als ik God met een hoofdletter schrijf, is dat de eigenaam van de Christelijke god.

**'Verstand'**

Bij besprekingen van het verstand van mensen en dieren komen we de volgende begrippen tegen.

- Beraadslagen (Aristoteles *Historia animalium*)
- Reflex/instinct (hoofdstuk 3.1.)
- Verstand (*anima intellectualis*, de Aquino 1274)
- Intuïtie (Pascal 1669)
- Begrijpen (*understanding* Locke 1689, Hume 1748)
- Rede (*reason* Darwin 1871)
- Onderscheidingsvermogen (*discernment*, Fabre and Teixeira de Mattos 1919)
- Inzicht (Köhler 1921, hoofdstuk 3.5.)
- Intelligentie (hoofdstuk 3.5.)
- Rationeel (hoofdstuk 3.6.)
- Slim (*smart*, de Waal 2016)

In hoofdstuk 3.6. worden deze begrippen kritisch besproken.

Terwijl de meeste filosofen fundamentele verschillen tussen mensen en dieren postuleerden, benadrukte Hume de overeenkomsten. Juist zoals mensen hun handelingen afstemmen op hun behoeften, zelfbehoud en plezier, en pijn vermijden, zo doen dieren dat ook. Hume gaat ervan uit dat de gedragingen van mensen overeenkomstige oorzaken hebben als dezelfde gedragingen van dieren. Door eerdere ervaringen hebben mensen en dieren de voorspelbare gevolgen van hun gedrag geleerd. Volgens Descartes (1637) beschikt de mens wel over de Rede, maar dieren niet. Hume draaide het uitgangspunt van Descartes om: volgens Hume is de Rede niet meer dan een instinct voor de mens. *“Het experimenteel redeneren dat we samen met de dieren bezitten [...] is niets meer dan een instinct of mechanische kracht.”* (Hume 1748, 9.6.).

**Darwin over intelligentie bij dieren**

Charles Darwin zag een groot verschil in intelligentie tussen mensen en het 'hoogste' dier, maar binnen zijn theorie van geleidelijke evolutie was die intelligentie van mensen geleidelijk ontstaan. *“We hebben gezien [...] dat de mens in zijn lichamelijke structuur de sporen draagt van zijn afstamming van een lagere vorm, Maar het kan benadrukt worden dat de mens zo sterk verschilt in mentaal vermogen van alle andere dieren, dat dit een foute conclusie moet zijn. In dit opzicht is het verschil ongetwijfeld enorm, zelfs als we de geest van een van de laagste wilden, die geen woorden heeft om een hoger aantal dan vier uit te drukken, en die geen abstracte woorden gebruikt voor de gewoonste objecten of affectie, met de geest van de hoogst georganiseerde mensaap. [...] Als geen ander organisch wezen behalve de mens enig mentaal vermogen had, [...] dan zouden we onszelf nooit kunnen overtuigen dat onze hoge vermogens geleidelijk ontstaan waren.*

*Maar het kan duidelijk getoond worden dat er in dit opzicht geen fundamenteel verschil is<sup>2</sup>. We moeten ook toegeven dat er een veel groter verschil is in mentale kracht tussen een van de laagste vissen, zoals de prik of het lancetvisje, en een van de hoogste mensapen; toch wordt dit immense verschil opgevuld door talloze gradaties. [...] Verschillen in dit opzicht tussen de hoogste mannen van de hoogste rassen en de laagste wilden worden verbonden door de kleinste overgangen. Daardoor is het mogelijk dat zij geleidelijk in elkaar overgaan.”* (Darwin 1871, p. 34 - 35). *“Van alle vermogens van de menselijke geest, wordt – denk ik – toegegeven dat de Rede aan de top staat. Weinig personen twifelen eraan dat dieren enig vermogen tot redeneren hebben. Voortdurend zien we dieren pauzeren, overwegen en besluiten. [...] Al is het vaak moeilijk onderscheid te maken tussen de kracht van de rede en die van het instinct.”* (Darwin 1871, p. 46). *“Ongetwijfeld is het geestelijk verschil tussen de laagste mens en het hoogste dier enorm. [...] Niettemin is dit geestelijk verschil tussen de mens en het hoogste dier – al is het groot – zeker een kwantitatief verschil en niet kwalitatief.”* (Darwin 1871, p. 104 - 105).

**2.2. Leren****Erfelijke\* leersystemen**

Het traditionele standpunt was dat bij dieren veel gedrag instinctief is (zie sectie 2.2.), en bij mensen vooral aangeleerd. Inderdaad leren mensen onwaarschijnlijk veel tijdens hun leven, vaak door gerichte instructies. Maar dieren leren ook veel.

Leren is altijd individueel: mensen en dieren leren van eerdere, individuele ervaringen. Mensen en dieren leren niet zomaar alle verbanden die ze waarnemen. Er zijn bij dieren en

<sup>2</sup> Hier bluft Darwin.

mensen veel erfelijke\* gespecialiseerde leer-systemen. Zo'n leersysteem bepaalt wat individuen leren, op welke leeftijd, en op basis van welke zintuigsystemen. Dieren en mensen leren de stimulseigenschappen van hun fysieke leefomgeving. Pasgeboren dieren en mensen leren snel hun moeder en hun groepsgenoten individueel te herkennen. Ze leren dat dezelfde oorzaken dezelfde gevolgen hebben. Sommige leersystemen komen algemeen voor bij dieren en mensen, en andere juist alleen bij bepaalde soorten. Er zijn verschillen tussen diersoorten welke zintuigsystemen vooral gebruikt worden: geur, geluid of visueel. Leren is altijd de activiteit van één individu, maar vaak leren individuele mensen en dieren van soortgenoten door observatie. Ze imiteren de handelingen en vocalisaties van soortgenoten. Door een combinatie van beloning en straf kunnen trainers dieren allerlei gedrag aanleren, zelfs tegen het instinct in, zoals herdershonden die geen schapen meer vangen maar hoeden. Dieren leren veel meer in hun leven dan filosofen (behalve Hume) voor mogelijk hielden.

### 2.3. Communicatie en taal

#### Taal van de mens

Mensen verwerven de klanken van hun moedertaal, de betekenis van woorden, en ontdekken/leren de grammaticale regels van hun moedertaal. Tot een leeftijd van 12 - 14 jaar ontdekken mensenkinderen spontaan grammatica. Dat wil zeggen dat ze reeksen woorden 'vanzelfsprekend' uitspreken die voldoen aan complexe taaleigen regels. Volgens mij is de verbetering van communicatie de belangrijkste selectiedruk geweest waardoor het brein van de mens zo groot geworden is. De menselijke spraak is tussen 1,8 en 0,4 Mya (= *mega-years ago* = miljoenen jaren geleden) ontstaan (hoofdstuk 7.2.).

#### De gevolgen van mensentaal

Communiceren in grammaticale taal heeft verstrekkende gevolgen gehad.

**Sociale structuur.** Chimpansees en bonobo's leven in gemeenschappen van 50 – 150 individuen, maar mensen kunnen door taal in grotere sociale eenheden leven. Een trend in sociale ontwikkeling is dat de sociale eenheden steeds groter worden door samenvoeging van kleinere eenheden (Flannery 1972, Johnson en Earle 1987). Grote bondgenootschappen kunnen de concurrentiestrijd winnen.

**Gereedschap.** Zonder taal maken en gebruiken chimpansees primitieve gereedschappen. Maar met taal konden onze voorouders hun gereedschappen steeds verder verbeteren en van generatie op generatie overdragen.

**Inhoud vastleggen.** Door de uitvindingen van het schrift konden vluchtige uitspraken voor lange tijd worden vastgelegd. Allerlei overeenkomsten binnen en tussen groepen werden in geschreven contracten vastgelegd. Moderne westerse samenlevingen zijn zonder schrift ondenkbaar.

**Accumulatie van kennis.** Cultureel relevante kennis werd van generatie op generatie overgedragen, eerst mondeling en daarna ook op schrift. Door geschreven taal, de boekdrukkunst en later radio, televisie en internet werd inhoud met precisie verspreid.

**Cultuur.** Zonder taal ontwikkelden chimpansees primitieve culturen. Maar alle mensengemeenschappen hebben complexe talen en daardoor complexere culturen gevormd. Door taal en cultuur is er gedurende veel mensengeneraties een grote kloof tussen mensen en de andere dieren ontstaan.

**Religie.** Door taal konden groepsgenoten onderling praten over bovennatuurlijke verschijnselen. Taal maakte het ontstaan van religie mogelijk (hoofdstuk 8.2.).

#### Kunnen chimpansees en bonobo's mensentaal leren?

Er zijn verscheidene pogingen geweest om met chimpansees en bonobo's te communiceren. Chimpansees en bonobo's kunnen adequaat reageren op nieuwe, grammaticaal complexe, gesproken zinnen. En ze kunnen korte combinaties van symbolen maken, waarmee ze vragen konden beantwoorden, hun wensen uiten, en zo nodig liegen. Maar ze kunnen niet zelf complexe, grammaticaal juiste zinnen produceren. Productie van grammaticaal correcte taal lijkt uniek voor de mens, al maken ook zangvogels, walvissen en gibbons complexe flexibele geluiden, waarvan mensen de inhoud niet begrijpen (hoofdstuk 7.2.).

### 2.4. Doelmatig en doelgericht gedrag

Mensen vertonen doelgericht gedrag en plannen voor de toekomst (hoofdstuk 10.2.). Het was al lang bekend dat dieren instinctief complex, doelmatig gedrag uitvoerden, maar lang dacht men dat dieren niet konden plannen voor de toekomst (Bischof-Köhler 1985). Inmiddels is in het laboratorium en in het wild aangetoond dat dieren complex, flexibel, doelgericht gedrag kunnen vertonen (hoofdstuk 3.5.). In het wild transporteren chimpansees zware stenen over grote afstanden om noten te kraken. Wipspanelkraaien voeren in het laboratorium een reeks handelingen met verschillende gereedschappen uit zodat ze uiteindelijk voedsel bemachtigen.

Tabel 2. Sommige leefvormen voor mensen passen beter bij andere diersoorten dan bij *Homo sapiens*.

	<b>Leefsystemen (denkers)</b>	<b>Diersoorten</b>
<b>Structuur gemeenschap</b>		
Gemeenschappen met gemeenschappelijk bezit	communisme, kloosters	eusociale bijen, mieren, termieten, naakte molratten
Gemeenschappen met hiërarchie en promiscuïteit	communes (soms wordt hiërarchie ontkend)	chimpansees, bonobo's
Groepen dieren zonder hiërarchie	anarchisme	school vissen, zwerm spreeuwen, gnoes
<b>Egoïsme/altruïsme</b>		
Geneigd tot het goede/altruïsme	Frans de Waal Rutger Bregman	beermakaken
Gedrag hangt vooral af van de situatie	Charles Darwin, Jane Goodall mens (volgens mij)	In principe: alle dieren
Geneigd tot het kwaad/egoïsme	Heidelberger Catechismus, Thomas Huxley	resusapen
Extreem kapitalisme	Ayn Rand	(uitgestorven)
<b>Voortplantingssysteem</b>		
Geïsoleerde man/vrouw-paren	Blue Lagoon (film)	gibbons, zwanen
Man/vrouw-paren binnen grotere groepen, (bijna) geen overspel	Christelijk ideaal	keizerpinguïns, ganzen, kauwen
Man/vrouw-paren binnen grotere groepen, met enig overspel	algemeen westers patroon	veel zangvogels
Man/vrouw-paren, de vrouw leeft maatschappelijk geïsoleerd	sommige moslims (vrouw geïsoleerd of chaperonnes)	neushoornvogels
Grootgezin met hiërarchie	veel niet-westerse volken	wolven
Groepen vrouwtjes en hun jongen, met hiërarchie	feministen (Germaine Greer)	olifanten
Geïsoleerde promiscue dieren	zwerfers, reizigers	katten, tijgers
Één man met veel vrouwen	vorsten met harems, moslims (≤4 vrouwen), Mormonen	gorilla's, bavianen, zee-olifanten, leeuwen, edelherten, fazanten, kippen
Één vrouw met veel mannen	matriarchaat, polyandrie	jacana's
Sterke inteelt	Zoroastrisme, of geen andere partners aanwezig	Naakte molratten of geen andere partners aanwezig
<b>Groepsgeweld</b>		
Groepsgeweld: vooral door mannen	meeste legers	bavianen, orang-oetans, gorilla's, chimpansees
Groepsgeweld door mannen en vrouwen	leger van Rusland, Israël, Koerden	brulapen, kapucijnerapen, makaken, gibbons
Groepsgeweld vooral door vrouwen	Ahosi (Dahomey). Amazonen (mythisch)	lemuren, diadeemmekatten, gevlekte hyena's
<b>Dominantie</b>		
Vooraf mannen dominant	veel volken	bizons, zee-olifanten, bavianen, makaken, mensapen
Man en vrouw gelijk		gibbons
Vooraf vrouwen dominant	vrouwen in het huis	gevlekte hyenas, jacana's

**Leefvormen bij mensen en andere dieren**

De belangrijkste gedragingen waardoor mensen zich van chimpansees onderscheiden, vormen 'de aard van de mens'. Dit betreft erfelijke verschillen tussen chimpansee en mens. Sommige sociale/politieke/economische stelsels sluiten beter aan bij de aard van de gemiddelde mens dan andere stelsels. In allerlei culturen zien we verschillende leefvormen voor mensen, en binnen een cultuur zijn er verschillen tussen individuen. Er zijn ook grote verschillen tussen diersoorten (tabel 2).

- Anarchisten verwerpen ongelijkheid in macht en gezag. Bij mensen proberen individuen ook in anarchistische gemeenschappen steeds weer hun sociale relaties en/of hun kracht te gebruiken om eigen voordeel te behalen – en daar slagen zij in. Alleen bij dieren komt echt anarchisme (= echte gelijkheid) voor, en wel in scholen vissen en zwermen spreeuwen.
- In veel westerse landen is een band van één man met één vrouw de enige wettelijk toegestane huwelijksvorm. In sommige westerse landen is het homohuwelijk toegestaan, maar uitsluitend tussen twee personen. Bij keizerpinguïns is gedurende het broedseizoen het monogame verband obligaat: bij andere verbanden kan het jong niet overleven. Veel vogels leven (nogal) monogaam (hoofdstuk 5.1.).
- In veel moslimlanden is het religieus erkende huwelijk de enige toegestane omgangsvorm van één man en meer vrouwen. Er zijn zware straffen voor overspel of buitenechtelijke seks. In sommige moslimlanden leven de volwassen vrouwen gescheiden van de rest van de samenleving, behalve hun familie, in het openbaar dragen ze volledig bedekkende kleding. Ook bij neushoornvogels is het vrouwtje in het broedseizoen geïsoleerd. Vrouwtjes neushoornvogels broeden in holen in bomen; het vrouwtje gaat in het hol en metselt de ingang dicht. Er is alleen een opening waardoor het mannetje het broedend vrouwtje voedsel brengt.
- In de meeste culturen is polygynie toegestaan; rijke mannen kunnen dan veel vrouwen hebben. Als er bij een mensenvolk meer vrouwen dan mannen zijn, is het in het belang van vrouwen en mannen dat één man meerdere vrouwen mag hebben. Dat patroon komt ook voor bij gorilla's, bavianen, zee-olifanten, leeuwen, edelherten en hoenders.
- Een feministisch ideaal is leven in vrouwengroepen, waarbij er 'iets' geregeld is voor de voortplanting. Zo leven olifanten in een kudde van volwassen vrouwtjes, geleid door een matriarch, met hun kinderen; af en toe komen bronstige mannetjes langs.
- Volgens het communistisch ideaal zijn het bezit en het inkomen gelijk verdeeld. Maar binnen communistische samenlevingen pakken de leiders onevenredig veel middelen van bestaan. Bij eusociale soorten, zoals bijen, mieren en termieten zijn de werksters en de darren inderdaad gelijk, maar de koningin juist niet. Het communisme is een prima systeem voor bijen, mieren en termieten.

Deze leefvormen van dieren zijn vooral erfelijk, en ze zijn het product van natuurlijke selectie.

**2.5. Cultuur****Cultuur van mensen**

Hobbes (1642) postuleerde een scheiding tussen mensen en dieren: de samenlevingen van dieren zouden gebaseerd zijn op natuurlijke instincten, en de samenlevingen van mensen op sociaal leren. *“De mens is geschikt gemaakt voor de samenleving door zijn opleiding en niet van nature.”* (De Cive, chap 1). Door het denken van Boas en veel psychologen (hoofdstuk 6.3.) is bij sociale wetenschappers de opvatting dominant geworden dat bij mensen bijna alles aangeleerd is en een product van cultuur, en dat erfelijkheid voor het gedrag van de mens te verwaarlozen is. Terwijl ik 'cultuur' niet kan definiëren, kan ik 'leren door observeren' wel operationaliseren en empirisch toetsen (hoofdstuk 3.2.). Als het aangetoond of plausibel is dat verworven regionale verschillen binnen een soort het gevolg zijn van leren door observeren, noem ik dat 'culturele verschillen'.

Overigens heb ik verdedigd dat alle leren (bij mensen en dieren) tot stand komt door erfelijke\*, gespecialiseerde leersystemen.

**Cultuur bij dieren**

Als we het ontstaan van cultuur bij mensen willen bestuderen, dan zullen we aandacht moeten besteden aan het primitieve begin van cultuur bij dieren. Als dieren iets leren door imitatie van andere dieren, noemen we dat leren door observeren. Leren door observeren speelt een rol bij het ontstaan van dialecten bij mensen en zangvogels, en bij het onderkennen van goed voedsel en natuurlijke vijanden (hoofdstuk 3.2.). Bij sommige dieren van dezelfde soort zien we regionale verschillen in gedragingen. Deze verschillen zijn het gevolg van leren en toevallige ontdekkingen. *“Regionale verschillen in gedrag worden gevonden in het gedrag van chimpansees, bijvoorbeeld in het gebruik van stenen hamers om noten te kraken, of manieren om te vlooien. Het is onduidelijk of deze verschillen een gevolg zijn*

van sociaal leren of niet.” (McGrew 1992). “Als regionale verschillen, zoals die bij chimpansees gevonden zijn, aangetroffen worden tussen menselijke gemeenschappen, worden die onveranderlijk een product van cultuur genoemd. Al is cultuur bij mensen oneindig veel verder uitgewerkt dan bij chimpansees.” (van Dongen 1998, p. 2128). Als men ‘cultuur’ in gedragstermen omschrijft, is dit op mensen en andere dieren toepasbaar. Cultuur bestaat uit aangeleerde, gemeenschappelijke gedragingen die over generaties overgedragen zijn.

## 2.6. Moraal en ziel

“Van alle verschillen tussen de mens en de lagere dieren is het moreel besef of het geweten verreweg het belangrijkste.” (Darwin 1871, p. 70). Het verschil in moreel gedrag tussen mens en chimpansee is inderdaad groot, maar ik ben van mening dat het moreel gedrag van mensen vooral een product is van opvoeding, cultuur en sociale ontwikkeling. Vaak wordt als cruciaal onderscheid tussen mens en dier genoemd dat de mens een 'ziel' heeft. Maar (1) cultureel antropologen beschrijven veel verschillende varianten in opvattingen over de ziel (hoofdstuk 8.2.), die geen hypothesen zijn, want ze zijn niet toetsbaar. En (2) 'de ziel' is geen onderwerp voor empirisch wetenschappelijk onderzoek.

## 3. What makes us human?

Een cruciale vraag voor veel onderzoekers van 'de mens' is “Wat maakt ons tot mens?” (Mikkelsen e.a. 2005, p. 83). Voor chauvinistische mensen is dit een vraag met mythische proporties. Maar voor onbevooroordeelde onderzoekers is dit niet echt anders dan de vragen “wat maakt een chimpansee?”, “wat maakt een hond?”, “wat maakt een kwal” of “wat maakt een petunia?” Als men een natuurwetenschappelijk antwoord zoekt op de vraag “Wat maakt ons tot mens?”, moet men het niveau selecteren waarop men deze vraag wil beantwoorden.

### Moleculair niveau

Toen het genoom van de mens en van de chimpansee bekend was (Lander e.a. 2001, Mikkelsen e.a. 2005), ontstond een optimistische stemming: nu zullen we snel de overeenkomsten en verschillen tussen mens en chimpansee overzien en begrijpen. We zullen snel zien welke genen ons tot mens maken. Helaas.

1. **Te veel.** Er zijn tientallen miljoenen erfelijke verschillen tussen mens en chimpansee.

Dat aantal is gewoon te groot om te overzien (Mikkelsen e.a. 2005).

2. **Onbekend effect.** Veel eigenschappen worden door tientallen genen beïnvloed. Dan is het effect van afzonderlijke genen zo klein dat het moeilijk onderzocht kan worden.

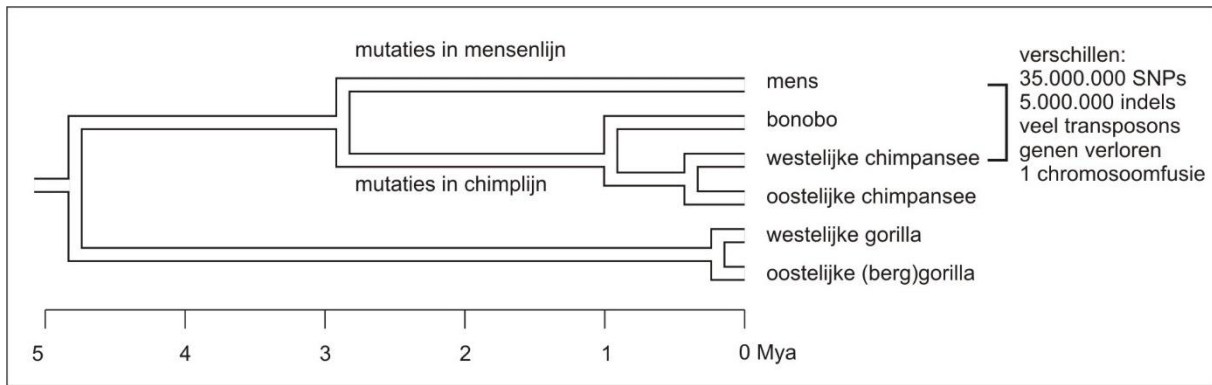
Tussen mensen en chimpansees zijn er 35 miljoen verschillen in afzonderlijke nucleotideparen (*single nucleotide polymorphisms*, SNPs, 'puntmutaties'). Aanvankelijk lette men vooral op veranderingen in SNPs. Slechts 1,24% - 1,6% van de nucleotideparen waren verschillend tussen chimpansee en mens (Bailey e.a. 1991, Chen en Li 2001, Ebersberger e.a. 2002). Dat leidde tot de uitspraak dat het DNA van mens en chimpansee voor 98,4% identiek was. Maar bovendien zijn er 5 miljoen stukken DNA ingevoegd of verloren gegaan (*insertion/deletion events*, *indels*), zijn langere stukken DNA gekopieerd en verplaatst (*transposons*), en zijn hele genen verloren gegaan. Twee chromosomen van mensapen zijn samengevoegd tot chromosoom 2 van de mens (Yunis en Prakash 1982). Het is onmogelijk om de overeenkomsten of verschillen in het DNA tussen mensen en chimpansees in één getal uit te drukken.

De verschillen tussen het DNA van mensen en chimpansees betreffen mutaties die in de menselijke lijn of in de chimpijnen lijn opgetreden (figuur 2). Door vergelijkingen met andere primaten kan men concluderen in welke lijnen de mutaties zijn opgetreden. Als er sterke selectie geweest is ten gunste van een bepaald DNA-segment, dan is de uiteindelijke variatie binnen dat segment relatief klein. Dergelijke DNA-segmenten die wijzen op selectie, zijn in het genoom van de mens aangetroffen. Één daarvan bevatte het FOXP2-gen, dat een rol speelt bij taal (hoofdstuk 7.2, Mikkelsen e.a. 2005). Bij al deze verschillen blijft nog steeds de cruciale vraag “Wat maakt ons tot mens?” (Mikkelsen e.a. 2005, p. 83).

### Orgaan niveau

Algemeen is geaccepteerd dat een groot en relevant verschil tussen mens en chimpansee is dat het brein van de mens drie maal zo zwaar is. Overigens zijn de breinen van olifanten en verscheidene walvissen tot 7 maal groter dan het brein van de mens; het is de vraag wat deze dieren dankzij hun grote brein aan extra vaardigheden hebben. Ook de organen die een rol spelen bij het produceren van spraak zijn bij de mens groter geworden. Een opvallend verschil is dat de voorouders van de mens hun vacht grotendeels verloren hebben, hetzij door seksuele selectie of voor thermoregulatie (Morris (1967, Jablonski 2010).





Figuur 2. Stamboom van gorilla's, chimpansees, bonobo's en mensen, met de genetische verschillen tussen mensen en de westelijke chimpansee (Mikkelsen e.a. 2005). Het is nu zaak onderscheid te maken tussen mutaties en selecties in de lijnen naar de mens en naar de chimpansees.

### Organisme niveau (gedrag)

Het grotere verstand, en de productie van grammaticale taal zijn het Grote Verschil tussen chimpansee en mens. Er zijn veel andere verschillen tussen mens en chimpansee, maar het is aannemelijk dat veel van die verschillen een gevolg zijn van taal, zoals gecumuleerd in cultuur en moraal. Dat leidt ertoe dat grote groepen mensen bondgenootschappen en grote eenheden vormen zoals steden en landen. Dat geldt ook voor religie.

Een ander erfelijk\* gedragsverschil tussen mensen en mensapen is dat bij de meeste volken (betrekkelijk) monogame koppels ontstaan. In tegenstelling tot de andere grote mensapen wordt de mens (M/V) gemakkelijk verliefd en jaloers, en investeert hij/zij in het vormen van een paartje met een geselecteerde partner.

### Verschillen volgens Darwin

Het verschil tussen mensen en andere dieren is ENORM. Alleen de mens kan zich zorgen maken om het lot van andere diersoorten. De mens heeft het aanzien van de aarde veranderd. Hier bespreek ik in detail enkele suggesties van Darwin over overeenkomsten en verschillen tussen mensen en andere dieren.

*“Van alle vermogens van de menselijke geest, wordt – denk ik – toegegeven dat de Rede aan de top staat. Weinig personen twijfelen eraan dat dieren enig vermogen tot redeneren hebben. Voortdurend zien we dieren pauzeren, overwegen en besluiten.”* (1) <sup>3</sup> (Darwin 1871, p. 46). [...] *“Er wordt wel beweerd dat alleen de mens in staat is tot voortdurende verbetering (2); dat hij alleen gereedschappen gebruikt (3); of vuur (4), andere dieren domesticert (5), eigendom bezit (6), of taal gebruikt (7); geen*

*ander dier bezit zelfbewustzijn (8), begrijpt zichzelf (8), heeft het vermogen tot abstractie, of bezit algemene ideeën (9); bezit een gevoel voor schoonheid (10), is soms grillig (11), dankbaar (12), bezit een gevoel voor mysterie enz. (8); gelooft in god (13), heeft een geweten (14).”* (Darwin 1871, p. 49).

1. Het lijkt er inderdaad op dat sommige dieren nadenken volgens systeem 2 (hoofdstuk 3.6.).
2. Als met voortdurende verbetering bedoeld wordt, dat één individu zijn producten voortdurend verbetert, dan komt dat ook bij dieren voor. Voortdurende verbetering zien we bijvoorbeeld bij de nestbouw van vogels in opeenvolgende jaren (hoofdstuk 3.5.), bij het jaarlijks baltsgedrag in een paartje albatrossen, en bij de ontwikkeling van duetten bij gibbons. Als met voortdurende verbetering bedoeld wordt, dat producten over generaties voortdurend verbeterd worden, dan geldt alles wat over 'cultuur' gezegd is (hoofdstuk 3.5.).
3. Dieren maken en gebruiken allerlei gereedschappen (hoofdstuk 3.5.).
4. Het is inderdaad niet waargenomen dat dieren vuur gebruiken.
5. Mieren houden en gebruiken bijvoorbeeld bladluizen, maar domesticatie is niet waargenomen, in de betekenis van selectief kweken.
6. Dieren hebben een territorium, en verdedigen hun voedsel.
7. Taal: ik denk dat betere communicatie de selectiedruk was waardoor onze voorouders een groot brein kregen (hoofdstuk 7.2.). Door taal kon de mens culturen ontwikkelen die veel complexer waren dan de culturen van andere dieren. Door taal kon de mens de aarde en andere organismen beheersen. Recursie zou het onderscheidende element van mensen-

<sup>3</sup> Deze opvattingen bespreek ik hieronder puntsgewijs.

- taal zijn. Maar het is beargumenteerd dat recursie voorkomt in vocalisaties van zangvogels, walvissen en gibbons.
8. Zelfbewustzijn gaat over mentale processen die niet wetenschappelijk toetsbaar zijn (hoofdstuk 10.3).
  9. Dieren beschikken over abstracte intelligentie (hoofdstuk 3.5.).
  10. Dieren hebben gevoel voor schoonheid, en selecteren seks-partners op het uiterlijk. Prieelvogels maken speciaal versierde prieeltjes. De hofmakerij van paradijsvogels bevat verscheidene visuele displays en trucs. Vrouwjes vogels selecteren mannetjes met speciale liedjes.
  11. Ook chimpansees en bonobo's vertonen grillig gedrag.
  12. Dankbaarheid: dieren onthouden welke soortgenoten hen positief behandeld hebben (hoofdstuk 4.3.), en dat heeft invloed op hun toekomstig gedrag.
  13. Het geloof in goden is een uniek product van cultuur van de mens (hoofdstuk 8.2.).
  14. Dieren hebben geleerd welke groepsgegoten welk gedrag afstraffen (hoofdstuk 3.2.). Dan vertonen ze dat gedrag niet of stiekem en gedragen zich onderdanig als ze betrap worden.

#### 4. Gedrag en erfelijkheid

##### Gedrag en erfelijkheid bij dieren

De oude opvatting was dat dieren zich vooral gedroegen op basis van hun erfelijke aanleg. Dieren vertonen inderdaad veel verschillende reflexen; dat zijn simpele gedragingen op basis van erfelijke stimulus/responsie-koppelingen. Daarnaast vertonen dieren complex gedrag "*uit de oorspronkelijke hand van de natuur*" dat hun inzicht overschrijdt, en dat zij nauwelijks verbeteren door oefening. "*Dat noemen we*

*instincten*" (Hume 1748, 9.6.). Hierboven hebben we gezien dat dieren tijdens hun leven voortdurend leren; dat gebeurt op basis van erfelijke\* gespecialiseerde leersystemen. Ook hebben we gezien dat dieren meer of minder intelligent gedrag vertonen, deels op basis van erfelijkheid.

##### Gedrag en erfelijkheid bij mensen

Er zijn veel voorbeelden van simpele reflexen, die ongeveer hetzelfde zijn voor apen en mensen. Neurologen hebben veel erfelijke reflexen bij mensen geïdentificeerd, die hetzelfde zijn als bij mensapen.

Ook op basis van erfelijkheid vertonen mensen complexe gedragingen, zoals ouderzorg, hiërarchisch gedrag en seksueel gedrag. William James (1890) en Ivan Pavlov (1926) beschrijven veel reflexen en veel instincten bij mensen; een overzicht daarvan wordt getoond in hoofdstuk 3.1. Erfelijke factoren spelen een rol bij veel aspecten van complex gedrag van de mens (tabel 3).

Alleen eigenschappen die in voldoende mate erfelijk zijn, kunnen een product zijn van natuurlijke selectie (zie tabel 1 van hoofdstuk 3.1.).

#### 5. Besluit

*"Mensen zijn uitzonderlijke producten van evolutie, en dat maakt hen misschien een ongeschikt model system voor het onderzoek naar samenwerking, complexe cognitie, groepsvorming, familiestructuur, communicatie, cultureel leren e.d."* (Sterelny 2017). Ik zie wel continuïteit tussen mensen en mensapen in samenwerking, communicatie en cultureel leren, maar niet in complexe familiestructuren en complexe groepen en niet in complexe cognitie (zie ook Brosnan en Postma (2017).

Tabel 3. Overzicht van de hoofdstukken, waarin de bijdrage van erfelijkheid in verschillende aspecten van gedrag van de mens wordt besproken.

Onderwerp	Hoofdstuk
persoonlijkheid	3.4.
IQ	3.5.
dominantie, onderdanigheid en leiderschap	4.3.
seksueel gedrag	5.1.
partnervorming	5.1 en 5.3.
agressiviteit en agressief gedrag	6.1. en 6.2.
empathie en prosociaal gedrag	6.1. en 6.3.
sociale attitudes	5.1. en 7.2.
taal	7.2.
religiositeit	8.1.
bijgeloof	8.1.

**Een scala naturae?**

De *Scala Naturae* of 'the Great Chain of Being' is een metafysische, theologische opvatting dat alle dingen en levende wezens (inclusief duivels, engelen en God) 'van nature' gerangschikt zijn als op een trap met treden van laag naar hoog met gelijke afstanden tussen alle treden, naar steeds hogere perfectie, want de natuur is volmaakt (Lovejoy 1936). "De natuur schrijdt beetje bij beetje voorwaarts van levenloze dingen tot dieren, zodat het onmogelijk is scherpe scheidslijnen te trekken, of te zeggen aan welke zijde een tussenvorm ligt. Na de levenloze dingen komt de plant, en er is verschil tussen planten in vitaliteit; in één woord vergeleken met andere dingen, zijn planten duidelijk levend, hoewel ze geen leven hebben zoals de dieren. Zoals we opmerkten, zien we bij planten een continue opgaande lijn naar de dieren. [...] Wat de gevoeligheid betreft: sommige dieren vertonen daarvan geen teken, en andere vaag. Verder is de substantie van deze tussenvormen vleesachtig, zoals bij de zogenaamde tethya (of zakpijpen) en de acephalae (of zee-anemonen); maar de spons is in ieder opzicht als een plant. Over de hele dierlijke schaal is er een geleidelijke differentiatie in de hoeveelheid vitaliteit en het vermogen tot beweging." (Aristoteles, History of animals, 58b 4-22). Hier benadrukt Aristoteles geleidelijke verschillen binnen planten en binnen dieren. Van alle dieren staat de mens het dichtst bij het goddelijke' (Aristoteles, *de partibus animalium* 656a5-10). "Mensen hebben ofwel als enige van de ons bekende levende wezens, of toch het meest van allemaal, deel aan het goddelijke." (wat dat ook moge betekenen, Aristoteles en Ferwerda 2000).

Later hebben de scholastici dit uitgewerkt tot de *scala naturae*, waarin alle onderdelen van de hele wereld van laag naar hoog gerangschikt werden. Het laagst stonden de levenloze dingen, dan de planten, de dieren, de mens, de engelen en bovenaan God. Descartes en Leibniz hebben dit verder uitgewerkt; bij Leibniz kwam 'het niets' op de laagste trede (Suber 1997). Jean-Baptiste de Lamarck (1809) was overtuigd van de *scala naturae*, de ordening van alle levende organismen van laag tot hoog. Voor hem was evolutie doelgericht en leidde tot steeds grotere perfectie.

De evolutieleer van Darwin (1859) gaat niet uit van een *scala naturae*: er is geen wetenschappelijk onderbouwd criterium om hogere of lagere wezens te onderscheiden. De mens is een van de vele takken die tot nu, toevallig, overleefd hebben. Na het verschijnen van *The origin of species* hadden wetenschappers geen moeite met evolutie op zich, maar velen hadden wel moeite met het idee dat natuurlijke selectie een blinde kracht is. Zij accepteerden het idee niet dat de mens ontstaan is door blinde processen. Zij zagen liever een kracht die 'streeft naar iets hogers'.

**Biologische en culturele evolutie**

Het grootste – empirisch aantoonbare - verschil tussen mensen en andere dieren is dat mensen gesproken taal met grammaticale regels hebben. Ik beschouw taal als de belangrijkste verandering, want "Taal is een biologische eigenschap die de prestaties van één soort radicaal veranderd heeft, en het aanzien van de planeet." (Nowak en Komarova 2001, p. 288). Door taal ontwikkelden de afzonderlijke volken culturen. Die verandering door taal was zo groot dat socialisten en sociaal wetenschappers meenden dat er vóór de komst van de mens alleen biologische (Darwinistische) evolutie was, en na de komst van de mens uitsluitend culturele evolutie. Beide uitspraken zijn eenzijdig.

1. **Dieren zijn slim.** Er zijn bij allerlei diersoorten erfelijke\*, gespecialiseerde leersystemen onder andere voor herkenning van soortgenoten, herkenning van bedreigingen en goed voedsel, en bij zangvogels voor het soorteigen liedje. Dit alles heeft geleid tot aangeleerde verschillen tussen lokale populaties die lokale culturen werden. Daarnaast vertonen allerlei diersoorten in-

telligent gedrag (hoofdstuk 3.6.). Dat is een hoofdboodschap van dit boek.

2. **Ook bij mensen is erfelijkheid relevant.** Ook bij de huidige mensen heeft erfelijkheid een kleine tot grote invloed op allerlei eigenschappen. Dat is een hoofdboodschap van dit boek (tabel 3).

In talen en culturen zijn er kwantitatieve verschillen tussen mensen en chimpansees, maar die kwantitatieve verschillen zijn zo groot, dat we dat als kwalitatieve, fundamentele verschillen beschouwen in gedrag en leefwijze tussen chimpansees en mensen.

**Wat chimpansees WEL/NIET lijken te kunnen**

Hier staat de vraag centraal: wat zijn de cruciale verschillen tussen mensen en hun naaste verwanten, chimpansees en bonobo's? Chimpansees en bonobo's kunnen complexe sociale en technische problemen intelligent oplossen. (Dat noemt men 'denken volgens systeem 1', hoofdstuk 3.6.) Lange tijd meende men dat alleen mensen gereedschappen konden gebruiken en maken, of dat alleen mensen cultuur hadden (tabel 4) – en men verbond verre-gaande conclusies aan dit onjuiste vooroordeel.

Tabel 4. Links: vaardigheden waarover men vroeger beweerde dat chimpansees die niet beheersten. Rechts: vaardigheden en activiteit die (volgens huidige waarnemingen) chimpansees niet vertonen.

<b>Wat chimpansees WEL kunnen</b>	<b>Wat chimpansees NIET lijken te kunnen</b>
Grammaticaal complexe taal begrijpen	Grammaticaal complexe taal produceren
Kleine allianties vormen	Grote bondgenootschappen vormen
Groepsgeweld van een klein groepje tegen één individu	Dodelijk geweld tussen grotere groepen individuen, d.i. oorlog (dit vereist taal)
Gereedschap maken en gebruiken	Zelfmoord
Vaardigheden overdragen (cultuur)	Onderwijzen
Zichzelf in een spiegel herkennen	Religie (vereist taal)
Communiceren met symbolen	Ideologie (vereist taal)
Plannen in de tijd, en uitstellen	
Het gedrag van een ander voorspellen die over onjuiste informatie beschikt	

Ook meende men dat uitsluitend mensen taal konden begrijpen, totdat men ontdekte dat ook chimpansees en bonobo's grammaticaal complexe, gesproken zinnen begrepen. Zonder taal zijn chimpansees in staat om coalities te maken, en na conflicten onderling te verzoenen.

Maar chimpansees lijken niet in staat complexe signalen te maken met een grammaticale structuur; ze kunnen dus geen taal produceren. Door taal konden onze voorouders logisch nadenken. (Dat noemt men 'denken volgens systeem 2', hoofdstuk 3.6.) Taal maakt ook onder andere religie en ideologie mogelijk, en vermoedelijk ook grote bondgenootschappen en oorlogen. Bij chimpansees is geen gedrag gevonden dat wijst op zelfmoord, dus zelfmoord lijkt uniek menselijk gedrag. Mensen maken vaak voorspelbaar irrationele keuzes (hoofdstuk 3.6.). Het is onduidelijk of chimpansees dat ook doen.

Is dan het verschil tussen mensen en de slimste andere dieren dat alleen mensen systeem 2 gebruiken? Nee. Als mensapen of kraaiachtige gereedschappen maken, verzamelen en gebruiken, lijkt dat ook output van systeem 2.

### **Biologische en culturele evolutie**

Het grote verschil tussen mensen en andere dieren is in twee fases tot stand gekomen (Dobzhansky 1962, 1965).

1. **Hersenen.** Tussen 1,8 en 0,4 Mya is bij de voorouder van de mens het hersengewicht een factor 3 toegenomen. Bovendien zijn alle spraakorganen veranderd.
2. **Cultuur.** Dieren hebben weliswaar culturele overdracht van leerinhouden. Maar pas door grammaticale taal kunnen mensen complexe boodschappen betrouwbaar overdragen. Met taal konden mensen analyseren, redeneren en beraadslagen. Door de generaties heen hebben mensen kennis en techniek geaccumuleerd. Er zijn kwantitatieve verschillen tussen mensen en chimpansees in communicatiesystemen, sociaal leren en cultuur, maar die kwantitatieve verschillen zijn zo groot, dat het kwalitatieve verschillen lijken in gedrag en leefwijze tussen chimpansees en mensen.

**9 Besluit**

618

## 9. Besluit

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Het schrijven van een boek is leerzaam.*

Wat heb ik (= de schrijver) geleerd van dit boek?

Ik heb dit boek niet geschreven om mijn ideeën mee te delen, maar om mijn ideeën te ontwikkelen. Nu zijn dit boek en mijn ideeën zover als ze nu zijn.

	Hoofdstuk
	dit leven
	hele boek
	hele boek
1. Feiten zijn heilig	
2. Niet-toetsbare uitspraken belemmeren vooruitgang in de wetenschap.	
3. Bij afzonderlijke gedragingen van mensen en dieren speelt erfelijkheid een meetbare rol, die soms zeer klein en soms zeer groot is.	
4. Door je te beperken tot oplosbare problemen kun je eindeloos getob voorkomen.	1.
5. De stamboom van Mensachtigen is een onontwarbare kluwen.	2.1
6. Alle mensen zijn een product van vermenging van allerlei volken.	2.2.
7. Mensen in NW-Europa die na 1970/1980 geboren zijn, hebben gemiddeld de maximale lichaamslengte en het maximale IQ voor hun erfelijk materiaal bereikt.	2.3.
8. <i>Nothing in evolution makes sense except in the light of genetics.</i>	3.1.
9. Alle mensen verlangen van nature naar kennis (Aristoteles).	3.2.
10. Normale ontwikkeling veronderstelt een normale omgeving,	3.3.
11. De meest basale persoonskenmerken van mensen en dieren zijn 'moedig' en 'behoedzaam'.	3.4.
12. Alleen door interventies kan men intelligent gedrag van instinctief gedrag onderscheiden.	3.5.
13. <i>The magical number seven is three.</i>	3.5.
14. In veel situaties maken mensen keuzes die niet de maximale winst opleveren. Vaak is snel gedrag of sociaal gedrag evolutionair voordeliger dan rationeel gedrag.	3.6.
15. Gen-centrische evolutiemodellen zijn de enige consistente, toetsbare evolutiemodellen.	4.1.
16. In een welvaartsstaat en in openbare-voorzieningsspele dreigt het aantal profiteurs te groot te worden; selectief straffen kan het aantal profiteurs verminderen.	4.2.
17. Analyses van sociaal gedrag moeten vooral uitgaan van de relaties tussen de actoren, en niet van egoïsme of altruïsme.	4.3.
18. Bij de chimpansee en bonobo hebben mannen een voorkeur voor oudere vrouwen.	5.1.
19. Bij de mens hebben mannen een voorkeur voor jonge vrouwen.	5.1.
20. Bij de mens worden mannen en vrouwen gemakkelijk verliefd en jaloers; de uitkomst is betrekkelijke monogamie met stiekem overspel.	5.1.
21. Optimale partners voor voortplanting zijn niet te nauw, èn niet te ver verwant.	5.2.
22. Liefdes hebben diepe biologische en culturele wortels.	5.3.
23. In de juiste omstandigheden gedragen veel mensen zich uiterst aardig.	6.1.
24. Bij chimpansees, leeuwen, wolven en mensen doden volwassen mannen gericht volwassen mannen van de eigen soort. Dat gedrag is evolutionair voordelig voor de daders.	6.2.
25. Mensen zijn liever onlogisch of onwetend dan een verrader.	6.3.
26. Signalen zijn in de evolutie ontstaan doordat de koppeling van de oorzaken en gevolgen van die signalen evolutionair voordelig was.	7.1.
27. Met de komst van signalen is voor het eerst 'betekenis' in de natuur ontstaan.	7.1.
28. De hersenen en organen voor gesproken taal zijn tussen 1,8 en 0,4 Mya ontstaan.	7.2.
29. De beste zinnen deugen niet.	7.3.
30. Naarmate de kans op een gunstige uitkomst groter is, worden dieren en mensen eerder bijgelovig.	8.1.
31. Door religie konden leiders hun volk beter overheersen, en grote coalities sluiten.	8.2.

32. Dieren zijn dichterbij mensen gekomen, doordat nu aangetoond is dat veel dieren intelligent gedrag vertonen.	8.3
33. Mensen zijn dichterbij dieren gekomen, nu aangetoond is dat veel eigenschappen van mensen deels erfelijk zijn, en dat mensen zich vaak irrationeel gedragen.	8.3.
34. Het schrijven van een boek is leerzaam.	9.
35. Door formele en empirische wetenschappen te onderscheiden kunnen sommige hardnekkige problemen echt opgelost worden.	10.1.
36. Het was in de evolutie zo belangrijk om causale verbanden te ontdekken, dat er ook veel bijgeloof is ontstaan.	10.2.
37. Causale relaties tussen mentale en fysieke gebeurtenissen zijn onoplosbaar, omdat er geen natuurwetten zijn over mentale gebeurtenissen.	10.3.
38. Zelf-referentie is een goedkope truc om slim te lijken	10.3.
39. Geen enkele claim van <i>a priori</i> kennis van mensen of andere dieren blijft overeind.	10.4.

## 1. Toetsbare uitspraken

Elders heb ik twee strikte scheidingen voorgesteld:

- tussen formele en empirische wetenschappen (hoofdstuk 10.1.);
- tussen mentale en fysische processen (hoofdstuk 10.3.).

Hier toon ik de samenhang tussen deze twee tweedelingen.

In empirische wetenschappen kan men toetsbare uitspraken doen over fysische processen – en dat is wat ik hier op grote schaal gedaan heb.

## 2. Zijn er grenzen aan het kennen van de mens?

In de 19<sup>e</sup> eeuw was er een levendige discussie over eventuele grenzen aan het kennen van mensen.

### Het 'Onkenbare'

Herbert Spencer (1862) heeft het kennen van de mens onderzocht. Kennis is uitsluitend ontleend aan de waarneming, en niet aan de wereld, die ten grondslag ligt aan de waarneming. Het is volledig ondoorgrondelijk hoe de natuur zich aan mensen manifesteert. Spencer noemde dit 'het Onkenbare', met een hoofdletter. Dit begrip had voor hem een speciale lading: hij meende dat de verering/aanbidding van het Onkenbare de conventionele religie kan en zal vervangen. Spencer geloofde in onvermijdelijke vooruitgang in alle opzichten, en voor hem was het eindstadium van religie-evolutie de aanbidding van het Onkenbare, waardoor religie ontdaan was van alle bijgeloof en antropomorfe overblijfsels.

### "Wij zullen het nooit weten" ('Ignorabimus')

Emile Du Bois-Reymond (1872) onderzocht de grenzen van de kennis van de mens. Volgens hem zijn er '7 wereldraadsels', waarvan de vragen 1, 2, 5 en 7 volgens hem fundamenteel onoplosbaar: "*ignoramus et ignorabimus*" (we weten het niet en we zullen het niet weten).

1. *Wat is materie en kracht?* De vraag naar 'de aard' van [...] kan niet beantwoord worden.
2. *Wat is de oorsprong van beweging?* Volgens de huidige fysica ligt die oorsprong in de Big Bang.
3. *Wat is de oorsprong van het leven?* Dit is in principe oplosbaar door de evolutietheorie (Darwin 1859, Tashiro e.a. 2017).
4. *Wat is de oorsprong van het doel in de natuur?* Zie hoofdstuk 10.2. voor het ontstaan van doelmatige organen en gedra-

gingen, en het ontstaan van doelgericht gedrag door natuurlijke selectie.

5. *Hoe komt bewuste beleving in onbewuste zenuwcellen tot stand?* Vermoedelijk is het verband tussen neurale en mentale processen onoplosbaar (*Ignorabimus*), omdat er geen natuurwetten zijn over mentale gebeurtenissen (hoofdstuk 10.3.).
6. *Wat is de oorsprong van het redelijk denken en taal?* Dit bespreek ik in de hoofdstukken 3.5, 3.6. en 7.2.
7. *Wat is de oorsprong van de 'vrije' wil die zich tot het goede verplicht voelt?* Het is de vraag of het begrip 'vrije wil' helder omschreven kan worden, en geoperationaliseerd (zie hoofdstuk 10.3.).

### Wittgenstein en Carnap over het 'Ignorabimus'

Wittgenstein en Carnap onderscheidden wetenschappelijke vragen en levensproblemen.

- Wetenschappelijke vragen. Wittgenstein (1921) noemt een uitspraak alleen dan een 'vraag', als deze ook beantwoord kan worden. "[6.5.] *Bij een antwoord dat men niet kan uitspreken, kan men ook de vraag niet uitspreken. Het raadsel bestaat niet. Als een vraag gesteld kan worden, kan zij ook beantwoord worden.*" Door de keuze van deze begrippen kunnen alle wetenschappelijke vragen (per definitie!) beantwoord worden.
- Levensvragen. "[6.52] *Wij voelen dat zelfs als alle mogelijke wetenschappelijke vragen beantwoord zijn, onze levensproblemen nog helemaal niet zijn aangeroerd. Er blijft dan weliswaar geen vraag meer over; en juist dat is het antwoord.*" (Wittgenstein en Hermans 1975). Carnap is het hiermee eens. "*Met andere woorden, wij accepteren weliswaar geen ignorabimus, maar desondanks zijn er misschien onoplosbare levensraadsels. Dat is geen tegenspraak. Ignorabimus zou betekenen dat er geen vragen zijn waarop we principieel geen antwoorden kunnen vinden. Maar 'de levensraadsels' zijn geen vragen, maar praktische situaties. Het 'doodsraadsel' bestaat in de ontzetting door de dood van een medemens of in de angst voor de eigen dood.*" (Carnap 1928, p. 259).

Carnap onderscheidt wel 'pseudoproblemen'. Dat zijn uitspraken die niet naar iets concreets verwijzen ('without factual content'). Volgens Carnap (1936) is bijvoorbeeld de vraag naar 'de aard' van [...] een pseudoprobleem. Dus ook de vraag naar de 'aard van de mens' is een pseudoprobleem. Hieronder formuleer ik welke vragen volgens mij onoplosbaar zijn.



**De volgende vragen zijn volgens mij onoplosbaar**

- Wat is materie (onoplosbaar want basaal begrip - pseudoprobleem).
- Wat is tijd (onoplosbaar want basaal begrip - pseudoprobleem).
- Wat is ruimte (onoplosbaar want basaal begrip - pseudoprobleem).
- Wat is kracht (onoplosbaar want basaal begrip - pseudoprobleem).
- De meest fundamentele definities (onoplosbaar want basaal).
- De meest fundamentele natuurwetten (onoplosbaar want basaal).
- Onbepaaldheden uit de kwantummechanica (Copenhagen interpretatie).
- Wat was er vóór de Big Bang (onoplosbaar want we kunnen niet verder terugkijken).
- Waardoor kan niets sneller dan de lichtsnelheid (algemeen geaccepteerd op empirische gronden).
- Wat zijn bewuste ervaringen (onoplosbaar want basaal begrip).
- Een causale verklaring van mentale processen uit neurale processen (onoplosbaar want natuurwetenschap gaat niet over belevingen).
- Het bestaan van god of goden (dit kan alleen besproken worden binnen een ontologie die helder is over 'god/goden' en over 'bestaan').

**“Wij moeten weten – wij zullen weten”**

Vooraf het '*Ignorabimus*' ('wij zullen het niet weten') heeft tot felle kritiek geleid (Bayertz e.a. 2007). De wiskundige David Hilbert verwierp het *ignorabimus* absoluut (dankwoord bij een conferentie dat over de radio uitgezonden was): "*Er is voor ons geen Ignorabimus, en volgens mij ook niet in de natuurwetenschap. In plaats van het dwaze Ignorabimus, zal onze slogan zijn: Wij moeten weten, wij zullen weten.*" (Is dat het verwoorden van een logisch verband, of een wanhopige smeekbede? Ik ben van mening dat wij, mensen, sommige verbanden niet kunnen kennen).

**Zintuigen**

Aanvankelijk relateerde men kennis aan directe waarneming. De zintuigen van dieren en mensen bepalen wat ze direct kunnen waarnemen. Er zijn veel stimuli benoemd die mensen niet direct kunnen waarnemen, zoals infrarood of ultraviolet licht, infrason en ultrasoon geluid, echobeeldvorming, magnetisme of lichtpolarisatie. Er zijn wel allerlei apparaten, waarmee mensen deze verschijnselen toch indirect kunnen waarnemen. Mensen zeggen dat ze het waarnemen van stimuli 'begrijpen', als ze dit kunnen koppelen aan andere herkenbare, macroscopische waarnemingen.

**De meest basale concepten**

Definiëren van een begrip houdt in dit begrip te verwoorden in meer basale begrippen. Maar de meest basale begrippen kunnen nu eenmaal niet in nog meer basale begrippen gedefinieerd worden (hoofdstuk 7.1.). Dat is het logisch einde van een definiëringsproces. Dit betreft de definiëring van basisbegrippen, zoals de 'archai' van Aristoteles en de '*simple ideas*' van John Locke (1689) en David Hume

(1739, 1748). Het geldt ook voor de meest basale begrippen in de wiskunde (Pascal 1657), en in de dagelijkse taal (*semantic primes*, Goddard en Wierzbicka 2007).

We kunnen deze basale concepten hooguit enigszins omschrijven, en enkele voorbeelden benoemen.

**Basale dingen in de fysica**

Demokritos (ca. 400 BCE) meende dat 'atomen' de kleinste, niet verder splijtbare deeltjes zouden zijn. Vele eeuwen was dit een van de vele theorieën over de materie, totdat Dalton (1808) de eerste wetenschappelijke atoomtheorie formuleerde. Na veel tussenstappen werd in de 70er jaren ontdekt dat protonen en neutronen bestaan uit veel verschillende 'elementaire deeltjes'; de eigenschappen van die elementaire deeltjes werden beschreven. Ook het foton (lichtkwant) is een elementair deeltje. De vraag naar bijvoorbeeld 'de aard' van een elektron' is een pseudoprobleem (Carnap 1936, p. 428 – 429). Je kunt hooguit vragen naar de eigenschappen van een elektron.

**Basale wetten in de fysica**

Het verklaren van een natuurwet houdt in het herleiden van die wet tot meer basale wetten. Maar uiteindelijk komt men uit bij de meest basale natuurwet van het moment. Aanvankelijk onderscheidden fysici 4 basiskrachten: gravitatie, elektromagnetisme en de sterke en zwakke wisselwerking. In 1961 werden het elektromagnetisme en de zwakke wisselwerking gecombineerd. Door inspanning van veel fysici is rond 2000 het 'standaardmodel' geformuleerd. Dit is een integratie van 3 krachten (elektromagnetisme en de sterke en zwakke wisselwerking) en elementaire deeltjes.

	beleving als verklarend principe voor gedrag (Frans de Waal 2011)
ethnocentrisme, parochiaal altruïsme (Robert Axelrod, Samuel Bowles, J.K. Choi 2007)	transgenerationale epigenetica van aangepaste eigenschappen (Eva Jablonka 2009)
relaties tussen dieren als verklaring voor gedrag (Frans de Waal 1982, Jane Goodall 1986)	
fitness als eigenschap van allelen ('genen') (Richard Dawkins 1976)	groepsselectie, wederkerig altruïsme (Edward O. Wilson 1975):
	wederkerig altruïsme (Robert Trivers 1971):
adaptatie als conclusie en niet al uitgangspunt (George Williams 1966)	geen erfelijke invloed op gedrag van mens (Theodore Schneirla, Ashley Montagu 1960 - 1970)
Verwantenselectie (John Maynard Smith 1964)	adaptatie als uitgangspunt (Konrad Lorenz 1965, Irenäus Eibl-Eibesfeldt 1989):
evolutie en erfelijkheid (Theodozius Dobzhansky 1955)	fitness eigenschap van individuen (Bill Hamilton 1964)
operante conditionering (Burrhus Skinner 1938)	groepsselectie (Vero Wynne-Edwards 1962)
ethologie (Konrad Lorenz 1937)	genetische assimilatie (Conrad Waddington 1961)
Populatiegenetica (Ronald Fisher, J.B.S. Haldane, Sewall Wright 1930 - 1931)	geen erfelijke invloed op gedrag van mens (C.E. Ayres, Knight Dunlap, Jacob Kantor, Zing Yang Kuo, L.L. Bernard 1900 - 1930):
psychologie als wetenschap van gedrag (John Watson 1924)	groepsselectie (Peter Kropotkin 1902)
	psychologie als wetenschap van het mentale leven (William James 1890)
	natuurlijke selectie niet van toepassing op <i>mind</i> , wel spiritisme (Alfred Russel Wallace 1889):
natuurlijke selectie als universeel principe (Charles Darwin 1859):	overerving van verworven eigenschappen (Jean-Baptiste Lamarck 1809, Charles Darwin 1859)
opvattingen waarmee ik instem	opvattingen waarmee ik niet instem

Figuur 1. Opvattingen waarmee ik het WEL of NIET mee eens ben. Groen, biologen; roze, psychologen; blauw, modellen.

Theoretisch fysici streven naar unificatie of naar de 'theorie van alles', ofwel een wiskundige beschrijving van 'alles'. Maar niemand weet of dit kan, en of een beschrijving van alles ook een causale verklaring van alles is. Sommige conclusies uit de kwantummechanica zijn niet begrijpelijk of invoelbaar vanuit onze macroscopische ervaring, en zijn strijdig met de klassieke logica. Daarom is er een speciale kwantumlogica ontworpen. Toen een hoogleraar theoretische natuurkunde gevraagd werd of hij kwantummechanica begreep, was

zijn antwoord: "Nee ik begrijp het niet, maar ik ben er inmiddels aan gewend."

De processen uit de klassieke mechanica, zoals botsingen, sluiten wel aan bij de dagelijkse macroscopische ervaring. Met het woord 'kracht' hebben we een woord voor het verband tussen oorzaak en gevolg bij botsingen in een gebruikelijke taal. Door dit woord 'kracht' begrijpt men het niet, maar men is eraan gewend (Friebe 2007).

We kunnen deze basale concepten benoemen, en omschrijven aan de hand van de eigenschappen, maar niet definiëren.

### Het ontstaan van de mens

Darwin heeft zich verzet tegen de opvatting dat we iets niet kunnen verklaren door (tijdelijk?) gebrek aan gegevens. *“Men heeft vaak en vol overtuiging beweerd dat we nooit de oorsprong van de mens zullen kennen; maar onwetendheid verwekt vaker overtuiging dan kennis. Mensen die weinig weten, en niet zij die veel weten, beweren zo stellig dat dit of dat probleem nooit door de wetenschap opgelost zal worden.”* (Darwin 1871, p. 3).

In mijn boek toon ik dat de vraag naar het ontstaan van taal en verstand vragen zijn waarvan het antwoord empirisch gezocht kan worden, en die vragen zijn inmiddels deels beantwoord. De vraag of, wanneer, waardoor en hoe de mens een ziel <sup>1</sup> kreeg, niet.

### Het verklaren van bewuste ervaringen

Volgens mij is er geen natuurwetenschappelijke verklaring mogelijk voor belevingen, omdat belevingen niet in het domein van de natuurwetenschap vallen (du Bois-Reymond 1872). In het gekozen ontologische stelsel is er geen plaats voor belevingen, en zijn belevingen geen feitelijke gebeurtenissen. Maar Chalmers houdt een oplossing in principe voor mogelijk. *“Het harde probleem is een hard probleem, maar er is geen reden dat het permanent onopgelost zal blijven.”* (Chalmers 1995, p. 218). ... Je kunt nooit weten. Immers, vroeger dacht men ook dat het onmogelijk was om doelgericht gedrag te verklaren op basis van causale processen.

## 3. Besluit

Als samenvatting geeft ik in figuur 1 een overzicht van de opvattingen waarmee ik het wel en niet eens ben.

### Mind the gap

Er zijn het laatste decennium enkele goede boeken verschenen over de aard van de mens en *universals* van de mens:

- *Mind the Gap* (Kappeler en Silk 2010),
- *The Handbook of Evolutionary Psychology* (2<sup>nd</sup> edition, Buss 2016),
- *The Primate origins of Human Nature* (Van Schaik 2016).

In mijn boek bepleek ik de rol van erfelijkheid uitbreider. Dat moest, omdat ‘de aard van de mens’ verwijst naar erfelijke verschillen tussen mensen en andere dieren.

### Find the gap

In mijn boek speel ik het intellectuele spel om voor feitelijke gebeurtenissen (zoals gedrag en evolutie) een causale, natuurwetenschappelijk verklaring te zoeken. Ik wil bezien hoe ver we kunnen komen om gebeurtenissen in de wereld van de dingen, inclusief de mens, te verklaren op basis van natuurwetenschappelijk onderbouwde empirie. Ik maak de kloof dicht van drie kanten: (1) erfelijkheid heeft niet alleen grote invloed op het gedrag van dieren, maar ook op het gedrag van mensen, (2) niet alleen mensen zijn intelligent, maar ook dieren, en (3) mensen zijn behoorlijk irrationeel. Ik ben deze zoektocht begonnen om te bezien of er een natuurwetenschappelijke causale verklaring is voor het ontstaan van de intellectuele eigenschappen van de mens.

### The gap

Het grote lichamelijke verschil tussen mensen en chimpansees is dat mensen een groter brein hebben. Door dat grotere brein hebben mensen in het algemeen superieure intelligenties. In de lijn naar de mens is het brein groter geworden doordat betere communicatie evolutionair voordelig was. Toen er eenmaal een groter brein en gesproken taal met grammatica ontstaan was, opende dat de weg voor allerlei ontwikkelingen:

1. meer materiële cultuur: betere gereedschappen, betere huizen, en vele andere; daardoor zijn we voortdurend omringd door culturele producten,
  2. meer immateriële cultuur, zoals abstract rationeel nadenken, religie, filosofie, wetenschap, ultra-sociaal gedrag,
  3. samenwerken tussen groepen.
- Hierdoor werd het groot verschil tussen mensen en andere dieren een enorm verschil. Hierdoor konden mensen de aarde en andere dieren (grotendeels) overheersen.

### Hoop

Dit boek bevat zoveel concrete toetsbare, nieuwe uitspraken, dat veel van die uitspraken bij nadere bespreking ongetwijfeld zullen sneuvelen. Maar ik hoop dat die uitspraken zo helder en zo toetsbaar zijn, dat ze gemakkelijk sneuvelen. Het formuleren, detecteren en elimineren van misvattingen is de enige weg naar wetenschappelijke vooruitgang.

Ik hoop dat veel lezers gecharmeerd zijn van mijn ideeën, en dat zij ook vinden dat de kloof tussen mensen en dieren kleiner geworden is.

<sup>1</sup> Zie hoofdstuk 8.2. voor de verschillende opvattingen over de ‘ziel’ bij allerlei volken.



---

<b>10 Aanhangsel</b>	<b>625</b>
10.1. Formele en empirische wetenschappen	627
10.2. Causaliteiten	637
10.3. Brein en psyche	677
10.4. Claims van a priori kennis	703



## 10.1. Formele en empirische wetenschappen, en het dagelijks leven

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Door formele en empirische wetenschappen te onderscheiden kunnen sommige hardnekkige problemen echt opgelost worden.*

### Samenvatting

Er is een onderscheid tussen:

1. formele wetenschappen, zoals wiskunde en logica, en
2. empirische wetenschappen, zoals natuurkunde, biologie en experimentele psychologie.

De verschillen zijn (1) dat andere onderwerpen bestudeerd worden, (2) dat uitspraken anders worden getoetst, en (3) dat de status van kennis verschillend is. In formele wetenschappen zijn bewijzen mogelijk, zodat binnen het stelsel absolute zekerheid mogelijk is. In empirische wetenschappen is experimentele bevestiging het hoogst haalbare, waardoor alleen waarschijnlijkheidsuitspraken mogelijk zijn. Uitspraken in empirische wetenschappen moeten logisch en consistent zijn, maar als de gangbare wiskunde en logica ontoereikend zijn, gebruiken wetenschappers een andere wiskunde, zoals de Riemann-meetkunde, of een andere logica, zoals de kwantum-logica. In formele wetenschappen is 'oneindig' bijvoorbeeld een nuttig begrip, maar in empirische wetenschappen niet. Als formele en empirische wetenschappen strikt worden gescheiden, verdwijnen sommige hardnekkige filosofische problemen, zoals het probleem van inductie en problemen rond het causaliteitsbeginsel.

1. Inleiding
2. Verschillen tussen formele en empirische wetenschappen
  - 2.1. Definitie versus operationalisatie
  - 2.2. Het begrip 'rond'
  - 2.3. Het begrip 'oneindig'
  - 2.4. Schoonheid in de kosmologie
  - 2.5. Het probleem van inductie
  - 2.6. Causaliteit
  - 2.7. Darwinistische evolutie
  - 2.8. Statistiek
3. Als ook wiskunde en logica tekort schieten
4. Besluit

### 1. Inleiding

Volgens Aristoteles (Metaphysica Mu 10, 1087a14) zijn er twee soorten kennis: er is universele, oneindige kennis over abstracties, en eindige kennis over de concrete dingen. Locke (1689) en Hume (1739, 1748) formuleerden eenzelfde opvatting. Er zijn twee kennisgebieden: een over verbanden tussen concepten (*Relations of Ideas*), en een over feitelijke dingen (*Matters of Fact*). Tot het eerste gebied horen meetkunde, algebra, rekenkunde en logica; hier worden uitspraken bewezen of intuïtief bevestigd. Verbanden worden hier ontdekt door na te denken, ongeacht wat er in het heelal bestaat. Het tweede kennisgebied gaat over feitelijke dingen; hierin wordt kennis vastgesteld door waarneming. In tegenstelling tot de formele wetenschappen is dit geen absoluut zekere kennis: (Hume 1748, section IV, part I).

In dit stuk verdedig ik de visie dat een strikte scheiding tussen formele en empirische wetenschappen tot helderheid leidt. Als deze wetenschappen gescheiden worden, verdwijnen sommige hardnekkige filosofische problemen plotseling.

### 2. Verschillen tussen formele en empirische wetenschappen

In formele wetenschappen kan er een gesloten systeem van kennis zijn, maar niet in de empirische wetenschappen (Gettier 1963, Luper 2012). Aan de hand van enkele voorbeelden schets ik hoe vragen worden benaderd in formele en empirische wetenschappen. Ik hoop duidelijk te maken dat het voor een helder begrip noodzakelijk is om formele en empirisch wetenschappen volledig te scheiden.

**Hume's fork**

Latere auteurs (maar niet Hume zelf) hebben tweedelingen in de ideeën van Hume beschreven onder de term *Hume's fork* (Blackburn 1996, Bunnin en Yu 2004). Deze term wordt gebruikt voor verscheidene tweedelingen die niets met elkaar te maken hebben:

- het onderscheid tussen '*Relations of Ideas*' en '*Matters of Fact*'; dit is het onderscheid dat Hume maakt, en dat ik in dit stuk aanhang (als formele en empirische wetenschappen), maar niet als *Hume's fork* benoem;
- het onderscheid tussen '*demonstrative and probable reasoning*';
- het onderscheid tussen '*is*' en '*ought*';
- het '*dilemma of determinism*': onze handelingen zijn hetzij gedetermineerd of random, maar in beide gevallen zijn wij niet verantwoordelijk voor onze handelingen.

Het begrip *Hume's fork* heeft zoveel betekenissen, dat ik afraad dit begrip te gebruiken.

**2.1. Definitie versus operationalisatie****Definities in formele en empirische wetenschappen**

De formele wetenschappen wiskunde en logica kunnen zo helder zijn, doordat binnen deze wetenschappen alleen axioma's en helder gedefinieerde begrippen toegelaten worden. Deze begrippen zijn door mensen gemaakt, dus deze mensen konden kiezen alleen strikt gedefinieerde begrippen toe te laten. De wiskundige Pascal verwoordde al dat definities thuis horen in de wiskunde, maar niet in de dagelijkse praktijk. "*want wiskundigen willen deze intuïtieve dingen wiskundig benaderen en maken zich belachelijk omdat ze willen beginnen met definities gevolgd door principes, wat bij deze vorm van denken niet de juiste aanpak is.*" (Pascal en de Graaff 1997). Hierdoor geïnspireerd hebben onder andere Rudolf Carnap (1928) en Mario Bunge (1977) een formele taal ontwikkeld voor empirische wetenschap.

**Definities in de wiskunde**

De Euclidische meetkunde begint met definities van de kernbegrippen, en vervolgens met axioma's (Euclides 300 BCE). Euclides (en ook de eerdere wiskundigen) kozen ervoor om uitsluitend begrippen te gebruiken die ze precies konden definiëren. De wiskundige methode was het formuleren van precieze definities en axioma's en deze volgens de principes van de logica te verwerken. Voor het leveren van bewijzen was de wiskunde zeer succesvol; daarom meende men dat de wiskundige methode de gouden weg naar 'de waarheid' was. Volgens Galilei (1623): "*is natuurfilosofie geschreven in dat grote boek dat steeds voor onze ogen is – ik bedoel het universum – maar we kunnen het niet begrijpen als we niet eerst de taal leren en de symbolen grijpen waarin het geschreven is. Het boek is geschreven in de taal van de wiskunde, en de symbolen zijn driehoeken, cirkels en andere meetkundige vormen, zonder welke we niet een enkel woord ervan konden begrijpen, en zouden we doel-*

*loos door een donker doolhof lopen.*" (Galilei en Drake 1957).

Op het einde van zijn leven is Einstein gestopt met het aanpassen van zijn formules aan empirische bevindingen, maar zocht hij vooral de schoonheid van simpele formules. "*Ik ben begonnen met een skeptisch empirisme [...] maar door het probleem van de zwaartekracht ben ik [...] iemand geworden die de enige betrouwbare bron van Waarheid in wiskundige eenvoud zoekt.*" (Bodanis 2016, p.206).

**Het Duhem-Quine probleem**

Experimenten om een hypothese te toetsen kunnen theoretisch geen definitief uitsluitel geven, want een hypothese hangt altijd samen met andere hypothesen, en de manier om deze te toetsen is hypothetisch. Het is daarom onmogelijk een hypothese te testen door een zogenaamd 'cruciaal experiment'. Maar hier bespreekt men het testen van hypothesen alsof dit formele wetenschap betreft. Binnen een empirische wetenschap is dit geen steekhoudende kritiek, omdat men binnen een empirische wetenschap accepteert dat alleen waarschijnlijkheidsuitspraken mogelijk zijn.

**Begrippen in het dagelijks leven en in empirische wetenschappen**

In het dagelijks leven gebruiken we veel woorden in hun alledaagse betekenis. In het dagelijks leven bekommeren we ons niet over de precieze betekenis van woorden. Hierover waren Darwin en Wittgenstein het eens. Darwin besprak het begrip 'instinct': "*Ik ga niet proberen het woord instinct te definiëren [...] maar iedereen weet wat bedoeld wordt met [...]*". (Darwin 1859, ch.7). Wittgenstein besprak de betekenis van het begrip 'spel'. Hij vond geen algemeen geldende definitie, maar hij zei: we hebben geen definitie, en we hebben geen definitie nodig, want ook zonder definitie gebruiken we het woord met succes (Wittgenstein en Anscombe 1953 §116).

In het dagelijks leven kan men hiermee leven, maar niet in empirische wetenschappen. De



essentie van uitspraken in een empirische wetenschap is dat uitspraken afgewezen kunnen worden op basis van observaties of logica. Uitspraken in de natuurwetenschap moeten toetsbaar zijn. Maar het grote probleem is dat wetenschappers geen overeenstemming bereiken over de definitie van kernbegrippen (hoofdstuk 7.1.).

### Operationalisatie in de natuurkunde

Uitspraken in de natuurkunde moeten toetsbaar zijn: *“alle termen moeten gereduceerd kunnen worden tot observatietaal.”* (Carnap 1936, 1937). ‘Meten is weten’, maar meten is niet altijd eenvoudig. De fysicus Percy Williams Bridgman deed onderzoek bij drukken die zo hoog waren dat ze met de gebruikelijke methodes niet gemeten konden worden, en dat de gebruikelijke drukmeters (manometers) kapot gingen. Bridgman stelde nieuwe experimentele methoden voor om die hoge drukken toch te schatten: we moeten een methode (een operatie) hebben om het concept te meten of vast te stellen (Bridgman 1927)<sup>1</sup>. Dat is operationalisatie en dat geldt algemeen. Bijvoorbeeld: we kunnen niet definiëren wat ‘lengte’ is, maar er zijn verscheidene methoden om zeer kleine, middelmatige en zeer grote lengtes te meten. Hetzelfde geldt voor zeer lage of zeer hoge temperaturen, of zeer korte of zeer lange tijdsintervallen. De uitkomst van die metingen moet door een mens waargenomen worden, dus een beleving of een mentale gebeurtenis. Maar de basis voor empirische wetenschappen zijn intersubjectieve waarnemingen. Dit zijn steeds ‘operationele omschrijvingen’ (ook wel ten onrechte ‘operationele definities’ genoemd). *“... operationisme kan zijn bedoelde gunstige effecten alleen hebben als de betekenis van ‘operationeel’ in zijn toepassing beperkt wordt tot de definitie (ik zou zeggen ‘omschrijving’, Pvd) van empirische concepten.”* (Feigl 1945, p. 252). Operationalisatie van concepten in de natuurkunde is zo gebruikelijk, dat men daar nauwelijks een aparte term voor gebruikt.

### Operationalisatie in de biologie

Het soortbegrip is een kernbegrip in de biologie. Ideaaltypisch wordt uitgemaakt of groepen individuen tot dezelfde soort behoren door te testen of ze onderling gekruist kunnen worden met vruchtbare nakomelingen. Dat is een operationalisatie van het soortbegrip. Maar zoals altijd in de biologie, zijn er veel uitzonderingen. Uitgaande van het soortbegrip zijn er lijsten opgesteld om dieren- of plantensoorten opera-

tioneel te determineren. In dit boek geef ik verder operationalisaties voor de begrippen ‘erfelijk’ en ‘instinctief’ (hoofdstuk 3.1.).

### Operationalisatie in de geneeskunde

Bij medische diagnoses gebruikt men standaard operationalisaties. Diagnostische criteria zijn een lijst van observaties; als voldoende observaties positief worden beoordeeld is de diagnose gerechtvaardigd.

### Operationalisatie in de psychologie

In de natuurkunde, scheikunde, biologie en in medisch diagnose is de operationalisatie-procedure zo gebruikelijk geworden, dat het niet eens meer zo genoemd wordt. Maar in de psychologie ligt het begrip ‘operationalisatie’ gevoelig (Moore 1985, Bickard 2001, Feest 2005). In de psychologie heeft het alle kenmerken van een ideologie, een -isme (Ebenstein 1954), gerelateerd aan logisch positivisme en behaviorisme.

De psychologen Stevens (1935), Tolman (1937), Boring (1945) en Skinner (1945) beschouwden operationalisaties als een exact wetenschappelijk alternatief voor de ‘subjectieve psychologie’, die uitging van belevingen. Een operationalisatie is *“spreken over: (1) de eigen observaties, (2) de manipulaties en berekeningen om deze observaties te doen, (3) de logische en wiskundige stappen tussen de eerdere en latere uitspraken, en (4) niets anders.”* (Skinner 1945, p. 270, zijn nadruk). *“Kort gezegd, alle empirische psychologen moeten hun concepten operationaliseren. En alle empirische psychologen moeten hun resultaten verdedigen door hun conceptuele vooronderstellingen en hun data te openbaren. Zo beschouwd, lijkt de hele discussie erover te gaan of psychologie überhaupt een empirische wetenschap kan zijn.”* (Feest 2005, p. 145.). Een wetenschap kan alleen vooruit gaan, als foute uitspraken geëlimineerd kunnen worden, d.w.z. dat de uitspraken toetsbaar moeten zijn, en operationalisatie is daartoe een methode. In dit boek geef ik onder andere operationalisaties voor de begrippen ‘aangeleerd’ (hoofdstuk 3.2.), ‘erfelijk’ en ‘instinctief’ (hoofdstuk 3.1.). Dankzij die operationalisaties kon ik langdurige wetenschappelijke problemen zoals het *nature/nurture*-probleem echt oplossen. Het beroemdste voorbeeld van een operationalisatie in de psychologie is het gebruik van IQ voor intelligentie.

<sup>1</sup> Een beroemde kernuitspraak van Bridgman (1927, p. 5) is: *“the concept is synonymous with the corresponding set of operations.”* Maar

Skinner (1945, p. 270) merkt terecht op dat dit niet letterlijk juist kan zijn.

## 2.2. Het begrip 'rond'

### 'Rond' in de wiskunde

In de wiskunde zijn de uitspraken 'een cirkel is rond' en 'een bol is rond' waar; ze zijn per definitie waar. Immers, een cirkel is gedefinieerd als de verzameling van punten in 2 dimensies die een gelijke afstand tot een punt hebben; en een bol is gedefinieerd als de verzameling van punten in 3 dimensies die een gelijke afstand tot een punt hebben. Een cirkel en een bol zijn volmaakt rond: er kan per definitie geen enkele afwijking zijn.

### 'De aarde is rond'

Stel men doet de uitspraak 'de aarde is rond'. Dit is complexer dan men op het eerste moment zou denken.

**Aarde.** Wat bedoel je met 'aarde'? Is het alleen de vaste grond, of reken je het water mee? Of reken je ook de dampkring mee? En zo ja, tot welke verdunning reken je de lucht mee? Voor het verdere betoog reken ik de vaste grond en het water mee, maar dat is natuurlijke een arbitraire keuze.

**Empirie.** Hoe stel je vast dat de aarde rond is. De Griekse astronoom Eratosthenes heeft op 21 juni rond 240 BCE de middagschaduw van loodrechte stokken in Aswan en Alexandrië opgemeten. Daaruit concludeerde hij dat de aarde een bol was met een omtrek van 252.000 stadia (= 46.100 km). Al ongeveer 500 jaar kunnen mensen met schepen om de aarde reizen. Nu zijn ruimtevloten mogelijk en hebben we foto's van de aarde gezien vanuit de ruimte. We zien op foto's dat de aarde rond is.

**Rond:** Hoe groot mag de afwijking zijn, zodat je nog van 'rond' kunt spreken? Aan de polen is de straal van de aarde 21,38 km korter dan aan de evenaar; dat is een afwijking van 0,24%. De hoogste berg, de Mount Everest, is 8,85 km boven zeeniveau; dat is een afwijking van 0,14%. De vraag is dan: is de aarde minder rond dan een biljartbal? De diameter van een biljartbal is 61,5 mm, dus de afwijkingen aan de polen en de Mount Everest zouden voor een biljartbal respectievelijk afwijkingen van 210  $\mu\text{m}$  en 90  $\mu\text{m}$  zijn. Voor een dure wedstrijd biljartbal is de diametertolerantie 50  $\mu\text{m}$  (Wikipedia). Dus: de aarde is net niet zo rond als een wedstrijd biljartbal, maar wel ronder dan de biljartballen waar ik meestal mee speel.

Terwijl in de wiskunde definities en perfectie mogelijk zijn, moet men in empirische wetenschappen afspreken welke afwijkingen nog acceptabel zijn.

## 2.3. Het begrip 'oneindig'

### Oneindig in de wiskunde

Het begrip 'oneindig' heeft twee uitersten: oneindig groot en oneindig klein.

**Oneindig klein.** Gottfried Leibniz (1684) en Isaac Newton (1687) ontwikkelden de differentiaal- en integraalberekening door wiskundige figuren op te bouwen uit rechthoeken waarvan de breedte naar 0 nadert (d.i. oneindig klein is). Dat is de infinitesimaal rekening.

**Oneindig groot.** Georg Cantor (1883) heeft de verzamelingenleer ontwikkeld. De verzameling van natuurlijke getallen (0, 1, 2, 3, 4, ...) is oneindig. Dat is logisch noodzakelijk, omdat je aan het (tot dan toe) hoogste getal altijd een getal kunt toevoegen dat 1 hoger is. Ook de verzamelingen van de gehele getallen en de reële getallen zijn oneindig, maar groter dan de verzameling van natuurlijke getallen. Want tussen twee opeenvolgende gehele getallen liggen nog oneindig veel getalwaarden. In de wiskunde zijn de infinitesimaal rekening en oneindige getalreeksen nu geaccepteerde begrippen. In het algemeen vindt men 'oneindig' in de wiskunde een nuttig begrip. Al zijn er wiskundigen, zoals Wildberger, die het begrip 'oneindig' uit de wiskunde willen bannen (Gelter 2013).

### Oneindig in de fysica

Geen enkele gemeten waarde is oneindig.

**Tijd.** Algemeen gaat men ervan uit dat de Big Bang 13,8 Gya (miljard jaar geleden) plaatsvond. Over gebeurtenissen voorafgaande aan de Big Bang kan men geen uitspraak doen. Dus het is zinloos te vragen "of het heelal altijd bestaan heeft" (= oneindig oud is). Ook over de toekomst van het heelal kan men geen onderbouwde uitspraak doen; hooguit kan men de uitzetting van het heelal extrapoleren.

**Lengte.** Algemeen gaat men er nu van uit dat het heelal niet oneindig uitgestrekt is, maar dat de maximale afstand in het heelal 13,8 miljard lichtjaar (=  $1,3 \times 10^{26}$  m) is.

**Snelheid.** Een conclusie uit de relativiteitstheorie is dat niets sneller kan gaan dan de lichtsnelheid.

**Meetonzekerheid.** De meest nauwkeurige atoomklok kan toenames in tijd tot maximaal 17 decimale eenheden meten. Het is dus niet oneindig nauwkeurig.

**Computers.** Voor iedere computer is er een maximaal geheel getal dat deze computer kan verwerken. Als men toch hier een waarde aan toevoegt, reageert de computer met een 'overflow error' of zet hij de waarde op 0.

### 'Oneindig' in modellen over het dagelijks leven

**De Petersburg paradox.** Het volgende kansspel wordt voorgesteld. "Je wordt uitgenodigd om een spel te spelen waarin je herhaaldelijk een munt opgooit. Als je kop gooit, krijg je \$2. En de opbrengst verdubbelt bij iedere opeenvolgende keer dat je kop gooit. Het spel eindigt zodra je munt gooit. Hoeveel ben je bereid te betalen om dat spel te spelen?" (Kahneman 2011, p. 468). Een rationele speler is bereid het bedrag te betalen gelijk aan de verwachtingswaarde van het te winnen bedrag. Je kun berekenen dat de verwachtingswaarde oneindig is. Ofwel: een rationele speler is bereid elk willekeurig bedrag betalen, zelfs bijv. een miljoen euro. Maar de meeste mensen willen hooguit een paar euro betalen om dit spel te spelen (Kahneman 2011).

**Het Hilbert's Hotel.** De Duitse wiskundige David Hilbert (1862 - 1943) heeft de paradox van het Grand Hotel geformuleerd. Dat is een hotel met een oneindig aantal kamers, die alle bezet zijn. Maar als er nieuwe gasten komen, kunnen zij toch ieder een eigen kamer krijgen. Zelfs als een oneindig aantal nieuwe gasten komt (Hilbert 1926).

**Parallele universums.** Een alternatief voor de Kopenhagen-interpretatie van de kwantummechanica is dat er gelijktijdig oneindig veel werelden bestaan: een multiverse of parallelle universa (Everett 1957, DeWitt en Graham 1973). De consequenties van deze interpretatie zijn gekmakend.

'Oneindig' is een begrip dat past in formele wetenschappen zoals wiskunde en logica. Maar in het dagelijks leven of in empirische wetenschappen is 'oneindig' ongepast. Als men het begrip 'oneindig' toch toepast op dingen, leidt dat tot absurditeiten en verwarring. Het is beter formele en empirische wetenschappen volledig gescheiden te houden.

### 2.4. Schoonheid in de kosmologie

#### Pythagoras: 'De harmonie der sferen'

Pythagoras (ca 572 - ca 500 BCE) was een Grieks wiskundige en filosoof met belangstelling voor muziek. Hij ging uit van de getallenleer als uitgangspunt voor schoonheid. Dat paste hij toe op de muziek als de lengte van een snaar van een lier. Hij definieerde het octaaf als het interval tussen de toon van een snaar en de toon van een snaar met de halve lengte met gelijke spanning. Binnen het octaaf definieerde hij intervallen van snaarlengtes die harmonieuze klanken opleverden. Dit principe van harmonie paste hij ook toe op de bewegingen van hemellichamen: de aarde, planeten, maan en zon. Deze zouden zich in precieze

cirkelvormige banen rond een centraal vuur bewegen. Omdat de stralen van deze banen zich zouden verhouden als de tonen in het octaaf, brengen de hemellichamen muziek voort, een 'hemelse symfonie' of de 'harmonie der sferen'.

#### De schoonheid van de natuurwetten

Nu weten we (1) dat de planeten rond de zon bewegen in elliptische en niet cirkelvormige banen, (2) dat de afstanden van hun banen zich niet verhouden als de tonen in een octaaf, (3) dat de bewegingen beïnvloed worden door de aantrekkingskracht van andere hemellichamen, en (4) dat door de aantrekkingskrachten van andere planeten de banen van planeten afwijken van cirkels of ellipsen. De fraaie wiskundige 'harmonie der sferen' van Pythagoras, en de ellipsen van Kepler worden nu vervangen door de empirisch waargenomen 'rommelige' bewegingen van de planeten. Nu geldt de schoonheid van de gravitatiewetten, die de rommelige banen van planeten fraai beschrijven. Kleine afwijkingen van regelmatige planetenbanen leidde tot de ontdekking van nieuwe planeten. In empirische wetenschappen gaat men uit van de natuurwetten - en ook dat is schoonheid.

### 2.5. Het probleem van inductie

#### Logica

Het basisschema van een syllogisme, zoals ontwikkeld door Aristoteles (*analytica priora*), is:

- Voor alle A geldt B
- C is een A
- Dus: voor C geldt B.

Binnen de logica is dit perfect in orde. In hoofdstuk 3.6. zijn voorbeelden van, en toetsen voor syllogismen besproken. Gelden deze begrippen uit de logica ook voor empirische wetenschappen en het dagelijks leven?

#### Het 'probleem van inductie'

Het probleem van inductie is de vraag of de basisregel van de logica ook toepasbaar is op het dagelijks leven. Dit wordt vaak besproken aan de hand van de vragen "Zijn alle mensen sterfelijk?" of "Zijn alle zwanen wit?"

**Sterfelijkheid.** De vraag "Zijn alle mensen sterfelijk?" is een foute vraag in een empirische wetenschap. Uitspraken met "alle" zijn fout in een empirische wetenschap. Je kunt immers niet alle exemplaren onderzoeken, en je kunt niet zeker weten of je inderdaad alle exemplaren hebt onderzocht (zolang je zelf nog in leven bent). In empirische wetenschappen is de goede vraag: "Wat is de levensverwachting van mensen?" In Nederland was in 2007 de

gemiddelde levensverwachting voor mannen 78 jaar en voor vrouwen 82 jaar. Alle voldoende onderzochte mensen waren inderdaad sterfelijk. Voorlopig is de hoogste leeftijd voor een mens 120 jaar en 237 dagen (*Guinness Book of Records*, 1994). Dat u en ik sterfelijk zijn, zijn hypothesen. Een speciaal geval zijn de ongeveer 160 personen die in de VS diepgevroren zijn met de bedoeling hen te zijner tijd te laten ontdooien zodat ze verder kunnen leven. Of zij ooit echt tot gezond leven gewekt zullen worden, is een hypothese.

**Zwarte zwanen.** Ook de vraag "Zijn alle zwanen wit?" is een foute vraag in een empirische wetenschap. De goede vraag is bijvoorbeeld: "Welke kleuren hebben Knobbelzwanen en Zwarte zwanen?" 'Knobbelzwaan' (*Cygnus olor*) en 'Zwarte zwaan' (*Cygnus atratus*) zijn soortnamen van zwanen; die schrijf ik hier met hoofdletters. Uiteindelijk kan determinatie of DNA-onderzoek gebruikt worden om de soortnaam van een onderzocht individu vast te stellen. De onderzochte wilde Knobbelzwanen zijn wit, en de onderzochte wilde Australische Zwarte zwanen zijn zwart. Kwekers kunnen proberen om zwarte Knobbelzwanen en witte Zwarte zwanen te kweken.

Als het onderscheid tussen formele en empirische wetenschappen als een fundamenteel onderscheid in kennis geaccepteerd is, verdwijnt het "probleem van inductie" als sneeuw voor de zon. In het dagelijks leven en in empirische wetenschappen kunnen we alleen waarschijnlijkheids-, inductieve uitspraken doen. In een empirische wetenschap zijn uitspraken als "alle A zijn B" onjuiste uitspraken. Het probleem van inductie is niet opgelost, maar geëlimineerd.

Het woord 'specifiek' kan men beter niet in empirische wetenschappen en het dagelijks leven gebruiken. Monoklonale antilichamen krijgen vaak het epitheton ornans 'specifiek', maar ook monoklonale antilichamen zijn niet specifiek, maar men kan hooguit hun selectiviteit voor verschillende antigenen meten (van Dongen e.a. 1986).

## 2.6. Causaliteit

De opvattingen over causaliteit zijn uitgebreid besproken in hoofdstuk 10.2.

### Causaliteit in formele wetenschappen

Causaal determinisme is alleen van toepassing in formele wetenschappen. Dan kan men stellen dat een oorzaak de noodzakelijke en voldoende voorwaarde is voor een gebeurtenis die we 'effect' noemen. De begrippen noodzakelijke en voldoende voorwaarden zijn alleen

van toepassing in formele wetenschappen. Absoluut zekere kennis is alleen mogelijk in formele wetenschappen en niet in empirische wetenschappen en in het dagelijks leven.

### Causaliteit in empirische wetenschappen

**Gebeurtenissen uit het verleden.** Causaal verklaren van gebeurtenissen uit het verleden is deze gebeurtenissen herleiden uit de begin-toestand van de dingen en de natuurwetten (Hempel 1965). Dat lukt vaak. Als een computer niet voorspelbaar werkt, zoekt een reparateur de oorzaak in kapotte hard- of software, en nooit in falende natuurwetten. Een causale analyse is de start van de reparatie van ieder kapot ding.

**Toekomstige gebeurtenissen.** De waarschijnlijkheid (of kans) op een toekomstige waarneming op basis van eerdere waarnemingen is besproken door Bayes en Price (1763). Dit is uitgewerkt door Laplace (1812) tot wat we nu het 'Theorema van Bayes' noemen. Hij besprak dat aan de hand van de vraag "Wat is de kans dat de zon morgen opgaat?" Dat kan men op verschillende manieren benaderen.

1. Opvolgingsregel: als de zon de afgelopen 10.000 opeenvolgende dagen opgekomen is, dan is volgens Laplace de kans dat de zon morgen opkomt  $10.001/10.002$  (= 99,9900020%).
2. Natuurwet: maar Laplace betoogde ook dat de kans dat de zon morgen opgaat, groter is dan bovenstaande berekening, want er is geen natuurverschijnsel bekend dat de bewegingen van aarde en zon kan verstoren.
3. Hume (1739, 1748) betoogde dat er hooguit regelmatige opeenvolgingen tussen twee gebeurtenissen zijn, maar geen noodzaak (of zekerheid) dat het gevolg altijd optreedt: er kan altijd iets anders gebeuren. In werkelijkheid zijn er alleen verwachte en onverwachte gebeurtenissen. Bij experimenten en in het dagelijks leven kunnen er altijd onverwachte of onbekende gebeurtenissen optreden. Ook Wittgenstein (1922, 6.36311) deelt deze mening: "Dat de zon morgen zal opgaan, is een hypothese; en dat betekent: we weten niet of zij zal opgaan." Iedere uitspraak over de toekomst is een hypothese. De verwarring rond het begrip oorzaak heeft twee oorzaken.

- Men onderscheidt onvoldoende 'reden' als mentaal proces en 'oorzaak' als fysiek proces (hoofdstuk 10.3.).
- Als men een strikt onderscheid maakt tussen formele wetenschappen en de empirie, wordt het begrip 'oorzaak' verrassend helder (hoofdstuk 10.2.).

## 2.7. Darwinistische evolutie

### De formele basis van Darwinisme: tautologisch

De evolutietheorie van Darwin (1859) heeft dwingende logica. (1) Levende organismen krijgen meer nakomelingen dan op lange termijn kunnen overleven door een tekort aan natuurlijke hulpbronnen (Malthus 1798). (2) Er is enige variatie tussen deze nakomelingen. (3) Een deel van deze variatie wordt overgedragen op het nageslacht. (4) De kans op overleven en het krijgen van nakomelingen hangt af van deze variatie. Deze premissen leiden (in een theoretische wereld) onvermijdelijk tot evolutie. Maar er is geen dwingende noodzaak dat iets in de wereld van de dingen beantwoordt aan deze logische premissen. Alleen in de wereld van de logica is er plaats voor dwingende noodzaak. Kort door de bocht is het Darwinisme wel samengevat als "*struggle for life*" en "*survival of the fittest*". 'Fitness' is een complex en lastig definieerbaar begrip: men kan spreken over de fitness van een individu of de fitness van een gen (Brommer 2004, Roff 2008). Fitness van genen leidt tot de simpelste en meest elegante modellen. Maar als het meest fitte gen dat gen is dat overleeft, is 'survival of the fittest' tautologisch. Dat is maar goed ook: de basis van een acceptabele theorie moet (op zijn minst) logisch consistent zijn (= tautologisch, Van Dongen en Vossen 1984, Ayala 2009).

### Empirisch toetsen van Darwinistische ideeën

Zoals iedere theorie in empirische wetenschappen dient het Darwinisme empirisch getoetst te worden. Twee aspecten van het Darwinisme dienen empirisch getoetst te worden: afstammingslijnen en het mechanisme van evolutie.

**Toetsen van afstammingslijnen.** Kwantitatief het best onderbouwd zijn stambomen op grond van biochemische gegevens (DNA). Een kritische toets van afstammingslijnen is of de DNA-gegevens overeenstemmen met de gegevens van fossielen. Die overeenstemming is zo goed dat de afstammingslijnen bevestigd zijn (van Dongen en Vossen 1984). Tegenwoordig vormen DNA-vergelijkingen en niet fossielen de gouden standaard om afstammingslijnen vast te stellen.

**Toetsen van het mechanisme.** In 1859 meende Darwin dat ook verworven eigenschappen op de latere generatie worden overgedragen. In zijn latere werk heeft hij zijn ideeën over erfelijkheid uitgewerkt, om een natuurwetenschappelijke hypothese te formuleren hoe verworven eigenschappen overgeëfd

kunnen worden. Die ideeën zijn inmiddels verworpen en vergeten omdat ze uitgingen van foute 'feiten'.

Als men theorieën over het mechanisme van Darwinistische evolutie wil toetsen, moeten de volgende vragen empirisch beantwoord worden:

1. Is de betreffende eigenschap erfelijk? En in welke mate?
2. Heeft de betreffende eigenschap invloed op het aantal (overlevende) nakomelingen?
3. Verandert de frequentie van genen voor de eigenschap in de populatie in de loop der generaties?

4. Hoe komt dit tot stand (causale verklaring)? Het meest beroemde voorbeeld van een causale verklaring van darwinistische evolutie is wel het industrieel melanisme van de berken-spanner (een vlindertje, Huxley 1942). Ondanks de plausibiliteit en de populariteit van dit voorbeeld, is pas in 2012 empirisch bevestigd dat dit echt adaptatie is (hoofdstuk 3.1.). Een voorbeeld van Darwinistische evolutie is het ontstaan van resistentie bij ziekteverwekkende bacteriën en virussen tegen antibiotica en virusremmers. Bij het ontstaan van resistentie zijn steeds de eerste 3 vragen beantwoord, en in veel gevallen weet men ook welke genen een rol spelen (Briggs en Fratamico 1999). Ook denkt men tegenwoordig algemeen dat aanpassingen (adaptatie) niet in alle gevallen het ontstaan van eigenschappen verklaren, maar dat het 'toeval' soms een rol speelt, en dat neutrale mutaties frequent zijn.

De theoretische grondslag van Darwins theorie van evolutie door natuurlijke selectie is logisch consistent (= tautologisch), en dat moet bij een acceptabele theorie inderdaad het geval zijn. Maar elementen van Darwins theorie zijn wel degelijk falsifieerbaar, en elementen van de erfelijkheidstheorie van Darwin zijn op empirische gronden verworpen.

## 2.8. Statistiek

### Statistiek als wiskundig formalisme

Statistiek was aanvankelijk een formele wiskundige wetenschap. Wiskundigen zoals Laplace, Gauss en Fisher construeerden formele verdelingen op basis van aannames.

### Toepassing van de statistiek in empirische wetenschap

In de empirische wetenschap speelt statistiek een cruciale rol. In traditioneel onderzoek heeft de onderzoeker een hypothese ( $H_0$ ) waarvan hij hoopt dat deze correct is. Zo'n hypothese kan zijn dat er verschil is tussen groepen, of dat een interventie succes heeft. Om dit te

toetsen formuleert hij een nulhypothese ( $H_0$ ), die het omgekeerde is van de onderzoekshypothese, bijvoorbeeld: geen verschil. Hij hoopt de nulhypothese te verwerpen. De onderzoeker verzamelt resultaten en doet daar berekening aan, zodat hij een p-waarde krijgt. Er zijn verscheidene foutieve interpretaties van een p-waarde:

- De p-waarde is de kans dat de empirische resultaten aan toeval toegeschreven moeten worden.
- De p-waarde is de kans dat de empirische resultaten ontstaan bij replicatie.
- De p-waarde is de kans dat de onderzoekshypothese waar is, d.i.  $p(H_e|R)=1$  (waarin  $H_e$  = de onderzoekshypothese, en  $R$  = de behaalde resultaten)

De juiste interpretatie van p-waarde is: de p-waarde is de kans om de gevonden waarden te krijgen, gegeven dat de nulhypothese waar is ( $p(R|H_0)$ ). *“Maar er is in de praktijk geen methode dat we absoluut zeker kunnen zijn dat de nulhypothese waar is. Als we dat zeker konden weten, zouden we nooit testen voor statistische significantie.”* (Carver 1978, p. 383). Eigenlijk is de onderzoeker geïnteresseerd in de kans dat zijn hypothese juist is, gegeven de onderzoeksresultaten (dus  $p(H_e|R)$ ), maar dat berekent men met Bayesiaanse kansberekening.

### 3. Als ook wiskunde en logica tekort schieten

#### De theoretische grondslag van empirische wetenschappen

*“Natuurkunde is geschreven in de taal van wiskunde”* (Galilei 1623). Men kan alle empirische wetenschappen ook theoretisch benaderen. Zo zijn er bijvoorbeeld theoretische natuurkunde en theoretische biologie. Uitspraken in deze theoretische wetenschappen worden beoordeeld op hun logische consistentie en hun schoonheid. Zo waren de speciale en algemene relativiteitstheorie aanvankelijk theoretische constructies, maar zij werden later ondersteund door waarnemingen. Ook kan men een formele taal ontwikkelen om de logica van empirische wetenschappen te beschrijven, zoals Bunge (1977) heeft gedaan. Het is met theoretische wetenschappen als met boekhouden: de sommen moeten kloppen, maar dat is geen garantie voor overeenstemming met de wereld van de dingen.

#### Meetkunde en relativiteitsleer

De oudste meetkunde is de meetkunde volgens Euclides van Alexandrië (ca. 300 BCE). Het vijfde postulaat in de Euclidische meetkunde stelt dat parallelle lijnen elkaar niet

snijden. Nikolai Ivanovich Lobachevsky (1823), Janos Bolyai (1831), en Carl Friedrich Gauss (1832) verwierpen onafhankelijk van elkaar rond 1830 het parallellijnen-postulaat, en formuleerden de principes van een niet-Euclidische meetkunde. In 1854 werkte Bernhard Riemann dit uit tot de Riemann-meetkunde. Een conclusie van de algemene relativiteitstheorie was dat de tijd-ruimte gekromd is (Einstein 1916). De Riemann-meetkunde (en niet de Euclidische meetkunde) was geschikt voor meetkundige beschrijvingen in een gekromde tijd-ruimte. Als empirie toont dat de gangbare meetkunde tekortschiet, dan kiezen wetenschappers gewoon een andere meetkunde.

#### Logica en kwantummechanica

Conclusies uit de kwantummechanica zijn onder andere (1) dat er geen waarnemer-onafhankelijke werkelijkheid is, en (2) dat er een fundamentele onzekerheid is over de plaats en snelheid van een deeltje. Einstein heeft de Einstein–Podolsky–Rosen paradox geformuleerd om aan te tonen dat de kwantummechanica onjuist moest zijn (Einstein e.a. 1935). Experimentele toetsing toonde het tegenovergestelde (Aspect e.a. 1982): vooralsnog zijn voorspellingen op basis van de kwantummechanica in overeenstemming met latere observaties. We moeten concluderen dat we in een bizarre wereld leven die niet invoelbaar of te begrijpen is vanuit onze macroscopische ervaring, en die strijdig is met de klassieke logica. Daarom ontwierpen Birkhoff en Von Neumann (1936) de kwantum logica. Putnam (1968) ondersteunde dit in zijn artikel *“Is logic empirical?”* Als empirie toont dat de gangbare logica tekortschiet, dan ontwerpen wetenschappers gewoon een andere logica.

### 4. Conclusies

#### Aristoteles, Hume, Carnap

In dit stuk onderschrijf ik de conclusies van Aristoteles en Hume (1739, 1748) dat een helder begrip alleen mogelijk is als empirische en formele wetenschappen volledig gescheiden worden. Ook Carnap onderschreef deze conclusie: *“Het belangrijkste inzicht dat ik gewonnen heb van het werk (van Wittgenstein), was het inzicht dat de waarheid van logische uitspraken uitsluitend gebaseerd is op hun logische structuur en op de betekenis van de termen. Uitspraken in de logica zijn onder alle denkbare omstandigheden waar, dus hun waarheid is onafhankelijk van de eventuele feiten van de wereld. Aan de andere kant volgt hieruit dat deze uitspraken niets zeggen over de wereld, en dus geen feitelijke inhoud hebben.”* (Carnap 1963, p.25). Natuurlijk moeten

de formuleringen in empirische wetenschappen logisch en consistent zijn, maar als wiskunde of logica tekort schiet, kiezen of maken empirische wetenschappers wel een andere wiskunde of een andere logica.

### Kennis in formele en empirische wetenschappen

In het zelfgekozen denkkader van de wiskundes en de logica's kan men van veel uitspraken met zekerheid zeggen dat ze 'waar' of 'onwaar' zijn. Eerder heb ik verdedigd om de predicaten 'waar', 'onwaar' en 'bewezen' uitsluitend te gebruiken in de formele wetenschappen (Van Dongen en Vossen 1984).

In empirische wetenschappen is de situatie fundamenteel anders. Hier gaat men uit van een wereld buiten de mens, die door mensen ontdekt kan worden.

Op basis van herhaalde observaties besluit men:

- welke **observaties** correct zijn – ofwel door onafhankelijke observatoren bevestigd (dit noemt men wel '*reliable*'),
- welke **hypotheses** bevestigd worden, dat is: de voorspellingen op basis van een hypothese stemmen overeen met observaties (dit noemt men wel '*validated*'),
- welke **theorieën** bevestigd worden, dat is: de theorieën die zodanig zijn dat ze leiden tot hypothesen die bevestigd zijn.

In empirische wetenschappen is alle kennis waarschijnlijkheidskennis, maar in sommige gevallen is de kans dat een uitspraak 'juist' is, heel klein of heel groot. Hier verdedig ik het standpunt dat de formele en empirische wetenschappen *Nonoverlapping Magisteria* zijn (Gould 1997), al biedt de wiskunde een handzame taal voor de natuurwetenschappen.

### Vermijd 'waarheid'

Locke was skeptisch over het begrip 'waarheid': er is wellicht "... *reden om te vermoeden dat er hetzij helemaal niet zoiets als waarheid is, of dat de mensheid niet genoeg middelen heeft om daar zekere kennis over te bereiken.*" (Locke 1689, 1, 1, 2).

Men kan exacte definities van 'de waarheid' proberen zoals:

- De verzameling van alle bewezen stellingen in wiskunde en logica (maar welke wiskunde en welke logica, en wat te doen met nog onbewezen stellingen?).

- De verzameling van alle natuurwetten (maar dat zou dan moeten zijn: 'alle natuurwetten die niet in de toekomst bijgesteld worden, en alle natuurwetten die in de toekomst ontdekt worden...')
- De verzameling van alle feiten... (maar dat zou dan moeten zijn: 'alle feiten die niet in de toekomst bijgesteld worden...')

Ieder van deze definities heeft op zich al problemen, en verder gebruikt niemand het woord 'de waarheid' in die betekenissen.

Het gebruik van het woord 'de waarheid' leidt tot spraakverwarring, niet-toetsbare uitspraken (hoofdstuk 7.3), en opschepperij van de spreker die 'de waarheid in pacht heeft'. Ook 'waarheidsvinding' door justitie leidt niet altijd tot getoetste kennis; en er zijn juridische principes die de waarheidsvinding belemmeren (zoals het recht van de verdachte om te zwijgen en 'ontoelaatbaar bewijs').

Ik heb aanbevolen (van Dongen en Vossen 1984) om het bijvoeglijk naamwoord 'waar' uitsluitend te gebruiken voor bewezen stellingen in de wiskunde of logica. Verder raad ik aan om het zelfstandig naamwoord 'waarheid' niet meer te gebruiken. De term 'waarheid' leidt alleen maar tot nonsens en opschepperij, behalve als je spreekt over een inmiddels opgeheven communistische krant.

In de praktijk wordt het woord 'waarheid' vooral gebruikt in "ik zal hem eens de waarheid vertellen", En dan BETEKENT 'waarheid' het 'subjectieve negatieve oordeel over een afwezige ander'. (Bedenk dat, als je nog een keer het woord 'waarheid' wil gebruiken...)

### Scheid empirische en formele wetenschappen

In dit stuk heb ik verdedigd dat empirische waarneming, en nadenken over empirische waarnemingen, de enige methode is om kennis over de wereld te verwerven. Dit standpunt is het empirisme. Als men heldere, toetsbare uitspraken wil doen, raad ik aan om empirische en formele wetenschappen te scheiden, maar delen van de taal en logica van formele wetenschappen toe te passen op observaties. In beide soorten wetenschappen gelden andere spelregels en is de status van kennis fundamenteel anders. In empirische wetenschappen maakt men de tactische keuze om zich te beperken tot algemeen observeerbare gebeurtenissen.





## 10.2. Causaliteiten

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Het was in de evolutie zo belangrijk causale verbanden te ontdekken, dat er veel bijgeloof is ontstaan.*

### Samenvatting

In dit stuk onderzoek ik causale uitspraken in verschillende wetenschappen. De varianten zijn perceptie van causale processen, en causaliteit in de filosofie, in de fysica, in de biologie, in twee varianten van psychologie, en in statistische modellen.

Het brein van mensen werkt zodanig dat het geselecteerde opeenvolgende gebeurtenissen direct, automatisch als 'causaal' interpreteert (= waarneemt). Dit verloopt snel en automatisch, hoewel kunstmatige intelligentie toont dat het detecteren van causale verbanden veel informatieverwerking vergt.

Alleen binnen formele wetenschappen zoals logica en wiskunde, kan men spreken over oorzaak als noodzakelijke en voldoende voorwaarde voor het gevolg.

In empirische wetenschappen daarentegen, is het alleen mogelijk om waarschijnlijkheidsuitspraken te doen. Ik streef naar empirisch toetsbare uitspraken. Daarom gebruik ik causale begrippen alleen voor de wereld van de dingen. Oorzaken zijn toestanden van concrete dingen, of gebeurtenissen tussen concrete dingen. En gevolgen zijn gebeurtenissen tussen concrete dingen. In de fysica is causaal verklaren het herleiden van een voorval uit de begin-toestand van de dingen en de natuurwetten.

Maar in de biologie komen er andere elementen bij: doelmatigheid en doelgerichtheid. We noemen de bouw en werking van levende organismen 'doelmatig', als deze bijdragen tot het overleven of voortplanten van het organisme of zijn verwanten. Doelmatigheid is het product van natuurlijke selectie. Dieren en kunstmatige apparaten vertonen doelgericht gedrag; dat is het product van terugkoppelsystemen die werken op basis van oorzaak/gevolg-ketens. In de levende natuur zijn terugkoppelsystemen het product van natuurlijke selectie. Door de cybernetica van Norbert Wiener kwam er voor het eerst een causale verklaring voor doelgericht gedrag.

In de traditie van het behaviorisme gelden dezelfde regels en beperkingen als voor biologie. Daar gelden oorzaak, gevolg, gedrag, doelmatigheid en doelgerichtheid, en er zijn toetsbare uitspraken mogelijk. Voor anderen is psychologie de wetenschap van belevingen; hier gelden redenen, intenties en doelbewustzijn, terwijl uitspraken dan niet natuurwetenschappelijk getoetst kunnen worden.

In statistische modellen kan men de correlaties tussen variabelen meten, maar daaruit kan men geen oorzakelijk verband concluderen. Causale verbanden zijn alleen vast te stellen uit empirisch onderzoek of uit natuurwetten.

	Samenvatting		5.	Biologie en geneeskunde
1.	Inleiding		5.1.	Filosofie van de biologie
2.	Oorzaak en gevolg in het dagelijks leven		5.2.	Erfelijkheid
2.1.	Perceptie van causale processen		5.3.	Evolutie
2.2.	Causale attributies		5.4.	Ethologie
2.3.	Causaal begrip bij kinderen		5.5.	Natuurwetenschappelijke geneeskunde
3.	Filosofen over causaliteit		6.	Psychologie
3.1.	Formele en empirische wetenschappen		6.1.	Oorzaken en redenen
3.2.	Teleologie		6.2.	Gevolgen, doelen en intenties
3.3.	Empirisch vaststellen van causale verbanden		7.	Causaliteit in theoretische modellen
4.	Fysica en techniek		7.1.	Correlatie en causatie
4.1.	Klassieke mechanica		7.2.	Heritabiliteitsmodellen
4.2.	Relativiteitsleer		7.3.	Sociologische modellen
4.3.	Kwantummechanica		8.	Het verwoorden van causale verbanden
4.4.	Techniek: doelgerichte apparaten		9.	Besluit

## 1. Inleiding

Al sinds de Oudheid menen sommige westerse filosofen en wetenschappers dat de wereld volledig gedetermineerd is. Zij hangen “*de universele waarheid van het causale principe*” aan. Volgens hen is de taak van de wetenschap om alle processen causaal te verklaren. Met ‘causaal verklaren’ bedoelen zij ‘verklaren zoals in de natuur- en scheikunde gebruikelijk was’. Er zijn hierover drie opmerkingen.

1. Het is de vraag of in de kwantummechanica causaliteit een houdbaar principe is (Bunge 1979).
2. In de biologie is er doelmatige bouw en werking, en doelgericht gedrag; het is de vraag of dit herleid (gereduceerd) kan worden tot fysisch/chemische processen (Kant 1790).
3. Het is de vraag of belevingen (mentale processen) herleid (gereduceerd) kunnen worden tot fysisch/chemische processen.

### Het belang van causaliteit

*“Onder de vele factoren die het onderzoek gestart en onderhouden hebben op allerlei gebieden van empirisch onderzoek, bieden twee voortdurende interesses van de mens het hoofdmotief voor de wetenschappelijke inspanningen van de mens.*

*De eerste is praktisch. De mens wil niet alleen overleven in deze wereld, maar ook zijn strategische positie verbeteren. Daarom is het voor hem belangrijk om betrouwbare methoden te vinden om veranderingen in de omgeving te voorzien en, zo mogelijk, deze tot zijn voordeel te beheersen.*

*De tweede grondreden voor de wetenschappelijke zoektocht van de mens staat los van deze praktische zorgen; het is louter zijn intellectuele nieuwsgierigheid, in zijn diep en volhardend verlangen zichzelf en de wereld te begrijpen.*

*Deze drang is zo sterk dat mythes verzonnen worden om de kloof te vullen bij gebrek aan meer betrouwbare kennis.”* (Hempel 1965, p. 333). Als we grip willen hebben op de situatie, moeten we weten wat de waarschijnlijke gevolgen van onze handelingen zijn. Als we grip op de situatie willen hebben, moeten we dus zicht hebben op causale verbanden. *“Kennis van oorzaken maakt interventie mogelijk om gewenste gevolgen tot stand te brengen.”* (Marini en Singer 1988, p. 348). *“De mensheid dankt zijn macht over de natuur aan zijn inzicht in causaliteit.”* (Lorenz 1950, p. 228).

In dit artikel probeer ik meer helderheid te scheppen in het begrip causaliteit, en dit pas ik toe op het causaliteitsbegrip en causaliteitsonderzoek in verscheidene wetenschappen.

### Verschillende causaliteiten

Voor een heldere analyse onderscheiden we (dit is ook de volgorde van de hoofdstukken):

1. perceptie van causale processen,
2. causaliteit in de filosofie,
3. causaliteit in de natuur- en scheikunde,
4. causaliteit in de biologie en geneeskunde,
5. causaliteit in de psychologie,
6. causaliteit in statistische modellen,
7. causale taaluitingen.

## 2. Oorzaken en gevolgen in het dagelijks leven

### De alledaagsheid van oorzaak en gevolg

In het dagelijks leven zijn we omringd door oorzaak/gevolg-ketens. We verwachten dat gevolgen consistent optreden. Als we een schakelaar bij de deur omzetten, gaat het licht aan – en we verwachten dat het licht aangaat. Als dat een zeldzame keer niet gebeurt, gaan we ervan uit dat er een verklaring voor dit falen is: de lamp is kapot, er is een slecht contact, of er wordt tijdelijk geen stroom geleverd. Dan gaan we er niet van uit dat tijdelijk de wet van Ohm en de Maxwell-vergelijkingen niet meer gelden.

Voortdurend geldt: we willen iets doen, doen dit en krijgen de zintuiglijke meldingen van de gevolgen van ons handelen. We draaien een knop aan een apparaat rechtsom en de muziek wordt luider. We drukken een toets in van het toetsenbord en we verwachten dat de computer voorspelbaar reageert. Het regent en de straat wordt nat. Een emmer valt om en de straat wordt nat. We plakken een fietsband en we zien dat deze daarna meestal niet meer leegloopt. De boer zaait, en oogst maanden later.

### 2.1. Perceptie van causale processen

#### Het ‘waarnemen van causaliteit’

De Belgische psycholoog Albert Michotte (1946) heeft de waarneming van bewegende stimuli onderzocht. Daarvoor had hij een speciaal apparaat ontwikkeld waarmee hij kunstmatig opgewekte bewegende beelden presenteerde die soms wel, en soms niet aan natuurkundige wetten van bewegende objecten voldeden. In één type experiment zag de proefpersoon twee stilstaande vormen; één vorm gaat bewegen in de richting van de andere, houdt stil bij de andere vorm, waarna de andere vorm in dezelfde richting beweegt (*the launching experiment*; dit is de simpelste en bekendste standaarddemonstratie van mechanische causaliteit). Proefpersonen nemen dit waar als een voorwerp dat tegen een ander voorwerp botst en daardoor dit voorwerp weg-

botst (lanceert). *“In deze omstandigheden dringt de causale indruk zich meteen op.”* (Michotte 1946, p. 19).

### Stimulusparameters

Door parameters van de stimuli te manipuleren kon Michotte bij bijna alle proefpersonen een dwingende indruk van causale interactie opwekken, of juist de indruk van geen causaal verband. Als het tweede voorwerp meteen vertrok, nadat het eerste voorwerp aankwam, namen proefpersonen een causaal verband waar. Als het interval korter dan 50 ms was, nam bijna iedereen een causaal verband waar. Als het interval langer dan 120 ms duurde, nam niemand een causaal verband waar. Proefpersonen beleven sommige situaties alsof een voorwerp een ander wegbotst, of een ander voorwerp met zich meeneemt. Er waren ook paradoxale waarnemingen: er was ook een dwingende indruk van causale interactie bij combinaties van stimulusparameters die in werkelijkheid niet kunnen voorkomen (Michotte e.a. 1963, p.71). Michotte concludeert: *“De causale impressie is de waarneming van de werking van een mechanisme kracht.”* (Michotte 1946, p. 226)

### Waarneming of attributie?

Michotte heeft de resultaten van een groot aantal experimenten beschreven in het boek *“The perception of causality”*<sup>1</sup>. De zegswijze *‘perception of causality’* is een merkwaardige zegswijze. Causaliteit is een abstract begrip, en kan als zodanig niet waargenomen worden. Het enige wat we kunnen waarnemen, zijn toestanden of veranderingen van concrete dingen. Er is een scene gepresenteerd zodat proefpersonen een reeks stimuli waarnemen zoals die causaal konden samenhangen (Bechlivanidis en Lagnado 2016). Bij sommige stimulus-parameters kon Michotte bij bijna alle proefpersonen<sup>2</sup> een dwingende indruk van causale interactie opwekken.

Een directe waarneming is vaak mede het gevolg van leren. Jonge kinderen leren om het uiterlijk van hun moeder en van dieren te herkennen. Als we dit geleerd hebben, moeten we deze wel direct, automatisch herkennen. Tenminste het voelt alsof we het direct waarne-

men, maar hersenonderzoekers tonen dat dit toch verscheidene milliseconden duurt. Toch voelt het niet als de interpretatie van een gebeurtenis, maar als een directe waarneming. Mensen en dieren zitten nu eenmaal zo in elkaar dat ze bepaalde opeenvolgende gebeurtenissen als causaal beleven. Maar in feite is iedere waarneming van zo'n complexe stimulus een razendsnelle interpretatie (attributie) door de hersenen.

De proeven van Michotte zijn inmiddels de standaardproeven geworden om perceptie van mechanische causaliteit te testen bij baby's, kinderen en volwassenen. *“Sinds de tijd van Hume wordt algemeen geaccepteerd dat opeenvolgende gebeurtenissen die we waarnemen, onafhankelijk van elkaar zijn, en dat we geen causaal verband tussen hen ‘waarnemen’. We hebben hierboven al benadrukt dat de resultaten van ons onderzoek tonen dat dit een foute visie is.”* (Michotte 1946, p. 251). Het is een speciale eigenschap van de hersenen van mensen (en waarschijnlijk ook van veel dieren) dat bepaalde stimulussequenties direct als causaal worden waargenomen.

### Het waarnemen van dierlijke bewegingen

Michotte toonde zijn proefpersonen een horizontale (gevulde) rechthoek 5x10 mm. Die rechthoek werd aan de rechterkant groter tot 5x40 mm, daarna stopte de groei, en werd de rechthoek aan de linkerkant kleiner tot 5x10 mm. Dit proces werd enkele malen herhaald. *“Het is amusant deze experimenten voor het eerst uit te voeren met proefpersonen. Nadat ze een tijdje geobserveerd hebben wat er gebeurde in de spleet van het apparaat, zijn ze verrast en zeggen uit zichzelf ‘rups’ of ‘worm!’ Ja, de indruk van dierlijke beweging is frappant: ze zien letterlijk een dier kruipen, en ze zien echt een voorwerp dat uit zichzelf beweegt.”* (Michotte 1946, p. 182).

Ook de bewegingen van een rond object op een scherm kunnen de indruk geven dat het een bewegend dier is door de volgende patronen: plotseling gaan bewegen, plotseling stoppen, plotseling versnellen, het vermijden van een ander object, het volgen van een ander object, het doorlopen van een grillig traject (Gelman e.a. 1995). Het lijkt alsof deze objecten uit zichzelf bewegen. Het lijkt alsof deze objecten een vrije wil hebben en voortdurend keuzes maken. Mensen en dieren kunnen verrassend goed bewegende 'dieren' in een stilstaande scène ontdekken. Het detecteren van dieren in complexe scènes was in de evolutie al honderden miljoenen jaren van levensbelang om snel prooi- of roofdieren te ontdekken (New e.a. 2007).

<sup>1</sup> Strik genomen, kan men in een exacte wetenschap niet zeggen dat 'proefpersonen waarnemen', maar dat 'proefpersonen rapporteren dat ze waarnemen'.

<sup>2</sup> Michotte (1946, p. 18) merkt op dat bij hoge uitzondering proefpersonen *“die op een extreem analytische wijze observeren”* geen causale interactie waarnamen, maar uitsluitend twee opeenvolgende bewegingen.

### Het waarnemen van causale sociale interacties

De psychologen Heider en Simmel (1944) lieten studenten een animatie-filmpje van 2,5 minuut zien. Dat filmpje is inmiddels beroemd geworden. Het toonde twee bewegende gevulde driehoeken en een bewegende gevulde cirkel, met een grote niet-gevulde rechthoek waarvan een deel als een deur open kon gaan. Het filmpje was expres zo gemaakt dat de bewegingen van de driehoeken en de cirkel als sociale interacties geïnterpreteerd konden worden. Slechts één van de 34 proefpersonen beschreef de scène niet als een sociale interactie, maar als een beweging van geometrische figuren. De overige 33 proefpersonen interpreteerden de bewegingen als acties van levende wezens: meestal als mensen in sociale interacties. Van hen interpreteerden er 19 het animatie-filmpje als een samenhangend verhaal. De proeven van Heider en Simmel zijn inmiddels de standaardproeven geworden om de perceptie van sociale causaliteit te testen. Er is een ander populair animatie-filmpje van sociale interactie (Hamlin e.a. 2007). Afhankelijk van de onderlinge bewegingen van twee figuren, interpreteren kinderen en volwassenen een figuur als hulpvaardig of als hinderend (Premack en Premack 1995). Proefpersonen met autisme zien in het filmpje ongeveer 50% minder vaak een sociale interactie, terwijl ze bij andere testen even vaak mechanische causaliteit zagen (Bowler en Thommen 2000). Kinderen van 1 – 4 jaar oud hoorden 5 verschillende vocalisaties met een emotionele lading (grappig, lekker, opwindend, sympathiek en aanbiddelijk). Vervolgens moesten ze een plaatje aanwijzen met een scène die deze emotionele vocalisaties uitlokte. Vanaf een leeftijd van 2 jaar koppelden kinderen emotionele vocalisaties aan de waarschijnlijke oorzaken ervan (Wu e.a. 2017).

## 2.2. Causale attributies

### Het onderzoeken van causale verbanden

Bij leerexperimenten onderzoeken mensen of dieren wat de gevolgen van hun daden zijn. Een proefpersoon zat voor een scherm en hij kon één van twee toetsen indrukken (de 'actieve proefpersoon'). Vervolgens verscheen op een scherm de mededeling 'score' of 'no score'. Hij kreeg de instructie een manier te vinden waarmee hij zo vaak mogelijk 'score' kregen. In een andere ruimte zat een tweede proefpersoon (de 'toeschouwer'), die dezelfde opdracht had gekregen en een toetsenbord, maar die alleen het scherm van de actieve proefpersoon zag. De actieve proefpersonen kregen de opdracht 5 reeksen problemen op te lossen.

Maar zonder dat zij het wisten, was er bij 3 van de 5 problemen geen verband tussen de toetsen die ze indrukten, en de score (Jenkins en Ward 1965). De kans op beloning was verschillend bij die 3 problemen, bij één was het 50%, bij één 80%, en bij de laatste 13%. Bij de problemen met 80% score meende 72,5% van de actieve proefpersonen dat ze invloed op de uitkomst hadden, en 80% van de toeschouwers. Maar in werkelijkheid hadden ze helemaal geen invloed. Dit is een variant van de illusie van invloed. Bij de 50%-problemen meenden 20% van de proefpersonen dat ze invloed hadden, en bij de 13%-problemen was dit 0%.

### Causale attributies bij mensen

Proefpersonen zaten met een computer in een ruimte waarin 40 maal een toon van variabele duur maar maximaal 5 seconden klonk. Ze kregen de opdracht om een combinatie van toetsen te ontdekken om de toon uit te zetten. In feite had de duur van de toon niets te maken met wat de proefpersonen deden. Ongeacht wat ze deden, duurde de laatste 30 tonen slechts 1 seconde. Toch was de helft van de proefpersonen ervan overtuigd dat ze een methode gevonden hadden om de toon uit te zetten, en 90% meende dat ze in principe de toon konden stoppen (Matute 1995). In een tweede experiment waren er steeds paren van proefpersonen die beiden de opdracht kregen een methode te vinden om de toon te stoppen. Van ieder paar had één proefpersoon werkelijk invloed op de duur van de toon; de andere proefpersoon hoorde een even lange toon als zijn partner, terwijl hij op zoek was naar een methode om de toon te bekorten. Ook van de proefpersonen die geen invloed op de toonduur hadden, meende 50-60% dat ze een methode gevonden hadden. Deze proefpersonen ontwikkelden de **illusie van invloed (*illusion of control*)**. Mensen zijn nu eenmaal zo dat ze zelden hun eerdere opvatting kritisch toetsen (*confirmation bias*, hoofdstuk 3.6. en 6.3.). Daardoor blijft de illusie van invloed in stand. In veel andere experimenten is aangetoond dat mensen gemakkelijk de illusie van invloed ontwikkelen: dat is de basis van bijgeloof. Mensen zijn nu eenmaal geneigd om automatisch oorzaken toe te schrijven aan gebeurtenissen (Hassin e.a. 2002).

### Causale attributies bij dieren

Als mensen en andere dieren in vergelijkbare experimentele situaties gebracht worden, reageren ze globaal hetzelfde (Dickinson en Shanks 1995, Penn en Povinelli 2007). Als ratten geleerd hebben dat de kans op voedsel groter is nadat ze een pedaal ingedrukt heb-

ben, is er in hun hersenen de representatie gevormd van een causaal verband. Als ratten ziek geworden of gemaakt zijn, nadat ze bepaalde voedsel hebben gegeten, hebben ze geleerd dat voedsel te vermijden (Revusky en Bedarf 1967, hoofdstuk 3.2.): er is in hun hersenen de representatie gevormd van een causaal verband. Bij duiven is bijgeloofgedrag beschreven (Skinner 1948) dat werd beschouwd als een causale misattributie (hoofdstuk 8.1.). Kummer (1995) bespreekt de causale verbanden die dieren, inclusief primaten, hebben geleerd. Een chimpansee die geleerd heeft met symbolentaal te communiceren, kan ontbrekende elementen in causale sequenties aanvullen (Premack en Premack 1994)

### Spelen met causaliteitsverwachtingen

Er is een hele amusementssector gebaseerd op causale verwachtingen. Goochelaars en Illusionisten laten het onmogelijke gebeuren. Buiksprekers geven het publiek de indruk dat een levenloze pop spreekt. Bij kunststoten (biljart artistiek) laten biljarters hun biljartballen trajecten beschrijven die mensen fysisch onmogelijk achten. In films van Tati geldt de gebruikelijke causaliteit niet – en dat is juist de grap.

Mensen hebben een intuïtieve fysische verwachting. Als mensen een voorwerp aan een touw boven hun hoofd rondslingeren en het touw loslaten, verwachten veel mensen dat het voorwerp zich recht van hen af beweegt, in plaats van dat het (zoals werkelijk gebeurt) de raaklijn aan de cirkel volgt. Als proefpersonen de opdracht krijgen een bal een kromme boog te laten rollen, proberen sommigen (ook fysici) dat tot stand te brengen, terwijl dat niet kan. Alleen door een bal draaiing ('effect') te geven kunnen voetballers en honkbalpitchers de bal een flauwe bocht laten maken. Bij kunststoten zijn scherpe bochten van een bal wel mogelijk, doordat een biljarter met een keu snellere rotaties van de bal kan veroorzaken, en de bal op een vast oppervlak beweegt.

### 2.3. Causaal begrip bij kinderen

#### Ontdekken en waarnemen van causaliteit

Volgens Jean Piaget (1927) leren kinderen causale verbanden door het waarnemen van de gevolgen van de eigen handelingen. Kinderen leren de fysieke gevolgen van het eigen handelen (de gevolgen van grijpen, duwen, trekken), en sociale gevolgen van het eigen handelen (de gevolgen van huilen, slaan, bijten, lachen). Kinderen ontdekken "als ik A doe, gebeurt B." Dit wordt ook anders geformuleerd:

- Als ik A doe, wordt daardoor de kans op B groter.

- Als ik A waarneem, is de kans groter dat ik ook B waarneem.
- Als A gebeurt, is de kans groter dat B gebeurt.

Jonge kinderen leren de gevolgen van eigen acties, en als die gevolgen niet optreden, reageren ze verrast (Gopnik 2010). Een jong kind ontdekt dat de buitenwereld bestaat uit mensen, dieren en levenloze dingen. Levenloze dingen worden door een externe kracht in beweging gezet, terwijl mensen en dieren uit zichzelf bewegen – net zoals het kind zelf. Als dingen uit zichzelf lijken te bewegen, gaan kinderen van 8 - 12 maanden ervan uit dat deze zoets als dieren zijn ('agents', Johnson 2003, Setoh e.a. 2013).

Lois Bloom en haar groep hebben de taaluitingen van kinderen van 2 en 3 jaar onderzocht, en ze ontdekten dat kinderen vroeg causaal begrip hebben. De essentie van veroorzaking is: A is een oorzaak van B, als (1) A en B tezamen voorkomen, (2) A voorafgaat aan B, en (3) A op een of andere manier B produceert. Kinderen verwoordden deze drie elementen consistent. Het voegwoord 'en' drukt uit dat dingen samen gaan; kinderen gebruiken dat rond 26 maanden consistent. Temporele verbanden worden uitgedrukt door de woorden 'toen' of 'en toen'; die gebruiken kinderen rond 28 maanden. De woorden 'daarom' en 'dus' drukken causale verbanden uit; en kinderen beginnen die woorden gemiddeld rond 29 maanden te gebruiken (Hood en Bloom 1979, Bloom e.a. 1980).

Er was discussie of kinderen hun causaal begrip opbouwden uit allerlei losse feitjes en verbanden (*bottom up*), of dat kinderen (*top-down*) een conceptueel causaal verband proberen toe te passen op de wereld. Nu is duidelijk dat beide processen een rol spelen (Kuhn 2012). Kinderen van 7 jaar toetsen causale hypothesen als volwassenen (Tschirgi 1980).

### 3. Filosofen over causaliteit

#### 3.1. Formele en empirische wetenschappen

Er zijn twee belangrijke stromingen in de filosofie: (1) filosofen, die menen dat oorzaak-/gevolg-ketens alle gebeurtenissen in het heelal bepalen, wat leidt tot een deterministisch wereldbeeld, en (2) filosofen die een deterministisch wereldbeeld verwerpen (zie figuur 7).

##### 3.1.1. Causaliteit in formele wetenschappen

In hoofdstuk 10.1. heb ik een strikte scheiding tussen formele en empirische wetenschappen verdedigd. In de logica is er plaats voor 'nood-

zakelijke en voldoende voorwaarden'. In de natuurwetenschappen zijn er alleen feiten en natuurwetten.

### Causaal determinisme

Demokritos concludeerde dat de wereld bestaat uit kleine ondeelbare deeltjes (atomen) die voortdurend in beweging zijn. Deze bewegingen volgen botsingswetten, waardoor alle toekomstige bewegingen vastliggen. In navolging van Demokritos hingen de Stoïcijnen een deterministisch wereldbeeld aan. In deze traditie definieerde Galileo Galilei (1623) *“de doeltreffende oorzaak (‘efficient cause’) als de noodzakelijke en voldoende voorwaarde voor het optreden van iets: dat, en niets anders, moet oorzaak genoemd worden, bij de aanwezigheid waarvan het gevolg altijd optreedt, en bij de verwijdering waarvan het gevolg verdwijnt,”* (geciteerd uit Bunge 1979, p. 33). Pierre-Simon Laplace heeft dit gegeneraliseerd tot een deterministisch wereldbeeld. *“We kunnen de huidige toestand van het heelal beschouwen als het gevolg van het verleden en als de oorzaak van de toekomst. Als er een intelligentie zou zijn die, op een gegeven moment, alle krachten zou kennen die op de materie inwerken, alsook de exacte situatie van elk onderdeel van alle materie, dan zou deze alle bewegingen van de grootste hemellichamen tot het kleinste atoom kunnen omvatten, en zou er niets meer onzeker zijn voor deze intelligentie; het verleden net als de toekomst worden voor hem zichtbaar gemaakt.”* (Wikipedia). Laplace erkende dat wij mensen on-eindig ver van zo'n superieure geest af staan; daarom kunnen we alleen waarschijnlijkheidsuitspraken doen. Het begrip 'noodzakelijke en voldoende voorwaarde' is een eigen leven gaan leiden in de hoop dat mensen iets met zekerheid kunnen voorspellen.

### Latere filosofische verfijningen

De Schotse filosoof David Hume (1739, 1748) wilde zich strikt baseren op waarnemen: er zijn wel opeenvolgende gebeurtenissen, maar er is geen noodzaak dat de ene gebeurtenis op de andere volgt. *“Hume ... beweerde dat veroorzaking een ‘opvatting’ is afgeleid van geobserveerde verbanden tussen empirische voorwerpen.”* (Marini en Singer 1988, p. 366). Er is geen dwingende noodzaak dat het verwachte gevolg inderdaad optreedt. Dat geldt ook voor een wilsact. Bij een wilsact willen we iets doen, voeren de handelingen uit, en ontvangen de zintuiglijke terugkoppeling van die handelingen. Zelfs dan is er geen noodzakelijke connectie tussen de wilsact en de daarna volgende gebeurtenissen. Dat zegt Hume terecht, zoals neurologen weten bij slachtoffers van

een beroerte, of bij mensen die in water onderkoeld raken: hun wilsact leidt niet tot bewegingen. Er is geen noodzaak dat een gevolg optreedt.

Ludwig Wittgenstein (1922) benadrukte dat het begrip 'noodzakelijke voorwaarde' uitsluitend in de logica een correct begrip is. *“(6.37). Een noodzaak waardoor een ding zou moeten gebeuren, omdat er iets anders gebeurd is, bestaat niet. Alleen een logische noodzakelijkheid bestaat.”* (5.135) *Op geen enkele manier kan uit het bestaan van een toestand het bestaan van een daarvan totaal verschillende toestand worden afgeleid.* (5.136) *Een causaal verband dat een dergelijke conclusie zou kunnen rechtvaardigen, bestaat niet.* (5.1361) *De gebeurtenissen van de toekomst kunnen wij niet uit de tegenwoordige afleiden. Het geloof aan het causaal verband is bijgeloof.”* (6.36311) *Dat de zon morgen zal opgaan, is een hypothese; en dat betekent: we weten niet of zij zal opgaan.”* (Wittgenstein en Hermans 1975). Iedere uitspraak over de toekomst is een hypothese.

De filosoof John Leslie Mackie (1965) probeerde logische formuleringen toe te passen in voorbeelden ontleend aan concrete situaties. We willen bijvoorbeeld vaststellen wat de brand in een huis veroorzaakt heeft. Dan komen we in de problemen met de strikte logica van noodzakelijke en voldoende voorwaarden. Stel: iemand concludeert dat de brand veroorzaakt is door kortsluiting. Maar kortsluiting is geen noodzakelijke voorwaarde voor brand, want brand kan door allerlei andere gebeurtenissen veroorzaakt worden. Kortsluiting is ook geen voldoende voorwaarde, want als er behalve kortsluiting ook een goed werkende zekering geweest was, of onbrandbare materialen, was er geen brand ontstaan. *“De kortsluiting die naar verluid de brand had veroorzaakt, is dus een onmisbaar onderdeel van een complexe voldoende (maar niet noodzakelijke) voorwaarde voor de brand. Dus in dit geval is het bekend dat de zogenaamde oorzaak is een onvoldoende maar noodzakelijk onderdeel van de situatie die op zichzelf niet-noodzakelijk maar voldoende voor het resultaat is.”* (INUS, Mackie 1965).

Voor Mario Bunge (1979) is veroorzaken *“to produce”* en causaliteit is *“production of”* (an effect). Na enkele analyses formuleerde hij het causaal principe als: *“Als C gebeurt, dan (en slechts dan) is E er altijd door geproduceerd.”*

### Verzet tegen causaliteit

Er zijn altijd aanhangers en bestrijders geweest van het causaal determinisme. Dit was de discussie over vrijheid en determinisme; het was een discussie over levenshouding. Epicu-

rus (341 - 270 BCE) meende dat sommige atomen van hun baan konden afwijken, zoals dieren dat kunnen als een daad van 'vrije wil' (vergelijk sectie 2.1.).

De econoom en filosoof William Stanley Jevons (1874) was van mening dat het begrip oorzaak alleen maar tot verwarring leidt. Het woord 'oorzaak' *"werkt dus als een toverspreuk en gooit het helderste verstand in verwarring"* (Jevons 1874, p. 221). Volgens de statisticus Karl Pearson is causaliteit een *"fetish"*. *"Ik geloof dat de wet van causaliteit, net zoals zoveel dat voor filosofen door de beugel kan, een overblijfsel uit een voorbije tijd is, die net als het koningschap alleen overleeft, omdat men ten onrechte gelooft dat het geen kwaad kan."* (Russell 1918, p. 171). Volgens Wittgenstein (1922, 5.1361) *"Het geloof aan het causaal verband is bijgeloof."* Volgens Stephen Toulmin (1953) is causaliteit een *"myth"*.

Overigens vind ik dit vrijblijvend gepraat van filosofen. Stel: de bovenstaande filosofen werden met een praktisch probleem geconfronteerd (een lekkage aan hun huis, een defect aan hun rijtuig of auto, een elektrische storing); dan zouden ze een reparateur inhuren die op basis van deskundigheid de oorzaak van het probleem onderzocht en dat verhielp – en ieder van deze filosofen was bereid daarvoor te betalen. Ik denk dat ze causaliteit 'bijgeloof' of een 'mythe' noemden uit een hartgrondige afkeer van causaal determinisme. Volgens mij is er alleen plaats voor causaal determinisme in formele wetenschappen (hoofdstuk 10.1.).

### 3.1.2. Causaliteit in empirische wetenschappen

#### Noodzakelijke en voldoende voorwaarden in empirische wetenschappen?

Albert Michotte heeft onderzocht wanneer proefpersonen bewegende beelden wel en niet als causaal waarnamen (sectie 2.1.). Hij nam afstand van het causaliteitsprincipe. *"Let wel: het gaat hier uitsluitend over het gewone idee van causaliteit, d.i. de 'productie' van de ene gebeurtenis door de andere. We houden ons hier niet bezig met het wetenschappelijk of filosofisch concept, en zeker niet met 'het causaliteitsprincipe'."* (Michotte 1946, p. 251). Michotte (1946, p. 251-262) worstelde met het begrip 'noodzakelijke voorwaarde', maar als men formele en empirische wetenschappen strikt scheidt (hoofdstuk 10.1.), is dat probleem verdwenen. Binnen de natuurwetenschap is het causaliteitsbeginsel een spelregel: een afspraak welke verklaringen geaccepteerd worden, en welke niet (Hospers 1967). In de natuurwetenschap staat waarneming voorop, en soms neemt men iets onverwachts waar. In

de natuurwetenschap is geen plaats voor noodzakelijke of voldoende voorwaarden.<sup>3</sup> Spitz en Wolf (1946, p. 77) zochten naar *"de noodzakelijke en voldoende kenmerken van een stimulus die een glimlach oproept."* De psychotherapeut Carl Rogers (1957) publiceerde een artikel met de titel *"De noodzakelijke en voldoende voorwaarden voor persoonlijkheidsverandering door therapie"*, in de hoop dat hij zelfs zo iets ambitieus als verandering van persoonlijkheid door psychotherapie deterministisch kon benaderen. Ook veel andere auteurs spreken in termen van causaal determinisme. *"Dus, terwijl oorlog een noodzakelijke voorwaarde kan zijn voor het ontstaan van de staat, het is geen voldoende voorwaarde."* (Carneiro 1970, p. 734).

Mackie (1965) beschreef zijn theoretische INUS-concept aan de hand van het ontstaan van een brand. Maar zijn logische analyse is niet relevant voor forensisch onderzoek naar feitelijke branden. Het meest duidelijke succesverhaal van causale analyses van zeldzame onverwachte gebeurtenissen komt uit de luchtvaart. Alle vliegtuigongevallen worden wetenschappelijk onderzocht en de resultaten van dit onderzoek worden systematisch gebruikt om vliegtuigen veiliger te maken en piloten te instrueren. Het succes hiervan is ongekend: vliegen is het veiligste vervoer. Niemand praat over noodzakelijke en voldoende voorwaarden voor vliegen of neerstorten, maar wel over de concrete oorzaken van een concreet ongeluk. In empirische wetenschappen is er geen plaats voor noodzakelijke en voldoende voorwaarden.

#### Causaal verklaren

Carl Gustav Hempel (1965) heeft het begrip 'causaal verklaren' geanalyseerd. Er is een reeks gebeurtenissen met concrete dingen. 'Causaal verklaren' is dan die reeks gebeurtenissen herleiden tot de begintoestand en natuurwetten. Dit is volgens Hempel (1965) de essentie van wetenschappelijk verklaren: beschrijven waarom volgens natuurwetten het ene feit op het andere volgt. Dit noemde hij *covering-law explanation*. Daarmee heeft Hempel de essentie van causaal verklaren in een empirische wetenschap of in het dagelijks leven verwoord. Causaal verklaren is het toepassen van natuurwetten op feiten. Feiten zijn gebeurtenissen van objecten (inclusief personen) uit het verleden die betrouwbaar vastgesteld zijn, d.i. met wetenschappelijke metho-

<sup>3</sup> Hiermee neem ik expliciet afstand van mijn eerdere interpretatie van het begrip oorzaak als voldoende voorwaarde (van Dongen en Van den Bercken 1981).

den. Met dezelfde natuurwetten kun je ook toekomstige toestanden van objecten voorspellen. Of die toekomstige toestand optreedt, is een hypothese. Als die hypothese bevestigd wordt, is dat een ondersteuning van de natuurwet. Als die hypothese niet bevestigd wordt, gaat men op zoek naar feiten en wetmatigheden die het optreden van de afwijkende gebeurtenis wel causaal kunnen verklaren.

### 3.2. Teleologie

#### 'Telos' bij Aristoteles

In het denken van Aristoteles hebben alle dingen en processen een telos<sup>4</sup>, die de bron van alle beweging is. Iedere beweging is 'omwille van iets'. Het begrip 'telos' kan niet in een moderne (Nederlandse of Engelse) term vertaald worden. Het betekent een mengeling van eindpunt, eindbestemming, doel<sup>5</sup> of intentie. Ik geef voorbeelden.

1. Het telos van een steen die losgelaten wordt, is de bodem te bereiken. Het telos van een rivier is de zee te bereiken. In moderne terminologie verwijst telos hier naar het gevolg van een causaal proces.
2. Het telos van een eikel is een eik te worden. Het telos van een baby is een volwassen mens te worden. In moderne terminologie verwijst telos hier naar het gevolg van biologische groeiprocessen, die – volgens de huidige natuurwetenschap - causale processen zijn.
3. Het telos van een wandeling is gezond te worden. In moderne terminologie is telos hier de intentie van degene die de handeling uitvoert.

*“Het is fout en misleidend om telos door 'purpose' te vertalen, want dit Engels woord betekent 'vooruitziend' en 'intentie'. Voor Aristoteles vertonen de 'purposes' van mensen vooruitzicht en intentie, en zij vormen een deel van 'doeloorzaken'. Maar de ideeën van Aristoteles werden in de Middeleeuwen aan de heersende religieuze opvattingen aangepast, toen alle natuurprocessen als gevolg beschouwd werden van de Goddelijke Voorzienigheid. Voor Aristoteles komen 'purposes' en 'intenties' alleen voor in het handelen van mensen, en niet in de wereld daarbuiten. [...] De natuur is onbetwist teleologisch; haar processen zijn vol 'einden', telè, die behaald worden, en conclusies die alsmaar bereikt worden. Zelfs God heeft geen 'purpose' volgens Aristoteles, al-*

*leen mensen hebben 'purposes'!”* (Randall 1960, p. 125).

Vaak wordt telos vertaald door 'doeloorzaak', alsof er omgekeerde causaliteit is, maar dat komt door een foute interpretatie van Aristoteles door de Kerkvaders, die meenden dat God een bedoeling had met de schepping. *“Voor Aristoteles, zijn 'einden', doeloorzaken en uitkomsten fundamenteel in het begrijpen van processen, maar zij 'doen' nooit iets. Einden handelen niet of werken niet, zij zijn nooit een doeltreffende of bewegende oorzaak (causa efficiens). Alleen beweging kan iets 'doen' of iets 'laten' plaatsvinden.”* (Randall 1960, p. 128).

#### Aristoteles: 4 vragen

Volgens Aristoteles (Metaphysica, boek 5, 1031a) zijn alle dingen en processen gekarakteriseerd door het antwoord op 4 vragen (zie tekstkader “De tekst van Aristoteles”). De Latijnse term voor de antwoorden hierop is ook vermeld.

1. Waaruit bestaat het (de 'materiële oorzaak', *causa materialis*)?
2. Wat is de vorm (de 'formele oorzaak' *causa formalis*)?
3. Wie of wat heeft het geproduceerd (de 'doeltreffende oorzaak' of 'bewegende oorzaak', *causa efficiens*)?
4. Waartoe is het er, of waar gaat het heen (de 'doeloorzaak', *causa finalis*)?

De antwoorden op deze vragen worden vaak de 4 'oorzaken' genoemd, maar uit de omschrijvingen blijkt dat dit niet overeenstemt met het moderne begrip 'oorzaak'. De 'efficient cause' wordt wel – ten onrechte - op één lijn gesteld met het moderne begrip 'oorzaak'. Aristoteles geeft voorbeelden van de *efficient cause*: (1) de man die advies gaf, (2) de vader van een kind, (3) dat wat produceert, (4) dat wat doet veranderen. Omdat er een groot cultureel verschil is tussen het huidige westers denken en het denken in het oude Griekenland en het oude Rome kunnen de begrippen 'action' of 'causa' niet in Nederlands of Engels vertaald worden. Het werd in het Nederlands wel 'vertaald' door 'oorzaak' of 'reden', en in het Engels door 'cause' of 'reason'; maar dat was de oorzaak van veel misverstand (sectie 6.1.).

Aristoteles bekritiseerde Demokritos. *“Het wor-dingsproces volgt en is er ter wille van het wezen, maar het wezen volgt niet het wor-dingsproces. De oude natuurfilosofen hadden de tegenovergestelde mening, omdat ze niet inzagen dat er meerdere oorzaken zijn en alleen oog hadden voor de materiële en bewegende oorzaak – en deze ook niet van elkaar*

<sup>4</sup> Hiervan is het woord 'teleologie' afgeleid.

<sup>5</sup> Tot sectie 6.2. van dit hoofdstuk gebruik ik het woord 'doel' in een vóórwetenschappelijke betekenis. In sectie 6.2. onderscheid ik 'goal' (= fysiek doel) en 'purpose' (= mentaal doel).



**De tekst van Aristoteles** (340 BCE, *Metaphysica*, boek 5, 1031a): “αἴτιον λέγεται ἓνα μὲν τρόπον ἐξ οὗ γίγνεται τι ἐνυπάρχοντος, οἷον ὁ χαλκὸς τοῦ ἀνδριάντος καὶ ὁ ἄργυρος τῆς φιάλης καὶ τὰ τοῦτων γένη: ἄλλον δὲ τὸ εἶδος καὶ τὸ παράδειγμα, τοῦτο δ' ἐστὶν ὁ λόγος τοῦ τί ἦν εἶναι καὶ τὰ τοῦτου γένη (οἷον τοῦ διὰ πασῶν τὸ δύο πρὸς ἓν καὶ ὅλως ὁ ἀριθμὸς) καὶ τὰ μέρη τὰ ἐν τῷ λόγῳ. ἔτι ὅθεν ἡ ἀρχὴ τῆς μεταβολῆς ἢ πρώτη ἢ τῆς ἡρεμῆσεως, οἷον ὁ βουλεύσας αἴτιος, καὶ ὁ πατὴρ τοῦ τέκνου καὶ ὅλως τὸ ποιοῦν τοῦ ποιουμένου καὶ τὸ μεταβλητικὸν τοῦ μεταβάλλοντος. ἔτι ὡς τὸ τέλος: τοῦτο δ' ἐστὶ τὸ οὐ ἕνεκα, οἷον τοῦ περιπατεῖν ἢ ὑγίεια. διὰ τί γὰρ περιπατεῖ; φαμέν. ἵνα ὑγιαίνῃ. καὶ εἰπόντες οὕτως οἰόμεθα ἀποδεδωκέναι τὸ αἴτιον. καὶ ὅσα δὴ κινήσαντος ἄλλου μεταξύ γίγνεται τοῦ τέλους, οἷον τῆς ὑγιείας ἢ ἰσχυασία ἢ ἡ κάθαρσις ἢ τὰ φάρμακα ἢ τὰ ὄργανα: πάντα γὰρ ταῦτα τοῦ τέλους ἕνεκά ἐστι, διαφέρει δὲ ἀλλήλων ὡς ὄντα τὰ μὲν ὄργανα τὰ δ' ἔργα.”

De precieze en kale zinnen van Aristoteles kunnen niet correct in helder, modern Engels of Nederlands vertaald worden, maar Ross en Schomakers doen een moedige poging. “*Oorzaak wordt genoemd: (1) Op één manier dat waaruit iets ontstaat en dat daar zelf in voorkomt; in deze zin is brons oorzaak van een beeld, zilver van een schaal en zijn ook de soorten waaronder zij vallen oorzaak. (2) Op een andere manier de vorm en het voorbeeld, en dat is de omschrijving van het wat-was-er-te zijn?, de soorten waaronder die valt (zo is het octaaf de verhouding twee staat tot één en in het algemeen het getal de oorzaak), en de delen van die omschrijving. (3) Vervolgens de oorsprong van het (eerste) begin van verandering of van stilstand, zoals iemand die een beslissing neemt een oorzaak is, een vader oorzaak van zijn kind is en in het algemeen iets dat bewerkstelligt oorzaak is van wat bewerkstelligd wordt, en iets dat een verandering teweegbrengt van dat wat verandert. (4) Verder is er de oorzaak in de zin van doel en verwezenlijking; dat is het omwille waarvan, zoals gezondheid dat van wandelen is. Waarom zou iemand wandelingen maken? Voor zijn gezondheid zeggen we dan en met dat antwoord geloven we de oorzaak aangegeven te hebben. Ook dat wat als een middel tot een doel dient, terwijl iets anders het in beweging brengt, zoals een dieet, purgeren, medicijnen en instrumenten, zijn oorzaak van gezondheid. In alle gevallen zijn ze omwille van het doel, maar ze verschillen in zoverre ze daar in het ene geval als instrumenten, en in het andere als handelingen bij betrokken zijn.*” (Aristoteles en Schomakers 2005, p. 441).

*onderscheidten – terwijl ze de formele en finale oorzaak buiten beschouwing lieten*” (Aristoteles, de *generatione animalium*, 778b5-10). (Aristoteles en Ferwerda 2005).

De betekenis van het huidige begrip 'oorzaak' is gevormd door eeuwenlange betekenisverschuiving en betekenisanalyse. In dit hoofdstuk probeer ik het begrip 'oorzaak' helderder te krijgen.

### Er zijn geen definitieve einddoelen

In de processen van de levenloze natuur en van het leven gaat alles door, en zijn er geen definitieve einddoelen. De eikel wordt weliswaar een eik, maar de eik sterft, (1) vergaat en wordt voedsel voor andere planten, of (2) hij eindigt (tijdelijk) als deur of tafel. Een dinosaurius komt uit het ei, groeit, sterft en vergaat. Een dinosaurius komt uit het ei, groeit, sterft en zijn botten blijven in het steen en worden niet door mensen ontdekt. Een dinosaurius komt uit het ei, groeit, sterft en zijn botten worden door mensen ontdekt, en komen terecht in het *Museum of Natural History* in New York, maar de kans dat dat museum over een miljard jaar nog bestaat, is ongeveer nul. Volgens de Tweede Hoofdwet van de Thermodynamica neem de entropie voortdurend toe, tot de 'hittedood van het heelal', maar dat zal de komende 10 miljard jaar niet gebeuren. De huidige mensen zullen dat niet meemaken. Je kunt eventueel

de hittedood het eindpunt (of het einddoel) van alles en iedereen noemen.

### Vormen van teleologie

“*Teleologie, opgevat als de doelloorzaak van Aristoteles, is altijd de geest, het niet-verklaarde mysterie geweest dat de biologie tijdens zijn hele geschiedenis achtervolgd heeft. De onloochenbare doelgerichtheid van biologische structuren en functies heeft veel pogingen tot een mechanische verklaring van levende verschijnselen gefrustreerd.*”<sup>6</sup> (Randall 1960, p. 128). In de levende natuur komen veel doel-

<sup>6</sup> Ik ben niet gelukkig met deze laatste zin, maar als men fysische en mentale processen onderscheidt, is het probleem opeens verdwenen. Ik zou zeggen: “Veel biologische processen zijn onloochenbaar gericht op een *goal*; deze kunnen gereduceerd worden tot causale processen, en ze zijn een product van natuurlijke selectie. De onloochenbare ‘*goal-directness*’ van mijn brein is een product is van terugkoppelsystemen; deze zijn een product van natuurlijke selectie, en kunnen (in principe) tot causale processen worden gereduceerd. De onloochenbare ‘*purposiveness*’ van mijzelf is een mentaal proces dat (in ieder geval voorlopig) niet tot causale processen kan worden gereduceerd.”

matige en doelgerichte (*goal-oriented*) processen voor (zie de secties 5.3.2. en 5.4.2.).

Processen in de levenloze natuur die tot een tijdelijk eindpunt leiden, maar waarbij het bereiken van het eindpunt causaal verklaard kan worden, worden wel 'teleologisch' genoemd (Mayr 1992, 1998, Allen en Bekoff 1995). Dat betreft de volgende processen:

1. causale processen (zgn. 'teleomatisch'),
2. doelmatige producten van natuurlijke selectie,
3. doelgericht gedrag van dieren,
4. doelgericht gedrag van mensen,
5. intenties van mensen als bewust proces,
6. achterwaartse veroorzaking,
7. vitalisme,
8. gerichte evolutie.

Wetenschappers voeren een felle strijd of teleologische verklaringen toelaatbaar zijn als wetenschappelijke verklaring (Ayala 1970, Wimsatt 1972, Nagel 1977, Brandon 1981, Mayr 1992, 1998, Ghiselin 2002, Sehon 2013). Hieronder verdedig ik het standpunt dat de eerste 4 varianten (in principe) causaal verklaard kunnen worden, en de laatste 4 fundamenteel niet.

### 3.3. Empirisch vaststellen van causale verbanden

#### Oorzaak is een begrip uit de empirie

"Het woord *oorzaak*, zoals gebruikt in het dagelijks leven, houdt **alleen maar** een regelmatige opeenvolging in, want **niets anders** wordt gebruikt om zinnen te verifiëren waarin dit woord voorkomt<sup>7</sup>." (Schlick 1932). "Ik zal zeker niet een of andere 'causaliteitstheorie' voorstellen, want ik geloof dat er niet zo iets kan bestaan. Er zijn geen theorieën en hypothesen in de filosofie: de natuurwetenschappen bestaan uit hypothesen, en ik geloof dat filosofie iets anders is dan natuurwetenschap." (Schlick 1932).

#### Het aantonen van oorzaak en gevolg

Onderzoeksstrategieën voor het vaststellen van causale verbanden zijn observatie en interventie.

- **Observatie.** Om te beginnen zijn twee observaties belangrijk. (1) De hypothetische oorzaak en het hypothetische gevolg moeten gecorreleerd zijn. (2) De hypothetische oorzaak moet voorafgaan aan het hypothetische gevolg. Door observaties alleen kan men correlaties en temporele verbanden aantonen, maar om tot een

causaal verband te concluderen, moet er een natuurwet zijn dat de hypothetische oorzaak het hypothetische gevolg 'produceert'.

- **Interventies** zijn nodig om causale verbanden aan te tonen; na manipulatie van de hypothetische oorzaak, moet het hypothetische gevolg in de voorspelde richting veranderen (zie bijvoorbeeld sectie 8.2).

#### Probabilistische veroorzaking

Karl Pearson<sup>8</sup> (1892) stelde voor om "*causaliteit*" te vervangen door "*associatie*". "*Als we de oorzaak veranderen, verandert ook het verschijnsel, maar niet altijd in dezelfde mate; het verandert, maar er zit variatie in de verandering. Hoe minder variatie er in de verandering zit, hoe preciezer de oorzaak het verschijnsel definieert, hoe nauwer we de associatie of correlatie kunnen vaststellen. Het is dit concept van correlatie tussen twee gebeurtenissen, die alle relaties omvat van absolute onafhankelijkheid tot absolute afhankelijkheid; dat is de bredere categorie waarmee we het woord 'causaliteit' vervangen. [...] Veel filosofen vinden het idee van indeterministische veroorzaking contra-intuïtief. Ja, het woord 'causaliteit' wordt soms gebruikt als synoniem voor determinisme.*" (Hitchcock 1993).

Als er een vast (gedetermineerd) verband is tussen oorzaak en gevolg, dan is de kans op het gevolg (E) gegeven de oorzaak (C) 100%, ofwel  $p(E|C) = 1$ .

#### Hypothese-toetsen en voorwaardelijke kansen (volgens Bayes)

Bij traditioneel onderzoek test men hypothesen. Bijvoorbeeld: men heeft de hypothese dat een nieuw molecuul een effectief geneesmiddel is bij ziekte Z, of dat vrouwen beter scoren dan mannen op test Y. Dit zijn de onderzoekshypothesen ( $H_e$ ) dat er een verschil is. Dan formuleert men de 'nulhypothese' ( $H_0$ ) dat er geen verschil is, en men 'probeert de nulhypothese te verwerpen'. Men verzamelt data (D) en men berekent hoe groot de kans op de nulhypothese is gegeven de data - d.i.  $p(H_0|D)$ . Maar eigenlijk is men niet geïnteresseerd in de kansen op de nulhypothese. We zijn geïnteresseerd in de kans dat de onderzoekshypothese bevestigd wordt. Of de kans dat het geneesmiddel effectief is gegeven de data. Of in de kans op een effect, gegeven de oorzaak. De statistiek volgens Bayes is speciaal ontwikkeld om voorwaardelijke kansen te berekenen

<sup>7</sup> Hier ben ik het niet mee eens: ook natuurwetten worden gebruikt om causale zinnen te verifiëren.

<sup>8</sup> Hij is een grondlegger van statistiek als wetenschappelijke discipline. Hij introduceerde o.a. de begrippen standaard deviatie, histogram, Gaussverdeling en correlatiecoëfficiënt.

op basis van data (Bayes en Price 1763, Rubin 1978, Hernán 2004).

Voor een deterministisch verband geldt  $p(E|C) = 1$ . Maar in empirische wetenschappen hebben we vaak onvolledige kennis, en in het dagelijks leven gebeurt niet altijd wat we verwachten. Dan geldt:  $p(E|C') < 1,0$ . We noemen  $C'$  alleen dan een oorzaak van  $E$  als  $p(E|C') > p(E|\text{non-}C')$ , en als bovendien aan enkele andere voorwaarden is voldaan (Hernán 2004, zie secties 4. en 8.). We zullen later (sectie 5.5.1.) een voorbeeld zien van een belangrijke oorzaak/gevolg-connectie, waarbij geldt:  $p(E|C') < 0,01$ .

## 4. Fysica en techniek

### 4.1. Klassieke mechanica

Verscheidene processen in de levenloze natuur leiden door natuurwetten min of meer voorspelbaar tot een nieuwe toestand. We hebben te maken met altijd voortgaande processen; het is kunstmatig om hierin één toestand als 'eindpunt' te benoemen.

#### Basale kwantitatieve causale wetten

Zolang er mensen zijn, hebben ze altijd een vóórwetenschappelijk idee gehad van kracht, en daaraan gekoppeld beweging en causaliteit (als ze iets wilden verplaatsen, trekken of duwden ze). Na veel onderzoek, onder andere door Galileo, heeft Newton (1687) drie bewegingswetten geformuleerd.

1. Een lichaam waarop geen krachten werken verkeert in rust of volgt een eenparige, rechtlijnige beweging.
2. Als een kracht op een lichaam werkt, wordt het lichaam eenparig versneld, waarbij de versnelling ( $a$ ) gelijk is aan de kracht ( $F$ ) gedeeld door de massa ( $m$ ):  $a = F/m$ <sup>9</sup>.
3. De krachten die twee lichamen op elkaar uitoefenen, zijn even groot en tegengesteld van richting (de aarde trekt even hard aan mij, als ik aan de aarde).

Newton heeft als eerste massa en kracht exact gedefinieerd. De tweede wet van Newton is de eerste kwantitatieve causale wet. De kracht op een ding met een zekere massa veroorzaakt een versnelling van dat ding. In de fysica zijn fundamentele krachten geïdentificeerd: niet alleen gravitatie, maar ook elektromagnetisme en de sterke en zwakke wisselwerking.

In de fysica zijn toestanden of gebeurtenissen van dingen (materie of energie) oorzaak van

latere toestanden of gebeurtenissen van (andere of dezelfde) dingen.

#### Bewegingen van hemellichamen

In 1821 werd vastgesteld dat de planeet Uranus afweek van de baan die eerder berekend was. De hypothese was dat een zware planeet die afwijkingen veroorzaakte. Op 1 juni 1846 publiceerde Le Verrier zijn berekeningen van de plaats waar volgens hem die nieuwe planeet zou moeten staan. Op 23 september 1846 werd die planeet inderdaad op de voorspelde positie aangetroffen. De nieuwe planeet werd Neptunus genoemd. De ontdekking van de planeet Neptunus was een grote triomf voor de natuurwetenschap en het causaliteitsdenken. Een ander sterk voorbeeld van de kracht van de natuurwetenschap en het causaliteitsbeginsel is dat wetenschappers zons- en maansverduisteringen in detail jaren tevoren kunnen voorspellen. In beide voorbeelden was het systeem zo goed bekend dat het als een gedetermineerd systeem kon worden beschouwd.

In de fysica zien we sterke voorbeelden van het toepassen van kwantitatieve natuurwetten om verschijnselen te verklaren en te voorspellen. Ook bijvoorbeeld de zeer voorspelbare werking van digitale computers is in overeenstemming met oorzaak/gevolg-ketens.

### 4.2. Relativiteitstheorie

Door de relativiteitstheorie is het formuleren van toetsbare zinnen moeilijker geworden, doordat begrippen die vertrouwd zijn uit ons macroscopisch waarnemen, niet altijd van toepassing zijn. Tijd en ruimte blijken relatief te zijn, en gelijktijdigheid kan niet gedefinieerd worden. Maar als men bij de berekeningen rekening houdt met de relativiteitstheorie, zijn precieze voorspellingen mogelijk.

#### Interacties sneller dan het licht?

In de natuurkunde geldt het *principle of locality* dat een voorwerp uitsluitend direct beïnvloed kan worden door zijn directe omgeving. Dat is door een botsing of door een lokaal krachtenveld, bijvoorbeeld gravitatie of elektromagnetisch. Volgens de speciale relativiteitstheorie kan niets dat energie of impulsmoment bevat, sneller gaan dan licht in het vacuüm. Volgens de speciale relativiteitstheorie kunnen fysische invloeden niet sneller reizen dan het licht. Ook volgens de speciale relativiteitstheorie is de 'gelijktijdigheid' van twee gebeurtenissen afhankelijk van de observator (Einstein 1907). Maar bij causaliteit is het essentieel dat de oorzaak voorafgaat aan het gevolg. Ook bij een gebogen ruimtetijd zou de oorzaak moeten vooraf-

<sup>9</sup> De gangbare formulering is  $F = m \cdot a$ , maar ik geef er de voorkeur aan om de afhankelijke variabele vóór het =teken te plaatsen en de onafhankelijke variabelen erachter:  $a = F/m$ .

gaan aan het gevolg. Een gebeurtenis op een zekere plaats kan niet sneller dan het licht een gebeurtenis op een andere plaats beïnvloeden. Algemeen gaat men ervan uit dat ook 'informatie' niet sneller kan reizen dan de lichtsnelheid, maar onduidelijk is volgens welke wetmatigheid dat zou gelden.

### 4.3. Kwantummechanica

#### De Kopenhagen-interpretatie

Door de kwantummechanica is het formuleren van toetsbare zinnen moeilijker geworden, doordat begrippen, zoals oorzaak, gevolg en tijd, die vertrouwd zijn uit ons macroscopisch waarnemen, niet altijd van toepassing zijn (Ball 2017). Volgens de Kopenhagen-interpretatie van de kwantummechanica (Stapp 1972, Howard 2004) is de wereld op de schaal van kwanten en elementaire deeltjes wezenlijk onbepaald (Bunge 1979). Einstein is het daar nooit mee eens geweest: *"U gelooft in een God die dobbelt, maar ik in volledige wet en orde in een wereld die objectief bestaat, en die ik probeer te vatten, op een wild speculatieve manier."* (Albert Einstein aan Max Born, Sept 1944, *'The Born-Einstein Letters'*). Einstein heeft de Einstein-Podolsky-Rosen paradox geformuleerd om aan te tonen dat de kwantummechanica onjuist moest zijn (Einstein e.a. 1935). *"De kwantummechanica kan niet juist zijn, want anders leven we wel in een erg vreemde wereld."* Experimentele toetsing toonde echter dat de kwantummechanica vooralsnog juist lijkt (Aspect e.a. 1982). Inderdaad: we leven in een bizarre wereld, die niet begrijpelijk of invoelbaar is vanuit onze macroscopische ervaring, en die strijdig is met de klassieke logica. Toen een hoogleraar theoretische natuurkunde gevraagd werd of hij kwantummechanica begreep, was zijn antwoord: *"Nee ik begrijp het niet, maar ik ben er inmiddels aan gewend."* Als de wereld op microschaal wezenlijk onbepaald is, kan de wereld op macroschaal niet gedetermineerd zijn. We kunnen natuurlijk niet uitsluiten dat in de toekomst wetmatigheden worden ontdekt die de wezenlijke onbepaaldheid uit de kwantummechanica onderuit halen. Maar op dit moment is de theorie dat processen op microschaal wezenlijk onbepaald zijn, breed geaccepteerd.

### 4.4. Techniek: doelgerichte apparaten

#### Terugkoppelsystemen

Terugkoppeling is bij uitstek de methode om een doel te bereiken. Een teruggekoppeld systeem heeft een ingebouwd doel, detecteert de actuele toestand, vergelijkt deze met dat doel, en genereert corrigerende output in de

richting van dat doel. Terugkoppelsystemen zijn doelgericht om de gestuurde parameter binnen gespecificeerde grenzen te houden. We onderscheiden:

- regelsystemen in de levende natuur; in dat geval is natuurlijke selectie de *'cause d'être'* van het regelsysteem<sup>10</sup>;
- regelsystemen die door mensen gemaakt zijn; in dat geval is het doel van de ontwerper/maker de *'raison d'être'* van het regelsysteem.

Een kamerverwarmingssysteem met thermostat is doelgericht. Een kruisraket is doelgericht. Een schaker doet doelgericht zetten. De cybernetica (Wiener 1948) beschrijft hoe men apparaten kan maken die automatisch doelgerichte output genereren. Maar al lang voordat er een wetenschappelijke cybernetica bestond, paste men dergelijke principes toe.

#### Simpele terugkoppelsystemen

Een oud voorbeeld van een terugkoppelsysteem dat door een mens gemaakt is, is een thermostaatverwarming met kwik voor een broedmachine gemaakt rond 1620 door de Nederlandse uitvinder Cornelis Drebbel (Tierie 1932). Een ander bekend voorbeeld is de centrifugaal regelaar in de stoommachine van Watt uit 1788. Dat is een constructie rond een draaiende as; de constructie is zodanig dat er minder energie aan de as wordt toegevoerd, als de as te snel draait. Daarmee wordt het toerental automatisch geregeld. Dit zijn voorbeelden van vrij simpele terugkoppelsystemen die door mensen gemaakt zijn. De maker van deze systemen had de intentie (sectie 6.2.) een regelsysteem te maken dat aan het doel van de maker beantwoordde. Deze terugkoppelsystemen genereren doelgerichte output, uitsluitend door causale processen, zoals door de maker bedacht. Een intentie van de maker/ontwerper van deze apparaten was de reden dat ze gemaakt zijn; dat was hun *raison d'être*.

#### Intelligente apparaten

Onderzoekers van kunstmatige intelligentie proberen systemen te maken die oplossingen voor nieuwe problemen vinden. We kunnen een systeem alleen dan 'intelligent' noemen als het gericht is op een gespecificeerd doel, en dat doel (meestal) behaalt. Een schaakcomputer is een intelligent systeem dat het doel 'de wedstrijd winnen' nastreeft. Er zijn voortbewegende robots gemaakt die een ingesteld doel in een onvoorspelbare omgeving bereiken – uitsluitend op basis van causale

<sup>10</sup> Zie sectie 6.1. voor het onderscheid tussen 'oorzaak' en 'reden'.

processen (Saffiotti e.a. 1993). De zelfrijdende auto is een goed voorbeeld van een kunstmatig, doelgericht, intelligent systeem dat gelijktijdig verscheidene doelen nastreeft. Bij een zelfrijdende auto selecteert de gebruiker een einddoel, terwijl de computer van de auto informatie heeft over zijn huidige positie en het stratenvanplan. De zelfrijdende auto moet niet alleen zijn eindbestemming bereiken, maar ook zonder botsingen met auto's, voetgangers en objecten. De auto moet de verkeersregels volgen en binnen een acceptabele (haalbare) tijd het doel bereiken. De zelfrijdende auto moet dus gelijktijdig een aantal doelen nastreven in een variabele, onvoorspelbare omgeving. De zelfrijdende auto werkt uitsluitend door causale processen.

## 5. Biologie en geneeskunde

### 5.1. Filosofie van de biologie

#### 5.1.1. Causaliteit en doelmatigheid in de biologie

##### Doelmatige processen

De biologie is een andere wetenschap dan natuurkunde of scheikunde (Ayala en Dobzhansky 1974, Mayr 1988). In de natuur- en scheikunde zijn directe causale verbanden de acceptabele verklaringsprincipes. Maar in de biologie hebben we ook te maken met doelmatige onderdelen zoals DNA, enzymen en organen, en met doelgericht gedrag. In een natuurwetenschappelijke biologie probeert men het ontstaan en de werking van die doelmatige organen en doelgerichte gedragingen causaal te verklaren. Het overkoepelende biologische 'doel' is het overleven of voortplanten van het individu of zijn verwanten, of eigenlijk het verbreiden van de onderliggende zelfzuchtige allelen.

##### Emergente eigenschappen - reductie

In de biologie zijn de systemen complexer dan in de fysica. Biologische verschijnselen kunnen op verschillende niveaus causaal verklaard worden: het moleculaire, cellulaire, orgaan- of organisme-niveau <sup>11</sup>.

- Op het moleculaire niveau hebben we te maken met enzymen, ionkanalen, receptoren, neurotransmitters en hormonen. De werking van deze moleculen kan (in princi-

pe) causaal verklaard worden. Een ionkanaal heeft de eigenschap dat het open of gesloten kan zijn. De werking van cellen wordt veroorzaakt door de werking van de moleculen van die cellen.

- Cellulair niveau. Een zenuwcel kan vuren (actiepotentialen afgeven), en een spiercel kan samentrekken. Dit noemt men 'emergente eigenschappen' van zenuw- en spiercellen: deze eigenschappen 'ontstaan' op cellulair niveau. Ze komen niet voor op een lager (moleculair) niveau, maar kunnen wel in principe vanuit dat lagere niveau causaal verklaard worden. Als bepaalde ionkanalen (in dit geval spanningsgevoelige natriumkanalen) van een zenuwcel open gaan, stromen natriumionen de cel binnen, de cel wordt gedepolariseerd, en gaat vuren.
- Op organisme niveau: een dier kan lopen, hollen of liggen, op basis van de spieractiviteit. Spieren kunnen niet lopen, dieren wel. 'Lopen' is een emergente toestand van een organisme, die in principe causaal verklaard kan worden door de werking van spieren (dus op orgaaniveau).

Ik zeg 'in principe' want in de praktijk weten we nog steeds te weinig details op een lager niveau. Er is nog steeds veel onverklaarde variatie.

#### 5.1.2. Vitalisme

Processen in de natuur- en scheikunde kunnen causaal verklaard worden (behalve onderdelen van de kwantummechanica). Maar is er een adequate fysisch/chemische verklaring voor schijnbaar doelgerichte processen in de biologie, zoals groei, voortplanten en gedrag? Volgens sommigen streven organismen door een niet-fysisch principe naar groei, ontwikkeling, overleven en voortplanten.

**Henri Bergson** (1907) heeft een scheppende levenskracht van organismes gepostuleerd en uitgewerkt tot het *élan vital*, dat niet fysisch of chemisch is. Bergson doet ook uitspraken over instinct, intuïtie en intellect, maar deze zijn verwoord in magische zinnen (hoofdstuk 7.3.), dus daar valt niets toetsbaars over te zeggen.

**Ivan Pavlov** (1928) wilde gedrag uitsluitend fysiologisch te verklaren, maar hij postuleerde toch de doelreflex (*reflex of purpose*) en de vrijheidsreflex (*reflex of freedom*), die niet eenvoudig causaal verklaard kunnen worden. Men associeert het woord 'reflex' met causale processen, maar dat wordt een probleem bij de doelreflex of de vrijheidsreflex.

<sup>11</sup> De keuze van niveaus is belangrijk. Ik raad iedereen aan om niveaus zo te kiezen dat processen op één niveau een causale verklaring vormen voor processen op één niveau hoger (van Dongen en Van den Bercken 1981).

Ook de fysioloog **Claude Bernard** meende dat in de levende natuur speciale, niet-fysische processen (*l'élan vital*) een rol spelen: "We geven toe dat levensverschijnselen verbonden zijn aan fysisch-chemische gebeurtenissen, maar daardoor wordt het essentiële niet verklaard; want geen toevallig samengaan van fysisch-chemische processen construeert een organisme volgens plan en design (dat tevoren voorzien is) en wekt de bewonderenswaardig ondergeschiktheid en de harmonieuze overeenstemming van de levensprocessen op. [...] Determinisme kan niets anders zijn dan fysisch-chemisch determinisme. De vitale kracht en het leven behoren tot de metafysische wereld." (Bernard geciteerd uit Mayr 1988, p. 30). Volgens mij is een vitalistisch principe niet nodig om levensprocessen te verklaren. Voorlopig ga ik door met het spel om causale verklaringen voor levensprocessen te zoeken.

## 5.2. Erfelijkheid

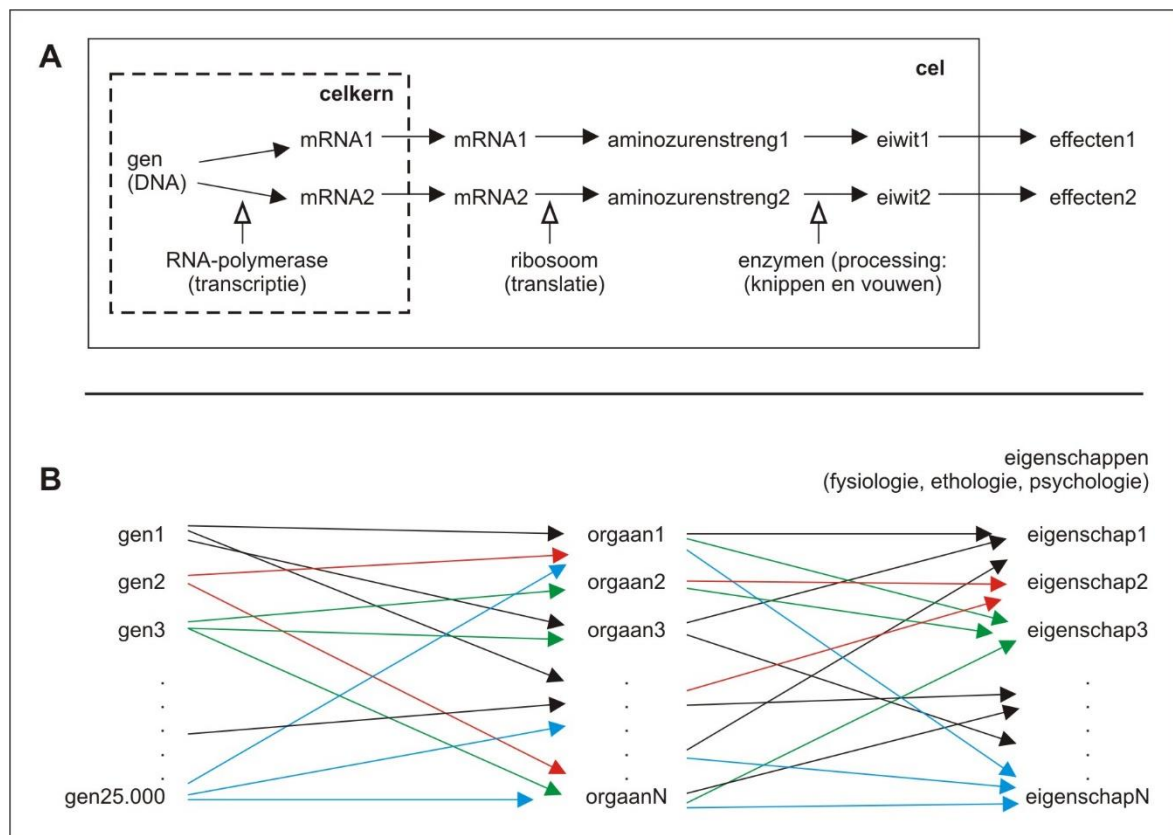
### Erfelijkheid en causaliteit

**Biochemie.** Op moleculair niveau zijn de causale genetische verbanden in principe goed te

overzien (figuur 1A). In de celkern wordt door het enzym RNA-polymerase een mRNA-kopie van een gen (DNA) gemaakt (transcriptie = 'overschrijven'). Deze mRNA-kopie wordt uit de celkern naar het cytoplasma getransporteerd. In het cytoplasma zitten ribosomen die de mRNA-kopie vertalen tot een eiwit (translatie = 'vertalen'). Aanvankelijk meende men dat één gen de synthese van één eiwit veroorzaakte. Maar van één gen kunnen verschillende delen 'afgelezen' worden tot verschillende mRNA-moleculen (splittingsvarianten).

Als het eiwit eenmaal gevormd is, kunnen er door enzymen stukken van het eiwit afgeknipt worden, en kan het eiwit op verschillende manieren gevouwen worden.

**Fysiologie, ethologie of psychologie.** Afzonderlijke genen komen tot expressie in allerlei weefsels en organen. De effecten van deze genen hangen af van deze weefsels en organen: daardoor heeft één gen veel verschillende effecten op orgaanniveau. In de fysiologie, ethologie of psychologie onderscheidt men veel eigenschappen van levende organismen. Met *genome-wide association studies* (GWAS, hoofdstuk 3.1.) zijn er tientallen of honderden



**Figuur 1.** Schematisch overzicht van de effecten van genen. A. Een relatief simpel schema hoe een gen leidt tot de productie van eiwitten met de effecten van die eiwitten. B. De complexiteit: er zijn zo'n 25.000 genen die in allerlei organen tot expressie komen, en dit leidt tot allerlei eigenschappen van het organisme. Het verband tussen genen en eigenschap is vaak onontwarbaar.

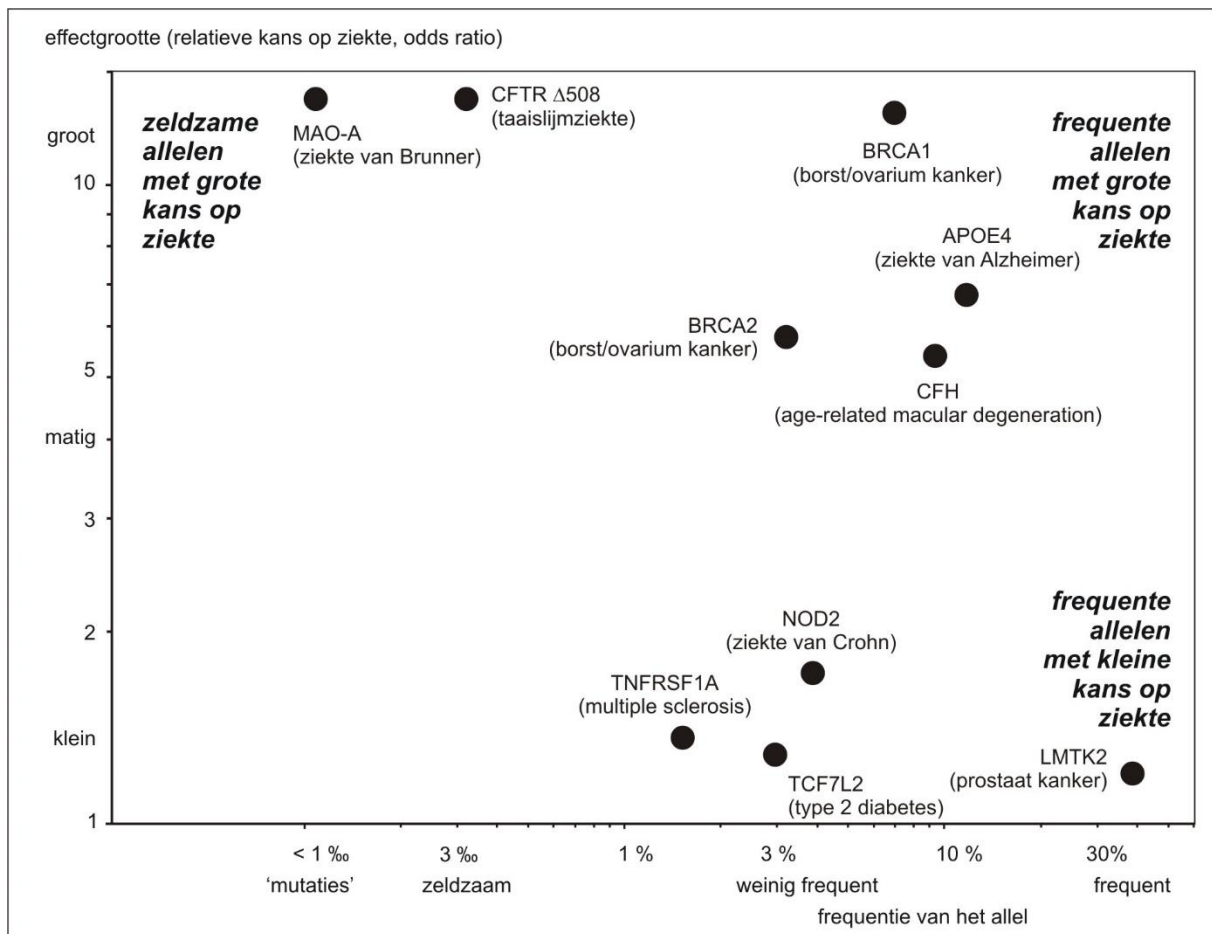
kandidaat-genen gevonden voor afzonderlijke eigenschappen zoals lichaamslengte, IQ of autisme. Eén afzonderlijk allel heeft zoveel effecten, en één afzonderlijke eigenschap wordt door zoveel genen beïnvloed, dat we de verbanden voorlopig niet kunnen overzien (figuur 1B).

### Genen geassocieerd met ziektes

In 1989 is het eerste gen gekloond waarvan allelen een ziekte veroorzaakten. Als mensen homozygoot zijn voor foute allelen van dit gen, dan krijgen ze taaislijmziekte (*cystic fibrosis*, Riordan e.a. 1989). De onderzoekers hebben de nucleotiden-volgorde vastgesteld van het allel dat de ziekte veroorzaakt, en van het allel bij gezonde personen. Daarmee kenden ze ook de aminozuurvolgorde van het intacte en het afwijkende eiwit. Dit is een gen voor een bepaald chloride-kanaal; bij varianten van dit gen ontstaan afwijkende chloride-kanalen, en daardoor uiteindelijk de symptomen van taaislijmziekte. Geïnspireerd door dit succes is een jacht ontstaan naar 'het gen' voor allerlei ziek-

tes. Bij sommige ziektes zijn de relevante genen ontdekt (figuur 2). In deze gevallen is een variant van één gen een oorzaak van één ziekte; dat zijn monogene ziektes. Bij sommige allelen is de kans op ziekte bij homozygoten zeer groot (bijna 100%), bijvoorbeeld voor taaislijmziekte en een variant van borstkanker. Dan kan men de causale keten tussen het allel en de ziekte ontrafelen. Andere genen vergroten de kans op de betrokken ziekte in meer of mindere mate. Dat geldt bijvoorbeeld voor beroertes (Majersik 2017)..

Dan is het zaak andere factoren (genen of in de omgeving) te ontdekken die de kans op de betreffende ziekte vergroten. Aandoeningen zoals schizofrenie en autisme hebben een hoge heritabiliteit. Daarom dacht men vrij eenvoudig de allelen voor schizofrenie of autisme te kunnen vinden met koppelings- of *linkage* onderzoeken. Men selecteerde een plausibel gen, en onderzocht of allelen daarvan geassocieerd waren met de ziekte.



Figuur 2. Voorbeelden van 10 allelen die ziektes veroorzaken. Er zijn grote verschillen in de frequentie van deze allelen enerzijds, en de effectgrootte, d.i. de relatieve kans dat een drager de ziekte krijgt (figuur van Bush en Moore 2012, met aanvullingen Brunner e.a. 1993).

Het gevolg was een enorme toevloed van publicaties waarin associaties tussen genen en ziektes geclaimd werden (Pulit e.a. 2014). Deze resultaten bleken echter slecht reproduceerbaar. Van 166 gepubliceerde associaties werden er slechts 6 (3,6%) gerepliceerd (Hirschhorn e.a. 2002).

Sinds 2011 gebruikt men een nieuwe onderzoeksmethode, *next-generation sequencing*, waarmee efficiënter allelen die stoornissen veroorzaken, ontdekt kunnen worden. Men zoekt individuen met een stoornis in populaties met relatief veel inteelt. Daarmee kan men genen ontdekken die een rol spelen bij recessieve autosomale stoornissen (Najmabadi e.a. 2011, Musante en Ropers 2014).

### **Genome-wide association studies (GWAS)**

Tegenwoordig kan men de associatie tussen allelen en eigenschappen van levende organismen onderzoeken in enorme DNA-data-bestanden. Dit noemt men *genome-wide association studies* (GWAS, Haines e.a. 2005, Bush en Moore 2012). Hierin bestudeert men van zeer veel genen de bekende varianten, inclusief afzonderlijke nucleotide-variaties (*single-nucleotide polymorphism*, SNP)<sup>12</sup>. Met GWAS worden allelen gevonden die geassocieerd zijn met ziektes of eigenschappen van mensen (Bush en Moore 2012, Zaitlen e.a. 2013). Alleen bij uitzondering vindt men een overzichtelijk aantal gen-varianten die een aanzienlijk deel van het erfelijk gevolg kunnen verklaren. Maar in de meeste gevallen vindt men tientallen tot honderden mogelijk relevante allelen, die ieder afzonderlijk een geringe invloed hebben. *“The meest plausibele verklaring voor deze mislukking is dat de effectgrootte van afzonderlijke genetische varianten zo klein is dat de gangbare experimentele steekproeven te klein zijn om dit te detecteren.”* (Benyamin e.a. 2014, p. 254). Vaak kan maar een klein deel (3% - 30%) van de traditionele heritabiliteit verklaard worden door alle afzonderlijke ontdekte allelen tezamen. Die ontbrekende informatie wordt *missing heritability* genoemd (Zuk e.a. 2012, Zaitlen e.a. 2013). Er wordt gezocht naar een verklaring voor de

*missing heritability* (Sanna e.a. 2011, Golan e.a. 2014, Zaitlen e.a. 2014, Ge e.a. 2015, Zhu e.a. 2015).

Nu het volledige genoom van de mens beschreven is, hoopten onderzoekers dat we snel een causaal inzicht zouden krijgen in allerlei processen en eigenschappen van mensen. Het is gelukt om een goed overzicht te krijgen van allerlei moleculen, zoals receptoren, ionkanalen en enzymen, die door afzonderlijke genen veroorzaakt worden. Allerlei mutaties in deze genen leiden tot duidelijke afwijkingen. Maar het verband tussen deze moleculen en bekende eigenschappen en ziektes van mensen en dieren is te complex. Terwijl de heritabiliteit van bijvoorbeeld lichaamslengte, IQ, schizofrenie en taalvaardigheid groot is, zijn hierbij zoveel genen betrokken dat de causale verbanden tussen de genen en de eigenschappen niet eenvoudig ontrafeld kunnen worden.

## **5.3. Evolutie**

### **5.3.1. Natuurwetenschappelijke evolutieeler**

#### **De gen-centrische visie**

Charles Darwin (1859) heeft een theorie geformuleerd over hoe dieren en planten geleidelijk veranderen en uiteindelijk zoveel veranderen dat nieuwe soorten ontstaan, uitsluitend door natuurlijke processen, zonder interventie van een kweker of schepper. De theorie van Darwin gaat uitsluitend over eigenschappen die minstens gedeeltelijk erfelijk zijn. Darwinistische evolutie kan alleen begrepen worden vanuit de erfelijkheidsleer (Fisher 1930, Dobzhansky 1937, 1955). Evolutie is het veranderen van de frequenties van genen. Door een toevalsproces (mutatie) ontstaat een variant van een gen. Dan zijn er twee varianten van dit gen (allelen). Elk van deze allelen kan leiden tot het ontstaan van andere eigenschappen van het organisme. In de evolutiewetenschap formuleert men hypothesen waardoor de ene eigenschap in een bepaalde omgeving leidt tot een grotere kans op overleven of nakomelingen dan de andere. Bijvoorbeeld dat een donkere vlinder in een industrieel vervuilde omgeving minder opvalt en daardoor een kleinere kans heeft opgegeten te worden (hoofdstuk 3.1.). De causale verklaring waardoor natuurlijke selectie eigenschap A bevordert heeft ten koste van niet-A, noemt men vaak de ‘functie’ van eigenschap A, maar ik geef er de voorkeur aan dit het ‘evolutionair voordeel’ te noemen (hoofdstuk 4.1.). In het verleden stond het overleven en voortplanten van individuen centraal. Nu staat eerder het verbreiden van allelen centraal (Fisher 1930, Dobzhansky 1937, 1955); dat heeft geleid tot het idee van verwan-

<sup>12</sup> Vaak worden miljoenen allelen in de genomen van 100.000-den individuen getest. Als men hierin een grenswaarde voor statistische significantie stelt op  $p < 0,05$ , vindt men altijd zeer veel statistisch significante verbanden, maar verreweg de meest daarvan zijn ongetwijfeld vals-positief. Barsh e.a. (2012) stelden  $p < 0,000005$  als grenswaarde in hun onderzoek. We bereiken het moment dat er te weinig mensen op aarde leven voor relevant GWAS-onderzoek.



tenselectie (Maynard Smith 1964, E.O. Wilson 1975), en het idee van 'zelfzuchtige genen' (hoofdstuk 4.1., Dawkins 1976). Volgens mij is er geen natuurwetenschappelijk alternatief voor de gen-centrische visie op evolutie (Williams 1985, hoofdstuk 4.1.).

### Toeval

Volgens nieuwe versies van het Darwinisme veranderen alle frequenties niet alleen door selectie, maar ook door toevalsprocessen ('genetic drift'); die nu eenmaal een rol spelen bij overleven en voortplanten. Eigenschappen die door *genetic drift* in de populatie frequent zijn geworden, zijn niet speciaal voordelig. Dergelijke eigenschappen zijn niet 'aangepast' (of *adapted*). Er is geen causale verklaring in Darwinistische termen voor het ontstaan van die eigenschappen. Immers 'toeval' is geen causale verklaring, al volgen toevalsprocessen wel statistische wetmatigheden.

### Sociale insecten - groepsselectie?

Een volk honingbijen bestaat uit enkele vruchtbare individuen (de koningin en darren) en een groot aantal onvruchtbare individuen (de werkers). Hoe kunnen door natuurlijke selectie onvruchtbare individuen ontstaan, die immers hun eigenschappen niet op nageslacht kunnen overdragen? Darwin (1859) erkende dat dit misschien wel de doodsteek vormde voor zijn theorie van evolutie door natuurlijke selectie. Dit probleem geldt ook voor andere eusociale soorten zoals mieren, termieten en naakte molratten.

E.O. Wilson (1975, 2008), E.O. Wilson en Hölldobler (2005), D.S. Wilson en E.O. Wilson (2007) en Nowak e.a. (2010) stelden groepsselectie voor om het probleem van het ontstaan van eusociale soorten te verklaren (hoofdstuk 4.1.). Maar deze 'verklaring' geeft meer problemen dan ze oplost. Immers: "*Groepsselectie is niet in overeenstemming met bekende processen van natuurlijke selectie.*" (Trivers 1971, p. 44)<sup>13</sup>. In hoofdstuk 4.1. presenteer ik 'Mijn oplossing voor de evolutie van eusociale insecten'.

<sup>13</sup> Door het accepteren van groepsselectie heeft men causaliteit als algemeen verklarende principe opgegeven. Ik bespreek groepsselectie in hoofdstuk 4.1.

### 5.3.2. Natuurlijke selectie produceert doelmatigheid en doelgerichtheid

#### Aristoteles en Immanuel Kant

Het is in de levende natuur opvallend dat de bouw en werking van delen van levende organismen doelmatig zijn, en met 'doelmatig' bedoelt men dat ze bijdragen tot overleven of voortplanten van het individu en zijn verwanten.

Aristoteles ging ervan uit dat alles in de levende natuur 'ergens goed voor is': "*Alles dat afhangt van de werking van de natuur is van nature zo goed als het maar kan zijn.*" (Nicomachean Ethics I.1099b22). De instincten voor eten, drinken en zelfbescherming 'dienen' voor het overleven van het individu. De instincten voor seks en moederzorg 'dienen' voor 'het overleven van de soort'.

Ook Immanuel Kant (1790) ging ervan uit dat alles in de levende natuur doelmatig (*zweckmäßig*<sup>14</sup>) is: "*Alles in de wereld is ergens goed voor, en niets is er voor niets. De mens is gerechtvaardigd, en zelfs verplicht, door het voorbeeld dat de natuur aan haar organische producten geeft, van de natuur en de natuurwetten niets anders te verwachten dan wat volledig doelmatig is.*" (Kant 1790, § 67, p. 379). Als voorbeeld noemde hij de bouw van een vogel, zijn holle botten, de vleugels voor voortbeweging en de staart voor sturen. Kant claimde dat het onmogelijk is deze doelmatigheid door causale processen te verklaren. Dat noemde hij 'teleologie', die in zijn denken fundamenteel niet-fysisch/chemisch is<sup>15</sup>.

Toen Kant zijn theorie formuleerde was er nog geen wetenschappelijke evolutieleer (Darwin 1859). Daarom kon Kant niet weten dat er een natuurwetenschappelijke verklaring zou komen voor het ontstaan van doelmatige moleculen, cellen, organen en gedragingen. Toen Kant zijn theorie formuleerde was er nog geen wetenschappelijke cybernetica (Wiener 1948). Daarom kon Kant niet weten dat er een natuurwetenschappelijke verklaring is voor het ontstaan van doelgericht gedrag van dieren, mensen en machines. Bovendien was er in de tijd van Kant geen uitgewerkt begrippenkader over fysische en mentale processen.

<sup>14</sup> Zie het tekstkader 'Het vertalen van een tekst van Kant (1790)'.

<sup>15</sup> Ook voor Du Bois-Reymond (1872) was de vraag "*Waardoor is het doel in de natuur ontstaan?*" een van de grootste wetenschappelijke vragen.

### Natuurlijke selectie als causale verklaring voor het ontstaan van doelmatige processen

De evolutietheorie van Darwin (1859) biedt een causale verklaring voor het ontstaan van allerlei doelmatige eigenschappen van levende organismen. Door toevallige mutaties ontstaat variatie, en door natuurlijke selectie worden allelen geëlimineerd die overleven of voortplanten belemmeren. Er blijven allelen over die overleven of voortplanten bevorderen. Natuurlijke selectie selecteert niet alleen de allelen die het eigen overleven of voortplanten bevorderen, maar ook allelen die ten voordele van verwanten werken. Dat noemt men 'verwantenselectie'. Door natuurlijke selectie bevorderen organismen het overleven of voortplanten van zichzelf of verwanten. We kunnen alleen achteraf concluderen of een ding of een proces doelmatig was. Achteraf wordt dit 'doelmatig', 'functioneel', 'adaptief' of 'evolutionair voordelig' genoemd. De 'doelmatigheid' van de levende natuur is geen sturende kracht, maar het gevolg van de eliminatie van minder geschikte eigenschappen.

Het was de vraag in hoeverre natuurlijke selectie en verwantenselectie een verklaring bieden voor verschijnselen in de biologie, psychologie, sociologie en antropologie. Tabel 1 geeft een overzicht van items die volgens mij al dan niet door natuurlijke selectie of verwantenselectie verklaard kunnen worden.

### Terugkoppelsystemen als causale verklaring voor doelgerichte processen

Veel doelmatige activiteiten van organismen komen tot stand via terugkoppelsystemen. Binnen organismen zijn er veel terugkoppelsystemen, die bijvoorbeeld de lichaamstemperatuur redelijk constant houden. Bij een terugkoppelsysteem is er een gestuurde parameter. Het systeem werkt zodanig dat de gestuurde parameter binnen vooraf ingestelde waardes blijft (of komt). Voor een buitenstaander zijn dit doelgerichte processen. Mayr (1992) geeft voorbeelden van doelmatige processen in de levende natuur, die het gevolg zijn van de werking van een programma: bijvoorbeeld: een volgroeid orgaan (in de ontwikkeling), een fysiologisch proces, het bereiken van een gebied (bij migratie) of het uitvoeren van de 'eindhandeling'.

### Causale en teleologische zinnen in de biologie

Biologen worden getraind om causale zinnen te formuleren. "*Biologen waren een tijd lang bereid te zeggen dat een schildpad naar het strand kwam en haar eieren legde, maar zij weigerden te zeggen dat ze naar het strand*

*kwam om haar eieren te leggen. Dit terughoudend woordgebruik was bedoeld als een verwerping van teleologie...*" (Pittendrigh 1958, p. 303). Nagel (1961) claimt dat hij iedere teleologische formulering in de biologie kan transformeren in een causale formulering zonder verlies van inhoud. Maar Ayala (1970, p. 12) werpt tegen dat een teleologische uitspraak wezenlijk iets meer zegt dan de equivalente niet-teleologische uitspraak. Volgens Ayala zijn teleologische uitspraken van toepassing in de biologie en cybernetica. In de biologie en cybernetica benoemt een teleologische uitspraak de oorzaak waardoor het ding of het proces ontstaan is: het is de '*cause d'être*'. Is dan de uitspraak '*een zeeschildpad ging naar de kust om eieren te leggen*' een niet-acceptabele uitspraak in een natuurwetenschappelijke biologie? Als het zinsdeel '*ging naar de kust om eieren te leggen*' verwijst naar een 'doeloorzaak' of naar een mentale intentie, dan is de uitspraak niet acceptabel in een natuurwetenschappelijke biologie. Maar als het zinsdeel '*ging naar de kust om eieren te leggen*' een korte uitdrukking is voor '*ging naar de kust en legt eieren, wat evolutionair voordelig is*', dan is de uitspraak acceptabel, maar leidt gemakkelijk tot verkeerde interpretaties.

### Veel biologen formuleren teleologisch

Er is een andere reden dat biologen teleologisch formuleren. Omdat alleen onze belevingen voor ons toegankelijk zijn (hoofdstuk 10.3.), is het 't gemakkelijkst om ons gedrag te beschrijven in termen van intenties. Mensen denken teleologisch, voordat ze over oorzaken en gevolgen hebben nagedacht. "*De menselijke geest is intrinsiek teleologisch. We kunnen het niet helpen dat we geloven dat bewegende, complexe en mooie objecten een purpose moeten hebben.*" (Jolly 1988, p. 363). Speciaal biologen zijn geneigd teleologische verklaringen te formuleren. "*Teleologie is als een minnares voor een bioloog: zonder haar kan hij niet leven, maar hij wil niet met haar in het openbaar gezien worden.*" (toegeschreven aan Haldane).<sup>16</sup>

<sup>16</sup> "*Teleologie is als een echtgenote voor een psycholoog: hij wil niet met haar in het openbaar gezien worden.*" (ontleend aan Paul Timmermans).

Tabel 1. Een overzicht van de onderwerpen die volgens mij al dan niet door verwantenselectie causaal verklaard kunnen worden (zie ook Abbott e.a. 2011).

item	verklaard door verwantenselectie	reden of alternatief
Verzorgen van eigen kinderen	ja	
Verdedigen van eigen kinderen	ja	
Verliefdheid als gevoel	nee	mentaal *
Verliefdheid als oorzaak van gedrag	ja	
Jaloezie als oorzaak van gedrag	ja	
Jaloezie als gevoel	nee	mentaal
Monogamie bij sommige soorten	ja	
Polygynie bij sommige soorten	ja	
Polyandrie bij sommige soorten	ja	
Extra-pair paringen (overspel)	ja	
Vriendschap (als relatie)	ja	
Vriendschap (als gevoel)	nee	mentaal
Liefde	twijfelachtig	te vaag
Adoptie	twijfelachtig	
Prosociaal gedrag	ja	
Gevoelens	nee	mentaal
Zelfmoord	nee	mentaal, historie, cultuur
Monogamie als voorgeschreven verplichting	nee	historie, culturele variant
Bruidschat, bruidsprijs	twijfelachtig	historie, culturele variant
Machtsverhoudingen (dominantie)	ja	
Groepsvorming	ja	
Eusocialiteit	twijfelachtig	lopende discussie
Inteeltvermijding	ja	
Nepotisme	ja	
Racisme	ja	
Regionaal chauvinisme	ja	
Groepscentrisme	ja	
Territorium	ja	
Bondgenootschappen	ja	
Vriendschappen (als gedrag)	ja	
Vriendschappen (als gevoel)	nee	mentaal
<i>In-group / out-group</i> tegenstellingen	ja	
Leersystemen	ja	
Vorming van natie-staten	misschien indirect	historie, culturele variant
Wetsregels	misschien indirect	historie, culturele variant
Geboortebeperving	nee	mentaal, intelligente keuze
Demografische transitie	nee	mentaal, historie
Dominante mensen krijgen meer kinderen	ja	
Intelligente mensen krijgen minder kinderen	onzeker	mentaal, intelligente keuze
Ontstaan van cultuur	ja	
Concrete culturen	nee	historie, culturele variant
Ontstaan van taal in het algemeen	ja	
Ontstaan van verschillende dialecten	indirect	erfelijke leersystemen
Ontstaan van verschillende talen	indirect	erfelijke leersystemen
Moreel gedrag	ja	
Morele regels	misschien indirect	historie, culturele variant
Religie	misschien indirect	historie, culturele variant

\* Met 'mentaal' bedoel ik dat volgens interactionistische denkers mentale gebeurtenissen een oorzaak kunnen zijn van fysieke gebeurtenissen (hoofdstuk 10.3.).

**Het vertalen van een tekst van Kant (1790)**

In beide gangbare Engelse vertalingen van de *Kritik der Urteils kraft* van Kant (Kant en Meredith 1987, Kant en Gruyer 2000) wordt juist een kernbegrip foutief vertaald. 'Zweckmäßig' wordt vertaald door 'purposive'. Dat is te betreuren. 'Purposive' verwijst naar bewuste intenties, als mentaal proces. Maar Kant verwierp expliciet de interpretatie dat 'zweckmäßig' verwijst naar 'absichtlich-wirkende Ursachen' (Kant 1790, § 61; 'intentionally acting causes', Kant en Guyer 2000, p. 234).

In sectie 6.2. heb ik voorgesteld het Nederlandse woord 'doel' in het Engels te vertalen in 'goal' voor fysische processen en in 'purpose' voor mentale processen. Het Duitse 'zweckmäßig' wordt direct in het Nederlands vertaald door 'doelmatig', maar in het Engels is er geen voor de hand liggende term voor. Het woord 'functional' geeft meer problemen dan oplossingen (van Dongen en Van den Bercken 1981).

Nederlands	doelmatig	doelgericht
Duits	zweckmäßig	zielgerichtet
Engels	(working), (functional) (useful)	goal-oriented

**Beperkte doelmatigheid**

We moeten de doelmatigheid van onderdelen van levende organismen niet overdrijven, zoals Aristoteles en Kant dat in bovenstaande citaten doen. Darwinistische evolutie is lapwerk ('tinkering', Jacob 1977, Flicek 2013). Het uitgangsmateriaal is het genoom van een soort in een bepaalde tijd. Dat genoom is nooit perfect, maar goed genoeg om in de strijd met concurrenten niet geëlimineerd te zijn. In ieder genoom zitten allerlei allelen voor erfelijk recessieve ziektes. Als in een genoom een mutatie optreedt, is de kans het grootst dat die mutatie een verslechtering is. Immers, een toevallige verandering in een complex, redelijk afgesteld systeem is meestal een achteruitgang. Niet alle eigenschappen zijn ergens goed voor; die hebben dan geen functie. Denk hierbij aan de tepels van mannetjeszoogdieren. Sommige eigenschappen zijn een bijverschijnsel van iets anders: bij zoogdieren is het bloed rood, maar dit is een toevallig gevolg van de biochemische samenstelling. Sommige eigenschappen zijn overblijfsels van een evolutionair verleden, zoals de griffelbeentjes bij paarden. Sommige eigenschappen zijn niet optimaal: het lijkt 'evolutie-in-uitvoering', waarbij het de vraag is of die evolutie nog wordt voortgezet tot verdere verbetering. Denk daarbij aan de wervelkolom (ruggengraat) van mensen, die eigenlijk meer geschikt is voor een viervoeter dan voor een tweervoeter, en dat leidt bij de mens tot rugklachten. Empirische toetsing of en hoe een eigenschap bijdraagt tot overleven of voortplanten, ontbreekt vaak (zie hoofdstuk 3.1.).

**5.3.3. Gerichte evolutie**

Darwin had zich voorgenomen "nooit de woorden hoger of lager te gebruiken" (Mayr 1988, p. 251), maar daar was hij niet consequent in. Ook Darwin heeft bijgedragen tot de opvatting dat evolutie vooruitgang naar perfectie is: "En

omdat natuurlijke selectie uitsluitend werkt door en voor het goede van ieder wezen, zullen alle lichamelijke en mentale eigenschappen neigen tot vooruitgang naar perfectie." (Darwin 1859, p. 489, onveranderd tot en met de 6e druk, 1876). Volgens de theorie van Darwin is dit vooruitgang naar perfectie door natuurlijke selectie, en niet door een 'hogere principe'. Er zijn twee richtingen in doelgerichte evolutie.

1. **Orthogenese.** Verscheidene wetenschappers geloofden dat de evolutie erop gericht is om steeds 'hogere' organismen voort te brengen (Spencer 1857, Morgan 1877, Bergson 1907, Huxley 1942, Mayr 1988). Volgens mij is dezelfde selectiedruk gedurende veel generaties de enige natuurwetenschappelijke variant voor orthogenese. Dat geldt bijvoorbeeld voor het ontstaan van een steeds groter lichaam in de lijn van walvissen. Er is wel gesuggereerd dat evolutie in het algemeen tot meer intelligentie en een steeds groter brein leidt. Maar dat geldt slechts voor enkele lijnen en voor beperkte tijd (Van Dongen 1998).
2. **Pre-adaptatie, exaptatie of co-optatie** (Bock 1959, Gould en Vrba 1982). Soms betekent pre-adaptatie dat een eigenschap evolutionair voordelig was voor een biologisch doel, maar dat diezelfde eigenschap later toevallig voordelig was voor een ander biologisch doel. Men neemt bijvoorbeeld aan dat bij de voorouders van vogels in eerste instantie veren ontstaan zijn voor warmte-isolatie, maar later waren veren ook nuttig voor vliegen. Als men dit interpreteert als korte-termijn aanpassingen, dan valt dit binnen causale natuurwetenschap. Maar als men een 'vooruitziende wijsheid van de natuur' veronderstelt dat veren ontstaan zijn met het doel later vliegen mogelijk te maken, dan heeft men de natuurwetenschap verlaten.

In het spel om zoveel mogelijk toetsbare uitspraken te doen, en om zoveel mogelijk causale verklaringen te zoeken, verwerp ik voorlopig de mystieke varianten van gerichte evolutie.

## 5.4. Ethologie

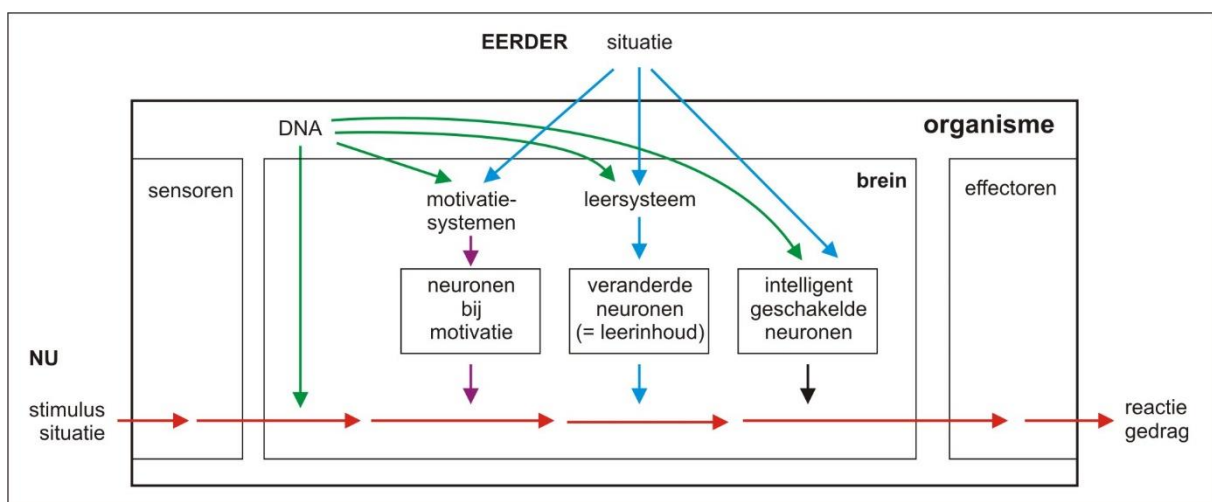
Ethologie is de natuurwetenschappelijke studie naar het gedrag van dieren inclusief de mens. *“Gedrag is een waarneembare handeling van een individu (of persoon). Het betreft een beweging in tijd en ruimte, een verandering van de ene houding naar de andere, een fysische toestandsverandering. Een gedragsitem kan door andere mensen waargenomen worden. [...] Voorbeelden zijn fysieke bewegingen en gesproken woorden; ze sluiten mentale processen uit (ideeën, attitudes, definitives, emoties, enz.)”* (Hage en Meeker 1988, p. 76). Dit is een gebruikelijke definitie van gedrag in de ethologie en experimentele psychologie. Nico Tinbergen (1951) benadrukt dat men zowel de oorzaken als de gevolgen van gedrag dient te bestuderen om het geheel te begrijpen.

### 5.4.1. De oorzaken van gedrag

#### Een causale analyse van gedrag is complex

In de ethologie is men geïnteresseerd in oorzaken van het normale gedrag van dieren en mensen in natuurlijke situaties. Dat onderzoekt men met natuurwetenschappelijke methoden. Causaal onderzoek van gedrag heeft extra complicaties.

- Externe en interne oorzaken (figuur 3). De actuele situatie is de korte-termijn externe oorzaak van gedrag.
- Verschillende zintuigsystemen. Afhankelijk van de diersoort nemen dieren andere aspecten van de omgeving waar dan mensen.
- Ritmes. Er zijn dagritmes en jaarritmes met invloed op gedrag. Deze dag- en jaarritmes komen deels van binnenuit, en ze worden bijgestuurd door omgevingsstimuli.
- Interne oorzaken. Het is moeilijker de interne oorzaken van gedrag te beoordelen. Redelijk stabiele interne oorzaken zijn erfelijk aangelegde schakelingen tussen neuronen, maar schakelingen tussen neuronen veranderen ook (rijping en leren). Veel interne oorzaken variëren. De motivatie voor bijvoorbeeld voedsel en drinken fluctueert. Mensen en dieren veranderen ‘vanzelf’: rijping. Ook eerdere ervaringen veranderen de interne toestand door leren.
- Door het gedrag verandert het organisme en verandert de omgeving. Als een dier eet, verandert zijn verzadigingstoestand en verdwijnt dat voedsel uit de omgeving. Dieren leren van hun eigen gedrag. Dieren veranderen actief hun omgeving bijvoorbeeld door het bouwen van nesten en holen.
- Natuurwetenschappelijk onderzoek veronderstelt dat men de experimenten kan herhalen. Maar als men een dier een stimulus presenteert, leert het dier daarvan. Bij de tweede en derde presentatie van dezelfde stimulus heeft men te maken met een veranderd dier.



Figuur 3. Schematische figuur van causale verbanden bij gedrag. Rood staat voor directe invloeden van de omgeving op gedrag; groen staat voor erfelijke invloeden; blauw staat voor leereffecten; paars voor effecten van motivatiesystemen; zwart staat voor invloeden van verstand. Variaties op dit schema met dezelfde kleurcodes komen op veel plaatsen voor in dit boek.

#### De 4 vragen van Tinbergen

Voor het causaal onderzoek van een bepaald gedrag (B) moeten volgens Tinbergen (1963) 4 vragen beantwoord worden.

1. Veroorzaking. Wat veroorzaakt gedrag B? Dit is de vraag naar de rol van de actuele omgeving of actuele stimuli.
2. Ontogenese. Hoe komt gedrag B in individuen tot stand in de loop van de ontwikkeling?
3. Overlevingswaarde (*survival value*). In de termen van Tinbergen: "Wat is de 'overlevingswaarde' van B?" Vaak gebruikt men de formulering 'Wat is de functie van B?' De functie is dat gevolg van B dat evolutionair voordelig was of is (van Dongen en Van den Bercken 1981). Dit noemt men ook de ver-verwijderde oorzaak. Omdat een ver-verwijderde oorzaak verwijst naar een evolutionaire oorzaak, gelden de opmerkingen die gemaakt zijn in sectie 5.3.
4. Evolutie. Hoe is B (in enig detail) ontstaan in de loop van de evolutie?

De eerste vraag is de vraag naar de nabije oorzaak van het effect. De 3<sup>e</sup> vraag is de vraag naar de evolutionaire (ver-verwijderde) oorzaak van het ontstaan van het onderliggende systeem.

Onderzoekers begrijpen in grote lijnen de oorzaken van gedrag, maar ze weten ook dat gedrag complex is. Ze kunnen gedrag niet in detail voorspellen, en soms wijken mensen en dieren af van die grote lijnen.

#### Stimuli als oorzaken van gedrag

Incidenteel hebben we met simpele stimulus-gedrag koppelingen te maken. Tinbergen (1951) heeft kartonnen modellen gemaakt van de kop met snavel van een zilvermeeuw (*Larus argentatus*, *herring gull*) met verschillende kleuren en verschillende patronen; hij onderzocht op welke stimuli jonge zilvermeeuwkuijntjes zich het sterkst richtten. Het sterkst bleken te werken: een rode stip, een rode snavel, of een stip met het meest contrast. Verder hebben Lorenz en Tinbergen onderzocht welke vorm van een 'overvliegende vogel' het sterkst tot vluchtreacties van vogels leidde, maar het totaalbeeld bleek complexer (hoofdstuk 3.2.). Inmiddels is de effectiviteit van veel stimuli bij allerlei soorten onderzocht. Als een bepaalde stimulus bijna altijd door een welomschreven gedrag gevolgd wordt, spreekt men van een sleutelstimulus. Sommige kunstmatige stimuli (die niet in de natuur voorkomen) werken sterker dan natuurlijke stimuli; dat noemt men 'supranormale stimuli'.

#### Erfelijkheid als oorzaak van gedrag

*"Volgens Darwin doen dieren van alles wat bijgedragen heeft tot het voortplantingssucces van hun voorouders, ongeacht hoe dit bijdraagt tot hun eigen voortplantingssucces. De meeste individuele organismen planten zich niet voort, hoewel ze alle eigenschappen hebben die bestaan als het gevolg van differentiële voortplanting van hun voorouders. Dus hoewel een organisme in het proces van succesvolle voortplanting kan zijn, dan beïnvloedt dat de eigenschappen van zijn afstammelingen en niet van hemzelf."* (Ghiselin 2002, p. 488).

Traditioneel verrichten ethologen vergelijkende ethologie: ze vergelijken het gedrag van verschillende soorten. Een mooi voorbeeld is het vergelijkend gedragsonderzoek aan 17 eendsoorten (Lorenz 1941). Daarmee bestudeerde hij erfelijke soortverschillen. Er zijn enkele voorbeelden van de combinatie van ethologie en erfelijkheidsonderzoek. Men heeft met succes dieren gekweekt die meer of minder agressief waren, of meer of minder terughoudend of moedig waren. Ook komen er in de natuur incidenteel soortkruisingen voor: de nakomelingen uit dergelijk soortkruisingen vertonen nieuw gedrag dat niet bij een van de ouders voorkwam. Het vergelijken van het gedrag van mensen met dat van andere dieren, vooral chimpansees en bonobo's, is een hoofdthema van dit boek.

#### Leren en intelligentie

Gedrag wordt ook beïnvloed door eerdere ervaringen: dat noemt men leren. Door leren kunnen gebeurtenissen na maanden of jaren nog invloed op gedrag hebben. Ethologen bestuderen vooral de gevolgen van leren in natuurlijke situaties, zoals inprenten, het leren herkennen van groepsgenoten en hun gedrag, maar ook het identificeren van goed voedsel of natuurlijke vijanden (hoofdstuk 3.2.). Mensen en dieren gebruiken soms oplossingen voor nieuwe problemen, of nieuwe oplossingen voor oude problemen. Dat noemt men intelligentie. In hoofdstuk 3.5. toon ik voorbeelden van allerlei intelligent gedrag van dieren. De claim dat alleen de mens beschikt over verstand, is niet houdbaar.

#### 5.4.2. Doelmatige processen in de levende natuur

##### De eerste doelmatigheid in de natuur

Doelmatige organen en processen ontstonden door natuurlijke selectie; niet doordat natuurlijke selectie gericht was op doelmatige eigen-

schappen, maar doordat natuurlijke selectie niet-doelmatige processen elimineerde. Dat geldt voor alle organismen, inclusief planten, bacteriën en virussen. De eerste organismen namen voedsel op doordat voedselmoleculen koppelden aan receptoren aan hun buitenkant: voedselopname was aanvankelijk biochemie. Organismen die dankzij hun receptoren meer en beter voedsel opnamen, kregen de meeste nakomelingen en wonnen in de concurrentiestrijd. In de evolutie van het leven ontstond hier voor het eerst doelmatigheid en daardoor de eerste waarde (hoofdstuk 5.3.).

### 5.4.3. Doelgerichte processen in de levende natuur

#### Het eerste doelgerichte gedrag in de natuur

In de evolutie kon pas doelgericht gedrag<sup>17</sup> ontstaan, nadat organismen zich konden verplaatsen op basis van stimuli. Verscheidene bacteriën of eencellige organismen bewegen zich gericht op stimuli bijvoorbeeld in een concentratiegradiënt van stoffen, op licht, of op de zwaartekracht (Pfeffer 1888, Mesibov e.a. 1973). Dat noemt men taxis. Het is aangetoond dat taxis erfelijk is (Qi en Adler 1989, Croxen e.a. 2006). Dit was het eerste begin van doelgericht gedrag. Dat zijn voorbeelden van gedrag gericht op een doel op basis van fysisch/chemische stimuli en de interne eigenschappen van het organisme, dus doelgericht gedrag op basis van causaliteit. Taxis is reflexmatig doelgericht gedrag. Het moleculair mechanisme van taxis moet nog ontrafeld worden. Als de waarschijnlijke gevolgen van erfelijk gedrag gunstig waren voor de actor, bleef dat gedrag in de evolutie behouden. Het komt vaak voor dat een dier een gedrag uitvoert met een voorspelbaar evolutionair gunstig gevolg voor het dier. Later in de evolutie van gedrag ontstaan er echte terugkoppelsystemen, waarbij een organisme een hypothetisch doel heeft, en een zintuigstelsel registreert in hoeverre de actuele toestand overeenkomt met dat hypothetisch doel.

#### Gedragcriteria voor doelgericht gedrag

We kunnen alleen dan empirisch toetsen of gedrag doelgericht is, als er eerst een of ander 'doel' gespecificeerd is. Soms is in het wild of in het laboratorium de situatie zodanig dat het 'doel' eenduidig is. Bij voedsel of waterdeprivatie is het bereiken van voedsel of water het doel van dier of mens. Maar in andere situaties moet een of ander doel gespecificeerd zijn. Let wel: ik gebruik hier het begrip 'doel' als een

fysisch begrip: de toestand van een concreet ding op een toekomstig tijdstip. Voorbeelden van dergelijke 'doelen' zijn (1) dat het individu op een bepaalde tijd op een bepaalde locatie is, (2) dat het individu voedsel bemachtigt, (3) dat het individu een nest gebouwd heeft, en (4) dat het dier een concurrent verslaat. In iedere situatie zijn er gedragingen die het bereiken van het biologische doel meer waarschijnlijk maken, en andere gedragingen die het bereiken van het biologische doel minder waarschijnlijk maken. Als een organisme redelijk consistent handelingen uitvoert die het bereiken van het biologische doel waarschijnlijker maken, noemen we dat gedrag 'doelgericht', ongeacht of het doel uiteindelijk bereikt wordt. Doelgericht gedrag zien we bij allerlei dieren: bij het zoeken en gebruiken van voedsel en water, bij het zoeken van een seksuele partner en seksueel gedrag, en bij de fases van nestbouw en hofmakerij.

#### Doelgericht gedrag in het laboratorium

Als men het leren van associaties door ratten of duiven wil onderzoeken, geeft men de dieren enige tijd geen eten of drinken, zet hen daarna in een Skinner-box of doolhof, en confronteert hen met keuze-opdrachten. Als het dier de juiste keuze maakt, krijgt hij eten of drinken. Het uitgangspunt van de onderzoekers is dat het een biologisch doel van het dier is voedsel of water te bemachtigen, en dat het dier daartoe doelgericht gedrag vertoont. Toen Tolman (1932) de ruimtelijke intelligentie van ratten wilde onderzoeken, plaatste hij de dieren gedurende enige tijd in een complexe doolhof; later plaatste hij voedsel in de doolhof op één plaats, en liet het dier erin totdat hij het voedsel gegeten had. Toen Tolman later de rat in de doolhof plaatste, ging het dier efficiënt naar de voedselplaats, zo nodig via omwegen als er barrières geplaatst waren. Het uitgangspunt van Tolman was dat het een biologisch doel van het dier is voedsel te bemachtigen, en dat het dier daartoe spatiële intelligentie en doelgericht gedrag gebruikte. Toen Köhler (1921) de technische intelligentie van chimpansees wilde onderzoeken, plaatste hij bananen op moeilijk bereikbare plaatsen, en hij plaatste stokken en dozen in de kooi. Sommige chimpansees slaagden erin de banaan te bemachtigen. Het uitgangspunt van Köhler was dat het een biologisch doel van de chimpansee is een banaan te bemachtigen, en dat het dier daartoe technische intelligentie en doelgericht gedrag gebruikte.

<sup>17</sup> De samenstelling 'doelgericht gedrag' betekent steeds 'goal-oriented gedrag'.

### Gedragcriteria voor doelgericht gedrag

We hebben hier een onderscheid gemaakt tussen begrippen voor 'doel': het fysieke 'goal' en het mentale 'purpose'. We hebben gezien dat apparaten met terugkoppeling doelgerichte (goal-oriented) output kunnen genereren. Naar analogie daarvan ga ik ervan uit dat dieren goal-oriented gedrag kunnen vertonen uitsluitend op basis van causale processen. Bij dat goal-oriented gedrag moet er een goal gespecificeerd zijn. Kunnen we uitsluitend op basis van gedrag besluiten of gedrag van dieren goal-oriented is?

- **Zwakke criteria** voor goal-oriented gedrag van dieren. Hiervoor gaan we uit van een evolutionair voordelige goal, dus het bijdragen tot verbreiding van de eigen allelen. Grof gezegd: tot overleven of voortplanten. Als flexibel gedrag van dieren gericht blijft op dat evolutionair voordelig goal, noemen we dit goal-oriented\* gedrag (met een sterretje).
- **Sterke criteria** voor goal-oriented gedrag van dieren. Hiervoor hebben we te maken met een experimentator die hetzij een goal voor het dier bepaalt (zoals in leerexperimenten), of die de weg naar het goal manipuleert. Het goal moet vooraf gespecificeerd zijn. Als in deze experimenten het gedrag van het dier op het goal gericht blijft, noemen we dit goal-oriented gedrag (zonder sterretje).

Goal-oriented (met of zonder \*) gedrag kan instinctief zijn, aangeleerd of intelligent.

Deze gedragcriteria kunnen ook gebruikt worden voor het gedrag van mensen, maar daarnaast kunnen we mensen ook vragen "waarom ze iets doen". Daar komt wel het probleem bij dat goals niet toegankelijk zijn voor het bewustzijn (en taal) van mensen, maar purposes wel.

Taylor e.a. (2010) hadden wipspanvelkraaien getraind om allerlei gereedschappen te gebruiken in verschillende opstellingen om voedsel te bemachtigen. Vervolgens maakten ze een reeks van 3 opdrachten, waarbij de kraaien bij de eerste 2 opdrachten het gereedschap voor de volgende opdracht konden bemachtigen, en bij de 3<sup>e</sup> opdracht konden ze voedsel bemachtigen. Het uitgangspunt van Taylor e.a. was dat het een biologisch doel van de wipspanvelkraai is voedsel te bemachtigen, en dat het dier daartoe technische intelligentie en doelgericht gedrag gebruikt.

### Doelgericht gedrag in de natuur

In het laboratorium kunnen onderzoekers de doelen van dieren manipuleren. Bij gedrag in de natuur gaan we uit van de hypothese dat het gedrag gericht is op biologische doelen die afgeleid zijn van overleven en voortplanten van het individu en zijn verwanten.

In het begin van het broedseizoen gaan vogels nesten bouwen. Er is grote variatie tussen soorten in het type nest dat ze bouwen; hierin zitten instinctieve, rijpings- en leeraspecten (hoofdstuk 3.3.). Wanneer en waardoor stoppen vogels met verder bouwen aan hun nest? Het lijkt dat er een vrij vaag, soorteigen, erfelijk beeld is wat een 'goed nest' is. Bij sommige weervogels blijft het mannetje doorbouwen aan het nest, totdat het nest door een vrouwtje geaccepteerd wordt. Maar dat verschuift het probleem: aan de hand van welke criteria (stimuli) keurt een vrouwtje het nest goed?

In verscheidene diergroepen migreren individuen over grote afstanden, afhankelijk van de seizoenen, en dus van het beschikbare voedsel. Migraties komen voor bij zoogdieren

(gnoes), vlinders, vissen en vogels. Bij sommige vogelsoorten vertrekken de jonge vogels eerder dan de oudere, ervaren vogels. De trekrichting is erfelijk geprogrammeerd. Aan de hand van welke stimuli blijven de vogels in een bepaald gebied, en trekken ze niet verder?

Als een gevaarlijke binnendringer het nest van een dwergplevier nadert, reageert deze met een 'gebroken-vleugel show' (het *broken-wing display*, Ristau 1991, hoofdstuk 3.5.). Als de indringer niet meteen volgt, reageert de plevier met een intensere en luidere show. De plevier gedraagt zich als een terugkoppelsysteem, waarvan het doel is de indringer bij eieren of jongen weg te lokken.

Bij chimpansees hangt de sociale structuur af van de relaties tussen de individuen. Het is enkele malen waargenomen dat twee mannetjes tijdens langere tijd een betere onderlinge relatie ontwikkelden (een coalitie); men neemt aan dat ze daardoor in de sociale rangorde konden stijgen (de Waal 1982, Goodall 1986). We kunnen alleen speculeren over de 'doelen' van die chimpansees, maar ik denk dat sociale carrières bij chimpansees ongeveer zo ingewikkeld zijn als bij mensen. Chimpansees gebruiken sociale intelligentie doelgericht om hogerop te komen in de hiërarchie.

Er zijn inmiddels veel voorbeelden dat dieren flexibel doelgericht gedrag vertonen, en dat ze oplossingen voor nieuwe problemen uitvoeren (hoofdstuk 3.5.). Juist zoals bij mensen noemen we dit bij dieren 'intelligent gedrag'. In dit opzicht zijn er grote verschillen tussen diersoorten, waarbij sommige groepen opvallend intelligent zijn, zoals primaten, olifanten, walvissen, kraaien, sommige zangvogels, papagaien en octopussen. Binnen soorten van



deze groepen is er variatie tussen 'slimme' en 'domme' individuen.

### Doelgericht gedrag door causale processen?

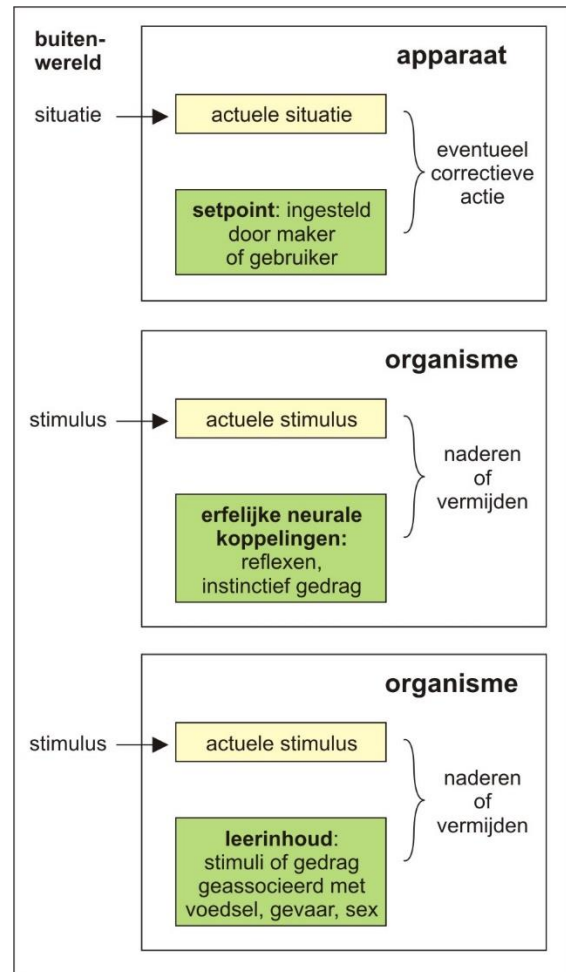
Kan doelgericht gedrag ontstaan door causale processen? Kan een toekomstig voorval een oorzaak zijn van huidige gedrag? Dat kan niet: het is strijdig met fundamentele natuurwetten. Tinbergen (1951) en Skinner (1953) hebben geworsteld met dit probleem.

**Tinbergen.** "Het onderzoek naar doelgerichtheid, het onderzoek naar subjectieve verschijnselen, en het onderzoek naar veroorzaking zijn drie manieren om over gedrag te denken, ieder daarvan is consistent in het gebruik van zijn eigen methoden. Maar verwarring is het gevolg als zij op andermans terrein treden." (Tinbergen 1951, p. 5). Ik onderscheid liever twee hoofdcategorieën: mentale (subjectieve) processen en fysische processen waarbij de laatste in de ethologie bestaan uit de oorzaken en de gevolgen van gedrag.

**Skinner.** "Het is onjuist om te zeggen dat operante reinforcement "de responsie die eraan vooraf ging versterkte". De responsie is al opgetreden en kan niet meer veranderd worden. Wat er wel veranderd is, is de kans dat de responsie in dezelfde **klasse** 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).

### Doelgerichte apparaten en doelgericht gedrag

Mensen hebben complexe apparaten gemaakt met doelgerichte output (sectie 4.3.). Deze apparaten werken doelgericht op basis van een causaal mechanisme. De feitelijke toestand wordt vergeleken met een setpoint dat door de maker of gebruiker van het apparaat ingesteld is, en op grond van de uitkomst van die vergelijking kan corrigerende werking volgen (figuur 4).



Figuur 4. Het algemene principe waarmee apparaten doelgerichte output genereren, en dieren doelgericht gedrag, op basis van causale processen.

Natuurlijke selectie kan complexe zenuwstelsels maken, die complex, doelgericht gedrag genereren op basis van causale processen. Er zijn twee varianten.

1. Doelgericht gedrag op basis van erfelijke neurale verbindingen (figuur 4). Denk hierbij aan het naderen van voedsel, het vermijden van afronden (hoofdstuk 3.3.).
2. Doelgericht gedrag op basis van leren. Mensen en dieren hebben geleerd wat de biologisch relevante gevolgen van stimuli en gedragingen zijn. Op grond van die leerinhouden kunnen ze stimuli naderen of vermijden (wat doelgericht gedrag is, figuur 4).

In analogie met doelgericht gedrag van apparaten, claim ik dat er doelgericht gedrag van dieren of mensen is, op basis van fysisch-/chemische principes. Al is zo'n analogie-rede-nering voorlopig natuurlijk onbevredigend. Gedetailleerd ethologisch, fysiologisch en neuro-anatomisch onderzoek naar doelgericht

gedrag is nodig om de onderliggende causale processen te ontrafelen. Pas als dit gelukt is, kunnen we zeggen dat we aangetoond hebben dat dit doelgerichte gedrag tot stand komt door causale processen – zoals bij doelgerichte apparaten.

## 5.5. Natuurwetenschappelijke geneeskunde

De epidemioloog Bradford Hill (1965) heeft criteria geformuleerd om te concluderen dat er een causaal verband is tussen omgevingsfactoren en het ontstaan van een ziekte (tabel 2). Tegenwoordig propageert men *evidence-based medicine*: medische opvattingen en handelingen dienen door empirisch onderzoek onderbouwd te zijn (Moher e.a. 2001, von Elm e.a. 2007).

### 5.5.1. Het ontstaan van aandoeningen

#### Veroorzaakt een bacterie deze ziekte?

Rond 1846 stierven in Wenen 4 maal meer kraamvrouwen aan kraamvrouwenkoorts in de afdeling waar medisch studenten werden opgeleid, dan in de afdeling waar vroedvrouwen werden opgeleid. Hoe kon dat verklaard worden? Ignaz Semmelweis (1861) sloot overbezetting, dieet, ventilatie, vuil linnengoed en wierook als mogelijke oorzaken uit. Hij vermoedde dat artsen en studenten bij het onderzoek een 'vergift' via hun handen overdroegen naar de patiënten. Na rigoureuze wassen van de handen van artsen en studenten met bleekwater daalde het optreden van kraamvrouwenkoorts spectaculair: een interventie ondersteunde de hypothese. De oorzaak was dus dat artsen en studenten een 'vergift' overdroegen dat door bleekwater verwijderd of

vernietigd werd, maar er was nog geen causale verklaring. De causale verklaring werd 1884 door Robert Koch geleverd: de ziekte werd overgedragen door levende ziektekiemen. Koch heeft toen een aantal criteria geformuleerd om uit te maken of een bepaalde hypothetische ziektekiem de oorzaak van een bepaalde ziekte is (tabel 2). Dit zijn empirische criteria om vast te stellen dat de gespecificeerde ziektekiem inderdaad een oorzaak van de ziekte is. De ontdekkingen van Koch hebben ertoe bijgedragen dat in de geneeskunde bacteriën, virussen, ééncelligen en prionen nu als normale oorzaak van ziekte zijn erkend.

Meer moderne vragen zijn:

- veroorzaakt het HIV-virus AIDS? Ja.
- veroorzaken prionen (bepaalde eiwitten) besmettelijke ziektes? Ja.
- veroorzaakt het Zika-virus microcefalie? Ja.

#### Blindheid bij premature baby's

Het was al lang bekend dat zuurstoftekort tijdens en na de geboorte bij baby's tot ernstige neurologische afwijkingen kan leiden. Daarom was het voor 1950 standaard praktijk om premature kinderen 1 – 2 maanden extra zuurstof toe te dienen (40 - 70% relatieve zuurstofspanning in plaats van de normale 20%). Door toediening van zuurstof werden blauwe premature kinderen zienderogen roze: ouders, artsen en verpleegkundigen waren blij. In die tijd waren eventuele nadelige gevolgen van hogere zuurstofspanningen onbekend. Wel was bekend dat bij premature kinderen vaak blindheid voorkwam door retrolentale fibroplasie (RLF, in 1949 26%). Men schreef RLF toen toe aan te veel licht, tekort aan vitamine A of E, te veel elektrolyten in koemelk, of beschouwde het als een aangeboren afwijking.

Tabel 2. De voorwaarden waaraan volgens verschillende auteurs voldaan moet zijn, voordat men een verband 'causaal' kan noemen.

Algemeen	Koch 1884 (ziekttekiemen)	Hill 1965 (epidemiologie)	Kenny 1979 ( <i>path analysis</i> )
correlatie	<ul style="list-style-type: none"> <li>• aanwezig in patiënt</li> <li>• isolatie en kweek</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• kracht van de associatie,</li> <li>• consistent</li> <li>• specifiek</li> <li>• biologische gradiënt</li> <li>• coherent</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• correlatie (<i>relationship</i>)</li> <li>• geen andere verklaringen (<i>non-spuriousness</i>)</li> </ul>
temporeel	<ul style="list-style-type: none"> <li>• na de besmetting treedt de ziekte op.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• temporeel</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• temporeel (<i>time precedence</i>)</li> </ul>
'voortbrengen' (productie)	<ul style="list-style-type: none"> <li>• besmetting van proefdieren</li> <li>• isolatie van ziektekiem na experimentele besmetting</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• experimenteel bevestigd</li> <li>• analogie</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• aanwezigheid van "<i>an active, almost vitalistic, process</i>"</li> </ul>
volgens natuurwet		<ul style="list-style-type: none"> <li>• biologisch plausibel</li> </ul>	

Bij sommige premature kinderen in Australië werd geen extra zuurstof toegediend omdat de ouders te arm waren; bij deze kinderen kwam blindheid 3 maal minder vaak voor dan bij de kinderen die wel extra zuurstof hadden gekregen (Campbell 1951). Campbell vermoedde dat toediening van extra zuurstof RLF veroorzaakte. Goed onderzoek was noodzakelijk om deze hypothese te toetsen, maar aanvankelijk vond men het onethisch om geen extra zuurstof aan premature kinderen toe te dienen. Toen in 1951 in Washington een gecontroleerd onderzoek startte naar het effect van zuurstof, mocht dit alleen doorgaan als de controlegroep toch minstens enige tijd extra zuurstof kreeg, terwijl de "normale" groep gedurende 4-7 weken 65-70% zuurstof kreeg. In de zuurstof-groep had 20% ernstige RLF, en in de "onethische" (nauwelijks zuurstof-verrijkte) groep 0% (Locke 1954). Inmiddels wordt het als feit beschouwd dat extra zuurstof bij premature kinderen RLF en blindheid veroorzaakt. Ik vermeld dit voorbeeld hier, om (1) te tonen dat geaccepteerde opvattingen in de universitaire geneeskunde soms fout zijn, en (2) te illustreren dat goed empirisch onderzoek het enige wapen tegen vooroordeel is.

### Wiegendood

Een belangrijke triomf van wetenschappelijk medisch onderzoek is het epidemiologisch onderzoek naar de oorzaak van wiegendood (Dwyer 1996), al is deze triomf grotendeels onopgemerkt gebleven. Wiegendood kwam indertijd in Nederland bij 0,7 op de 1000 baby's voor. Door observatie-onderzoek is vastgesteld welke factoren geassocieerd waren met wiegendood. De belangrijkste factor leek dat baby's op hun buik te slapen werden gelegd (de Jonge 1987). Vanaf de tijd dat veel ouders hun baby's op de rug lieten slapen, daalde de frequentie van wiegendood in allerlei landen met 50% - 90% (Moon e.a. 2007). Dit is nooit goed vergeleken onderzocht en het kan ook nooit goed onderzocht worden, omdat de resultaten van de eerste interventie zo overtuigend waren dat een goed onderzoek onethisch is. Hoewel goed interventie-onderzoek ontbreekt, is iedereen nu overtuigd: buikslapen is de belangrijkste oorzaak van wiegendood. Uit observatie-onderzoek werden ook andere hypothetische oorzaken voor wiegendood gesuggereerd, zoals dekbedjes, roken tijdens en na de zwangerschap, niet-gebruiken van een fopspeen (Dwyer 1996, Moon e.a. 2007). Waarschijnlijk zullen we nooit weten of deze zaken echt invloed hebben op de kans op wiegendood, omdat dit met de huidige vooroordelen niet goed onderzocht mag worden. Slapen op de buik vergroot de kans op (= veroorzaakt) wie-

gendood, hoewel wiegendood bij minder dan 1% van de buikslapertjes voorkwam<sup>18</sup>. Niemand stelt de vraag naar noodzakelijke en voldoende voorwaarden voor wiegendood.

### 5.5.2. De werking van geneesmiddelen

#### Werkt een bepaald geneesmiddel?

Vergelijkend gecontroleerd onderzoek is bij uitstek de methode om vast te stellen of een geneesmiddel gunstig werkt (*Streptomycin in Tuberculosis Trial Committee 1948*, Meldrum 2000). Patiënten met een bepaalde ziekte vormen een complexe, heterogene groep mensen; hieruit worden twee groepen gemaakt waarin slechts één parameter verschillend is: het al dan niet ontvangen van een stof die misschien gunstig werkt.

Onderzoek moet nu aan de volgende standaarden voldoen (Rubin 1978):

- randomisatie van de onderzoeksgroepen;
- controle of de randomisatie geleid heeft tot 2 groepen die voldoende gelijk zijn,
- dubbele blindering: noch de onderzoeker, noch de patiënten weten wie placebo krijgt en wie de onderzochte stof, tot na de analyse van alle resultaten
- strikte eisen dat de juiste, volledige gegevens verzameld worden (*good clinical practice*, GCP),
- vooraf keuze voor één belangrijke parameter: de primaire parameter
- waarborg tegen fraude: volgens GCP mogen overheidsautoriteiten alles controleren, tot en met het patiëntendossier bij de huisarts,
- vooraf aanmelden van alle onderzoek, zodat alle resultaten bekend worden, inclusief uitkomsten die nadelig zijn voor het bedrijf dat het onderzoek georganiseerd en betaald heeft,
- vergelijking van het gevolg van de onderzochte stof met het gevolg van een andere stof (placebo of van een aangetoond werkend geneesmiddel),
- replicatie: verschillende onderzoeksgroepen moeten gelijkaardige resultaten gevonden hebben.

Als volgens deze criteria geneesmiddel A bij aandoening B meer effectief is dan placebo, moeten we concluderen dat geneesmiddel A de klachten bij ziekte B vermindert (d.i. een causale uitspraak). Vaak betreft het waarschijnlijkheidsuitspraken: geneesmiddel A vermindert de klachten voldoende bij x% van de patiënten met ziekte B. De effecten van de meeste geneesmiddelen zijn probabilistisch. Er

<sup>18</sup> Dit is de belangrijke oorzaak/gevolg-connectie met  $p(E|C') < 0,01$  uit sectie 3.3.

is vaak veel onverklaarde variatie. Niet alle patiënten reageren afdoende, terwijl het niet bij voorbaat duidelijk is wie goed reageert. Van enkele geneesmiddelen ligt de werking (bijna) vast. Bijvoorbeeld: de anticonceptiepil werkt bijna 100% betrouwbaar. In het 'harde' geneesmiddelenonderzoek is vaak het 'zachte' subjectieve oordeel van de patiënt over de behandeling de primaire parameter. Bedenk verder dat in veel gevallen een causaal verband geconstateerd wordt, zonder dat er een causale verklaring is; d.i. het werkingsmechanisme was onbekend. Lange tijd wist men dat Aspirine® werkt als pijnstiller, maar niet hoe. Causaliteit was toen aangetoond, maar er was geen causale verklaring, omdat het werkingsmechanisme toen onbekend was. Bij een aantal geneesmiddelen is er een zwakker soort causale verklaring. We weten nu bijvoorbeeld dat stimuleren van opiaat  $\mu_1$ -receptoren in de hersenen pijn vermindert. Dit heeft niet de status van een natuurwet, maar het is wel een wetmatig principe in de hersenwetenschap en geneeskunde.

#### Werken homeopathische middelen?

Volgens de homeopathie zijn verdunde ('gepotentieerde') oplossingen van een substantie effectief in de behandeling van aandoeningen, ook als deze minder dan één molecule van de oorspronkelijke substantie bevatten. Als homeopathie inderdaad een aangetoond werkend principe zou zijn, is dat een bijl aan de wortel van het idee dat natuurwetenschap algemeen geldig is. Dan zou dit een voorbeeld zijn waarbij aangetoond is dat het causaliteitsbeginsel niet geldt<sup>19</sup>. De essentiële vraag is: is er goed onderzoek dat aantoont dat een homeopathische middel bij patiënten werkt? Er zijn wel veel publicaties over de effectiviteit van homeopathie, maar wat zijn deze waard? Want als je de bijl aan de wortel van de natuurwetenschap wilt zetten, moet je wel met heel goede resultaten komen. Als je de resultaten van veel onderzoeken wilt evalueren, is meta-analyse het instrument bij uitstek. Een meta-analyse is een analyse van de gepubliceerde resultaten, maar het probleem is dat positieve resultaten ('dat homeopathie werkt') eerder voor publicatie geaccepteerd worden dan negatieve resultaten; dat is *publication bias*.

1. Hoeveel onderzoekers hebben placebo-gecontroleerd onderzoek gestart naar de effectiviteit van homeopathische middelen,

en hoeveel van hen hebben gegevens verkregen van voldoende patiënten met voldoende kwaliteit.

2. Als daar aan voldaan was, was het homeopathisch middel dan effectiever dan placebo? Of omgekeerd? Hoe groot was het verschil?
3. Had de onderzoeker de wens en de capaciteiten om deze resultaten in een wetenschappelijk manuscript te verwerken? Vooral bij negatieve resultaten of bij het ontbreken van een statistisch significant verschil zijn veel onderzoekers niet geneigd om een manuscript ter publicatie te maken.
4. Als er een manuscript ter publicatie werd aangeboden, werd dit manuscript geaccepteerd door een *peer-reviewed* tijdschrift? Vooral bij het ontbreken van een statistisch significant verschil zijn tijdschriften niet geneigd een manuscript te accepteren.

Bij meta-analyses van homeopathisch onderzoek wordt opgemerkt dat rekening gehouden is met *publication bias*. Maar dat is onmogelijk, omdat de onderzoeker van de meta-analyse niet kan weten wat hij niet kan weten: de onderzoeker kan niet weten of alle onderzoeken vermeld zijn. De enige manier om *publication bias* te vermijden is vanaf een bepaald tijdstip alle onderzoeken te voren centraal aan te melden (Kleijnen e.a. 1992). "*De conclusie is dat het beste huidige klinische bewijsmateriaal voor homeopathie niet aanbevelingen rechtvaardigt voor het gebruik ervan in de klinische praktijk.*" (Ernst 2002).

#### Bijwerkingen? Causale attributie

Geneesmiddelen hebben ook bijwerkingen (= onbedoelde, ongewenste effecten). Een probleem is wel dat patiënten alleen klachten ervaren en deze al dan niet als bijwerking interpreteren. Ik ben betrokken geweest bij de publicaties van de resultaten van een placebo-gecontroleerd onderzoek van een anti-diarremiddel, loperamide-oxide (Dreverman e.a. 1995). In dit onderzoek meldden de patiënten met placebo méér bijwerkingen (buikkrampen) dan de patiënten met het actieve geneesmiddel. Wat is hier aan de hand? Buikkrampen vormen een normaal onderdeel van de aandoening die diarree veroorzaakte. Loperamide-oxide bestreed de diarree en de buikkrampen. De placebo-patiënten hadden meer buikkrampen, die zij als bijwerking interpreteerden (een causale mis-attributie). Overigens is dit wel een uitzondering: bijna altijd rapporteren patiënten méér bijwerkingen bij behandeling met de onderzochte stof dan met placebo.

<sup>19</sup> Er wordt wel beweerd dat homeopathie niet kan werken omdat het strijdig is met de natuurwetenschap, maar dat is redeneren vanuit een bepaalde theorie. Dit is oneigenlijke, conservatieve kritiek op de homeopathie.

## 6. Psychologie

### Hoofdstromingen in de psychologie:

Er zijn twee hoofdstromingen in de psychologie.

In de traditie van **William James** (1890) is psychologie de wetenschap van het mentale leven. *“Psychologie is de Wetenschap van het mentale leven, zowel van zijn verschijnselen als van de voorwaarden. De verschijnselen zijn dingen zoals gevoelens, verlangens, cognitie, redeneringen, beslissingen en dergelijke.”* (James 1890, chapter 1). In de psychologie volgens James zijn de volgende causale uitspraken normaal:

- licht, geluid of aanraking veroorzaakt een beleving;
- een wilsdaad veroorzaakt een beweging of gedrag;
- *“Positief affect bevordert fysieke gezondheid”* (Pressman en Cohen 2005).
- *“... mentale processen zijn een belangrijk onderzoeksobject in de sociale wetenschappen omdat zij de meeste handelingen van de mens mediëren.”* (Marini en Singer 1988, p. 401).

Deze zinnen verwoorden dat fysieke prikkels mentale gebeurtenissen veroorzaken en dat mentale gebeurtenissen fysieke processen (gedrag) veroorzaken. In de traditie van James zijn de relevante processen: belevingen, redenen en intenties e.d. Dit alles zijn mentale gebeurtenissen. Causale analyses in de psychologie in de traditie van James zijn complexer doordat fundamentele filosofische vragen over het verband tussen hersenen en bewustzijn niet opgelost zijn (en volgens mij onoplosbaar zijn, hoofdstuk 9.; het best haalbare is wat meer duidelijkheid). Naar mijn mening kunnen mentale processen niet herleid (gereduceerd) worden tot fysische processen. In de psychologie volgens James is introspectie het uitgangspunt. Het voordeel van dit standpunt is dat het uitgaat van belevingen, en dat is **het enige** dat voor mensen belangrijk is <sup>20</sup>, want iets anders is niet toegankelijk voor ons mensen. Het nadeel van dit standpunt is dat belevingen van andere mensen voor ons niet toegankelijk zijn (alleen hun gedrag en hun woorden zijn voor ons toegankelijk), en dat we alleen maar vrijblijvend kunnen speculeren over de belevingen van andere dieren.

In de traditie van **John Watson** (1913, 1924), **Karl Lashley** (1923) en **Burrhus Skinner** (1938, 1953) is psychologie de wetenschap van gedrag. Hier zijn de waarneembare omge-

ving en het waarneembare gedrag het uitgangspunt. Watson wilde van de psychologie een exacte, empirische wetenschap maken. Daarom stelde hij voor dat de psychologie uitsluitend verbanden tussen openbaar waarneembare gebeurtenissen (vaak stimuli) en gedrag zou bestuderen. Watson propageerde verder continuïteit tussen dieren en mensen. Het gevolg van dit standpunt is dat men zich beperkt tot wetenschappelijk toetsbare uitspraken. Maar binnen dit standpunt kan men niet over belevingen spreken - en mensen spreken zo graag over belevingen. Watson noemde psychologie in de traditie van James 'subjectieve psychologie', en zijn eigen psychologie noemde hij 'objectieve psychologie'. In hoofdstuk 10.3. bespreek ik visies op het verband tussen brein en psyche.

### "Waarom doe je dat?"

Als je mensen vraagt waarom ze iets doen, is het antwoord bijna altijd het doel of de reden van het gedrag, en bijna nooit de oorzaak ervan (Nisbett en Wilson 1977). Tinbergen (1951, p. 4) schrijft deze neiging van mensen toe aan introspectie: *“Door introspectie geloven we dat ons gedrag in zekere mate gestuurd wordt door ‘voorkennis’ van doeleinden. Het is echter noodzakelijk om ons te realiseren dat deze conclusie zelf bij de mens geen oplossing voor het probleem is.”* Inderdaad. Onze introspectie heeft wel toegang tot onze belevingen, maar niet tot onze hersenprocessen (hoofdstuk 10.3.), en daardoor kunnen we de reden of het doel van ons gedrag vaak gemakkelijk verwoorden, maar niet de oorzaak. *“De menseijke geest is intrinsiek teleologisch. We geloven nu eenmaal dat bewegende, complexe objecten een purpose moeten hebben.”* (Jolly 1988). In het dagelijks leven worden de begrippen 'oorzaak' en 'reden' enerzijds, en 'gevolg', 'doel' en 'intentie' anderzijds verward. *“In het dagelijks spraakgebruik ... verwacht men vaak oorzaak met reden, en gevolg met consequentie.”* (Bunge 1979, p. 227). Men kan alleen toetsbare zinnen formuleren, als men fysieke en mentale processen strikt onderscheidt.

## 6.1. Oorzaken en redenen

### 'Oorzaak' en 'reden' in allerlei talen

In het dagelijks spraakgebruik maakt men geen duidelijk onderscheid tussen oorzaak en reden; dat geldt voor alle onderzochte talen. Het onderscheid tussen oorzaak en reden kan men pas helder maken na een analyse van fysische en mentale processen (hoofdstuk 10.3.). In het Griekse denken over oorzaak staan de begrippen *aition* en *logos* centraal

<sup>20</sup> Het bedrag op je bankrekening doet er niet toe, maar alleen je perceptie/geloof van het bedrag op je bankrekening.

(Bunge 1979, p. 226, Lloyd 1995). Beide begrippen betekenen zowel oorzaak als reden. *Aition* betekent ook schuld en verantwoordelijkheid, terwijl *logos* ook woord, verhaal en gedachte-inhoud betekent, en ook de schepende geest (evangelie volgens Johannes 1,1). De woorden *aition* en *logos* zijn vaak uitwisselbaar (Bunge 1979). In het Latijn hanterden filosofen de begrippen *causa* en *ratio*; ook hier werd geen helder onderscheid tussen deze begrippen gemaakt (Bunge 1979, p. 227). In het Engels werd dit *cause* en *reason* en in het Nederlands oorzaak en reden. Naar mijn mening formuleren we alleen toetsbare zinnen, als we fysieke en mentale gebeurtenissen strikt onderscheiden - en dus ook oorzaak en reden. Als natuurlijke selectie een eigenschap van een organisme voortgebracht heeft, spreken we van de oorzaak van het ontstaan van deze eigenschap (de '*cause d'être*'). Als een ontwerper of een ambachtsman een ding wil maken, spreken we van de reden dat dit ding gemaakt is (de '*raison d'être*'). Als een file het gevolg is van een ongeluk, is dat ongeluk de '*cause d'être*' van de file. Als een file het gevolg is van een actie van boze chauffeurs, dan is die boosheid de '*raison d'être*' van de file, maar hun langzaam rijdende auto's is de '*cause d'être*' van de file. In de praktijk is het soms lastig een onderscheid te maken tussen 'oorzaak' en 'reden'.

### Oorzaak ≠ reden

Hier stel ik voor om de woorden 'oorzaak' en 'gevolg' te gebruiken voor de wereld van de dingen, en de woord 'reden' en 'intentie' voor de wereld van belevingen (of mentale processen, hoofdstuk 10.3.). Oorzaken en gevolgen zijn welomschreven toestanden of gebeurtenissen van concrete dingen (inclusief organismen) op een gespecificeerde tijd. Wittgenstein had zijn gedachten over het verband tussen oorzaak en reden verwoord, die postuum verspreid over enkele boeken gepubliceerd zijn (Wittgenstein 1953, 1958, Wittgenstein e.a. 2003, Schroeder 2013). Wittgenstein gebruikte het voorbeeld van een treinbestuurder die een rood knipperlicht ziet en de trein laat stoppen. Op de vraag "Waarom stopte je?" antwoordde de bestuurder "Omdat er een stopsignaal was." Dat antwoord geeft de reden voor het gedrag, en niet de oorzaak. "*Wezens hebben als eerste de autoriteit over de redenen voor hun acties, De reden die zij oprecht claimen, is wat wij hun reden noemen.*" (Wittgenstein e.a. 2003, 30f., 110f.). "*We weten de reden voor een actie (action) met zekerheid ... maar niet de oorzaak van een handeling (act).*" (Wittgenstein e.a. 2003, 424). Let wel: de vermelde reden voor een gedrag

kan verwijzen naar een voorval dat aan het gedrag voorafging, of naar het beoogde doel van het gedrag. De treinbestuurder kon zeggen dat hij stopte vanwege het stopsignaal, of om een botsing te voorkomen. Schroeder (2013) geeft het voorbeeld dat hij een ander op zijn nummer zette met als vermelde reden de onbeleefdheid van die persoon. Maar mensen die hem beter kenden, wisten dat hij dat deed omdat hij jaloers op die ander was, wellicht zonder het te weten. "*De reden voor mijn actie was inderdaad wat ik vermeldde. Maar omdat mijn gedrag minder onder mijn controle was dan ik geloofde, kon mijn gedrag niet volledig verklaard worden door mijn redenen. Een deel van mijn gedrag (de ongepaste felheid van mijn uitbarsting) kon alleen causaal verklaard worden doordat ik meegesleurd was door een emotie die ik niet volledig overzag.*" (Schroeder 2013, p. 560).

Als iemand iets ten onrechte meende waar te nemen, en hij handelde daarnaar, dan kan hij dat terecht 'de reden' van zijn gedrag noemen. Stel: iemand krijgt de hypnotische suggestie een paraplu te pakken, en hij doet dat. De hypnose wordt beëindigd, en een onderzoeker vraagt hem waarom hij een paraplu gepakt heeft, dan zal hij allerlei rationalisaties als reden geven, maar niet de oorzaak dat de hypnotiseur hem dat opgedragen heeft. Bij hersenletsels kan er een merkwaardige discrepantie zijn tussen de oorzaak van complex gedrag en de reden die de patiënt vermeldt. Een patiënt met '*blindsight*' (hoofdstuk 10.3.) volgde met zijn ogen een stipje dat hij zei niet te zien; als reden voor dit gedrag kon hij niet opvoeren dat hij het stipje wilde volgen. Een '*split-brain*' patiënt (hoofdstuk 10.3.) greep met zijn linkerhand de pen die in het linker visuele veld getoond was, maar hij kon daarvoor geen correcte reden vermelden. Voor de onderzoeker was de oorzaak voor deze handeling wel bekend. Redenen behoren tot de wereld van de mentale voorvallen, en oorzaken behoren tot de wereld van de dingen (of empirische wetenschappen, hoofdstuk 10.1.). Redenen en oorzaken zijn ontologisch verschillend. Omdat de bestuurder in het voorbeeld van Wittgenstein kon zeggen (= gedrag) wat zijn reden (= mentaal) was, past dit in een dualistisch denkkader.

### Oorzaak = reden?

De filosoof Donald Davidson (1963, 1995) is een aanhanger van de '*identity theory*': dat sommige neurale processen mentale processen **zijn** (hoofdstuk 10.3.). "*Dus iedere mentale gebeurtenis die causaal gerelateerd is aan een*

**Waarom-vragen**

Als men probeert een proces wetenschappelijk te verklaren, kan men dat doen aan de hand van 'waarom-vragen' (Hempel 1965). Er zijn verschillende waarom-vragen.

Waarom-vragen over processen in de **levenloze natuur**; dit is het zoeken naar oorzaken, ofwel hoe de begintoestand door de natuurwetten leidde tot later toestanden (1).

Waarom-vragen over processen in de **levende natuur** zijn complexer. Men kan zoeken naar:

- Oorzaken binnen het organisme (2)
- Oorzaken als reactie van het organisme op de omgeving (3)
- Redenen van gedrag (d.i. mentaal); hier beperk ik me tot gedrag van mensen. Een vermelde reden voor een gedrag kan zijn een voorval in het verleden (4), of een gewenste toestand in de toekomst (5) (bijvoorbeeld: 'ik deed dat omdat zij het vroeg' of 'ik deed dat om haar blij te maken').

In de situaties (1), (2) en (3) spreekt Hempel van een waarom-vraag die een verklaring zoekt ('*explanation-seeking why-question*') en de verklaring is de oorzaak (een verklaring volgens een natuurwet, '*covering-law explanation*'). Het is helderder het woord 'waarom' in deze vragen te vervangen door 'waardoor' ('*through which*').

In de situaties (4) en (5) spreekt Hempel van een waarom-vraag die een reden zoekt ('*reason-seeking why-question*') en de verklaring is de reden ('*reason*'). Het is helderder om 'waarom' in situatie (5) te vervangen door 'waarvoor' of 'waartoe' ('*wherefore*'). In situatie (4) kan men voorstellen: 'welke gebeurtenissen deden je besluiten tot [handeling]?' (Liever gebruik ik niet het woord 'waarom' dat verscheidene betekenissen heeft.)

*fysieke gebeurtenis, is een fysieke gebeurtenis.*" (Davidson 1995, p. 123). Binnen dit standpunt kan hij geen onderscheid maken tussen oorzaak en reden. Hij concludeerde daartoe omdat "*ik van de aanname uitga dat zowel de causale afhankelijkheid en de abnormaliteit van mentale gebeurtenissen onloochenbare feiten zijn.*"<sup>21</sup> (Davidson 1995, p. 111). Maar men kan even goed uitgaan van andere aannames. Binnen de *identity theory* kan men geen onderscheid maken tussen oorzaak en reden<sup>22</sup>. Maar ik vind dat er goede redenen (!) zijn om oorzaak en reden te onderscheiden.

Hoewel in allerlei talen de begrippen 'oorzaak' en 'reden' in de praktijk uitwisselbaar zijn, en vaak verward worden, tonen de voorbeelden uit de vorige alinea dat helder, toetsbaar spreken over gedrag alleen mogelijk is als men oorzaak en reden strikt scheidt.

## 6.2. Gevolgen, doelen en intenties

### Fysische en mentale 'doelen'

In fysische termen, hebben oorzaken gevolgen, volgens wetmatige processen. In mentale termen, hebben mensen intenties, die gevolgd kunnen worden door wilsdaden ('*actions*'<sup>23</sup>). In

sectie 6.1. heb ik een strikt onderscheid voorgesteld voor de fysische term 'oorzaak' en de mentale term 'reden'. In deze sectie onderscheid ik twee betekenissen van het woord 'doel': ik gebruik het woord '*goal*' voor doelen die te herleiden zijn tot fysische processen, en het woord '*purpose*' voor doelen als mentaal proces. Een mens kan een *purpose* hebben, maar we kunnen ook spreken van het '*purpose*' van een ding, wat verwijst naar de '*purpose*' van de ontwerper/maker/gebruiker.

Processen die gericht zijn op *goals* zijn '*goal-oriented*', terwijl het gedrag van mensen '*purposeful*' kan zijn<sup>24</sup> (figuur 5).

In het menselijk lichaam en in het gedrag van mensen zijn er terugkoppelsystemen (Wiener 1948).

- Sommige terugkoppelsystemen werken zonder dat mensen zich dat bewust kunnen zijn. Dat geldt bijvoorbeeld voor het regelsysteem voor de bloedsuikerspiegel. Het setpoint van dit systeem is een bloedglucoseconcentratie van 4 – 8 mM. Dit systeem is *goal-oriented*.

ieder ander gedrag. Dit onderscheid is niet toetsbaar (hoofdstuk 10.3.).

<sup>24</sup> 'Doelgericht' is in het Duits '*gezielt*', en in het Engels '*purposeful, purposive, goal-oriented*'. 'Doelbewust' is in het Duits '*zielbewußt*', en in het Engels '*determined, purposeful*'. Het algemene woord voor 'doel' in het Duits is '*Ziel*'; voor bedoeling gebruiken ze '*Zweck*' of '*Absicht*'. Het algemene woord voor 'doel' in het Engels is '*aim*'.

<sup>21</sup> Dit is een vreemd gebruik van het woord '*fact*'.

<sup>22</sup> Verder gelden de bezwaren tegen de *identity theory* die ik in hoofdstuk 10.3. genoemd heb.

<sup>23</sup> Verscheidene auteurs gebruiken het woord '*action*' (NL actie) voor gedrag dat het gevolg is van een bewust proces (O'Connor en Sandis 2013), en het woord '*act*' (NL handeling) voor

### Intenties en doelen – *goal* en *purpose*

Verscheidene filosofen, zoals Daniel Dennett (1971, 1983) en John Searle (1980, 1983) gebruiken het woord 'intenties' voor de achtergronden van doelgericht gedrag. Searle benadrukt dat gedrag van mensen en dieren 'intentioneel' is. Dennett wil het gedrag van systemen analyseren vanuit de hypothetische intenties van die systemen; dat noemt Dennett de 'intentionele houding' (*'intentional stance'*).

Dennett verwerpt het onderscheid tussen mentale en fysische processen als een Cartesiaanse drogreden. Hij wil expliciet geen onderscheid maken tussen fysische en mentale processen.

Searle (1980) doet alsof hij een causale beschrijving van gedrag wil geven: "*Bij mensen en dieren is intentionaliteit het product van causale processen in de hersenen*", maar hij spreekt over "*de feitelijke causale relatie tussen mentale processen en hersenen*." (Searle 1980, p. 417).

In dit hoofdstuk onderscheid ik twee betekenissen van het woord 'doel': ik gebruik het woord '*goal*' voor doelen die te herleiden zijn tot fysische processen, en het woord '*purpose*' voor doelen als mentaal proces. Ik betoog dat zinnen alleen toetsbaar zijn als men mentale en fysieke processen strikt scheidt. Voorlopig speel ik het intellectuele spel om te proberen voor alle natuurverschijnselen causale verklaringen te vinden. Daarom zeg ik: "*Goal-directed behavior of humans or animals is a causal product of brain processes*." Ik gebruik het woord '*purpose*' voor mentale processen. Het verband tussen mentale en fysieke processen is onduidelijk (hoofdstuk 10.3.). Omdat ik toetsbare zinnen wil formuleren, vermijd ik het gebruik van mentale termen.

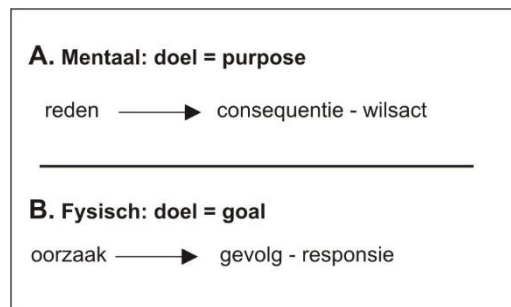
- Sommige onderzoekers menen dat andere terugkoppelsystemen alleen werken, als mensen bewust naar hun doel gaan. Dat geldt bijvoorbeeld als mensen van plaats A via een bepaald traject naar plaats B willen gaan. Dat gedrag is *purposive*.

### '*Biological goals*' en mentale '*purposes*'

Volgens het neodarwinisme worden erfelijke eigenschappen van levende organismen de volgende generaties frequenter, als die eigenschappen het overleven of voortplanten van het individu en zijn verwanten meer bevorderen dan van andere soortgenoten. Overleven, voortplanten, verwerven van middelen van bestaan, en het welzijn van verwanten zijn fysische biologische doelen, die ik in het vervolg '*biological goals*' noem. Terwijl *biological goals* (per definitie) evolutionair voordelig zijn, geldt dat niet voor alle mentale *purposes*. Voorbeelden van doordacht, maar evolutionair nadelig gedrag zijn het gebruik van voorbehoedsmiddelen, homoseksueel gedrag, of zelfmoord plegen<sup>25</sup>. Maar iedereen gaat ervan uit dat ook deze gedragingen het gevolg zijn van activiteit van neuronen.

Ook Darwin (1872) had problemen met mentale termen. In het slotwoord van zijn boek over de expressie van emoties schrijft hij: "... *in dit hele boek heb ik vaak het gevoel gehad dat het moeilijk is de woorden de wil, bewustzijn en intentie correct te gebruiken.*"

Tabel 3 toont in welke wetenschappen de begrippen 'oorzaak/gevolg', 'evolutionair voordeel', '*goal*' en '*purpose*' van toepassing zijn.



Figuur 5. Schematisch overzicht van het verband tussen 'oorzaak' en 'reden', en tussen 'goals' en 'purpose'.

Tabel 4 toont op welke dingen de begrippen 'oorzaak/gevolg', 'evolutionair voordeel', '*goal*' en '*purpose*' van toepassing zijn.

### Filosofen en doelen

Uit introspectie weten we dat we 'intenties' hebben om een of ander *purpose* te bereiken (Searle 1983). De vraag of intenties een oorzaak van gedrag zijn, kan men alleen 'beantwoorden' door te verwijzen naar het eigen standpunt in het brain/mind-debat. Een aanhanger van het interactionisme meent dat intenties een oorzaak van gedrag zijn. Een aanhanger van de *identity theory* meent dat intenties en neurale activiteit hetzelfde zijn, dus dat het een niet een oorzaak van het ander kan zijn. In mijn denken is neurale activiteit altijd een oorzaak van gedrag, maar een oprecht persoon kan een reden voor zijn of haar gedrag vermelden die niet overeenstemt met de oorzaak.

<sup>25</sup> Ik heb geen waarde-oordeel over deze gedragingen.



Tabel 3 Een overzicht van de wetenschappen waar de begrippen 'oorzaak/gevolg', 'evolutionair voordeel', 'goal' en 'purpose' van toepassing zijn.

	oorzaak- gevolg	evolutionair voordeel ('functie')	goal (doel) (fysisch)	purpose (doel) (mentaal)
natuurkunde	+	-	-	-
scheikunde	+	-	-	-
biologie	+	+	+	-
psychologie (Watson, Lashley, Skinner)	+	+	+	-
psychologie (James)	+	+	+	+

Tabel 4. Een overzicht op welke dingen de begrippen 'oorzaak/gevolg', 'evolutionair voordeel', 'goal' en 'purpose' van toepassing zijn.

	oorzaak- gevolg	evolutionair voordeel ('functie')	goal (doel) (fysisch)	purpose (doel) (mentaal)
levenloze dingen in de natuur	+	-	-	-
micro-organismes				
geen locomotie	+	-	-	-
locomotie	+	-	+	-
planten				
onderdelen	+	+	-	-
hele plant	+	-	+	-
dieren				
weefsels-organen	+	+	-	-
gedrag	+	+	+	-
terugkoppel systemen	+	+	+	-
heel dier	+	- #	+	wschl
mens	+	-	+	+
apparaten				
zonder terugkoppeling	+	-	- *	- *
met terugkoppeling	+	-	+ *	- *

# alleen bij eusociale soorten

\* het doel (goal of purpose) van een apparaat hangt af van de ontwerper/maker/gebruiker.

Filosofen proberen onderscheid te maken tussen intentioneel en niet-intentioneel gedrag (Davidson 1963, Taylor 1966, Mele en Moser 1994, Mele 1997, Knobe 2003, 2006, O'Connor en Sandis 2013, Davis 2013). Intentioneel gedrag noemt men wel 'action', en 'niet-intentioneel gedrag noemt men wel 'act', maar deze termen worden niet consequent gebruikt.

Wanneer deze filosofen over 'intenties' spreken, is een concrete intentie het uitgangspunt van hun denken, en niet de conclusie van hun denken. Er zijn geen toetsbare criteria om intentioneel van niet-intentioneel te onderscheiden.

Verscheidene filosofen, zoals Daniel Dennett (1971, 1983) en John Searle (1983) gebruiken het woord 'intenties' voor de achtergronden van doelgericht gedrag. Searle benadrukt dat alle gedrag 'intentioneel' is, waarbij hij intentioneel als een mentaal proces beschouwt. Dennett wil het gedrag van systemen analyseren vanuit de vermoede intenties van die sys-

temen; dat noemt Dennett de 'intentionele houding'. Dennett verwerpt het onderscheid tussen mentale en fysische processen als een Cartesiaanse drogreden. Dennett wil expliciet geen onderscheid maken tussen fysische en mentale processen.

#### Disposities van dieren

Iets vergelijkbaars met intenties van mensen geldt voor dieren. Men zegt dat dieren neigingen (*dispositions*) voor een bepaald gedrag hebben. Het begrip 'neiging' moet verhelderd worden.

In een bepaalde interpretatie is een dispositie een **statistische parameter** dat bepaald gedrag in een bepaalde context waarschijnlijker is.

In een andere interpretatie is een dispositie **iets innerlijks** in het dier, waarbij er twee variabelen zijn:

1. een dispositie is een toestand van neuronen, wat gereduceerd kan worden tot een causaal proces
2. een dispositie is een mentaal proces van dieren; mentale processen kunnen niet causaal herleid worden tot neurale processen: disposities als mentaal proces zijn niet-reduceerbaar tot causale processen (Thorpe 1974, Sehon 2013). Spreken over disposities van dieren als mentaal proces is zinloos en eindeloos.

### Intenties van mensen

Ik zie geen mogelijkheid om mentale processen causaal te herleiden tot neurale processen: intenties en *purposes* zijn niet-reduceerbaar tot causale processen van fysieke objecten (Sehon 2013).

## 7. Causaliteit in theoretische modellen

### 7.1. Correlatie en veroorzaking

#### *Path analysis*

In een artikel getiteld "*Correlation and causation*" heeft Sewall Wright, geneticus en theoretisch evolutiebioloog, de *path analysis*<sup>26</sup> ontwikkeld (Wright 1921). *Path analysis* is een statistische methode om verbanden te bestuderen tussen meerdere variabelen (multipelere regressie analyse), met de bedoeling om causale verbanden te ontdekken. Vanaf het eerste begin tot heden is er discussie over het verband tussen correlatie en causaliteit (Niles 1922, 1923, Wright 1923, McKim en Turner 1997, Shipley 2000, Evans e.a. 2002). Wright zelf "*benadrukt dat de combinatie van kennis van de correlaties met kennis van de causale verbanden ... iets heel anders is dat het afleiden van causale verbanden uit correlaties. ... Voorkennis van de causale verbanden is een eerste vereiste.*" (Wright 1923 p. 240).

De beperkingen van *path analysis* blijken uit een experimenteel onderzoek van een situatie waarbij de werkelijke causale verbanden bekend zijn en de relevante correlaties berekend zijn. Bij allerlei apensoorten werd het verband onderzocht voor mannetjesapen tussen positie in de rangorde, het aantal paringen, wie met

wie paart, en het aantal nakomelingen. Omdat de echte oorzaak/gevolg-verbanden bij de voortplanting bekend zijn, was het aardig te zien welke correlaties statistisch significant waren. Voor de afzonderlijke apensoorten en voor de afzonderlijke onderzoeken was er een random verband welke correlaties statistisch significant waren (de Ruiters en Van Hoof 1993). Dit toont de beperkingen van *path analysis*.

#### Causatie in de sociale wetenschappen

Sinds 1966 is *path analysis* in de sociale wetenschap geïntroduceerd. Sindsdien zien we in de sociale wetenschappen een ware explosie van "*path models*" en "*causal models*". *Path analysis* toont tussen welke variabelen de correlaties het grootst zijn - en niet meer dan dat. In een bespreking van het verband tussen correlatie en causaliteit, verwoordt Kenny (1979, p. 2-4) voorwaarden waaraan voldaan moet zijn als men wil concluderen dat X een oorzaak is van Y:

1. **Time precedence:** X moet voorafgaan aan Y.
2. **Relationship:** "*impliciet is hier het vereiste dat oorzaak en gevolg variabelen zijn, dat wil zeggen dat ze beide twee of meer waardes kunnen aannemen.*" (Kenny 1979, p. 3). In *path analyses* treffen we variabelen aan die verwijzen naar abstracte concepten, die bijvoorbeeld het resultaat zijn van psychometrisch onderzoek of enquêtes.
3. **Nonspuriousness.** Er mag niet een zogenaamde *confounder* zijn: een variabele Z die zowel op X als op Y invloed heeft. "*De meeste discussie in dit boek gaat over het probleem van onechte interacties.*" Daarnaast kan er ook sprake zijn van intervenierende variabelen: een variabele Z is een intervenierende variabele als X invloed heeft op Z en Z heeft invloed op Y (en er is geen directe invloed van X op Y).
4. "*... er is misschien nog een vierde voorwaarde voor veroorzaking die moeilijk te verwoorden is. Deze vierde voorwaarde is dat causaliteit impliciet een actief, bijna vitalistisch proces inhoudt.*" (Kenny 1979, p. 4). Dit sluit aan bij het idee dat een effect veroorzaken zo iets is als een effect produceren.

### 7.2. Heritabiliteitsmodellen

#### Een causale interpretatie van heritabiliteit

De heritabiliteit van een eigenschap wordt geschat op basis van correlaties. Maar vaak wil men weten in welke mate genen een eigenschap veroorzaken i.p.v. correlaties. Om uit

<sup>26</sup> Andere namen voor varianten van *path analysis* zijn: *theory of path coefficients*, *causal modelling*, *analysis of covariance structures*, *latent variable models*, *structural modelling*, en *structural equation modelling* (SEM). SEM is een ongelukkige term, omdat dit reeds *standard error of the mean* en *scanning electron microscopy* betekent.

correlaties causale verbanden af te leiden, moeten we een causale hypothese, model of wetmatigheid hebben. Dat wil zeggen: voor het berekenen van 'de' heritabiliteit moet men specificeren welk model gebruikt wordt voor de berekening (Eaves e.a. 1989, Evans e.a. 2002). Het meten van heritabiliteit is een variant van *path analysis*. In het geval van heritabiliteit kan men uit *path analysis* besluiten tot causale verbanden, doordat de richting van de causaliteit onomstreden is: genen veroorzaken (mede) de eigenschappen van organismen, en niet *vice versa*. Vanaf het begin is heritabiliteit ontwikkeld om causale verbanden te overzien en om kwekers van dieren en planten advies te geven (Wright 1920). Door gericht onderzoek kan men de causale invloed van erfelijke eigenschappen schatten, en ook van opgroeien in een gemeenschappelijke, en een niet-gemeenschap-pelijke omgeving.

### 7.3. Sociologische modellen

#### Waarom causaal onderzoek in de sociologie?

In de sociologie en economie bestudeert men verbanden tussen abstracte begrippen, zoals het percentage aanhangers van een bepaalde religie, zelfmoordpercentages, trouwcijfers, productiecijfers, criminaliteitscijfers. De relaties tussen deze abstracte begrippen zijn volgens het begrippenkader van dit boek niet 'causaal'. Een abstractie kan geen oorzaak zijn. Een boek over *Social causality* begon met: *“Waarom zouden we aandacht geven aan het causaliteitsprobleem? Volgens ons is één antwoord dat het succes van sociaal interventiebeleid<sup>27</sup> en de daarop volgende geloofwaardigheid van de sociale wetenschap, ervan afhangt dat we de mechanismes kennen waardoor een variabele een andere variabele verandert.”* (Hage en Meeker 1988).

#### Problemen met causaal onderzoek in de sociologie

In de sociologie beschrijft men de correlatie tussen abstracte parameters. Als het goed is, introduceert men extra kennis om causale verbanden achter deze correlaties te achterhalen (zie sectie 5.). Onderzoekers in de sociologie proberen vaak *“de oorzaken en gevolgen van sociale verschijnselen te identificeren op basis van statistische gegevens zonder experimenten en zonder sterke kennis van de relevante causale wetten of van speciale causale mechanismen.”* (Turner 1997, p. 23). *“De causale vragen die sociaal wetenschappers stellen, zijn belangrijke vragen die beant-*

*woord moeten worden. [...] We denken dat de onzekerheid in de causale aannames het belangrijkste in deze onderneming is, en niet onzekerheid in statistische aannames en zeker niet steekproeffouten.”* (Clogg en Haritou 1997). *“Maar het grootste probleem blijft over. Kunnen sociaal wetenschappers causaliteit kwantitatief afleiden uit statistische analyses van correlatie matrices? ... Zoals ik de resultaten lees, hebben correlatie-methodes niet geleverd wat verwacht werd.”* (Freedman 1997). *“Causaliteit kan alleen aangetoond worden door geëigend onderzoek (bijvoorbeeld longitudinaal onderzoek of experimenten), terwijl statistisch gegoochel oorzaak en gevolg niet kan ontrafelen.”* (Streiner 2005).

De onderzoekers menen niet letterlijk dat het ene abstracte begrip het andere veroorzaakt. De echte oorzaken en gevolgen zijn de fysieke processen die weerspiegeld zijn in de abstracte parameters.

Ik ben iedere keer weer verrast door het grote gemak waarmee sociale wetenschappers tot allerlei causale verbanden concluderen. Maar bijvoorbeeld de verdeeldheid onder criminologen over de oorzaken en de optimale aanpak van criminaliteit illustreert dat de meeste causale conclusies voorbarig getrokken zijn.

### 7.4. Econometrische modellen

In de econometrie heeft men te maken met verscheidene tijdsreeksen, en men onderzoekt het verband tussen die tijdsreeksen. Clive Granger (1969) berekende de correlatie tussen dergelijke tijdsreeksen. Eerder optredende gebeurtenissen beschouwde hij als 'mogelijke oorzaken', en later optredende gebeurtenissen als 'mogelijk gevolgen'. Als hij met die correlaties toekomstige gebeurtenissen kon voorspellen, beschouwde hij dat als aanwijzing voor een causaal verband. Uit correlaties kan men niet zomaar tot causaliteit besluiten; daarom noemt men dit 'Granger causaliteit'. Maar als men meer weet over de tijdreeksen (bijvoorbeeld onderliggende natuurwetten, of de gevolgen van eerdere interventies), kan men die extra kennis gebruiken om te concluderen tot echte causale verbanden.

Onderzoek naar correlaties tussen tijdsreeksen wordt ook in andere wetenschappen gebruikt; bijvoorbeeld in het auditief systeem, waar de causale verbanden wel duidelijk zijn (Aertsen en Johannesma 1981). Correlaties tussen tijdsreeksen moeten altijd met zorg geïnterpreteerd worden (Maziarz 2015).

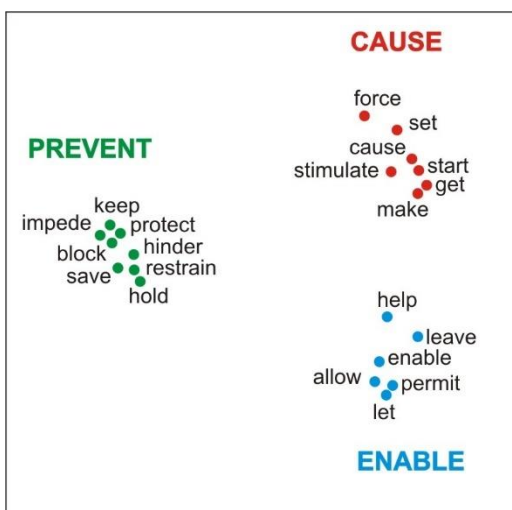
## 8. Het verwoorden van causale verbanden

<sup>27</sup> Welke interventies? Welk succes?

### 'Productie' en kracht

De essentie van causaliteit is 'productie': een toestand of gebeurtenis van concrete dingen 'produceert' een andere gebeurtenis van concrete dingen (Michotte 1946, p. 251, Bunge 1979). Dat geldt voor de vóórwetenschappelijke perceptie van mechanische, dierlijke en sociale causaliteit, en voor causale uitspraken in de natuurwetenschap. 'Productie' en 'oorzaak' zijn woorden voor primitieve, niet-herleidbare concepten (de 'semantic prime' 'do' van Goddard and Wierzbicka 2007).

Er is een speciale verbintenis tussen oorzaak en gevolg. Schlick (1932) sprak over "een echte connectie tussen oorzaak en gevolg, een eigenaardige 'intieme band', of een niet-waarneembare 'verbinding'." Kenny (1979, p. 4) verwoordde hetzelfde idee: "... er is misschien nog een vierde voorwaarde voor veroorzaking die moeilijk te verwoorden is. Deze vierde voorwaarde is dat causaliteit impliciet een **actief, bijna vitalistisch proces** inhoudt." Deze 'eigenaardige' 'intieme band' tussen oorzaak en gevolg, en dit 'actief, bijna vitalistisch proces' noemt men in de natuurkunde en in het dagelijks leven 'kracht' (Wolff en Shepard 2013). Met het woord 'kracht' hebben we een woord voor het verband tussen oorzaak en gevolg in een gebruikelijke taal. Door dit woord 'kracht' begrijpt men het niet, maar men is eraan gewend (Friebe 2007). Ook Michotte concludeert: "De causale impressie is **de waarneming van de werking van een mechanische kracht**." (Michotte 1946, p. 226)



Figuur 6. Clustering van woorden waarmee proefpersonen activiteiten in video's beschreven (gegevens van Wolf 2007).

In dit denkschema verwijst oorzaak altijd naar concrete dingen. In dit denkschema is het een categoriefout als men een abstractie als oorzaak beschouwt, bijvoorbeeld in zinnen zoals

"de afname in kindermortaliteit leidt tot lange-termijns-toename in lichaamslengte" (hoofdstuk 2.3.).

### Woorden voor causale werking

De interacties tussen dingen worden beschreven in 'force dynamics' (Talmy 1988). Relevante werkwoorden zijn onder andere 'causing', 'letting', 'hindering' en 'helping'. Proefpersonen kregen video-animaties te zien, deels met alleen levenloze objecten en deels met interacties tussen mensen, en ze beoordeelden welk causaal werkwoord ze het meest passend vonden. Dan ontstaan er 3 clusters van werkwoorden: 'cause', 'enable' en 'prevent' (figuur 6, Wolff en Song 2003, Wolf 2007).

## 9. Besluit

### Is een oorzaak een ding of een gebeurtenis?

Is een oorzaak een ding of een gebeurtenis (Lloyd 1995)? Dat kan nu opgelost worden. De essentie van causaliteit is 'productie': een toestand of gebeurtenis van concrete dingen 'produceert' een andere gebeurtenis van concrete dingen. De oorzaak is dus geen ding of gebeurtenis, maar een toestand of gebeurtenis van concrete dingen.

### 9.1. Zijn causale processen een mentaal construct?

#### De natuurwetten golden al voordat er mensen waren

Zijn causale processen een gegeven uit de natuur of een mentaal construct van mensen? "Het idee dat causaliteit een mentaal construct zou zijn, een puur subjectief verschijnsel, werd benadrukt door Berkeley en Hume, de volgers van Locke, en ook door Kant." (Bunge 1979, p.5). "Voor het moment vermelden we alleen de tegengestelde stelling, namelijk dat veroorzaking geen categorie van **relatie** tussen ideeën is, maar een **categorie van verbinding en determinatie** die correspondeert met een echte eigenschap van de feitelijke (externe en interne) wereld, zodat het een ontologische status heeft..." (Bunge 1979, p. 6). In de natuurwetenschappen gaat men ervan uit dat de natuurwetten al golden, voordat er dieren of mensen waren om oorzaak/gevolg-ketens waar te nemen. In hoofdstuk 3.5. toon ik voorbeelden dat dieren fysische intelligentie over causale verbanden hebben.

#### Causale percepties of causale attributies?

Nemen we een causaal verband direct waar, of concluderen we dat er een causaal verband is? "Men kan het causale aspect van het lan-

ceer-effect dus niet beschouwen als een 'interpretatie' en ook niet als een 'betekenisgeving' van waargenomen bewegingen op basis van eerdere ervaringen. Integendeel, het is echt perceptie van causaliteit, net zoals er perceptie van vormen of van bewegingen enz. is." (Michotte 1946, p.83). "In deze omstandigheden dringt de causale indruk zich meteen op." (Michotte 1946, p.19). Zo werken de hersenen van mensen en dieren nu eenmaal. Strikt genomen maken die hersenen deze causale attributies – en we moeten aannemen op basis van complexe neurale berekeningen. Maar wij 'nemen dit meteen waar' als oorzaak en gevolg, en we kunnen niet anders dan dat verband als causaal te beleven. Ook baby's en chimpansees nemen causale verbanden waar (Leslie en Keeble 1987, O'Connell en Dunbar 2005). Michotte, Heider en Simmel vermeldden dat bij uitzondering proefpersonen geen causaal verband zagen, maar alleen de beweging van geometrische figuren. Zoals bekend: waarneming is soms bedrieglijk. Soms nemen mensen en dieren ten onrechte causale verbanden waar. Dan is bijgeloof het gevolg.

### Het zenuwstelsel ontdekt causale verbanden

Als gebeurtenissen tezamen voorkomen en gedetecteerd worden door het zenuwstelsel, wordt dat verband in de zenuwstelsels van dieren en mensen vastgelegd. Dat geldt voor verschillende vormen van leren (hoofdstuk 3.2.). Skinner (1977) noemde dat "de kracht van de samenloop". Dit betreft causale en niet-causale verbanden. Een mens of dier die concrete causale verbanden geleerd heeft, kan die leerinhoud tot zijn voordeel gebruiken (in evolutionaire termen). Ik neem aan dat het ontdekken van causale verbanden een product van natuurlijke selectie is. "De zoektocht naar veroorzaking is een instinctieve neiging van de menselijke geest." (de Broglie 1952). Ik zou zeggen: "het brein van dieren is zo geëvolueerd dat het relevante causale verbanden vastlegt, en deze leerinhoud voor eigen voordeel gebruikt" (hoofdstuk 3.2.). Mensen en andere dieren ontdekken regelmatige verbanden en gebruiken deze tot hun voordeel. Dat geldt voor causale en niet-causale verbanden.

Ik ben het met Piaget eens dat mensen en andere dieren op basis van hun eigen ervaringen causale verbanden ontdekken. Dieren konden alleen causale verbanden ontdekken doordat de wereld voldoende regelmatig is. Al lang voordat er levende dieren waren, waren er oorzaak/gevolg-ketens in de levenloze natuur. Maar al lang voordat er mensen bestonden, is er in dieren een erfelijk\*, gespecialiseerd leersysteem geëvolueerd, zodat dieren

causale verbanden ontdekken, en tot hun voordeel gebruiken.

## 9.2. Reductionisme

### Causaliteit in verschillende wetenschappen

In verschillende wetenschappen gebruikt men de woorden 'oorzaak' en 'gevolg'. Maar in de afzonderlijke wetenschapsgebieden betreft causaliteit een relatie tussen verschillende types variabelen (tabel 5). De verschillen zijn zo groot dat het eigenlijk opmerkelijk is dat één woord, 'causaliteit', voor al die relaties wordt gebruikt<sup>28</sup>. De oorzaken en gevolgen in de natuurwetenschap sluiten het meest aan bij het begrip van oorzaak-gevolg uit het dagelijks leven.

### Vóór of tegen reductionisme

Sommige onderzoekers vinden dat ze de wereld begrijpen als ze de processen in de wereld in fysisch/chemische termen causaal kunnen verklaren; Daardoor kunnen ze processen bijsturen, en het geeft hun intellectuele bevrediging. Daarnaast zijn er wetenschappers of denkers die vinden dat natuurwetenschappelijke causale verklaringen fundamenteel tekort schieten, hetzij als verklaringsprincipe, of als strijdig met de menselijke waardigheid. Zij vinden bovennatuurlijke, metafysische of mentale aspecten zo belangrijk, dat een fysisch-chemische verklaring altijd tekort schiet (figuur 7). Dit geeft een overzicht van de voorkeuren van deze wetenschappers. Ik onderscheid hier bescheiden, integer, wetenschappelijk reductionisme en imperialistisch reductionisme.

### Wetenschappelijk reductionisme

Er zijn spectaculaire successen geboekt om de processen in de levende natuur causaal te verklaren door wetmatigheden in natuur- en scheikunde, zoals in de moleculaire genetica en de moleculaire biologie (Thorpe 1974). Bij een tactische keuze van niveaus kunnen processen op één niveau verklaard worden door processen op het lagere niveau (van Dongen en Van den Bercken 1981). Die eigenschappen op het hogere niveau worden wel 'emergente eigenschappen' genoemd.

<sup>28</sup> Daarom gebruikte ik het meervoud 'causaliteiten' als titel voor dit hoofdstuk.

Tabel 5. Causaliteit in verschillende wetenschappen.

onderzoeksgebied	Waar gaat het over? (ontologie)	causaliteit
Filosofie, logica	Abstracte voorwaarden	Noodzakelijke of voldoende voorwaarden
Natuurwetenschap, inclusief <i>evidence-based</i> geneeskunde en psychologie in de traditie van Watson, Lashley, Skinner	Feitelijke toestanden of gebeurtenissen van concrete dingen, inclusief gedrag van mensen of andere dieren	<i>Law-covering explanation</i> : <ul style="list-style-type: none"> <li>• beweging van hemellichamen,</li> <li>• oorzaken van gedrag</li> <li>• werking van geneesmiddelen</li> </ul>
Psychologie in de traditie van James	Mentale gebeurtenissen	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Percepties</li> <li>• Gevoelens</li> <li>• Intenties</li> <li>• Redenen voor gedrag</li> <li>• Motivaties</li> </ul>
Sociologie	Abstracte variabelen over de samenleving	Samenhang tussen variabelen
Statistiek	Abstracte variabelen	<i>Path analysis</i> : correlaties tussen variabelen uit een model.

*"Uiteindelijk interesseert complexiteit de wetenschappers, en niet eenvoud. Reductionisme is de methode om complexiteit te begrijpen. Liefde voor complexiteit zonder reductionisme maakt kunst; liefde voor complexiteit met reductionisme maakt wetenschap."* (E.O. Wilson 1998, p. 58-59).

### Imperialistisch reductionisme

In het imperialistisch reductionisme eigent een auteur zich alle kennisgebieden toe. Volgens sommige auteurs is reductionisme verwerpelijk (vergelijk Quine 1951). Er zijn voorbeelden dat wetenschappers bevindingen in andere wetenschapsgebieden zich toe-eigenen. Stel iemand doet de uitspraak *"Gevoelens zijn niet meer dan fysisch/chemische processen in de hersenen."*

- Voor aanhangers van de *identity theory* (hoofdstuk 10.3.) is deze uitspraak per definitie waar.
- Elders heb ik verdedigd dat mentale gebeurtenissen niet tot fysische gebeurtenissen kunnen worden herleid (gereduceerd, hoofdstuk 10.3.).
- Als men uitgaat van een algemene bezielde substantie (Spinoza 1678), liggen belevingen van mensen en dieren direct in het verlengde van de bezielde natuur. Maar dan zijn de zinnen hierover niet meer toetsbaar, en het begrip 'causale verklaring' heeft geen betekenis meer.

Voor mij is empirische wetenschap een spel met toetsbare uitspraken, dat alleen leuk is als men zich aan de spelregels houdt. Reductionisme levert vaak echte oplossingen. Een schaker is geen reductionist als hij toelicht dat er in het schaakspel geen plaats is voor een

vrije trap. Een vrije trap bederft het schaakspel. Een natuurwetenschapper is geen reductionist als hij toelicht dat er in het spel van de natuurwetenschap geen plaats is voor belevingen of voor bovennatuurlijke krachten. In de natuurwetenschap is er geen plaats voor 'de hand van God'. Het introduceren van 'de hand van God' in de natuurwetenschap is spelbederf.

### 9.3. Bijna alles is te complex om te voorspellen

Moritz **Schlick** (1932) nam een pragmatisch standpunt over causaliteit in. *"Determinatie betekent dus de Mogelijkheid tot Berekening en niets anders."* We kunnen bijvoorbeeld de banen van planeten en kunstmatige satellieten berekenen, en meestal de werking van digitale computers.

Maar de meeste processen in het echte leven zijn zo complex dat voorspellingen onmogelijk zijn. Eerder in dit hoofdstuk heb ik daar voorbeelden van gegeven.

1. **Genen – eigenschappen van organismen.** Genen veroorzaken op een complexe manier het ontstaan van eiwitten, die in allerlei organen tot expressie komen, en op complexe wijze de eigenschappen van organismen veroorzaken (sectie 5.2.).
2. **Gedrag.** Stel iemand doet de uitspraak "Gedrag is niet meer dan fysisch/chemische processen in de hersenen." Elders heb ik verdedigd om uitspraken op een tactisch gekozen niveau te bespreken. Gedrag is de output van organismen, dus dat wordt optimaal op organisme-niveau besproken. Bij

Pim van Lommel (2007) bijna-dood ervaringen	Dick Swaab (2010), 'Wij zijn ons brein'
Frans de Waal (1996), mentale processen	Victor Lamme (2010), geen vrije wil
	Richard Dawkins (1976), selfish gene
Noam Chomsky (1967), verwerpt empirisme	Michael Ruse (1973), analyse functie-zinnen
Karl Popper (1963), metafysica	Carl Gustav Hempel (1965) causale verklaring
Maharishi Mahesh (1955), transcendente meditatie	Thomas Nagel (1961), teleologie naar causaal
W.V.O. Quine (1951), verwerpt empirisme	Nico Tinbergen (1951), gedrag causaal verklaard
Ron Hubbard (1950), Dianetics, Scientology	
Pierre Teilhard de Chardin (1941), God = Omega	Burrhus Skinner (1938), conditionering
	Konrad Lorenz (1937), gedrag causaal verklaard
Ludwig Wittgenstein, metafysica	Otto Neurath (1933), verwerpt metafysica
Rudolf Steiner (1912-1925), antroposofie	Moritz Schlick (1932), logisch positivisme
Henri Bergson (1907), élan vital	Rudolf Carnap (1931), verwerpt metafysica
William James (1890), mentale processen	John Watson (1924), behaviorisme
Alfred Russel Wallace (1889), spiritisme	Charles Sherrington (1906), reflexleer
Helena Blavatsky (1888), theosofie	Ivan Pavlov (1903), klassiek conditioneren, materialisme
	Ivan Sechenov (1863), reflexleer
Immanuel Kant (1785), religieus uitgangspunt	Charles Darwin (1859), evolutie als causale verklaring
	Hermann von Helmholtz (1847), meet zenuwgeleiding
René Descartes (1637), mens heeft ziel	Denis Diderot, encyclopédie (1751 - 1772)
Al-Ghazali (1058 - 1111) alleen goddelijke invloed	Julien Offray de la Mettrie (1749), l'homme machine
Aristoteles (ca 330 BCE), telos	Jan Swammerdam (1660), verwerpt 'animal spirits'
Plato (370 BCE), ook bovennatuurlijke invloed	René Descartes (1637), alleen voor dieren
	Lucretius Carus (60 BCE), alleen natuurlijke verklaringen
	Democritus (ca 400 BCE), atomen - determinisme
prefereert ook buiten- en bovennatuurlijke verklaringen	accepteert alleen causale verklaringen

Figuur 7. Overzicht van de denkers en wetenschappers, die hetzij wilden proberen alle natuurverschijnsels causaal te verklaren (rechts), of die vinden dat natuurwetenschappelijke causale verklaringen fundamenteel tekort schieten (links). Blauw: filosofen; groen: biologen, geel: fysici; roze: psychologen; grijs: theologen; paars: taalkundigen.

gedrag zijn zoveel cellen en zoveel moleculen betrokken dat het (niet theoretisch, maar wel in de praktijk) onmogelijk is om gedrag op cel- of molecule-niveau te beschrijven (sectie 5.4.1.). Men kan wel claimen dat gedrag uitsluitend veroorzaakt wordt door fysisch/chemische processen in de hersenen, maar die uitspraak kan niet getoetst worden in een empirische wetenschap (hoofdstuk 10.1.), en is een vrijblijvende uitspraak.

3. **Werking van geneesmiddelen.** Afzonderlijke geneesmiddelen gaan interacties aan met zoveel receptoren, in zoveel weefsels en organen, in verschillende individuen, dat de werking in een individueel organisme te complex is om te overzien of te voorspellen (sectie 5.5.2.).
4. **Algemeen: niveaus.** In principe kan de werking op één niveau verklaard worden door de processen op één lager niveau. Maar steeds zijn de processen op één niveau, en de verbanden tussen niveaus te complex om te overzien (sectie 5.1.1.).

In de praktijk is er zelden de Mogelijkheid tot Berekening.

#### 9.4. Empirisch vaststellen van causale verbanden

##### Empirisch wetenschappelijk vaststellen van causale verbanden

Eigenlijk is er maar één Gouden Weg om een causaal verband empirisch vast te stellen en dat is het gerandomiseerde, placebo-gecontroleerde, dubbelblinde onderzoek (Rubin 1978). Dat vereisen de autoriteiten voor het vaststellen van de werkzaamheid van een nieuw geneesmiddel. Maar ook gerandomiseerde, gecontroleerde, dubbelblinde onderzoeken hebben hun beperkingen (Hernán 2004). En voor andere vraagstellingen is dub-

bele blinding en gebruik van een placebo niet goed mogelijk. Men kan causale verbanden door ander onderzoek empirisch wetenschappelijk vaststellen, als aan de volgende voorwaarden voldaan is:

1. De hypothetische oorzaken en gevolgen zijn toestanden of gebeurtenissen van concrete dingen.
2. De gebeurtenissen moeten betrouwbaar (*reliable*) zijn waargenomen. Dat wil zeggen dat verschillende observatoren gelijkaardige waarnemingen doen.
3. De hypothetische oorzaak moet in de tijd voorafgaan aan het hypothetische gevolg.
4. De hypothetische oorzaak en het hypothetische gevolg moeten aan elkaar gecorreleerd zijn.
5. De correlatie tussen oorzaak en gevolg moet reproduceerbaar zijn. Meestal stelt men als eis dat verschillende onderzoekers gelijkaardige correlaties vinden.
6. De correlatie moet voldoende groot zijn, anders moet men op zoek naar verdere oorzaken.

Maar als aan deze voorwaarden is voldaan, ontbreekt nog een essentieel element: veroorzaken is zo iets als 'produceren'. Dit kan men met één van de volgende methoden onder-

1. Interventie: door manipulatie van de hypothetische oorzaak kan men onderzoeken of de oorzaak inderdaad het gevolg "produceert".
2. Natuurwet: in veel gevallen zijn interventies onmogelijk, omdat de gebeurtenissen in de tijd (evolutie) of de objecten in de ruimte (heelal) te ver weg liggen. Als deze processen verlopen volgens natuurwetten, concludeert men toch dat ze causaal zijn.

Tabel 5 toont de criteria voor causale verbanden in empirische wetenschappen en in *path analysis*.



## 10.3. Hersenen en bewustzijn. Neurale en mentale gebeurtenissen

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Of en hoe hersenprocessen mentale processen veroorzaken, wordt het Harde Probleem genoemd. Het Harde Probleem is onoplosbaar, omdat er geen natuurwetten zijn over mentale gebeurtenissen.*

### Samenvatting

Mensen voeren allerlei complexe handelingen uit, en in de regel kunnen ze zich bewust zijn van wat ze doen en waarom. Maar bij patiënten met hersenletsel of andere aandoeningen is er een bizar verband tussen wat zij doen en wat ze zich bewust zijn. De reden die mensen voor hun gedrag vermelden, is niet altijd de werkelijke oorzaak – ook niet als ze oprecht zijn. Als we spreken over hersenen en bewustzijn, moeten we een onderscheid maken tussen gebeurtenissen in de fysieke wereld (oorzaak en gevolg) en die in de mentale wereld (redenen en intenties). In een heldere bespreking moeten ‘oorzaak’ en ‘reden’ strikt worden onderscheiden. Experimenteel hersenonderzoek toont dat de hersenen het initiatief tot actie al genomen hebben, enkele seconden voordat de actor zich dat bewust werd.

Er zijn verscheidene standpunten in de discussie over het verband tussen hersenen en geest, of tussen neurale en mentale gebeurtenissen. Deze standpunten worden hier kort besproken. De sterke en zwakke punten van de afzonderlijke visies komen aan de orde. Er zijn argumenten dat er geen natuurwetenschappelijke verklaring kan zijn voor het verband tussen neurale en mentale gebeurtenissen.

#### Samenvatting

1. Inleiding
2. Hersenen en bewustzijn
  - 2.1. Bewustzijn na hersenletsels
  - 2.2. Temporeel verloop tussen hersenprocessen en bewustzijn
  - 2.3. Vrije wil en verantwoordelijkheid
3. Filosofie: de verschillende visies
  - 3.1. Dualistische visies
  - 3.2. Materialistische visies
  - 3.3. Functionalisme
  - 3.4. Idealisme: eliminatie van fysieke gebeurtenissen
  - 3.5. Overzicht van de visies
4. Bewustzijn bij dieren?
5. Besluit

### 1. Inleiding

#### Mentale en neurale gebeurtenissen

U leest dit stuk van papier of van een beeldscherm. U ziet ●. Wat gebeurt er dan? Vanaf ● komen rode lichtquanten. U hield uw oog op ● gericht, zodat de rode lichtquanten op uw gele vlek vielen, en daar door kegeltjes geabsorbeerd werden. Dan komt het verhaal van cellen in de retina, de oogzenuw en de hersenen. En dan ziet u ●. Alles is recht-toe-recht-aan exacte wetenschap met causale relaties tussen gebeurtenissen, totdat er iets nieuws gebeurt: u ziet ●. Deze waarneming is een mentale gebeurtenis, het is een bewustzijnstoestand. Hetzelfde geldt voor geluid, geur, pijn enz. en ook voor herinneringen, gevoelens en intenties.

Wat zijn de verschillen tussen mentale en fysieke (en neurale) gebeurtenissen?

1. De neurale gebeurtenissen vinden ergens plaats: daar waar de neuronen zijn. Maar waar vinden de gewaarwordingen plaats? Waar zit uw sensatie rood? Als u de Dom van Utrecht ziet, hoe groot is die waarneming dan? Het is geen zinnige vraag om naar de plaats van mentale gebeurtenissen te vragen. De categorie plaats is niet van toepassing op mentale gebeurtenissen (verg. Hospers 1967, p. 379-381).
2. Iedereen kan in principe fysieke objecten en gebeurtenissen waarnemen, ze zijn publiek waarneembaar. En ook de activiteit van zenuwen en het zenuwstelsel kan men met speciale apparaten waarnemen. Maar mijn ervaring van ● is alleen voor mij toegankelijk. Als u naar ● kijkt, heeft u uw

ervaring van ● maar niet de mijne. U kunt in principe neurale gebeurtenissen in mijn brein waarnemen (Mitchell e.a. 2008, Just e.a. 2010, Just en Varma 2007, Binder e.a. 2016, Huth e.a. 2016). Maar dan heeft u uw beleving van mijn neurale gebeurtenissen, en niet mijn ervaring van ●. Dit is het probleem het 'heteropsychologische' (Carnap 1928, § 140), of van 'other minds' (Avramides 2001). Men kan de belevingen, overtuigingen en gedachten van een ander te weten komen door er naar te vragen. Maar dan neemt men de woorden, en niet de belevingen van de ander waar. Dat levert niet altijd de juiste informatie: mensen kunnen zich vergissen of liegen. Neurologen en psychiaters weten dat bepaalde patiënten andere redenen voor hun gedrag noemen dan de werkelijke oorzaak die bij de neuroloog of psychiater bekend is.

3. Neurale gebeurtenissen zijn gebeurtenissen van neuronen, maar mijn mentale gebeurtenissen zijn ervaringen van mij. (Alleen ... vraag me niet wat of wie die "ik" dan is, want dat tart iedere beschrijving. <sup>1</sup>)

Dit omschrijft de betekenis van mentale en neurale gebeurtenissen. Deze begrippen kunnen niet in simpelere termen verwoord (gedefinieerd) worden. Het zijn basisbegrippen zoals 'denken', 'weten', 'willen', 'voelen', 'zien', 'horen' ('semantic primes', Goddard en Wierzbicka 2007). Deze begrippen kunnen alleen omschreven worden zoals hier boven gebeurd is: door gebeurtenissen te benoemen die - zoals we gemakshalve aannemen - vertrouwd zijn voor de lezer.

### Subjectief en intersubjectief

Als men enige tijd naar een fel-gekleurd vlakje staart, en daarna naar een egaal grijs vlak, dan ziet men op het grijs veld een vlakje in de 'complementaire kleur'. Na het kijken naar een rood vlakje, ziet men een groen na-beeld, en na het kijken naar een blauw vlakje, ziet men een geel na-beeld. Als een persoon een na-beeld waarneemt, is dat een subjectieve, private mentale gebeurtenis. Maar men kan na-beelden voorspelbaar bij mensen opwekken. Dan spreekt men van 'intersubjectieve waarneming'. Intersubjectieve waarnemingen zijn de basis voor iedere empirische wetenschap.

Er zijn allerlei subjectieve mentale gebeurtenissen, zoals het aflezen van een meetinstrument, het waarnemen van een kleur, het waarnemen van een na-beeld, en het waarnemen van een optische illusie. Het waarnemen van een na-beeld, en het waarnemen van een optische illusie zijn intersubjectieve waarnemingen, die onderwerp zijn voor empirisch onderzoek. De na-beelden en de illusies zijn niet het gevolg van actuele lichtstimuli, maar ze worden bij (nagenoeg) alle mensen gemaakt door het zenuwstelsel. Er zijn ook andere, meer individuele mentale gebeurtenissen, zoals het waarnemen van een hallucinatie, of het waarnemen van visioenen. Het waarnemen van hallucinaties of visioenen, zijn subjectieve waarnemingen, die alleen privé toegankelijk zijn, en niet geschikt zijn voor empirisch wetenschappelijk onderzoek. (Hooguit voor empirisch onderzoek naar geneesmiddelen die hallucinaties verminderen.)

### Een 'psyche'?

Neurale toestanden zijn toestanden van neuronen. Maar tot wie of wat behoren mentale toestanden dan? Het voor de hand liggende antwoord is: van de 'geest', de 'psyche', de 'ziel', de 'mind'. Maar ... wat is die psyche dan? Als ik droom of geniet, is het niet mijn lichaam dat droomt of geniet, maar 'ik ben het zelf'. De psyche is dan 'mijn wezenlijke zelf'. Maar wat is mijn zelf dan? "*Wanneer ik zeer intiem binnentreed in wat ik mezelf noem, dan struikel ik altijd over een of andere afzonderlijke perceptie van warm of koud, licht of schaduw, liefde of haat, pijn of plezier. Ik kan nooit mezelf op enig moment vangen zonder perceptie en nooit iets waarnemen behalve de perceptie.*" (Hume 1739, book1, part 4, section 6). Mijn gedachten zijn van mij. Maar, opnieuw, wat wordt bedoeld met 'ik/mij'? 'Ik' is zo'n basaal begrip, dat het niet in meer elementaire woorden verwoord (gedefinieerd) kan worden <sup>2</sup> (ook dit is een 'semantic prime', Goddard en Wierzbicka 2007). In het vervolg spreek ik liever niet over 'geest', 'psyche' of 'ziel', omdat deze zelfstandige naamwoorden suggereren dat er een of ander ding is. Ik spreek hier verder van mentale gebeurtenissen die eerder aan de hand van voorbeelden omschreven zijn.

<sup>1</sup> Kant (1781) sprak over „*Ich denke*“ en „*die transzendente Einheit des Selbstbewußtseins*“, en Vendler (1984) over „*the transcendental Self*“.

<sup>2</sup> Dit wordt ook wel de *left brain interpreter* genoemd (Phelps en Gazzaniga 1992).

## 2. Hersenen en bewustzijn

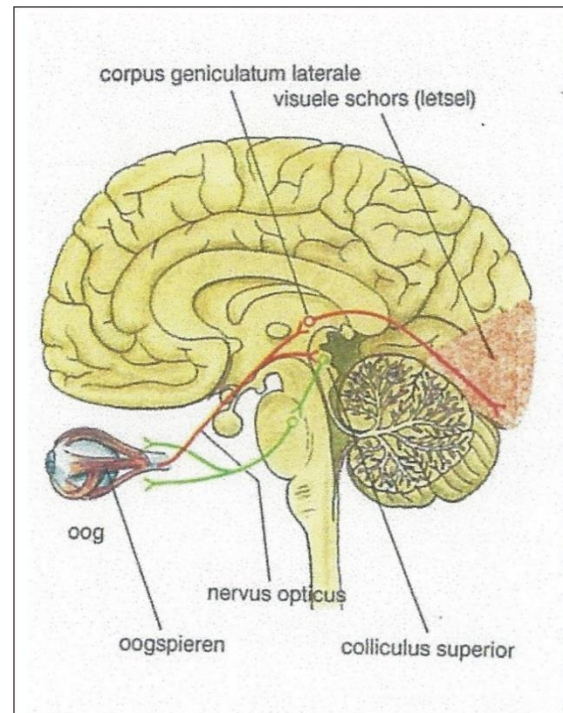
### Emergente eigenschappen?

Mentale gebeurtenissen worden wel beschouwd als emergente eigenschap van een brein dat complex genoeg is (Jerison 1973, Bunge 1977). In hoofdstuk 10.2. zijn 'emergente eigenschappen' verder toegelicht. Het onderscheid in niveaus is hier belangrijk: men kan niveaus zodanig kiezen dat processen op één niveau causaal verklaard worden door processen op een lager niveau (van Dongen en van den Bercken 1981). Processen op een bepaald niveau kunnen causaal worden verklaard door processen op één niveau lager. Een eigenschap op een hoger niveau is een emergente eigenschap, die ontstaat door de eigenschappen één niveau lager. Zijn mentale gebeurtenissen nu ook op dezelfde manier simpel een emergente eigenschap? Sommige denkers vinden van wel (Bunge 1977). Maar er is minstens één duidelijk verschil. In principe vormen gebeurtenissen op één niveau een sluitende causale verklaring voor gebeurtenissen op één niveau hoger. Maar dat geldt niet voor mentale processen. Het is onduidelijk hoe mentale gebeurtenissen tot stand komen.

### 2.1. Empirisch onderzoek naar belevingen

#### Adequaat, complex gedrag zonder belevingen

In speciale situaties kunnen mensen adequaat, complex gedrag vertonen, terwijl alles erop wijst dat zij zich niet daarvan bewust zijn. Een patiënt had een letsel opgelopen aan zijn visuele schors: hij kon niets meer zien, hij was blind. Maar subcorticale delen van het visuele systeem waren nog intact (figuur 1). Een onderzoeker plaatste deze patiënt voor een scherm met daarop een lichtpuntje dat op en neer bewoog. De onderzoeker gaf de patiënt de opdracht met zijn ogen dit puntje te volgen. De patiënt protesteerde: hij zag niets, dat kon hij niet, wat was dat voor flauwekul. Maar de onderzoeker bleef aandringen. En jawel, de patiënt volgde met zijn ogen zo'n lichtpuntje, hoewel hij oprecht zei niets te zien (Pöppel e.a. 1973). Dit verschijnsel wordt '*blindsight*' genoemd. *Blindsight* is door verscheidene onderzoekers bevestigd (Covey en Stoerig 1991). Vermoedelijk komt dit tot stand via intacte verbindingen met een hersendeel, de colliculus superior, die indirect de spieren voor oogbewegingen bestuurt, terwijl het lichtpuntje geen toegang had tot de taalcortex, en niet gepaard ging met een bewuste ervaring.

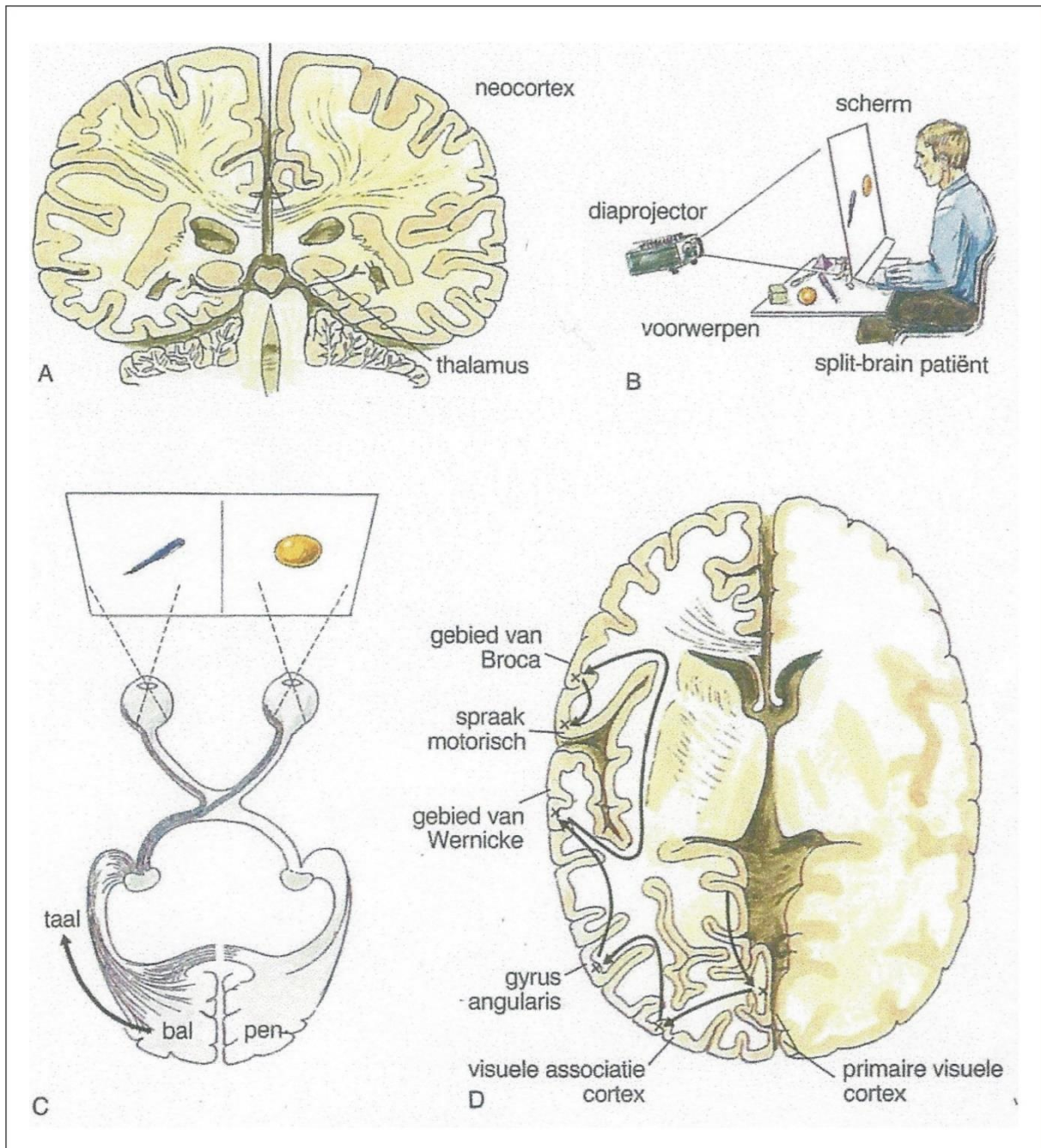


Figuur 1. Schematisch overzicht van de beschadigde en intacte delen van het visuele systeem van een patiënt met blindsight. Hier is getekend hoe een bewegend lichtpuntje nog correcte oogbewegingen kon veroorzaken, terwijl de patiënt zei het puntje niet te zien.

#### Split-brain patiënten

Bij epileptische patiënten wordt soms de grote verbindingsbasis tussen beide cortexhelften doorgesneden, het corpus callosum, van 200 miljoen zenuwvezels (figuur 2). Dat doen neurochirurgen om uitbreiding van de epileptische aanvallen te voorkomen. Dit noemt men '*split-brain*' patiënten, omdat beide cortexhelften gescheiden functioneren. Sperry (1970) zette een *split-brain* patiënt voor een scherm waarop hij in een korte flits twee voorwerpen projecteerde: bijv. links een pen en rechts een bal.

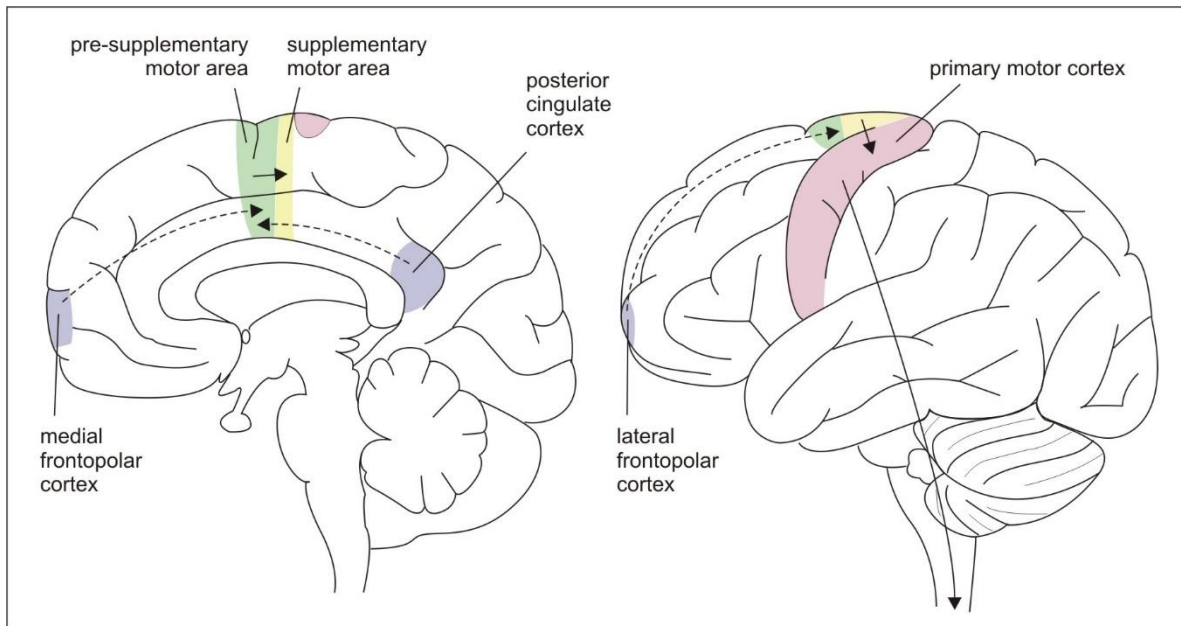
- De representatie van de bal in het rechter gezichtsveld kwam via de linker visuele cortex naar taalcentra in de linker hersenhelft (figuur 2). De patiënt kan de bal benoemen, en dit lijkt op een alledaagse bewuste ervaring.
- De representatie van de pen in het linker gezichtsveld kwam via de rechter visuele cortex, maar bleef in de rechterschors en kon taalcentra niet bereiken: de patiënt kon de pen niet benoemen. Maar een *split-brain* patiënt kan met zijn linkerhand, die door de rechterschors bestuurd wordt, de pen wel pakken zonder visuele controle. Als men de



Figuur 2. Schema van het onderzoek bij split-brain patiënten. A. Overzicht van de hersenverbinding die doorgesneden is. B. Overzicht van de opstelling om de vaardigheden van split-brain patiënten te testen. C. Waar komen welke beelden in de hersenen terecht? D. Hoe neurale codes voor de bal spraakcentra kunnen bereiken, en de neurale codes voor de pen de bewegingen van de linkerhand kunnen beïnvloeden.

patiënt vraagt waarom hij een pen gepakt heeft, komt hij met allerlei smoesjes, omdat hij de oorzaak van zijn gedrag niet kan weten, en niet kan verwoorden. Dat toont de werking van de *left-brain interpreter* (Gazzaniga 1992), een module in de linker cortex die probeert een samenhangend ver-

haal te maken van de beschikbare informatie. Deze module wordt ook wel denigrerend 'kwebbeldoos' genoemd (Lamme 2010). De patiënt kan wel adequaat, complex gedrag vertonen, maar dat gaat niet gepaard met bewuste gewaarwording of een correcte taaluiting.



Figuur 3. Enkele cortexdelen die een rol spelen bij de voorbereiding van 'vrijwillige' bewegingen (zie Soon e.a. 2008, Haggard 2008, Fried e.a. 2011). De continue pijlen geven directe zenuwverbindingen weer, en de gestippelde pijlen indirecte verbindingen (zie ook figuur 4).

## 2.2. Temporeel verloop tussen hersenprocessen en bewustzijn

### 2.2.1. Hersenactiviteit en handbewegingen

#### De *Bereitschaftspotential*

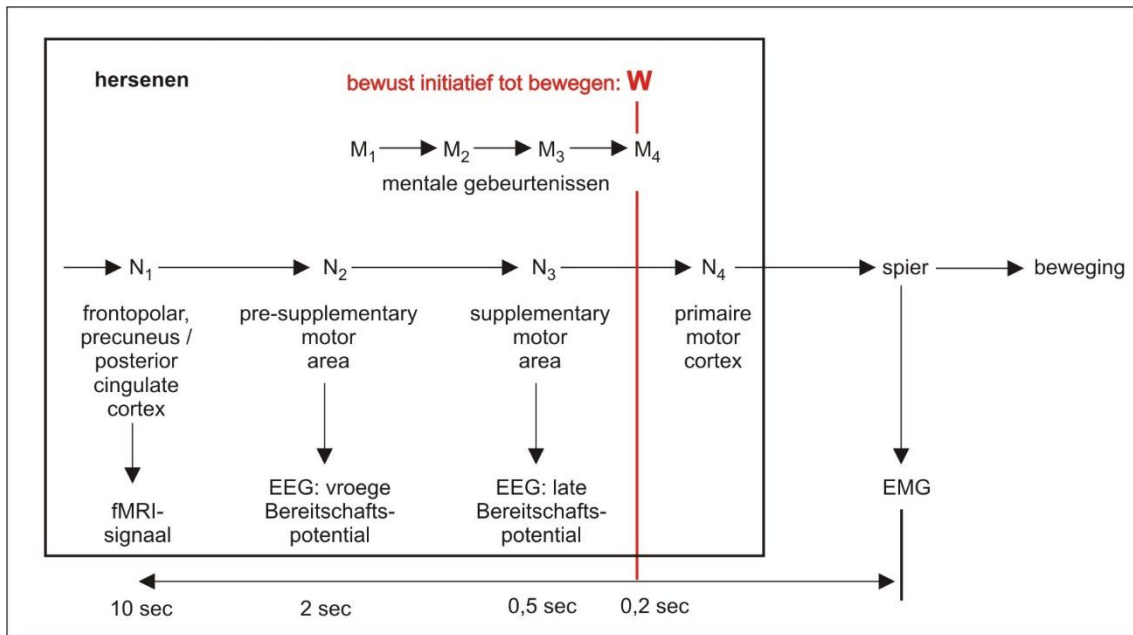
Voor een onderzoek naar het verband tussen hersenprocessen en bewegingen zaten proefpersonen in een rustige kamer, en zij hadden de opdracht om in afzonderlijke sessies op een zelfgekozen moment plots een vinger te bewegen. Van deze proefpersonen werd de elektrische activiteit van de hersenen (elektro-encefalogram, EEG) en spieren (elektro-myogram, EMG) afgeleid. Deze signalen werden in een computer gevoerd. De hersenactiviteit vóór de beweging werd gemiddeld, waarbij het EMG-siginaal gebruikt werd om het precieze begin van de beweging vast te stellen. In het EEG was een trage negatieve golf te zien, 1 - 2 sec voordat de proefpersoon een beweging maakte (Kornhuber en Deecke 1965). Dit werd de *Bereitschaftspotential* (BP) genoemd. De BP is het grootst in de contralaterale precentrale cortex; daar is de amplitude 10 - 15  $\mu$ V. Dus 1 - 2 seconde voor een zelfgekozen beweging is er al systematische hersenactiviteit. Er was al hersenactiviteit voor de beweging, en dat was niet raar, want hersenactiviteit veroorzaakt de beweging. Verscheidene onderzoekers hebben dit gerepliceerd (reviews Shibasaki en Hallett 2006, Haggard 2008). Nu onderscheidt men een vroege en een late BP: de

vroege BP begint 2 sec voor de beweging, en de late ongeveer 0,5 sec voor de beweging (Shibasaki en Hallett 2006).

Hersenactiviteit kan ook met fMRI (functionele *magnetic resonance imaging*) bestudeerd worden: dat toont welke hersendelen in welke situaties extra actief zijn. Met fMRI hebben Soon e.a. (2008) hersenactiviteit gevonden veel vroeger dan de BP. Zelfs tot 10 seconden voor de beweging was er al activiteit in de fronto-polare cortex en de posterior cingulate cortex gekoppeld aan de beweging (zie figuur 3).

#### De *Bereitschaftspotential* en intenties

Men heeft niet alleen het verband tussen hersenprocessen en bewegingen bestudeerd, maar ook tussen hersenprocessen en belevingen. Libet e.a. (1983) plaatste zijn proefpersonen in dezelfde opstelling als in de vorige alinea beschreven. Maar zij hadden ook een wijzerplaat met een 'secondewijzer', die in 2,56 seconden rond ging. Toen konden de proefpersonen achteraf zeggen wanneer zij besloten hadden te bewegen met een nauwkeurigheid van 40 ms. De proefpersonen vertoonden een BP op 1 - 2 sec voor de beweging, maar ze meldden dat ze ongeveer 0,2 sec voor de beweging besloten hadden te reageren (figuur 4, Libet e.a. 1983, Libet 1985). De hersenen hadden dus al de beslissing genomen te bewegen, voordat de proefpersonen dit bewust waren. De bewuste beleving van de intentie kwam dus



Figuur 4. De Bereitschaftspotential. Schema voor de achtergronden van 'vrijwillige' bewegingen. Verscheidene seconden voor de spier-activiteit is er al bewegings-gerelateerde activiteit in allerlei hersengebieden. Die activiteit is er seconden voordat de proefpersoon zich bewust is van het initiatief tot bewegen (Kornhuber en Deecke 1965, Libet e.a. 1983, Soon e.a. 2008).

na het begin van de hersenactiviteit tot bewegen. Dus de intentie (als beleving) kan deze hersenactiviteit niet veroorzaakt hebben. Dit is door veel andere onderzoekers bevestigd. Bij bewegingen op een 'zelfgekozen' moment hebben de hersenen al eerder besloten tot beweging, voordat de persoon zich dat bewust is. Wellicht leiden deze bevindingen ertoe dat het concept 'vrije wil' herzien of afgeschaft moet worden (Roskies 2010).

Libet e.a. (1983) vroegen hun proefpersonen te doen alsof ze een bewegingen wilden maken op een zelfgekozen tijdstip, en die beweging af te breken op een afgesproken tijdstip. "Ondanks dit vreemde verzoek," leek het toch alsof de proefpersonen dit konden, en werden er soms andere EEG-signalen gevonden (Libet e.a. 1983, p. 369). Deze observaties zijn aanleiding voor veel discussie (Libet 1985, Walsh e.a. 2010).

#### De Bereitschaftspotential en de hersenen

Hier noem ik de hersendelen die een rol spelen bij bewegingen op een 'zelfgekozen' moment in omgekeerde temporele volgorde (figuur 3).

- De primaire motor-cortex bevat cellen met uitlopers (axonen) direct naar motoneuronen in het ruggenmerg.
- De *supplementary motor area* ligt vlak voor de motor-cortex. Dit gebied genereert de late BP in het EEG, ongeveer 0,5 sec voor de beweging (Shibasaki en Hallett 2006).
- De *pre-supplementary motor area* ligt vlak voor de *supplementary motor area*. Dit gebied genereert de vroege BP in het EEG, ongeveer 2 - 0,5 sec voor de beweging (Shibasaki en Hallett 2006).
- De *anterior cingulate cortex*. Bij patiënten met epilepsie is met diepte-electrodes de activiteit van afzonderlijke neuronen afgeleid. Sommige neuronen vuurden vaker, en andere juist minder vaak voordat de patiënten de intentie tot bewegen rapporteerden (Fried e.a. 2011).
- De *frontopolar cortex* en de *precuneus / posterior cingulate cortex*. Hier is met fMRI extra activiteit gevonden tot 10 sec voordat de proefpersonen de intentie tot bewegen rapporteerden (Soon e.a. 2008).

In het meeste onderzoek is de tijd van de eerste bewuste aandrag 0,2 sec voor het EMG-signaal. Maar als je proefpersonen tijdens het experiment vraagt of ze dachten te gaan bewegen op het moment dat een toon klonk, was het gemiddelde interval wel 1,4 sec (Matsushashi en Hallett 2008), maar met een grote spreiding (de standaard deviatie was 50% van het gemiddelde). (1) Hetzij kunnen proefpersonen het tijdstip van bewuste gewaarwording niet betrouwbaar beoordelen, of (2) het tijdstip van bewuste gewaarwording is zeer variabel.

### 2.2.2. Oogbewegingen en ‘inzicht’

Het registreren van oogbewegingen toont gerichte activiteit van de hersenen, zonder dat de persoon zich daarvan bewust hoeft te zijn. Voor een experiment zaten proefpersonen voor een computerscherm waarop 5 letters in een cirkel rond een fixatiepunt verschenen. De opdracht was om van 4 letters een woord te maken, terwijl de 5<sup>e</sup> letter een afleiding was. Als ze het woord gevonden hadden, moesten ze dat zo snel mogelijk zeggen. Tijdens dit experiment werden hun oogbewegingen gemeten, zodat de onderzoekers konden weten naar welke letters de proefpersonen gekeken hadden. De proefpersonen moesten ook zeggen of ze de oplossing opeens zagen (dat noemde men ‘inzicht, hoofdstuk 3.5.’), of dat ze letter-voor-letter de oplossing hadden opgebouwd. Uit de oogbewegingen kon men concluderen wanneer de hersenen de oplossing gevonden hadden. In dit experiment hadden de hersenen de oplossing gevonden gemiddeld 2,3 – 2,4 seconden, voordat de proefpersoon de oplossing rapporteerde (Ellis e.a. 2011). Ook hier was de hersenactiviteit sneller dan de gerapporteerde bewuste ervaring.

## 2.3. Vrije wil en verantwoordelijkheid

### Vrije wil

In mentale termen: mensen hebben het gevoel dat zij zelf kunnen kiezen wat te doen of te laten (Wegner en Wheatley 1999). De vraag of mensen of dieren een vrije wil hebben, kan echter niet empirisch beantwoord worden. Ik denk zelfs dat het begrip ‘vrije wil’ niet helder omschreven kan worden. Sommige auteurs verwerpen categorisch de opvatting dat mensen een vrije wil hebben (Dennett 1991, Wegner 2002, Swaab 2010, Lamme 2010), hoewel

ze niet helder kunnen omschrijven wat ze verwerpen<sup>3</sup>. We kunnen hooguit zeggen dat andere mensen en dieren zich gedragen alsof de impuls tot gedrag van binnenuit komt (zie ook hoofdstuk 10.2.). Maar ook robots kunnen zo geprogrammeerd zijn dat ze zich gedragen alsof de impuls tot gedrag van binnenuit komt. In het algemeen geldt: als een apparaat zich onvoorspelbaar gedraagt, dan lijkt dat apparaat over vrije wil te beschikken – ongeacht of dit onvoorspelbare gedrag door een speciaal programma of door incidentele storing veroorzaakt is (Ebert en Wegner 2011)<sup>4</sup>.

Hier lopen verschillende discussies door elkaar:

- Is de werking van zenuwcellen en daarmee de werking van de hersenen gedetermineerd, d.i. volledig causaal bepaald (hoofdstuk 10.2.)? In het zenuwstelsel is er in ieder geval onbegrepen activiteit van zenuwcellen. Bijvoorbeeld zenuwcellen in het visueel en auditief systeem vuren actiepotentialen af in volledige duisternis of volledige stilte.
- Is er een onstoffelijk iets (een geest of een zelf, wat dat ook moge betekenen) die zenuwcellen kan beïnvloeden en die zelf in ieder geval niet volledig door zenuwcellen aangestuurd wordt?

De kwantummechanica kan het probleem van de vrije wil niet oplossen. Volgens de Kopenhagen-interpretatie van de kwantummechanica is de natuur op micro-schaal wezenlijk onbepaald of chaotisch. De ‘vrije wil’ daarentegen wordt geacht in staat te zijn tot doelgerichte acties.

### Verantwoordelijkheid

Discussies over de vrije wil gaan ook vaak over de consequenties van het ontbreken van een vrije wil: hoe kan een ouder, een rechter of een maatschappij mensen verantwoordelijk stellen voor hun daden, als hun daden volledig causaal bepaald zijn<sup>5</sup>? Vanuit een pragmatische visie is het niet relevant of een mens al dan niet vrij is. Voor de samenleving is het belangrijk dat mensen zich netjes gedragen, en dat doen ze vooral als ze verantwoordelijk gesteld worden voor hun daden (= beloond of gestraft worden). Dus voor de maatschappelijke orde moeten mensen verantwoordelijk gesteld worden, ongeacht ethische/filosofische bedenkingen. Het neurale equivalent van de kans dat men verantwoordelijk gesteld kan worden,

<sup>3</sup> Men kan hooguit zeggen of men wel of niet gelooft in het causaal determinisme, maar causaal determinisme is alleen van toepassing in formele wetenschappen (hoofdstuk 10.1.).

<sup>4</sup> Sommige mensen worden kwaad op dergelijke ‘onwillige’ apparaten.

<sup>5</sup> Het is bizar om het oordeel over een uitspraak te laten afhangen van de consequenties van die uitspraak.

maakt dan deel uit van het (onvrije?) hersensysteem dat gedrag aanstuurt. In mentale termen, is de anticipatie van straf dan onderdeel van de 'vrije wil'. Daardoor kan maatschappelijk ongewenst of misdadig gedrag minder waarschijnlijk worden.

### 3. Filosofie: de verschillende visies

Ik geef hier een kort overzicht van de verschillende filosofische standpunten over het verband tussen neurale en mentale gebeurtenissen.

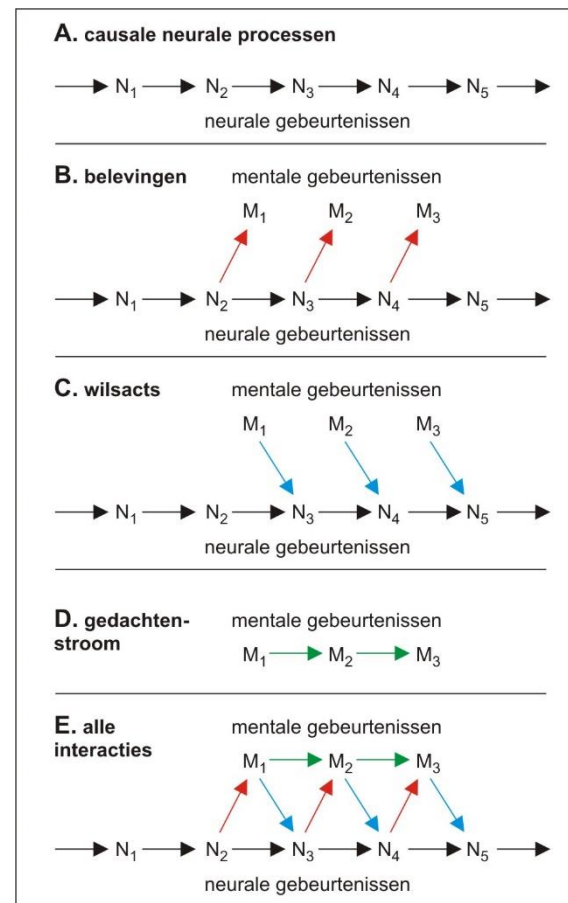
#### 3.1. Dualistische visies

##### 3.1.1. Interactionisme

Een stimulus, zoals ●, veroorzaakt fysische gebeurtenissen (absorptie en reflectie van lichtquanten), die neurale gebeurtenissen in het oog en de hersenen veroorzaken, die op hun beurt mentale gebeurtenissen veroorzaken: u ziet ●. Zo gaat dat - denkt men. En ook mentale gebeurtenissen veroorzaken fysische gebeurtenissen. Bijvoorbeeld: toen ik dit stukje tekst schreef, wilde ik het interactionisme uitleggen. Dit plan veroorzaakte activiteit in mijn hersenen, waardoor mijn spieren zulke bewegingen maakten, dat duizenden letters via mijn wordprocessor, op papier of op uw beeldscherm kwamen. Vele mensen beschouwen dit als een duidelijk voorbeeld van de wil die fysische processen veroorzaakt. Dat is interactionisme: fysische processen veroorzaken mentale processen en *vice versa* (Popper en Eccles 1977). Deze theorie sluit direct aan bij het alledaagse beleven. Daarom is interactionisme de meest algemene theorie hierover bij het grote publiek - zelfs voordat men erover nagedacht heeft.

##### Mentale gebeurtenissen en causaliteit

In eerste instantie lijkt causaal onderzoek naar mentale gebeurtenissen simpel. Als je een proefpersoon een visuele stimulus presenteert en hem vraagt wat hij waarneemt, kan hij dat zeggen. Als je dit meerdere malen doet, zegt hij (ongeveer) hetzelfde, en als je dat bij verschillende proefpersonen doet, zeggen zij ongeveer hetzelfde (het effect is dus reproduceerbaar). Als je de stimuli varieert, veranderen de responsies in de verwachte richting (het effect is valide).



*Figuur 5. De relaties tussen neurale en mentale gebeurtenissen. De zwarte pijlen geven causale relaties weer tussen neuronen. De pijlen met andere kleuren geven hypothetische 'invloeden' weer, maar dat zijn geen causale invloeden volgens de criteria van hoofdstuk 10.2. Er staan bijvoorbeeld groene pijlen tussen de afzonderlijke mentale gebeurtenissen, maar het is niet duidelijk wat men kan bedoelen met de opmerking 'een mentale gebeurtenis veroorzaakt een andere mentale gebeurtenis.'*

Dus stimulus en responsie zijn sterk gecorreleerd, de stimulus gaat vooraf aan de responsie, en manipuleren van de stimulus varieert de responsie in de voorspelde richting. Aan alle voorwaarden lijkt voldaan om te concluderen dat de stimulus de responsie veroorzaakt (vergelijk hoofdstuk 10.2.). Waarom zou je dan niet zeggen dat de stimulus de beleving veroorzaakt?

##### Interacties

De relevante causale verbanden volgens het interactionisme worden getoond in figuur 5. Het simpelste geval is dat neurale gebeurtenissen andere neurale gebeurtenissen ver-



oorzaken (fig. 5A). Dat verloop volgens de natuurwetenschappelijke interpretatie van veroorzaking (hoofdstuk 10.2.). Binnen het interactionisme gaat men ervan uit dat neurale gebeurtenissen mentale gebeurtenissen (belevingen) veroorzaken (figuur 5B), maar de natuurwetenschap heeft geen wet voor het ontstaan van belevingen. Binnen het interactionisme gaat men ervan uit dat 'de wil' gedrag en dus neurale gebeurtenissen veroorzaakt (figuur 5C), maar het is onduidelijk hoe men dit in overeenstemming brengt met natuurwetten over het behoud van energie en behoud van impuls. Men beleeft dat gedachten elkaar opvolgen, en daarom denkt men dat de ene gedachte de andere veroorzaakt (figuur 5D), maar in een natuurwetenschappelijk kader kan men niet verwoorden wat men bedoelt met 'de ene gedachte veroorzaakt de andere'.

### 3.1.2. Psychofysisch parallelisme

Hoe neurale processen mentale processen kunnen veroorzaken, is onduidelijk, en helemaal hoe mentale processen een oorzaak kunnen zijn van neurale processen - zonder dat fundamentele wetten uit de natuurkunde geschonden worden. Om dit probleem te omzeilen is het psychofysische parallelisme geformuleerd. Voor iedere mentale gebeurtenis is er een neurale gebeurtenis, maar er is geen causaal verband tussen. Er is een reeks neurale gebeurtenissen waarvan de eerdere steeds een oorzaak van de latere is. Tezamen met sommige neurale gebeurtenissen treden mentale gebeurtenissen op, zonder dat de laatste door de eerste veroorzaakt zijn: het zijn twee reeksen parallel lopende gebeurtenissen. De filosoof Gottfried Wilhelm Leibniz (1714) meende dat fysieke en mentale gebeurtenissen in principe onafhankelijk verlopen, maar dat ze dankzij God prachtig parallel verlopen.

Parallelisme is vergeleken met een film of een videoband met een geluidsspoor: ieder beeld correspondeert met een geluid, maar het is niet zo dat het beeld het geluid veroorzaakt of *vice versa*. Maar verder gaat deze vergelijking mank. Bij direct opgenomen beelden wordt de representatie van beeld en geluid veroorzaakt door het opgenomen feitelijke voorval, netjes volgens natuurkundige principes. Maar het geluid kan ook nagesynchroniseerd worden. De parallelist ziet dat neurale en mentale gebeurtenissen verbonden zijn, maar - zegt hij - niet causaal verbonden. Waarom weigert hij zo'n systematisch verband causaal te noemen? Is hij gewoon koppig? Er is echter een goede reden om dit verband niet causaal te

noemen: sinds Hempel (1965) bedoelen we met 'causaal verklaren' herleiden tot een natuurwet, en in het geval van neurale en mentale gebeurtenissen is zo'n natuurwet niet voorhanden.

### 3.1.3. Epifenomenalisme

Sommige denkers beschouwen mentale gebeurtenissen als een 'bijproduct' van neurale gebeurtenissen (Huxley 1874, Heil 2013). Dit is wel vergeleken met een klok: een klok is gemaakt om de tijd aan te geven, maar slingeruurwerken maken ook een tikkend geluid. Dat geluid is een bijproduct. Digitale klokken maakten aanvankelijk geen, maar men kan veel digitale klokken zo instellen dat ze een tikkend geluid maken: dat is een bijproduct van een bijproduct. De neurale processen gaan hun causale loop, en de mentale processen (de belevingen) zijn daar een afspiegeling van. Alsof een psyche via een videocamera op een beeldscherm processen ziet gebeuren, zonder er een invloed op te kunnen hebben.

Wat epifenomenalisme voor velen zo onaantrekkelijk maakt, is het idee dat mentale gebeurtenissen machteloos, impotent zijn: dat 'mentale processen er niets toe doen'. Alle gebeurtenissen in onze fysieke wereld, de hele geschiedenis, al onze daden en uitspraken, dat alles zou hetzelfde zijn geweest, als er geen mentale gebeurtenissen zouden zijn. Kathedralen zouden gebouwd zijn, en boeken geschreven, dank zij onze hersenen, ook wanneer er geen bewustzijn geweest zou zijn. Dat is strijdig met onze belevingen. *"Als het echter zou blijken dat ons geloof, verlangens en intenties causaal ineffectief zijn, dan lijkt het dat we moeten concluderen dat het een illusie is te denken dat we handelen door intenties of redenen."* (Davis 2013, p. 37).

### 3.1.4. Het Harde Probleem

Maar het probleem hoe mentale gebeurtenissen ontstaan, is veel groter dan men zich wenst te realiseren. In 1872 claimde Du Bois-Reymond dat het probleem van het ontstaan van bewustzijn (*"Wat is de oorsprong van de bewuste ervaring in onbewuste zenuwen?"*) nooit natuurwetenschappelijk opgelost zou kunnen worden (hoofdstuk 9.). Vooral het standpunt "we zullen het niet kunnen oplossen" stuitte op veel verzet bij vooruitgangsendenkers. Het denken van Du Bois-Reymond is in de Engelstalige literatuur verloren gegaan. Maar interactionisten zagen wel het probleem om het ontstaan van mentale processen causaal te

verklaren. Dit probleem kreeg in 1995 een naam: het Harde Probleem (*'the Hard Problem'*) van Chalmers (1995).

Volgens mij is er geen natuurwetenschappelijke verklaring mogelijk voor belevingen, omdat belevingen niet in het domein van de natuurwetenschap vallen. In het gekozen ontologische stelsel is er geen plaats voor belevingen, en zijn belevingen geen feitelijke gebeurtenissen. Chalmers (1995) noemde dit *'the Hard Problem'*, om dit te onderscheiden van *'easy problems'* die met natuurwetenschappelijke (materialistische) methodes opgelost kunnen worden. Maar Chalmers houdt een oplossing in principe voor mogelijk. *"Het Harde Probleem is een hard probleem, maar er is geen reden dat het permanent onopgelost zal blijven."* (Chalmers 1995, p. 218). ... Je kunt nooit weten. Immers, vroeger dacht men ook dat het onmogelijk was om doelgericht gedrag te verklaren op basis van causale processen.

### 3.1.5. Kritiek op het dualisme

Dualisme sluit direct aan bij de dagelijkse ervaring. We beleven dat we iets willen doen, even later doen we het, en we krijgen de sensorische terugmelding dat we het gedaan hebben. We nemen dingen waar, en de visuele, auditieve en tactiele belevingen gaan zo netjes hand in hand dat we vanzelf aannemen dat er fysieke objecten zijn die deze belevingen veroorzaken. We beleven een uitwendige wereld, en we gaan ervan uit dat een uitwendige wereld bestaat. Dat is het standpunt van iedereen, voordat hij of zij erover is gaan nadenken.

Er zijn twee opties: (1) er is een niet-stoffelijk 'zelf' of een 'ziel' die beleeft, of (2) belevingen zijn een onbegrepen eigenschap van materie als deze zo complex is als een brein.

Maar een algemeen wetenschappelijk en filosofisch principe is: eenvoud eerst. Als je de hele wereld kunt verklaren met één klasse verschijnselen, beperk je dan daartoe. Of *in concreto*: een materialist zegt dat mentale gebeurtenissen helemaal niet nodig om de fy-

sieke wereld te verklaren, dus beter achterwege kunnen blijven. En dat moet een dualist toegeven: er is niets in de fysieke wereld dat we dankzij mentale gebeurtenissen kunnen verklaren<sup>6</sup>. Bovendien wordt tegengeworpen, dat het strijdig lijkt met natuurwetten dat neurale gebeurtenissen een oorzaak kunnen zijn van mentale gebeurtenissen, en *vice versa*.

## 3.2. Materialistische visies

Materialistische denkers kunnen de volgende uitspraken doen. *"Gevoelens zijn niet meer dan fysisch-chemische processen in de hersenen."* *"Pijn is niets meer dan zenuwactiviteit in c-vezels."* *"Zien is alleen maar de absorptie van lichtquanten in het netvlies."* Hier geef ik twee materialistische visies.

### 3.2.1. Mentaal = neuraal: de 'identity theory'

De *'identity theory'* stelt dat 'mentale processen neurale processen in de hersenen zijn' (Place 1956, Feigl 1958, Smart 1959, Quine 1960, Davidson 1963, 1995)<sup>7</sup>. *"Alle mentale toestanden, gebeurtenissen en processen zijn toestanden, gebeurtenissen of processen van het centraal zenuwstelsel van gewervelde dieren."* (Bunge 1977, p. 506). Net zoals de Ochtendster en de Avondster bij nader inzien dezelfde planeet Venus zijn, zo zullen ook mentale en neurale gebeurtenissen bij nader inzien dezelfde gebeurtenissen blijken te zijn. Gooien we dan de eerdere analyse over het onderscheid tussen mentale en neurale gebeurtenissen overboord? Ja. Aanhangers van de *identity theory* laten aan de hand van voorbeelden uit de natuurwetenschap zien, dat twee aanvankelijk onderscheiden processen soms toch hetzelfde blijken te zijn, zoals bliksem en een elektrische ontlading in de lucht. Zo ook, zeggen ze, zijn mentale en neurale processen hetzelfde. De *identity theory* heeft op veel denkers een grote aantrekkingskracht. De *identity theory* is geworteld in de natuurwetenschap, en die heeft een groot prestige, en als monistische visie is de *identity theory* simpeler dan dualistische visies.

taal (Smullyan 1957). Mijn voorkeur is (bij nader inzien) zelf-referentie te vermijden.

<sup>7</sup> Deze visie wordt ook wel 'materialistisch reductionisme' genoemd. Maar ik prefereer het om de term reductionisme/reduceren te gebruiken als men een gebeurtenis op één niveau causaal verklaart door gebeurtenissen op een lager niveau. Daarvan is in het 'materialistisch reductionisme' geen sprake. Daar definieert men twee gebeurtenissen simpel als gelijk.

<sup>6</sup> Een speciaal geval is 'zelf-referentie'. *"Het neerschrijven of uitspreken van "Ik ben me bewust van ..." is een fysische gebeurtenis waarvan een mentale gebeurtenis een oorzaak is; het filosofisch standpunt dat mentale processen geen oorzaak zijn van fysische processen, lijkt onjuist."* (Van Dongen 1980, stelling bij een proefschrift). Maar zelf-referentie leidt nu eenmaal tot paradoxen [https://en.wikipedia.org/wiki/List\\_of\\_paradoxes](https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_paradoxes). Als een taal zelf-referentie toelaat, wordt dit daardoor een zwakkere

**Psychofysisch reductionisme**

**Mentale processen causaal verklaard?** Stel iemand doet de uitspraak "Gevoelens zijn niet meer dan fysisch/chemische processen in de hersenen." Of processen in de psychologie herleid kunnen worden tot processen in de biologie, hangt ervan af welke psychologie men aanhangt.

- In de traditie van **William James** (1890) is psychologie de wetenschap van het mentale leven. *"Psychologie is de Wetenschap van het Mentale Leven, zowel van zijn verschijnselen als van de voorwaarden. De verschijnselen zijn dingen zoals gevoelens, verlangens, cognitie, redeneringen, beslissingen en dergelijke."* (James 1890, chapter 1). Volgens mij kunnen mentale processen niet herleid worden tot fysische processen (dit hoofdstuk en 10.2).
- In de traditie van **Watson** (1913, 1924), **Lashley** (1923) en **Skinner** (1938, 1953) is psychologie de wetenschap van gedrag. Zij bestudeerden uitsluitend direct waarneembare processen (= gedrag); belevingen maakten geen deel uit van causale verklaringen van gedrag. Gedrag is in principe herleidbaar (reducerbaar) tot biologie.

**Cultuur causaal verklaard?** In de antropologie en sociologie staat 'cultuur' centraal. Hier lopen verscheidene discussies door elkaar.

- Culturele gedragingen bij **dieren**. Bij dieren zijn er verscheidene gedragingen die door sociaal leren op de volgende generaties worden overgedragen. Zo ontstaan er lokaal verschillende varianten (hoofdstuk 3.2.). Ik heb voorgesteld om dit ook bij dieren 'cultuur' te noemen.
- Cultuur bij **mensen**. Uiteraard gelden hier dezelfde principes als bij psychologie. (1) Als men met 'cultuur' uitsluitend bedoelt de uiterlijk waarneembare (materiële) aspecten, dan kan die cultuur bij mensen herleid worden tot cultuur bij dieren; dit kan in principe herleid worden tot biologie. (2) Als men met 'cultuur' bij mensen ook de mentale aspecten bedoelt van de gewoonten van een volk - zoals nagenoeg alle antropologen dat doen -, dan kan men 'cultuur' bij mensen niet herleiden (reduceren) tot de gedragscultuur bij dieren. Als men echter met 'cultuur' bij dieren ook de mentale aspecten bedoelt, dan kan cultuur van mensen in principe herleid worden tot cultuur bij dieren. Maar helaas kan dit niet empirisch getoetst worden.

**Kritiek op de identity theory**

Twee belangrijke bezwaren tegen de *identity theory* zullen volgen.

Ten eerste, wordt gezegd, is het een **categoriefout** om te zeggen dat mentale en neurale gebeurtenissen identiek zijn. En een categoriefout is een doodsteek voor een wetenschappelijk idee. Als twee dingen of gebeurtenissen (A en B) identiek zijn, moet alles wat voor A geldt, ook voor B gelden. Welnu, neurale gebeurtenissen hebben een plaats in de hersenen, terwijl mentale gebeurtenissen geen plaats hebben; hoe kunnen ze dan hetzelfde zijn? Neurale gebeurtenissen zijn opeenvolgende toestanden van neuronen, terwijl mentale toestanden van mij zijn; hoe kunnen ze dan hetzelfde zijn? Een hersenonderzoeker kan in principe uit zijn meetsignalen van mijn brein weten wat ik denk. Maar ook dan weet hij hooguit mijn gedachten, terwijl ik mijn gedachten heb. Hij weet wanneer ik pijn heb, maar hij heeft mijn pijn niet. Filosofen discussiëren nog steeds of de grondgedachte van de *identity theory* een categoriefout is.

Ten tweede, wordt gezegd, hanteren aanhangers van de *identity theory* een **fout begrip** van mentale gebeurtenissen: hun begrip dekt niet het begrip in zijn oorspronkelijk bedoelde betekenis. Maar aanhangers van de *identity*

*theory* claimen dat mentale gebeurtenissen illusies zijn.

**3.2.2. Eliminatie van 'mentaal'**

Wat is het verband tussen mentale en neurale gebeurtenissen? Een origineel standpunt is het eliminiatiematerialisme (Ramsey 2013), voor het eerst duidelijk verwoord door Rorty (1965), en vooral verdedigd door Rey (1983) en het echtpaar Paul M. en Patricia S. Churchland (1984, 1986). Het eliminatiematerialisme gaat ervan uit dat onze belevingen illusies zijn<sup>8</sup>. *"Is fysikalisme al met al een verwerping van mentale objecten, of van een theorie over hen? Verwerpt het de mentale toestand van pijn of woede ten gunste van zijn fysische begeleider, of stelt het de mentale toestand gelijk met de fysieke toestand van het organisme (en dus de toestand van het fysiek organisme met de mentale toestand)?"* (Quine 1960, p. 265). Het is de vraag of er wel een relevant verschil is tussen de 'identity theory' en het eliminatiematerialisme.

Als we toetsbare kennis willen verwerven, moeten we hersenwetenschap bedrijven, in plaats van ons bezig te houden met voelen, horen, beleven en verlangen. Weg met de

proefpersonen iets waarnemen dat fysisch niet aanwezig is.

<sup>8</sup> In de psychofysica spreekt men van een 'illusie' als een stimulus zodanig is dat gewone

volkpsychologie. Wij kunnen toetsbaar praten over neurale gebeurtenissen: dan kunnen we precies verwoorden wat we bedoelen. Maar het gepraat over mentale gebeurtenissen leidt tot niets. Alle woorden voor mijn belevingen verwijzen naar niets anders dan mijn strikt persoonlijke belevingen. Communicatie hierover met u is bij voorbaat hopeloos als we wetenschappelijke helderheid willen verwerven, omdat mijn belevingen ontoegankelijk zijn voor u<sup>9</sup>. Men kan in de wetenschap maar beter helemaal niet meer spreken over mentale gebeurtenissen.

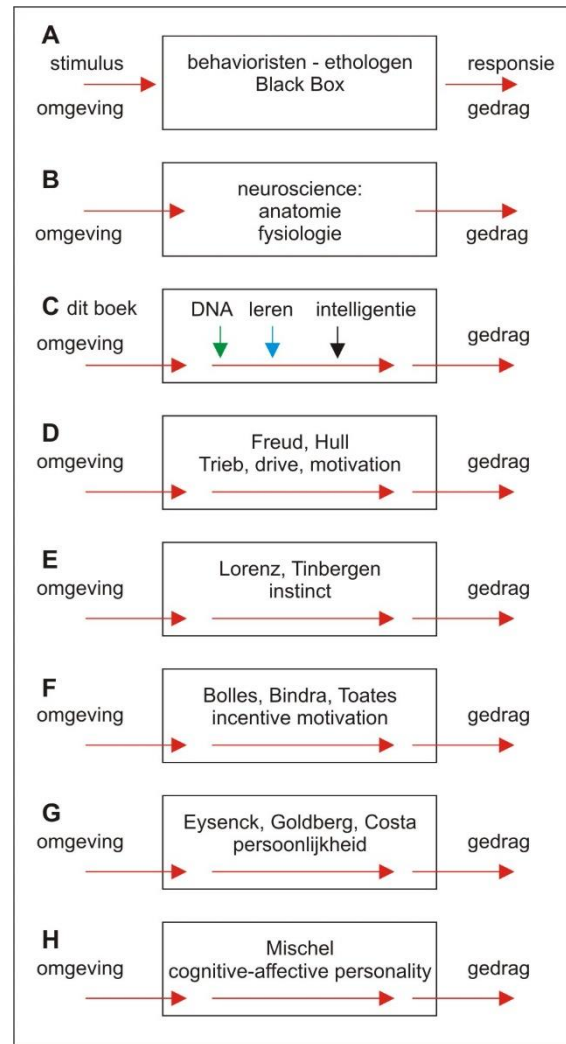
#### Kritiek op het eliminatie-materialisme

Het is nogal pijnlijk, als belevingen geëlimineerd worden, want het **enige** wat er voor mensen toe doet, zijn belevingen, want we kunnen niets anders beleven. “Sinds Descartes zijn *cogito* geformuleerd had, zijn filosofen overtuigd dat minstens sommige opvattingen evident zijn. Bijvoorbeeld: welk niet-circulair bewijs zou men kunnen aanvoeren voor het geloof dat men nu bewust is?” (Boghossian 2006, p. 116-117). Een eliminatie-materialist geeft de primaat aan de wereld van fysieke objecten, en elimineert alle belevingen. Maar volgens interactionisten kunnen mensen alleen door belevingen de wereld van de dingen kennen; een eliminatie-materialist zou de bron van alle kennis elimineren. Eliminatiematerialisten zoals Paul en Patricia Churchland zijn bijzonder, omdat zij jarenlang artikelen en boeken schrijven over het begrip dat zij zeggen geëlimineerd te hebben.

#### 4.3. Functionalisme

Ik heb mijn eigen ervaringen. Maar de ervaringen van een ander kan ik niet hebben. Ik kan zelfs niet vaststellen of een ander wel ervaringen heeft. Dit is het probleem van 'de psyche van een ander'. Heeft een ander mens een psyche? Hebben dieren een psyche? Hebben marsmannetjes een psyche - als ze bestaan natuurlijk - ? Hebben computers een psyche? Geen van deze vragen zijn logisch of experimenteel oplosbaar. Het is natuurlijk onbevredigend om over hersenen en mentale gebeurtenissen te discussiëren, zonder dat je een echt sterk argument hebt of je gesprekspartner al dan niet belevingen heeft.

Een functionalist omzeilt al deze problemen: als een functionalist waarneemt dat een ander organisme, een buitenaards wezen of een



Figuur 6. Allerlei biologische en psychologische theorieën zijn hypotheses over de invulling van de black box.

computer hetzelfde reageert op stimuli als hijzelf, dan neemt hij aan dat deze systemen gelijkaardig zijn aan hemzelf. Hij is niet geïnteresseerd wat er in de black box gebeurt, en hij bekommert zich niet over mentale processen. Het probleem van 'de psyche van een ander' is dan verschoven naar een analyse van input-outputrelaties (stimulus/responsrelaties, omgeving/gedragrelaties), zoals in de Turing-test (Turing 1950).

Juist zoals functionalisten zijn behavioristen en de meeste ethologen beroepsmatig niet geïnteresseerd in wat er binnen het organisme gebeurt. Zij bestuderen het verband tussen de buitenwereld en het gedrag van organismen.

<sup>9</sup> Ik raad wel aan om in een romantische context over belevingen te communiceren.

**Hebben computers een psyche?**

Functionalisten concluderen of een mens, dier of ding een psyche heeft uit input/output-reacties. Hebben computers dan een psyche? Dit criterium is verwant aan een criterium voor een intelligente computer. Laten we het volgende gedachte-experiment doen, de test van Turing (1950). Ik ga er gemakshalve van uit dat ik intelligent ben. Stel: u belt mij op en u krijgt niet mij maar mijn sprekende computer aan de lijn - zonder dat u dat weet overigens. U kunt er met de slimste vragen niet achterhalen of u met mij of met mijn computer spreekt. Dan moet ik fair zijn, en niet alleen zeggen dat ik intelligent ben, maar mijn computer ook. Moet ik dan ook niet fair zijn, en op zijn minst de mogelijkheid openlaten dat mijn computer een psyche heeft? Vooral Fodor (1983) heeft een lans gebroken voor de mogelijkheid dat computers een psyche hebben. Dit is overigens een filosofisch standpunt met juridische en sociale implicaties. Als computers belevenissen kunnen hebben, kunnen ze in principe ook pijn en leed ondervinden, En hebben ze dan geen recht op wetsbescherming? Als je een ander mens niet mag beschadigen of doden, mag je dan een intelligente computer wel slaan of kapot maken of zelfs uitzetten ... ? Een consequentie is: bejaardentehuizen voor afgeschreven intelligente computers, die aangesloten blijven op de netspanning, met onderhoudsmonteurs en voldoende afwisselende programma's.

#### 4.4. Idealisme: eliminatie van fysische gebeurtenissen

Bijna alle denkbare standpunten over het verband tussen mentale en neurale gebeurtenissen hebben nu aanhangers, behalve één opvallende afwezige: het filosofisch idealisme. Sommige filosofen concluderen: alle woorden voor 'dingen' zijn woorden voor herhaald voorkomende belevingen. Dit standpunt is het filosofisch idealisme. Voor mijn kennis zijn mijn belevingen primair. Secundair - want van belevingen afgeleid - zijn de dingen buiten mij en hun bestaan. Fysieke objecten zijn volgens het idealisme reeksen van belevingen. En belevingen 'bestaan' niet, als ze niet beleefd worden. Dus: fysieke objecten bestaan niet, als ze niet waargenomen worden. Tot zover in het kort het idealisme, dat de absolute tegenhanger van het eliminatie-materialisme is. Een bezwaar tegen het filosofisch idealisme is dan ook, dat deze denkers de veronderstelde bron van ons bestaan (de fysieke wereld) geëlimineerd hebben. Maar dat vinden de aanhangers geen bezwaar, maar juist een verdienste van hun denken.

#### 4.5. Een nieuwe metataal

**Proberen het onzegbare toch te zeggen?**

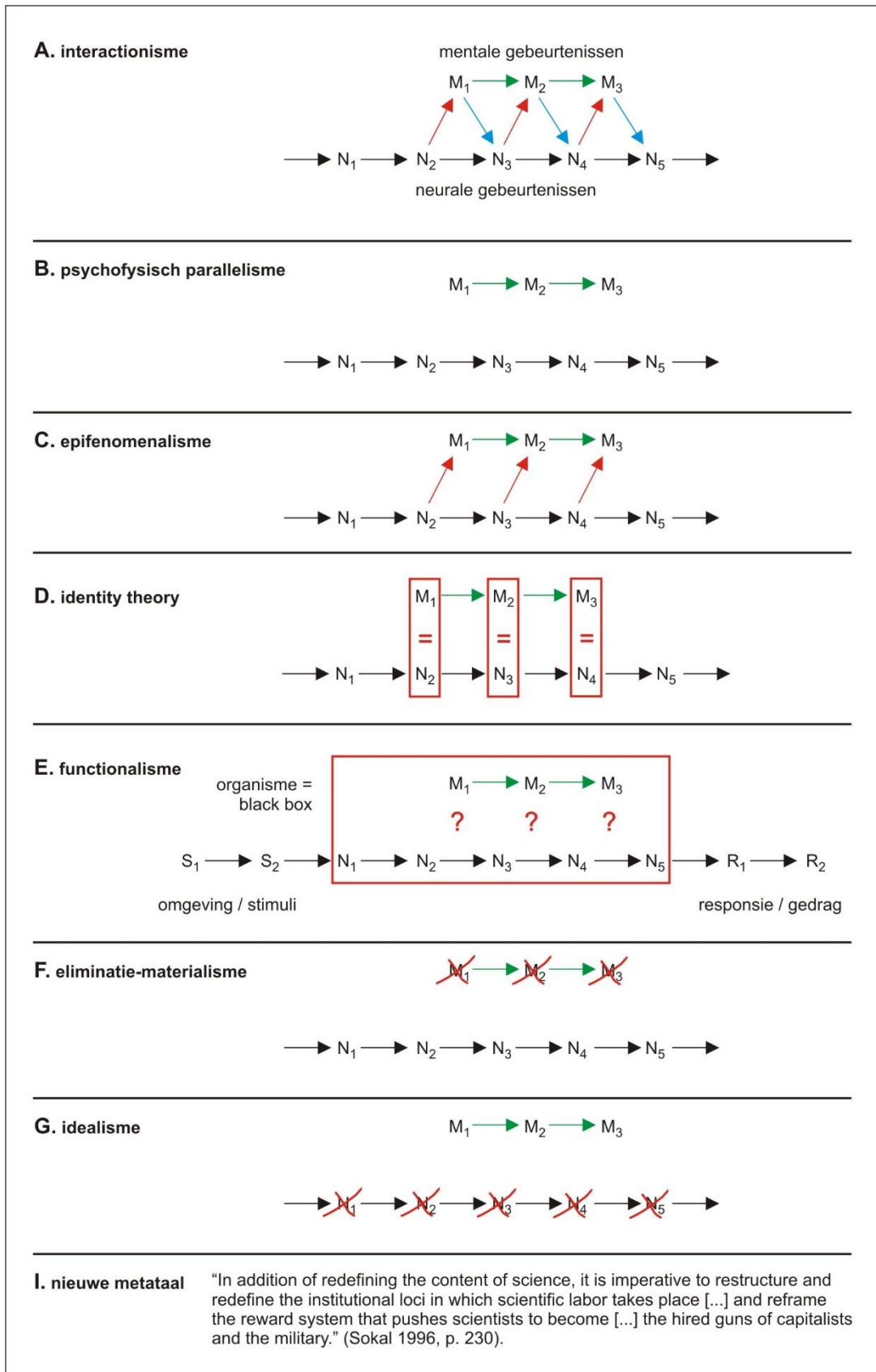
In het westerse denken worden lichaam en geest als afzonderlijk beschouwd. Deze dualistische visie is verwoord door René Descartes (1664). Maar het dualisme is nu uit de mode, en sommigen vinden het zelfs een denkfout (Dennett 1991, Damasio 1994). De westerse taal is doordrongen van dualistische termen, zodat vragen over bewustzijn en het zelf niet helder gesteld kunnen worden, en

zeker niet beantwoord. Een mogelijk uitweg is het ontwikkelen van een nieuwe metataal waarin dualistische termen niet meer voorkomen. Zo'n metataal kan ook een nieuw materiebegrip inhouden: een materie waarbij overal het mentale aanwezig is: panpsychisme (Seager en Allen-Hermanson 2015). Overigens is het een open vraag of een dergelijke metataal voor ons mensen (al dan niet uit een westerse cultuur) überhaupt mogelijk is. Zo'n metataal leidt gemakkelijk tot transcendente zinnen, die de een als geklets (Sokal 1996, Maudry 2011), en de ander als de Diepste Waarheid zal beschouwen.

#### 4.6. Overzicht van de visies

**4.6.1. De visies****Visies over hersenen en bewustzijn**

Het brain/mind-vraagstuk is een conceptueel vraagstuk (wat is "*mind*"?) en een causaliteitsvraagstuk. In hoofdstuk 10.2 probeer ik een heldere visie op causaliteit te presenteren; zo'n heldere visie is noodzakelijk voor een heldere discussie over het brain/mind-vraagstuk. Figuur 7 geeft een schematisch overzicht van de belangrijkste standpunten in de brein/psyche-discussie (b.v. Hospers 1967, Churchland 1984). Al eeuwen hebben filosofen zich systematisch afgevraagd wat de status van onze kennis over de wereld is. Als ik ● zie, ben ik zeker dat ik ● zie, maar ik kan nooit zeker zijn dat ● bestaat. Het hangt af van ons ontologisch uitgangspunt (Voorwoord), wat we kunnen bedoelen met 'dat ● bestaat'.



*Figuur 7. De verbanden volgens de afzonderlijke visies. De zwarte pijlen geven causale relaties weer tussen neuronen. De groene pijlen suggereren relaties tussen mentale gebeurtenissen. De rode pijlen suggereren dat neurale gebeurtenissen mentale gebeurtenissen veroorzaken. De blauwe pijlen suggereren dat mentale gebeurtenissen neurale gebeurtenissen en gedrag veroorzaken.*

Tabel 1. De sterke en zwakke punten van de verschillende visies op de relatie tussen brein en psyche.

	sterke punten	zwakke punten
<b>dualistische visies</b> <ul style="list-style-type: none"> <li>• interactionalisme</li> <li>• psychofysisch parallelisme</li> <li>• epifenomenalisme</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• accepteert materie en psyche</li> <li>• sluit aan bij de dagelijkse ervaring</li> <li>• psyche heeft macht/invloed</li> <li>• accepteert materie en psyche</li> <li>• elimineert het causale probleem brein-psyche</li> <li>• accepteert materie en psyche</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• kan niet aangeven hoe de interactie verloopt</li> <li>• kan niets extra's verklaren</li> <li>• kan niet aangeven hoe het verband brein-psyche in elkaar zit</li> <li>• kan niets extra's verklaren</li> <li>• psyche wordt wel geaccepteerd, maar is machteloos</li> <li>• kan niet aangeven hoe het verband brein-psyche in elkaar zit</li> <li>• kan niets extra's verklaren</li> <li>• psyche wordt wel geaccepteerd, maar is machteloos</li> </ul>
<b>functionalisme</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• beperkt zich tot publiek waarneembare gebeurtenissen</li> <li>• elimineert het probleem van de psyche van een ander</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• lost het brein/psyche-probleem niet op, maar omzeilt het</li> </ul>
<b>materialisme</b> <ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>identity theory</i></li> <li>• eliminatie-materialisme</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• eenvoudig (monisme)</li> <li>• sterke band met de natuurwetenschap</li> <li>• geeft het primaat aan de (veronderstelde) bron van ons bestaan (de stoffelijke wereld)</li> <li>• eenvoudig (monisme)</li> <li>• sterke band met de natuurwetenschap</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• basisgedachte is wellicht categoriefout</li> <li>• hanteert psyche-begrip in een oneigenlijke betekenis</li> <li>• ontkent mentale gebeurtenissen</li> </ul>
<b>idealisme</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• geeft het primaat aan de bron van alle kennis (mentale gebeurtenissen)</li> <li>• eenvoudig (monisme)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• ontkent de (veronderstelde) bron van ons bestaan (de stoffelijke wereld)</li> </ul>
<b>nieuwe metataal</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• elimineert semantisch dualistische problemen</li> <li>• leidt tot een fraai transcendentiaal wereldbeeld</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• metataal bestaat nog niet en is wellicht onmogelijk</li> <li>• leidt tot vaag transcendentiaal geklets</li> </ul>

### Geneesmiddelen, drugs en belevingen

Als iemand bepaalde stoffen inneemt, kan hij gaan hallucineren. En omgekeerd, als iemand hallucineert kunnen geneesmiddelen deze hallucinaties verminderen of wegnemen. Hallucinaties zijn mentale gebeurtenissen die door substanties opgeroepen en weggenomen kunnen worden. Dit lijken voorbeelden dat substanties onomstotelijk mentale gebeurtenissen veroorzaken of teniet doen. Dus lijkt het dat het interactionisme (of eventueel ook het epifenomenalisme) correct is, en de overige opvattingen niet. Zitten de andere visies

er naast? Niet noodzakelijk. Psychotrope stoffen hebben in het dualistische en in het materialistische denken invloed op neuronen. Het functionalisme omzeilt verhalen over het verband tussen deze neurale en mentale gebeurtenissen. En het is de vraag of een nieuwe metataal een samenhangend verhaal kan bieden.

De voorbeelden over hallucinaties zijn eerder voorbeelden dat het interactionisme diep in ons voorwetenschappelijk denken en onze voorwetenschappelijke taal geworteld zit, dan dat het duidelijke argumenten ten gunste van het interactionisme zijn

### De Modes van de Tijd

Filosofen hopen dat filosofie over Wijsheid gaat, maar in de praktijk is de inhoud van filosofische bespiegelingen afhankelijk van de Mode van de Tijd. Figuur 8 geeft een overzicht van de relevante denkrichtingen vanaf het jaar 1700. Het filosofisch idealisme was in die tijd nauwelijks vertegenwoordigd. Tot 1800 was het dualisme populair, hetzij uit overtuiging, of om straf van de kerk of overheid te vermijden. Na de Verlichting ontstond de eeuw van het materialisme. Binnen het materialisme, behaviorisme, de ethologie en het functionalisme zijn toetsbare uitspraken goed mogelijk. Denkers uit deze richtingen vonden het dualisme ronduit fout: het was 'de fout/vergissing van Descartes' (Dennett 1991, Damasio 1994). Maar na 1995 werd het dualisme geleidelijk weer respectabel met de erkenning van het Harde Probleem (Chalmers 1995, 1997). Daarnaast ontstond de cognitieve psychologie met 'Syntactic structures' van Noam Chomsky (1957). Cognitief psychologen zijn vaak niet expliciet over het verband tussen mentale en fysieke processen.

### Een keuze voor een visie

Het lijkt erop dat de afzonderlijke visies consistent of volledig zijn, maar niet beide. Vooral eliminatie-materialisten en idealisten hebben een consistent verhaal. Maar het belangrijkste argument tegen deze visies is, dat ze hetzij alle belevingen, hetzij de (veronderstelde) bron van ons bestaan geëlimineerd hebben - al zijn ze zelf juist zo trots op die eliminatie. Voor een positiebepaling heeft men dus een aantal alternatieven: een keuze uit de verschillende vormen van dualisme, materialisme, functionalisme of idealisme met al hun voor- en nadelen; of de hoop stellen op een nog te ontwikkelen metataal met diens voor- en nadelen. Mijn uitgangspunt is om zoveel mogelijk toetsbare zinnen te formuleren, zo-

dat foute zinnen snel door logica of observaties verworpen kunnen worden. Omdat uitspraken over mentale gebeurtenissen niet toetsbaar zijn (Carnap 1928, § 140), wil ik uitspraken over mentale gebeurtenissen zoveel mogelijk vermijden. Daardoor zijn mijn wetenschappelijke uitspraken in overeenstemming met het functionalisme of het eliminatie-materialisme. Dat is niet omdat ik belevingen onbelangrijk zou vinden. Integendeel: belevingen zijn het **enige** wat er voor mensen toe doen, want mensen kunnen niets anders beleven dan belevingen. Maar de inhoud van belevingen is niet toetsbaar.

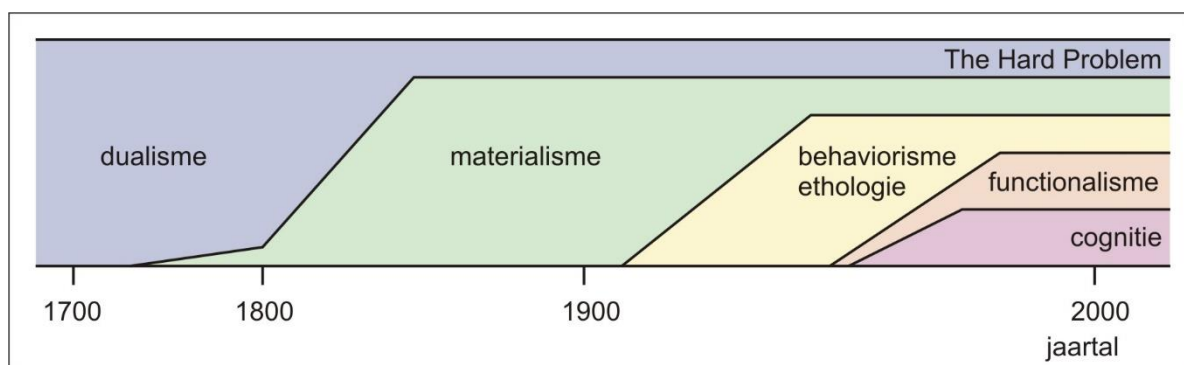
### 4.6.2. Denkers en visies

#### Denkrichtingen

Figuur 9 geeft een overzicht van enkele denkers over hersenen en bewustzijn. Voor dit schema heb ik deze denkers (nogal bruto) in drie categorieën ingedeeld.

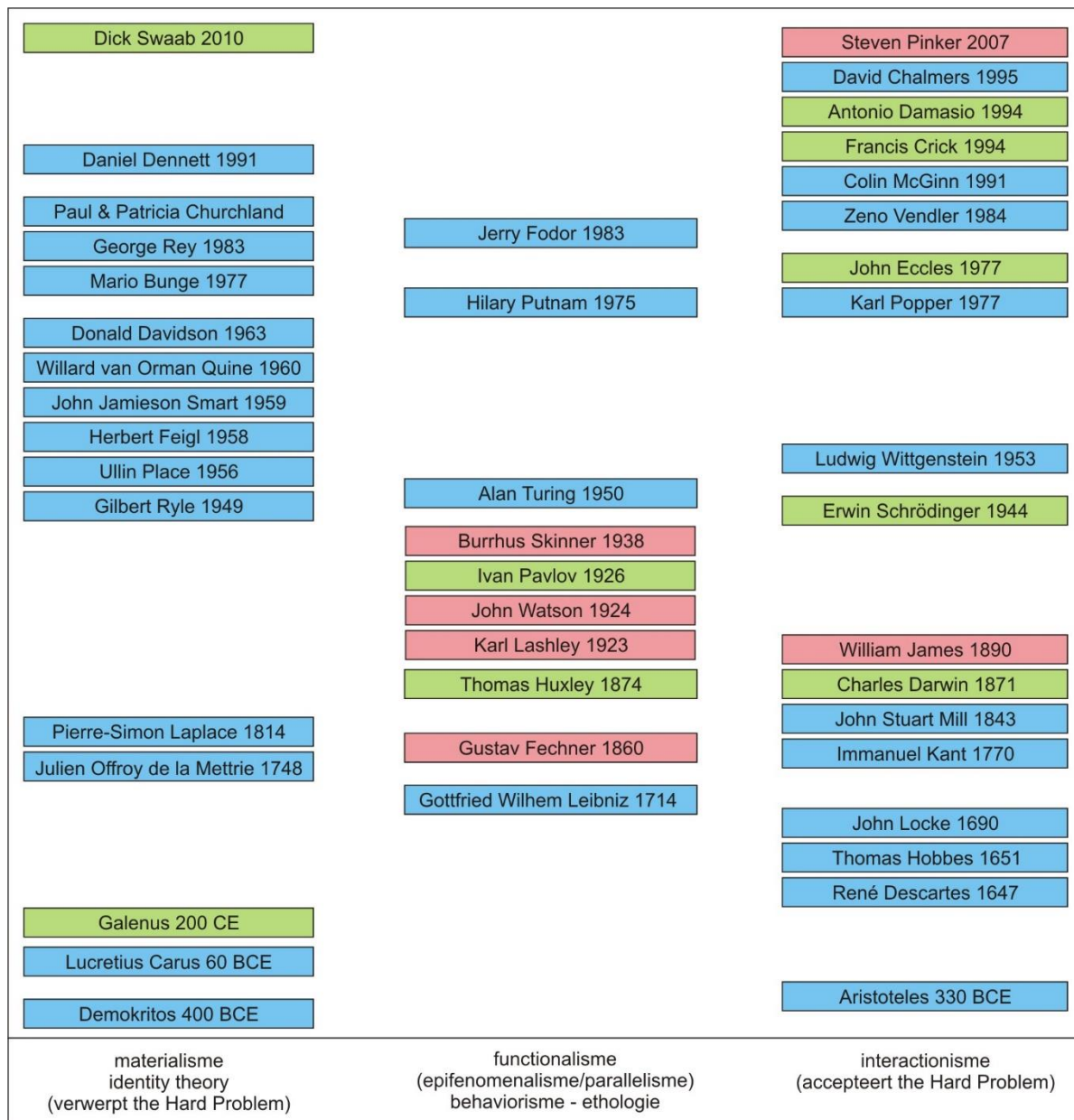
1. **Interactionisme.** Tot deze categorie reken ik denkers die mentale en fysieke processen als relevant beschouwen. Voor recente denkers houdt dit vaak in dat ze het Harde Probleem accepteren.
2. **Functionalisme.** Tot deze categorie reken ik denkers die primair in input/output-relaties geïnteresseerd zijn en niet zozeer in mentale processen of de inhoud van de black box. Functionalisten, behavioristen of ethologen zijn beroepsmatig niet in het mentale geïnteresseerd, maar alleen in het verband tussen buitenwereld en output/gedrag.
3. **Materialisme.** Tot deze categorie reken ik denkers die vooral geïnteresseerd zijn in de causale werking van het machientje en niet zozeer in belevingen.

Bij enkele denkers geef ik hier toelichting en citaten.



Figuur 8. Modes in het denken over het verband tussen neurale en mentale processen sinds het jaar 1700.





Figuur 9. Denkers over het verband tussen neurale en mentale processen, graf ingedeeld in 3 categorieën (zie tekst). Blauw: filosofen; groen: natuurwetenschappers; rood: psychologen.

### Mentale en fysische taal

Mentale gebeurtenissen worden direct beleefd (dit is een tautologie). Een mentale gebeurtenis gaat vooraf aan iedere taaluiting: er is een directe koppeling tussen mentaal en taal. Ik heb hier bijvoorbeeld voorgesteld een strikt onderscheid te maken tussen de woorden 'reden' (mentaal) en 'oorzaak' (fysisch). Maar in het dagelijks taalgebruik in het Grieks, Latijn, Frans, Engels, Duits en Nederlands worden deze woorden door elkaar gebruikt (Bunge 1979). Ook het woord 'doel' heeft mentale en fysische betekenissen (hoofdstuk 10.2.). Het is gemakkelijk om mentale processen te verwoorden, maar het is erg moeilijk om consequent

alleen in fysische (materialistische) termen te spreken. In de praktijk gebruiken verscheidene filosofen en psychologen die eigenlijk alleen materialistische uitspraken willen doen, toch nog verscheidene mentale termen (zie onder). Verscheidene psychologen verwerpen het interactionisme, maar zij blijven spreken in termen van belevingen en fysische processen; dit is een bizarre combinatie van ideeën. De meeste denkers doen uitspraken die alleen in een interactionistisch kader zinnig zijn.

### Thomas Hobbes

Hobbes (1651) wilde een materialistische leer verkondigen, maar "*Hobbes blijft inderdaad*

termen gebruiken die naar allerlei psychische processen verwijzen; daarmee hebben we bij Hobbes een soort materialistische psychologie zoals de meeste huidige gangbare psychologie tekstboeken.” (Wilm 1925, p. 88).

### Descartes

Volgens Descartes (1664) bestaan mensen uit twee 'substanties': materie (lichaam) en ziel, terwijl dieren uitsluitend uit materie bestaan zonder ziel. Descartes beschrijft fictieve wezens, die God geschapen zou hebben met de bedoeling dat ze zoveel mogelijk op ons, mensen, zouden lijken. Hij beschrijft de werking van deze wezens puur mechanisch, maar niettemin noemt hij ze 'mensen'<sup>10</sup>.

*“Deze mensen bestaan net als wij uit lichaam en ziel. Eerst beschrijf ik het lichaam op zich; daarna de ziel op zich; en tenslotte toon ik hoe deze twee naturen samengevoegd zouden moeten worden en verenigd.”* (Descartes 1664, p. 1). *“Helaas heeft Descartes niet al deze beloften ingelost: hij heeft alleen het lichaam besproken en bijna niets gezegd over de ziel en diens interacties met het lichaam.”* (Lokhorst 2015).

*Dualisme.* De meeste uitspraken van Descartes zijn dualistisch. Zintuiglijke indrukken worden door zeer fijne snelle deeltjes (*animal spirits*)<sup>11</sup> via holle zenuwen naar de hersenholttes gebracht. Als deze via de epifyse op de ziel inwerken, ontstaan er belevingen (Descartes 1664, p.73-74). Descartes (1637, p. 51) zegt expliciet dat er geen 'andere ogen in de hersenen' zijn die het beeld bekijken, waarmee hij bij voorbaat de suggestie van een 'Cartesian theatre' (Dennett 1991) verworpt. De ziel of andere oorzaken leiden tot kleine bewegingen van de epifyse, die bewegingen van het lichaam veroorzaken. *“En omgekeerd is de machine van het lichaam zo samengesteld dat als deze klier op een of andere manier bewogen wordt door de ziel of door een andere oorzaak, deze dan de aanwezige geesten leidt naar de poriën van de hersenen die hen door de zenuwen naar de spieren leidt; zo laat deze klier door de geesten de ledematen bewegen.”* (Descartes e.a. 1985, p. 341). *“En de werking van de ziel bestaat volledig in het feit dat eenvoudig door iets te willen dat zij zorgt dat deze kleine klier waarmee ze zo nauw verbonden is, zo beweegt dat het gevolg tot stand komt dat correspondeert met deze wilsdaad.”* (Descartes

1649, p. 359).

*Materialisme.* Descartes besprak uitgebreid de werking van het lichaam, maar hij slaagde er niet in de werking van de ziel te bespreken (Lokhorst 2015, zie ook 'Een wijze raad van Descartes' in sectie 5). In gesprekken van Descartes en koningin Christina van Zweden wilde zij over de ziel en de liefde spreken, en hij over de mechanische werking van het lichaam; hun relatie bekoelde.

La Mettrie (1748) meende dat Descartes eigenlijk een materialist was, maar dat hij daar niet voor uitkwam uit vrees voor het Vaticaan. Overigens hebben anderen aan Descartes iedere mogelijke brain/mind-opvatting toegeschreven (Lokhorst 2015).

### Immanuel Kant

In zijn inaugurele rede als hoogleraar in 1770 benadrukte Kant het onderscheid tussen 'sensualitas' (waarnemingsvermogen) en 'intelligentia' (verstand). *“Waarnemingsvermogen is de ontvankelijkheid van een subject waardoor het mogelijk is dat zijn toestand de aanwezigheid van een voorwerp representeert. Intelligentie (rationaliteit) is het vermogen van een subject waardoor hij in staat is dat te representeren wat door zijn hoedanigheid de zintuigen niet kan passeren.”* (Kant 1770, section 2).

'Sensualitas' gaat over het empirisch onderzoek naar de mens, wat Kant 'antropologie' noemde, en waarover hij van 1772 tot 1796 college gaf (Kant 1798). *“Kant bedoelde met antropologie wat we tegenwoordig gedragspsychologie of experimentele psychologie noemen.”* (Brook 2013). 'Intelligentia' gaat over rationeel kennen en oordelen, wat hij in zijn 3 'Kritiken' behandelde. Ik ben van mening dat het denken van Kant vooral dualistisch was. Kant nam mentale processen serieus (Kant 1781), en hij nam fysieke processen serieus (Kant 1770, 1798). Hij benadrukt het onderscheid tussen rationaliteit en empirie. Volgens hem heeft de mens ratio om te bedenken wat juist gedrag is – en daar vervolgens naar te handelen. Het past alleen in het interactionisme dat mentale processen (ratio) een oorzaak zijn van fysieke processen (moreel juist gedrag).

Volgens Meerbote (1989) en Lau (2014) zijn de opvattingen van Kant vooral functionalistisch, maar daar ben ik het niet mee eens. Functionalisten zijn niet geïnteresseerd in wat

<sup>10</sup> Dit was een literaire truc om een veroordeling door het Vaticaan te vermijden, maar later besloot Descartes de tekst niet te publiceren (Descartes e.a. 1985, p. 79). De tekst is pas na het overlijden van Descartes gepubliceerd.

<sup>11</sup> Jan Swammerdam ontcrachtte snel het idee van *animal spirits* (Cobb 2002). Maar essentieel in het denken van Descartes is dat hij een materialistische verklaring zocht; die werd later gevonden in axonen en ionkanalen.

er in de black box gebeurt, en dus niet in mentale processen.

### John Stuart Mill

De uitspraken van John Stuart Mill vallen binnen het interactionisme. *“Laat het bijvoorbeeld aangetoond worden dat een zeer complexe reeks oorzaken en gevolgen elkaar opvolgen in het oog en in de hersenen om een beleving van kleur te produceren [...] dan is er nog op het einde van al deze bewegingen iets wat geen beweging is: er is de beleving van kleur. [...] De manier waarop ieder van deze bewegingen een andere beweging produceert, is misschien ontvankelijk voor verklaring door een of andere bewegingswet: maar de manier waarop de laatste beweging de beleving van kleur veroorzaakt kan niet door enige bewegingswet verklaard worden.”* (Mill 1843 Book V, Ch. V, section 3).

### Charles Darwin.

Darwin heeft verscheidene interactionistische uitspraken gedaan. *“Het feit dat lagere dieren door dezelfde emoties geprikkeld worden als wijzelf, is zo goed aangetoond dat ik de lezer niet ga vermoeien met details. Verschrikkingen werken bij hen op dezelfde manier als bij ons, waardoor de spieren trillen, het hart klopt van angst, de sfincters ontspannen, en het haar overeind gaat staan. Achterdocht, het kind van vrees, valt op bij de meeste wilde dieren.”* (Darwin 1871, p. 39). Het boek *'The expression of emotions'* (Darwin 1872) gaat niet over emoties, maar over gedrag (de **expressie** van emoties). In het slotwoord van dit boek schrijft Darwin (1872): *“... in dit hele boek heb ik vaak het gevoel gehad dat het moeilijk is de woorden de wil, bewustzijn en intentie correct te gebruiken.”*

Daarmee verwoordt Darwin het probleem dat het goed mogelijk is om consistent uitsluitend in mentale termen of in fysieke termen te spreken. Je kunt consistent spreken in termen van oorzaken en gevolgen. En je kunt consistent spreken in termen van redenen en intenties. Maar als je beide types concepten verbindt, resulteert het in niet-toetsbare zinnen.

### William James

Voor William James en veel andere psychologen is psychologie het wetenschappelijk onderzoek van bewuste ervaringen (of belevingen). Bewustzijn is altijd aanwezig geweest in levenloze en later in levende dingen. *“Als evolutie gladjes verloopt, dan moet bewustzijn in*

*een of andere vorm aanwezig zijn geweest bij de allereerste oorsprong van de dingen.”* (James 1890, p. 148-149). James (1890) beschouwt een 'ziel' als een voor de hand liggend idee: *“Volgens mij leidt het tot het minste logisch verzet te denken dat de ziel op een mysterieuze manier door hersentoestanden beïnvloed wordt, en daarop reageert met bewuste affecties van zichzelf.”* (James 1890, p. 348 - 349). Maar het denken van James lijkt nog het meeste op het panpsychisme, van een bezielde levende en levenloze natuur (hoofdstuk 8.2.).

### John Watson

John Watson is de grondlegger van het behaviorisme. Watson accepteerde wel dat er mentale processen zijn, maar die kunnen niet wetenschappelijk onderzocht worden. *“In de ogen van een behaviorist, is psychologie een puur objectieve experimentele tak van de natuurwetenschap. Het theoretische doel ervan is gedrag te voorspellen en te beïnvloeden.”* (Watson 1913, p. 158). *“Mijn doelstelling is niet om bewustzijnstoestanden te beschrijven en te verklaren.”* (Watson 1913, p. 168)<sup>12</sup>. Het is verstandiger mentale processen buiten beschouwing te laten. *“Twee tegengestelde gezichtspunten zijn nog dominant in het Amerikaans psychologisch denken: introspectieve of subjectieve psychologie, en behaviorisme of objectieve psychologie.”* (Watson 1924). *“Het behaviorisme claimt dat bewustzijn noch een welomschreven noch een bruikbaar concept is.”* (Watson 1924, p. 2). Volgens Watson is introspectie een foute aanname voor een toetsbare, wetenschappelijke psychologie. *“Door de basisaanname dat er zo iets als bewustzijn is en dat we het met introspectie kunnen bestuderen, vinden we evenveel analyses als er individuele psychologen zijn. [...] De pakweg 30 vruchteloze jaren sinds de vestiging van het laboratorium van Wundt, hebben definitief bewezen dat de zogenaamde introspectieve psychologie uit Duitsland op de verkeerde hypothesen is gebaseerd.”* (Watson 1924, p. 5). Watson beschouwt het gebruik van mentale termen in de wetenschap alleen maar als verwarrend.

### Niko Tinbergen

*“Om een voorbeeld te noemen: de conclusie dat een dier jaagt omdat hij hongerig is, zal veel mensen meteen tevreden stellen. Toch is het woord 'hongerig' onvoldoende duidelijk,*

<sup>12</sup> De doelstelling van Watson is daarmee hetzelfde als van mij: gedrag causaal verklaren in termen van toetsbare processen.

omdat het gebruikt kan worden als (1) een **geschikte beschrijving** van de toestand van een dier op basis van subjectieve en objectieve criteria. Als het woord zo gebruikt wordt, is die conclusie hooguit voorlopig en niet bevredigend voor de wetenschapper die wil weten wat er in het dier gebeurt als het in deze toestand is. Hij zal proberen uit te vinden welke impulsen de spieren prikkelen bij het voedsel zoeken, waar die impulsen vandaan komen, enz. Maar als we de conclusie dat een dier jaagt omdat hij honger heeft, letterlijk nemen, dus (2) als **causale verklaring**, en als de claim dat het subjectieve verschijnsel van honger een van de oorzaken is van voedsel-zoekgedrag, dan worden fysiologische en psychologische beschrijvingen door elkaar gegooid. Zoals eerder opgemerkt – de etholoog wil het eventuele bestaan van subjectieve verschijnselen bij dieren niet ontkennen, maar hij vindt het nutteloos deze als verklaring te presenteren, want ze kunnen niet waargenomen worden met wetenschappelijke methoden. [...] Het onderzoek naar doelgerichtheid, het onderzoek van subjectieve verschijnselen, en het onderzoek naar oorzaken, zijn drie verschillende manieren om over gedrag te denken; ieder daarvan is consistent bij de toepassing van zijn eigen methoden. Maar wanneer zij andermans terrein betreden, is verwarring het gevolg.” (Tinbergen 1951, p. 4-5).

“Zij weten dat mensen vaak intense emoties ervaren tijdens bepaalde fases van gedrag, en zij merken op dat het gedrag van veel dieren vaak lijkt op ons ‘emotioneel’ gedrag; daarom concluderen zij dat dieren dezelfde emoties beleven als wijzelf. Maar velen gaan nog verder, en houden vol dat emoties en andere subjectieve factoren causale factoren zijn, in de wetenschappelijke betekenis van dat woord.” (Tinbergen 1951, p. 4). Er is ook ‘spontaan gedrag’ dat opeens in een constante omgeving optreedt. Het is een uitdaging voor de wetenschap om interne processen te identificeren die dit ‘spontaan gedrag’ veroorzaken. Sommigen dachten dat die interne processen uitsluitend zuiver subjectieve, mentale processen waren. Maar “dat kwam door de verwarring van ‘spontaniteit’ met het wezenlijk subjectieve begrip ‘vrije wil’.” (Tinbergen 1951, p. 71).

### Ludwig Wittgenstein

Ludwig Wittgenstein heeft verscheidene uitspraken gedaan die het best in een interactionistisch kader passen. Hij erkent mentale processen: “Waarom zou ik ooit ontkennen dat er een mentaal proces is? Alleen: “Er heeft zojuist

het mentaal proces van herinneren in mij plaatsgevonden...” betekent niets meer dan “Ik heb me net herinnerd...” Het mentaal proces ontkennen betekent het ontkennen van herinneren: ontkennen dat iemand zich ooit iets herinnert.” (Wittgenstein 1953, §306). Op de vraag of hij een behaviorist was, antwoordde hij: “Nu lijkt het wel alsof we mentale processen ontkend hebben. Maar die willen we natuurlijk niet ontkennen.” (Wittgenstein 1953, §308). Ook het onderscheid dat hij maakte tussen oorzaak en reden (hoofdstuk 10.2.), past alleen in het interactionistisch denken.

### Roger Sperry

De neuropsycholoog en neurobioloog Roger Sperry (1970) heeft onderzoek gedaan aan split-brain patiënten (zie boven). Eccles, die zelf expliciet een interactionist is, beweert dat ook Sperry uitspraken doet die alleen in een interactionistisch kader passen. Sperry (1980) noemde zichzelf ‘mentalist’ en hij verwierp het dualisme, mede omdat hij dat associeerde met bovennatuurlijke verschijnselen en het voortbestaan van de ziel na de dood. Maar ik ben het eens met de opmerking van Eccles dat uitspraken van Sperry vooral interactionistisch zijn.

### Karl Popper en John Eccles

John Eccles was een Australisch neurofysioloog die in 1963 de Nobelprijs kreeg voor zijn onderzoek aan ruggenmergreflexen. Karl Popper was een Oostenrijks-Engels filosoof, die zijn belangrijkste idee, het falsificatieprincipe ontleend heeft aan de Duitse Joodse psycholoog Otto Selz (1881 – 1943, zie Ter hark 2004).

Eccles en Popper hebben samen een boek geschreven, ‘*The self and its brain*’ (Popper en Eccles 1977). Hierin beschrijven ze hun interactionistische visie van de ‘wereld van de dingen’ en de ‘wereld van belevingen’<sup>13</sup> die elkaar causaal beïnvloeden. Die interactie zou plaatsvinden in het ‘*liaison brain*’<sup>14</sup>. Eccles (1994) speculeert dat de *supplementary motor area* (tekstkader ‘De *Bereitschaftspotential* en de hersenen’) onderdeel is van het *liaison brain*

### Daniel Dennett

De filosoof Daniel Dennett (1991) is uiterst negatief over het dualisme, maar hij weigert zijn positie te bepalen in heldere woorden. “Ik weiger één formele, correct gekwalificeerde uitspraak te doen waarmee mijn theorie in een notendop zou worden samengevat.” (Dennett e.a. 1993, p. 523). “Uiteraard ben ik min of

<sup>13</sup> Daarnaast onderscheiden zij een derde wereld: de wereld van wetenschappelijke kennis.

<sup>14</sup> ‘*Liaison*’ betekent vooral ‘stiekeme seksuele relatie’.

meer een 'teleofunctionalist' ..." (Dennett e.a. 1993, p. 524). Hij vermijdt het gebruik van toetsbare zinnen.

#### Antonio Damasio

De neuroloog Antonio Damasio leek het dualisme te verwerpen; de titel van zijn boek was dan ook 'Descartes' error'. Toch doet hij interactionistische uitspraken: "De elementaire geheimen van de geest verblijven binnen de interactie van de vuurpatronen gegenereerd door veel circuits van neuronen, lokaal en globaal, van moment tot moment, in het brein van een levend organisme." (Damasio 1994, p. 259).

#### David Chalmers

De Australische filosoof David Chalmers (geboren 1966) onderscheidt twee type problemen.

- Gemakkelijke problemen zoals object discriminatie en het formuleren van zinnen. Deze kunnen in principe causaal verklaard worden door de werking van neuronen. Hiervan geeft hij verscheidene voorbeelden.
- "Het echte Harde Probleem van bewustzijn is het probleem van beleving, [...] Het is breed geaccepteerd dat beleving ontstaat vanuit een fysieke basis, maar we hebben geen goede verklaring waarom en hoe bewuste beleving ontstaat." (Chalmers 1995, p. 201). Helaas geeft Chalmers geen heldere causale formulering ('ontstaat vanuit') en gebruikt hij het complexe woord 'waarom'.

Chalmers beschouwt het Harde Probleem niet als fundamenteel onoplosbaar. "Het Harde Probleem is een hard probleem, maar er is geen reden dat het permanent onopgelost zal blijven." (Chalmers 1995, p. 218).

Chalmers noemt zijn eigen visie "naturalistic dualism". Het is dualisme, omdat in zijn denken mentale gebeurtenissen ontologisch anders zijn dan fysieke gebeurtenissen, en niet tot fysieke gebeurtenissen gereduceerd kunnen worden. Chalmers is kritisch over andere theorieën over bewustzijn. "De meeste bestaande theorieën over bewustzijn hetzij ontkenen het bestaan ervan, of verklaren iets anders. Of zijn verheffen het probleem tot een eeuwig mysterie." (Chalmers (1995, p. 217).

## 4. Bewustzijn bij dieren?

Na bovenstaande bespreking van mentale processen bij mensen, zal het duidelijk is dat het zeer moeilijk is om in toetsbare zinnen over het bewustzijn van dieren te spreken.

#### Descartes

Volgens Descartes (1662) gedragen dieren zich als automaten op basis van hun 'passies', maar alleen mensen hebben een ziel en vrije wil, zodat ze tegen hun passies kunnen ingaan. Dieren reageren weliswaar op positieve of negatieve prikkels, maar dat zouden volgens Descartes slechts automatische reacties zijn.

#### 'Inzicht' bij dieren?

Wolfgang Köhler<sup>15</sup> (1921) confronteerde chimpansees met allerlei problemen die met stokken of dozen oplosbaar waren. Als zo'n chimpansee opeens efficiënt een oplossing toepaste, noemde Köhler dat 'inzicht'. "De chimpansees vertonen gedrag met inzicht, zoals we dat ook bij mensen zien." (Köhler 1921, p. 191). Köhler zag een fundamenteel onderscheid tussen leren-met-inzicht en *trial-and-error* leren. "... de term 'inzicht' van Köhler kan slechts betekenen dat het dier niet eenvoudig op reflex-achtige manier reageert op bepaalde zintuigelijke stimuli, maar dat het dier in zekere zin relevante of essentiële relaties grijpt tussen eigenschappen of dingen in de totale situatie." (McDougall en McDougall 1931, p. 237-238). 'Inzicht' vergt een overzicht over de aanwezige situatie, maar ook anticiperen op een toekomstige oplossing ('vooruitzien'). Ik heb operationele criteria vermeld voor gedrag-met-inzicht (hoofdstuk 3.5.), maar het grote probleem met 'inzicht' is dat het onvermijdelijk associeert met bewustzijn.

#### Behaviorisme

Uitspraken over het al dan niet voorkomen van gevoelens bij dieren, zijn vrijblijvend en onoplosbaar, daarom is het begrip 'bewustzijn' geschrapt door behavioristen zoals Lashley (1923), Watson (1924) en Skinner (1938, 1953). Deze onderzoekers wilden van de psychologie een exacte wetenschap maken, en daartoe spraken zij uitsluitend in termen van gedrag, en vermeden zij te spreken in termen in niet-observeerbare interne processen.

#### Ethologie

Sommige ethologen accepteren dat dieren wellicht bewuste belevingen kunnen hebben, maar deze kunnen niet wetenschappelijk bestudeerd worden. "Hoewel een etholoog, zoals

<sup>15</sup> Hij is ook een van de voormannen van de Gestaltpsychologie.

we eerder gezegd hebben, het eventuele bestaan van subjectieve verschijnselen bij dieren niet wil ontkennen, claimt hij dat het nutteloos is dit als oorzaken te presenteren, omdat ze niet met wetenschappelijke methoden geobserveerd kunnen worden.” (Tinbergen 1951, p. 4-5). Ik ben het met Tinbergen eens.

### Donald Griffin

De bioloog Donald Griffin (1976, 1978) claimde dat er continuïteit is in de evolutie van mentale processen, en hij concludeerde dat ook dieren bewustzijn hebben. Dat noemde hij 'cognitieve ethologie'<sup>16</sup>. Griffin (1984, p.37) probeerde een gedragscriterium te formuleren voor bewustzijn bij dieren: *“Dus het lijkt waarschijnlijk dat een breed toepasbaar, zo niet alles omvattend, criterium voor bewust besef bij dieren is veelzijdige aanpasbaarheid van het gedrag aan veranderende omstandigheden en uitdagingen.”* Ristau (1991) en Bekoff (1995) hangen ook dit standpunt aan. Maar naar mijn mening is flexibel, doelgericht gedrag een criterium voor intelligentie (ook van kunstmatige intelligentie van computers) en niet voor bewustzijn (hoofdstuk 3.5.).

### Frans de Waal

De bioloog Frans de Waal heeft verdedigd om gedachten en emoties van dieren onderdeel te laten zijn van een wetenschappelijke verklaring van gedrag. Volgens De Waal (1982, p. 38) hebben chimpansees *“het vermogen om doelgericht te denken”*. En *“De vaardigheid om eerdere ervaringen te combineren om een doel te bereiken wat het beste omschreven kan worden als redeneren en denken – betere woorden bestaan niet.”* Ik zeg liever dat chimpansees leren en intelligent gedrag vertonen, inclusief *goal-oriented* gedrag, wat empirisch aangetoond kan worden (hoofdstuk 3.5.). Maar liever gebruik ik de mentalistische termen 'redeneren' en 'denken' niet, omdat dit niet empirisch aangetoond kan worden.

Volgens Frans de Waal is het belangrijk *“om vragen die toch niet beantwoord kunnen worden, te vermijden, en om emoties te beschouwen als mentale en lichamelijke toestanden die gedrag bevorderen dat past bij de uitdagingen van de omgeving. [...] Het taboe dat zolang geregeerd heeft in het gedragsonderzoek van dieren, lijkt verouderd.”* (de Waal 2011, p. 191). Volgens mij produceer je juist onbeantwoordbare vragen, als je emoties tegelijk als mentale en lichamelijke toestanden beschouwt. Er is niet zozeer een taboe op dergelijke woorden,

maar het is een tactische, verstandige spelregel om vervelende oeverloze discussies te vermijden over onderwerpen die toch niet opgelost kunnen worden.

### Hillary Kornblith

De filosoof Hillary Kornblith (2002, 2005) wilde een verband leggen tussen kennis bij dieren en bij mensen, waarbij hij kennis als mentaal proces beschouwde. Ik denk dat dieren en mensen op dezelfde manier kennis verwerven, en dat alle kennis 'leerinhoud' is (hoofdstuk 3.2.). In die betekenis is 'kennis' bij mensen en andere dieren het gevolg van causale leerprocessen. Ik licht dit toe aan de hand van het gedrag van trekvogels. Ik ga ervan uit dat trekvogels de eerste maal geen erfelijke 'kennis' hebben van hun wintergebied; maar de volgende keren hebben ze aangeleerde kennis.

De belangrijkste spelregel in mijn werk is dat alleen **toetsbare uitspraken** worden geaccepteerd. Een gevolg daarvan is dat in dit intellectuele spel fysieke stimuli, gedrag, de waarneembare gevolgen van gedrag, en de voorgeschiedenis van het individu als verklaring worden geaccepteerd, en mentale gebeurtenissen niet.

## 5. Besluit

### Maak het juiste onderscheid

Speciaal als men toetsbare uitspraken wil doen over het verband tussen hersenen en bewustzijn, moet men zijn woorden zorgvuldig kiezen.

1. Als men toetsbare uitspraken wil doen, moet men formele en empirische wetenschappen onderscheiden (hoofdstuk 10.1.).
2. Als men toetsbare uitspraken wil doen, moet men neurale en mentale processen onderscheiden. Daarom onderscheid ik oorzaak en reden, en ook gevolg en *goal* en *purpose* (hoofdstuk 10.2.). Het is denkbaar dat neurale en mentale processen hetzelfde zijn (dus dat aanhangers van de *identity theory* uiteindelijk toch gelijk krijgen). Maar om tactische redenen benoem ik neurale en mentale processen verschillend. Als ze toch hetzelfde zijn, kunnen de uitspraken eenvoudig samengevoegd worden. Maar als neurale en mentale processen als hetzelfde benoemd zijn, en ze zijn uiteindelijk toch verschillend, dan zijn de eerdere uitspraken onbruikbaar.

<sup>16</sup> Het woord 'cognitief' heeft vaak een mentale lading.

**“Bewustzijn herwonnen, maar toetsbaarheid verloren”****“Consciousness regained, testability lost”**

Men is uiteraard vrij in een keuze voor wetenschappelijke verklaringen met of zonder mentale gebeurtenissen. Dit is gerelateerd aan de keuze of men processen in de wereld (in principe) al dan niet wil verklaren door causale processen; en dat is weer gerelateerd aan de keuze voor of tegen reductionisme. Maar iedere keuze heeft gevolgen; “bewustzijn herwonnen” (Humphrey 1984), toetsbaarheid verloren. *“Hoewel een etholoog, zoals we eerder gezegd hebben, het eventuele bestaan van subjectieve verschijnselen bij dieren niet wil ontkennen, claimt hij dat het nutteloos is dit als oorzaken te presenteren, omdat ze niet met wetenschappelijke methoden geobserveerd kunnen worden.”* (Tinbergen 1951, p. 5). Dit is niet alleen ‘nutteloos’, maar ook schadelijk, want het leidt tot langdurige, onoplosbare (en vervelende) discussies. Ethologen en behavioristen vermijden mentale gebeurtenissen in hun wetenschappelijke verklaringen. Cognitief psychologen daarentegen, hechten eraan mentale processen te gebruiken in hun verklaringsmodellen. Daarvoor betalen ze de prijs dat hun zinnen niet langer toetsbaar zijn – al vinden sommigen het winst als niemand kan aantonen dat ze ongelijk hadden.

**Taal en bewustzijn**

In de voorbeelden van *blindsight* en *split-brain* patiënten vertoonden de patiënten complex gedrag, terwijl ze niet konden zeggen waarom ze iets gedaan hadden. Ondanks het complexe gedrag, waren er niet de corresponderende uitspraken en – denken we – niet de corresponderende mentale processen. Toch is het niet correct om als criterium voor bewustzijn te hanteren dat men de inhoud in taal kan verwoorden. In het hoofdstuk over taal (7.2.) heb ik getoond (1) dat er bij dieren en kinderen concepten waren, voordat er woorden waren, en (2) dat er veel woordloze concepten zijn. Men kan van geuren en smaken een heldere beleving en geheugen hebben, zonder dat men dit helder in woorden kan omschrijven. Sommige grote wetenschappelijke ontdekkingen zijn gedaan door wetenschappers die in beelden en niet in woorden dachten (Pinker 1994, p. 61-62).

We gaan ervan uit dat het neuraal commando voor een taaluiting er milliseconden eerder was dan de taaluiting, en dat dit neuraal commando de uitgesproken taaluiting echt veroorzaakte. In mentale termen: we beleven dat we iets willen zeggen, en we zeggen het daarna.

**De oorsprong van bewustzijn**

Keith (1948), Jerison (1973) en Dennett (1983, 1991) denken dat mentale processen vanzelf in de evolutie ontstaan, als de hersenen voldoende complex zijn. Fodor (1981) meent dat bewustzijn ontstaan is toen er terugkoppelverbindingen in de hersenen ontstaan zijn; maar let wel (1) al bij ‘lagere’ organismen zijn er veel terugkoppelverbindingen in het zenuwstelsel, en (2) oude terugkoppelsystemen regelden o.a. bloedsuikerspiegel,

bloeddruk en lichaamstemperatuur, en die werken onbewust. In dit denken zijn mentale processen een indirect product van de evolutie van de hersenen. Als iets het product van biologische evolutie is, dan is het in de regel ‘evolutionair voordelig’, wat inhoudt dat het een gunstige invloed heeft op overleven of voortplanten van het individu of zijn verwanten. Zijn dan mentale gebeurtenissen evolutionair voordelig? Of anders gezegd; is een organisme met mentale processen in de strijd om het bestaan beter af dan zijn broertje met dezelfde hersencapaciteit, maar zonder mentale processen? Is er iets dat we dank zij mentale processen kunnen doen, terwijl we dat anders niet (of niet zo goed) zouden kunnen<sup>17</sup>? Blijven we met de wellicht teleurstellende gedachte zitten dat er geen dwingende argumenten zijn dat mentale gebeurtenissen gedrag kunnen beïnvloeden. Het is zeer de vraag of mentale processen konden ontstaan door Darwinistische evolutie. Eigenlijk zijn dergelijke vragen over de evolutie van het bewustzijn nutteloos, omdat ze toch niet toetsbaar te beantwoorden zijn. Hierover denken is tijdsverspilling. Maar het is wel wetenschappelijk relevant het verband te onderzoeken tussen hersenen en intelligenties van mensen en andere dieren (hoofdstuk 3.5.). Ik heb besloten mijn tijd niet te verdoen met de onoplosbare vraag wanneer het bewustzijn is ontstaan.

<sup>17</sup> In deze vraag moeten we ‘kunnen doen’ beperken tot uitwendig waarneembaar gedrag. Immers alle deelnemers aan de discussie zijn het eens dat uitwendig waarneembaar gedrag

invloed heeft op overleven of voortplanten; er is geen eensgezindheid of dit ook geldt voor mentale gebeurtenissen.

**Oneigenlijk gebruik van het woord 'verantwoordelijk'.**

In sommige contexten komen we het woord 'verantwoordelijk' tegen:

- Soms worden levenloze dingen 'verantwoordelijk' genoemd; de betekenis is 'veroorzaakt'. Bijvoorbeeld "... heeft een gen ontdekt dat verantwoordelijk was voor een vorm van erfelijke amyotrofe laterale sclerose..." (Aebischer en Kato 2007).
- Soms worden abstracties 'verantwoordelijk' genoemd. Bijvoorbeeld: "*Verschillen in alle frequenties tussen individuen en tussen volken [...] zijn verantwoordelijk voor fenotypische variabiliteit ...*" (Al-Yahyaee e.a. 2007). Hier lijkt de betekenis zoiets als 'veroorzaakt', maar ik vind het oneigenlijk taalgebruik dat een abstractie een oorzaak is.

Dit zijn voorbeelden van ongelukkig metaforisch gebruik van het woord 'verantwoordelijk'. Soms gebruikt men "A is verantwoordelijk voor B", in de betekenis "A is een oorzaak van B", waarbij A en B soms toestanden/gebeurtenissen zijn van (fysieke) objecten, en soms van abstracte concepten.

**Het Harde Probleem**

Mill (1843), Du Bois-Reymond (1872), Nagel (1979) en McGinn (1991) concludeerden dat mensen de interactie tussen fysieke en mentale processen nooit causaal zullen begrijpen<sup>18</sup>. Dat noemde Chalmers (1995) het "Harde Probleem". Dennett (1991) heeft het boek '*Consciousness explained*' gepubliceerd, maar "**Dennett heeft het bewustzijn niet verklaard**".

**Te klein verstand.** Volgens Pinker is het menselijk verstand te klein om de brain/mind-interactie te begrijpen, al is het mogelijk dat "*een nog ongeborn genie – een Darwin of Einstein van het bewustzijn – komt met een verbijsterend nieuw idee dat opeens alles helder maakt.*" (Pinker 2007).

**Ontologie.** Volgens mij is de sterkste reden om te denken dat het Harde Probleem onoplosbaar is, dat er geen natuurwetten zijn over mentale gebeurtenissen. De ontologische positie van mentale gebeurtenissen is onduidelijk (zie Voorwoord). Maar wetenschap gaat onvoorspelbaar voort. Immanuel Kant had in zijn tijd zeer goede redenen om te geloven dat er geen causale verklaring kon komen voor doelmatigheid en doelgerichtheid. Maar Kant had niet kunnen vermoeden dat er een evolutieer en cybernetica zou komen.

**Zijn bewuste processen relevant en grijpbaar?**

De discussie over neurale en mentale processen wordt al eeuwen gevoerd. Voor de meeste deelnemers eraan is niet het zomaar een vrijblijvende discussie over overigens neutrale filosofische concepten. Nee, eigenlijk gaat het over dierbare ideeën zoals wat wij mensen eigenlijk zijn, over de fysieke werkelijkheid, over de zin van het bestaan, over God enz. (hoofdstuk 6.3.). De discussie bleef niet altijd wetenschappelijk en beschaafd.

Er is voortdurend ongelooflijk veel neurale activiteit in de hersenen van de mensen en het overgrote deel daarvan kan men niet bewust ervaren. Vergeleken met die hersenactiviteit is het aantal bewuste gewaarwordingen per tijdseenheid verwaarloosbaar klein. Maar omdat bewuste belevingen alles zijn wat mensen kunnen ervaren, besteden allerlei onderzoekers en denkers onevenredig veel aandacht aan belevingen. Pogingen om belevingen empirisch te onderzoeken lopen steeds spaak. Je kunt mensen wel vragen wat ze beleven, maar dan onderzoek je hun uitspraken (= gedrag) en niet hun belevingen. In de oorspronkelijke proefopzet van Libet e.a. (1983) konden proefpersonen melden wanneer zij de eerste intentie voelden om te bewegen. Maar wanneer ze die beweging moesten afbreken, was het niet duidelijk wat er eigenlijk gebeurde. Ook als je proefpersonen bij een toontje vraagt of ze dachten te gaan bewegen, wordt het tijdstip van de eerste gemelde intentie ongrijpbaar: integere proefpersonen zeggen maar wat, met erg grote spreidingen. De resultaten van Libet en Ellis maken het onwaarschijnlijk dat mentale gebeurtenissen zoals intenties een grote invloed op gedrag hebben. Ik vrees dat 'objectieve' informatie over subjectieve belevingen onmogelijk is.

**Een wijze raad van Descartes**

Als wetenschapper kun je hooguit helderheid zoeken over fysieke en mentale gebeurtenissen; dat is wat ik hier geprobeerd heb. Als mens van vlees en bloed kun je hooguit proberen een aangenaam en goed leven te leiden. De 52-jarige René Descartes en de 20-jarige theologiestudent Frans Burman bespraken in 1648 in Egmond (Nederland) hun ideeën. Descartes merkte op: "*Let wel: je moet niet te lang stilstaan bij de Méditations of metafysische vragen, en deze niet uitdiepen in commentaren. [...] anders verwijderd je verstand zich te*

<sup>18</sup> Flanagan (1991) noemde dergelijke denkers '*New Mysterians*'.



*ver van fysieke en waarneembare dingen, en kan je deze niet meer bestuderen. En dat is toch de meest gewenste bezigheid voor mensen, omdat dit hen voordelen voor het leven oplevert.”* (uit Descartes en Bridoux 1953, p. 1381).

In mijn boek heb ik deze wijze raad van Descartes gevolgd. Brain/mind-vraagstukken kan je hooguit verhelderen, en je kan subjectieve keuzes maken. Maar toetsbare oplossingen zijn volgens mij niet haalbaar.



## 10.4. Claims van *a priori* kennis

Paul A.M. van Dongen © 2021

*Geen enkele claim van a priori kennis van mensen of andere dieren blijft overeind.*

### Samenvatting

Volgens sommige filosofen zouden mensen kennis hebben die niet is afgeleid van zintuiglijke waarneming of van redeneren; dat is *a priori* kennis. De claims van *a priori* kennis zijn onder andere de uitgangspunten en beslissingsregels van logica en wiskunde, kennis van object-permanentie, ruimte, tijd en causaliteit, of morele opvattingen. Maar bij nader inzien zijn er geen redenen om dit als *a priori* kennis te beschouwen.

Bij mensen en dieren heeft veel gedrag een erfelijke basis, onder andere:

1. het naderen van positieve stimuli, en het vermijden van negatieve stimuli,
2. capaciteiten (sensorisch, motorisch en intellectueel),
3. stimulus/reactie-koppeling (reflex en instinct),
4. gedragsvoorkeuren (attitude en persoonlijkheid),
5. erfelijke leersystemen,
6. erfelijke irrationele voorkeuren.

Er is veel erfelijk, maar geen inhoudelijke kennis, in de gebruikelijke betekenis van het begrip 'kennis'. De natuur heeft dieren en mensen eerder uitgerust met erfelijke leersystemen, dan met erfelijke, *a priori* kennisinhouden. Dat is evolutionair voordelig.

- |      |  |
|------|--|
|      | Samenvatting   |
| 1.   | Inleiding  |
| 2.   | Principes van logica en wiskunde                         |
| 3.   | Mentale processen  |
| 4.   | Moraal   |
| 5.   | Kennis van de fysieke natuur                             |
| 5.1. | Tijd en ruimte   |
| 5.2. | Voorwerpen   |
| 5.3. | Aantallen  |
| 5.4. | Causale verbanden  |
| 6.   | Konrad Lorenz over het <i>a priori</i> van Immanuel Kant |
| 7.   | Conclusie  |

### 1. Inleiding

*"Filosofen hebben gesproken [...] over verschillende categorieën van waarheid, die zij noemden 'a priori', 'noodzakelijk'- en soms is zelfs 'zeker' in het mandje geworpen. [...] Ik vermoed dat de traditionele karakterisering sinds Kant ongeveer is: a priori waarheden zijn diegene die onafhankelijk van enige waarneming gekend worden. [...] In zekere zin betekent dit dat het mogelijk is ... dit onafhankelijk van enige waarneming te kennen. Maar mogelijk voor wie? Voor God? Voor marsmannetjes? Of voor wezens met een geest zoals de onze?" (Kripke 1980, p. 34). "Plausibele a priori uitspraken omvatten: de axioma's, afleidingsregels en stellingen van de logica, de axioma's en stellingen van de rekenkunde, en eveneens de axioma's en stellingen van andere onderdelen van de wiskunde en andere abstracte wetenschappen; de axioma's en stellingen van de waarschijnlijkheidsrekening; principes van kleurincompatibiliteit; sommige definities; en*

*misschien sommige filosofische waarheden." (Boghossian and Peacocke 2000, p. 1). Dit is een opmerkelijke verzameling met weinig samenhang. In dit hoofdstuk bespreek ik de claims van *a priori* kennis kort.*

#### Wat wordt bedoeld met 'aangeboren'?

De Engelse filosoof John Locke (1689) claimde stellig dat er geen 'aangeboren kennis' is. Maar daarop stelde David Hume (1748) de vraag "wat wordt bedoeld met aangeboren?" "Ik zou graag willen weten wat bedoeld wordt met de opmerking dat eigenliefde, of afkeer van verwonding, of seksuele aantrekking niet aangeboren is." (Hume 1748, p. 16, footnote). Locke en Hume accepteerden dat naderen van positieve stimuli en het mijden van negatieve stimuli 'aangeboren' zijn. Hume gebruikt het woord 'impression' voor wat we nu zintuiglijke waarneming noemen. De eigenschappen van de zintuigen van de mensen en dieren zijn erfelijk, dus het is erfelijk wat mensen en dieren van een bepaalde omgeving waarnemen.

**Immanuel Kant:****A priori en a posteriori kennis**

Immanuel Kant (1781) onderscheidde twee soorten kennis.

(1) **A posteriori kennis** is afgeleid van zintuiglijke waarneming (empirie). Sommige denkers hangen het standpunt aan dat alle kennis afgeleid is van zintuiglijke waarneming. Dit standpunt heet het **empirisme** (of **empiricisme**).

(2) **A priori kennis** is niet afgeleid van zintuiglijke waarneming. Als deze kennis niet van waarneming is afgeleid, wat is dan wel de bron van deze kennis? Daarvoor zijn verschillende opties:

1. **Nadenken.** Men kan uit uitgangspunten (premissen, axioma's) conclusies afleiden (deductie). Uiteraard hangt de waarde van de conclusies af van de waarde van de uitgangspunten en de kwaliteit van de redenering. Dit standpunt heet het **rationalisme**.
2. **Intuïtie.** Volgens sommigen weet men uit intuïtie dat bepaalde uitspraken 'nu eenmaal waar' zijn. Dat kan gelden voor uitspraken in de wiskunde (waarmee intuïtie de bron van axioma's is), of voor morele uitspraken. Dit standpunt heet het **intuïtivismisme**. Het begrip 'intuïtie' is op zich een complex begrip.
3. **Kennis bij de geboorte aanwezig.** Men kan denken dat mensen en dieren bij hun geboorte al beschikken over kennis, of over aanleg voor kennis die bij de juiste leeftijd vanzelf toegankelijk wordt. Het standpunt dat er erfelijk kennis is, heet het **nativisme**. Er zijn nu twee suggesties voor de bronnen van deze erfelijk kennis.
  - **God of de goden** hebben kennis in de hersenen van mensen geplant. Dat is het standpunt van onder andere Plato (380 v.Chr.), René Descartes (1641) en Immanuel Kant (1781).
  - **Evolutie.** Door toeval zijn bepaalde kennisinhouden in de hersenen van dieren en mensen ontstaan, los van ervaring<sup>1</sup>, en door natuurlijke selectie zijn deze kennisinhouden bewaard gebleven.

*A priori* kennis is kennis waarvan we zonder ervaringen weten dat dit 'waar' is. Dat geldt natuurlijk voor uitspraken die per definitie waar

<sup>1</sup> Verbindingen tussen sommige neuronen zijn erfelijk vastgelegd, zoals blijkt uit reflexen en instinctieve gedragingen. Door leren ontstaan er andere verbindingen tussen neuronen; het mentale equivalent van die verbinding noemen we bij de mens 'kennis'. Het is logisch mogelijk dat dezelfde verbinding die door leren kan ontstaan, ook door erfelijkheid ontstaat, en door natuurlijke selectie behouden blijft. Dat zou dan 'erfelijke kennis' zijn.

zijn, zoals A is A. Maar er zijn andere, interessantere, voorbeelden van *a priori* kennis aangedragen (Kripke 1980, Boghossian and Peacocke 2000, zie onder).

**2. Principes van logica en wiskunde****Logica**

Er wordt wel beweerd dat de axioma's, afleidingsregels en stellingen van de logica *a priori* kennis zouden zijn. Maar er zijn verschillende varianten van logica.

1. De **klassieke logica** volgens Aristoteles. Essentiële elementen hierin zijn: (1) de wet van identiteit: A is A, of "*Wat is, dat is.*" Locke 1689 1.2.4.), (2) de wet van non-contradictie (twee tegenstrijdige uitspraken kunnen niet tegelijkertijd 'waar' zijn), en (3) de wet van de uitgesloten derde (voor iedere uitspraak geldt dat deze uitspraak 'waar' is, of dat de ontkenning (negatie) van die uitspraak 'waar' is; een derde optie is uitgesloten). Dit is een bivalente logica: een uitspraak is 'waar' of 'onwaar'.
2. **3-waardige logica** (Lukasiewicz 1917), waarbij een uitspraak niet alleen 'waar' of 'onwaar' is, maar dat deze ook 'mogelijk' kan zijn. Ook Brouwer (1923) verwierp het principe van de uitgesloten derde, en baseerde daarop zijn logica, die hij intuïtionistisch noemde.
3. In de **mystieke logica** geldt dat gelijktijdig A en niet-A waar kunnen zijn, waarmee dus de wet van non-contradictie verworpen wordt. Dit vinden we in de werken van Cusanus (1440) en in de oosterse filosofie (Zen).
4. De **kwantum-logica**. Conclusies uit de Kopenhagen-interpretatie van de kwantummechanica ([http://en.wikipedia.org/wiki/Copenhagen\\_interpretation](http://en.wikipedia.org/wiki/Copenhagen_interpretation)) zijn onder andere (1) dat er geen waarnemer-onafhankelijke werkelijkheid is, (2) dat er een fundamentele onzekerheid is over de plaats en snelheid van een deeltje, en (3) dat de wet van non-contradictie niet van toepassing is. Einstein heeft de Einstein–Podolsky–Rosen paradox geformuleerd om aan te tonen dat de kwantummechanica onjuist moest zijn (Einstein e.a. 1935). Experimentele toetsing toonde het tegenovergestelde (Aspect e.a. 1982): vooralsnog lijkt de kwantummechanica niet onjuist. We moeten concluderen dat we in een bizarre wereld leven die niet begripbaar of invoelbaar is vanuit onze macroscopische ervaring, en strijdig met de klassieke logica. Daarom ontwierpen Birk-

### Een onbeschreven blad

Aristoteles gebruikt de uitdrukking “een schrijftabletje waarop nog geen geschreven woord of zin als verwerkelijkheid voorkomt. En dat geldt ook voor het denkvermogen.” (Aristoteles en Schomakers 2013, 429b.22 - 430a). Ook de Moslim-geleerden Ibn Sina (Avicenna, 980 – 1037) en Ibn Tufail (Abubacer, 1105 – 1185) beschrijven de menselijke geest in eerste instantie als een onbeschreven blad. De oudste vermelding van ‘*tabula rasa*’ vond ik bij Fortescue (1471): “*His igitur, Princeps, dum Adolescens es, et Anima tua velut Tabula rasa, depinge eam, ne in futurum ipsa Figuris minoris Frugi delectabilius depingatur.*” (“Therefore, Prince, whilst you are young and your mind is as it were a clean slate, impress on it these things, lest in future it be impressed more pleasurably with images of lesser worth.”) Ook Locke (1689) en Hume (1739, 1748) meenden dat alle kennis van ervaring is afgeleid, en dat de geest begint als “een wit papier zonder enige letter.” Locke verwierp de opvatting dat principes van bijvoorbeeld wiskunde, logica en moraal in het brein van de mens geschreven zijn, bijvoorbeeld door een god. De filosoof Emmanuel Kant (1781) onderscheidde kennis die van de empirie is afgeleid en kennis die niet van de empirie is afgeleid (*a priori* kennis).

Het *tabula rasa* idee is het idee dat de pasgeboren mens een onbeschreven blad zou zijn waarop ouders, omgeving en cultuur in principe alles zou kunnen schrijven. Eigenlijk is de uitdrukking ‘*tabula rasa*’ merkwaardig, want dit betekent ‘uitgewiste of gladgestreken wastablet’. Een wastablet wordt uitgewist of gladgestreken, nadat deze eerder beschreven is geweest, terwijl het juist de essentie van de opvatting van Aristoteles en Locke was dat de geest bij de geboorte leeg is en niet eerder beschreven: dus ‘onbeschreven’ en niet ‘uitgewist’. Alleen als je gelooft in zielsverhuizing of reïncarnatie (zoals Pythagoras en Plato) dan moet de kennis van het vroegere leven gewist worden, en is de uitdrukking ‘*tabula rasa*’ (‘uitgewiste of gladgestreken wastablet’) op zijn plaats. Als je niet gelooft in zielsverhuizing, zijn de uitdrukkingen ‘onbeschreven blad’ of ‘*blank slate*’ juister.

Dit heeft betrekking op twee discussies in de sociale wetenschappen die beide met empirie en logica oplosbaar zijn.

1. Hebben genen enige invloed op het gedrag en de opvattingen van mensen? Dat werd enige tijd ontkend, maar Steven Pinker (2002) heeft veel argumenten en bevindingen aangevoerd tegen die opvatting. Dat wordt ondersteund door veel feiten in dit boek.
2. Is er ook echte erfelijke kennis? Dat bespreek ik in het tekstkader met deze titel.

hoff en Von Neumann (1936) de kwantumlogica. Putnam (1969) ondersteunde dit in zijn artikel “*Is logic empirical?*” De kwantumlogica komt uit een natuurwetenschappelijke traditie, en de mystieke logica uit een anti-natuurwetenschappelijke traditie, maar beide verwerpen ze de wet van non-contradictie.

5. In de **fuzzy** logica onderscheidt men ‘gradaties van waarheid’ (Zadeh 1973). De fuzzy logica is ontworpen om te kunnen werken met uitspraken die niet eenduidig ‘waar’ of ‘onwaar’ zijn. Voor zoekmachines op computers kan dit handig zijn (Zadeh 2006).

Alle vormen van logica zijn bedacht door mensen, en wel door geniale mensen. Andere mensen kunnen deze kennis met inspanning verwerven; daarmee zijn de axioma’s, afleidingsregels en stellingen van de logica’s niet *a priori*.

### Meetkunde

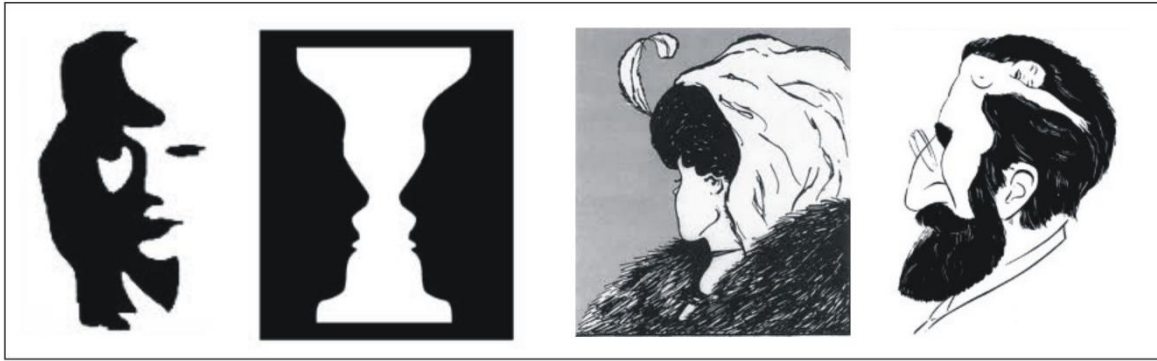
Er was geclaimd dat de axioma’s, beslisregels en stellingen van ‘de’ wiskunde *a priori* zouden zijn. Maar volgens Locke (1689) zijn de axioma’s van de wiskunde niet aangeboren, maar ontdekt door grote geesten en vervolgens (soms met moeite) geleerd door leerlingen. Voor axioma’s is het nodig dat men eerst ab-

stracte concepten heeft en daarna namen voor die concepten (Locke 1689, 2.1.14).

Er zijn verschillende varianten van meetkunde.

1. De gebruikelijke meetkunde is de **Euclidische meetkunde**. De Euclidische meetkunde is gebaseerd op het postulaat van Euclides (300 BCE) dat parallelle lijnen elkaar niet snijden. Dit uitgangspunt sluit aan bij de dagelijkse waarneming en intuïtie (Izard e.a. 2011).
2. Janos Bolyai, Nikolai Ivanovich Lobachevsky en Carl Friedrich Gauss verwierpen onafhankelijk van elkaar rond 1830 het parallellelijnen-postulaat, en formuleerden de grondslag van een niet-Euclidische meetkunde. Bernhard Riemann (1867) werkte dit uit tot de **Riemann-meetkunde**. Een conclusie van de algemene relativiteitstheorie was dat de tijd-ruimte gekromd is (Einstein 1916). De Riemann-meetkunde (en niet de Euclidische meetkunde) was geschikt voor meetkundige beschrijvingen in een gekromde tijd-ruimte.

Gauss heeft ook geprobeerd de Euclidische meetkunde empirisch te toetsen. Hij was er niet zeker van dat wiskunde echt perfect met de werkelijkheid overeenstemde. Daarom deed hij in 1818 met een nieuw instrument metingen op de top van 3 bergen, om te bezien of de



Figuur 1. Ambigue figuren. Op ieder moment kan men slechts één variant waarnemen, maar men kan wisselen tussen de varianten.

som van de hoeken van een driehoek werkelijk  $180^\circ$  was ("Is de meetkunde empirisch?). Hij had te maken met onvermijdelijke meetonzekerheden, maar binnen de meetonzekerheid was de som van de hoeken van een driehoek  $180^\circ$ . Het is niet zomaar een bijkomend voordeel dat meetkunde nuttig is in landmeetkunde en fysica. Integendeel: abstracte meetkunde is ontwikkeld uit de landmeetkunde.

Alle vormen van wiskunde zijn bedacht door mensen, en wel door genieën. Andere mensen kunnen deze kennis met inspanning verwerven; daarmee zijn de axioma's, afleidingsregels en stellingen van de wiskunde niet *a priori*.

### 3. Mentale processen

#### Het eigen bewustzijn

"... sommige opvattingen zijn **intrinsiek** geloofwaardig of evident. Filosofen zijn het oneens over het aantal opvattingen die volgens hen in deze zin evident zijn, maar weinig filosofen geloven dat dit veel opvattingen betreft. Sinds Descartes zijn **cogito** geformuleerd had, zijn filosofen overtuigd dat minstens sommige opvattingen evident zijn. Bijvoorbeeld: welk niet-circulair bewijs zou men kunnen aanvoeren voor het geloof dat men nu bewust is?" (Boghossian 2006, p. 116-117).<sup>2</sup>

#### Zintuiglijke waarneming

Als voorbeeld van *a priori* kennis is wel opgevoerd dat we slechts één kleur tegelijk kunnen waarnemen. Dat heeft niet zozeer met kennis te maken, maar wel hoe onze zintuigen geëvoelueerd zijn. Onderzoekers kunnen in principe een oneindig aantal verschillende kleuren maken, hetzij door licht te filteren en combineren, hetzij door het combineren van pigmenten. Men schat dat mensen in ideale omstandighe-

den wel 10 miljoen tinten kunnen onderscheiden (Hardin 1992), maar mensen beleven iedere tint als een kleur. We kunnen hooguit enkele tientallen tinten benoemen. In dat opzicht is het visuele systeem anders dan het auditieve en smaak/geur-systeem. We kunnen het onderscheid horen tussen een zuivere toon, en een toon met boventonen, en we onderscheiden combinatie-tonen (muziekakkoorden). Ook kunnen we zeer complexe combinaties van geurmoleculen waarnemen en waarderen, en min of meer benoemen.

Er zijn ook complexere voorbeelden van de eenheid van waarnemen. Kunstenaars hebben ambigue afbeeldingen gemaakt (figuur 1). Op één moment kan men slechts één variant 'bewust zien'. Dat is een bijzondere eigenschap - je kunt het een beperking noemen - van het brein van de mens.

#### Vrije wil

Mensen hebben het gevoel dat zij zelf kunnen kiezen om het een of het ander te doen. De vraag of mensen of dieren een vrije wil hebben, kan echter niet empirisch beantwoord worden. Het is zelfs de vraag of het begrip 'vrije wil' helder omschreven of geoperationaliseerd kan worden. We kunnen hooguit zeggen dat mensen het gevoel hebben dat de impuls tot gedrag van binnenuit komt. Ook robots kunnen zich gedragen alsof de impuls tot gedrag van binnenuit komt - d.i. ze kunnen zo geprogrammeerd worden. In hoofdstuk 10.2. en 10.3. worden de vragen over vrije wil en verantwoordelijkheid uitgebreid besproken.

### 4. Moraal

#### Besef van goed en kwaad

Ik zie bij **dieren** geen gedragingen die wijzen op erfelijke morele voorschriften. Tussen dieren van een groep zien we positieve en nega-

<sup>2</sup> Bij nader inzien verwerp ik nu zelf-referentie.

tieve sociale interacties, en het is plausibel dat dit door natuurlijke selectie ontstaan is. Dieren vermijden gedragingen die eerder door soortgenoten zijn afgestraft.

Vergelijkend **antropologisch** onderzoek toont dat allerlei volken leefregels hebben, maar dat die leefregels aanvankelijk geen goddelijke grondslag hadden; dat is pas een latere, culturele ontwikkeling. Antropologen spreken dan van 'morele goden' of 'moraliserende goden' (hoofdstuk 8.2.).

Lange tijd claimden Christelijke theologen dat er een **Natuurwet** zou zijn, of een **Goddelijke Wet**, met voorschriften van goed of fout gedrag van de mens. In de Joodse traditie is dit vastgelegd in de Tien Geboden. Sommigen claimden dat God deze morele wetten in de geest van iedere mens geschreven heeft. Mensen zouden dan deze morele wetten kunnen kennen door intuïtie of door de Rede. Dergelijke morele wetten zijn in ieder geval niet universeel voor mensen. Incestverboden worden in hoofdstuk 5.2. besproken.

## 5. Kennis van de fysieke natuur

### Verworven of aangeboren?

De Zwitserse ontwikkelingspsycholoog Jean Piaget (1937) heeft zijn leven gewijd aan de vraag hoe kinderen en volwassenen kennis over de wereld verwerven. Hij beschreef in detail de stadia waarin kinderen kennis over de wereld verwerven. Een standaardwerk van hem heette *"De constructie van de werkelijkheid door een kind."* In dat onderzoek heeft Piaget een schat aan gegevens verzameld. Maar ik zou het anders formuleren, en wel zo dat het toepasbaar is op dieren en mensen. Dieren en mensen nemen hun omgeving waar en reageren daarop. De vragen *'is het werkelijk wat we waarnemen?'* en *'hoe reconstrueren we de werkelijkheid?'* zijn typisch *high brow* vragen van filosofen. Dieren en de meeste mensen stellen deze vragen niet. Zij nemen hun omgeving waar, leggen onderdelen vast in hun geheugen, en doen iets – en soms maken ze plannetjes. Piaget ging ervan uit dat de kinderen kennis over de wereld ontdekten. Tegenwoordig benadrukken Elizabeth Spelke (1994) en Renée Baillargeon e.a. (1995) dat veel kennis aangeboren is. *"De cognitieve wetenschap wordt allang gedomineerd door twee visies op de aard van de mens. Volgens één visie is de menselijke geest een flexibel en adaptief mechanisme om regelmaat in de waarnemingen te ontdekken: er is één enkel leersysteem dat de diversiteit van het leven het hoofd biedt. Volgens de andere visie is de menselijke geest een verzameling van gespecialiseerde mechanismes die ieder afzonderlijk*

*door de evolutie gevormd is om een speciale functie uit te voeren. [...] Naar onze mening heeft het onderzoek aangetoond dat beide visies onjuist zijn: mensen zijn noch uitgerust met één universeel leersysteem noch met duizenden gespecialiseerde systemen en neigingen."* (Spelke en Kinzler 2007, p. 89). Elders heb ik daarentegen aanwijzingen gepresenteerd voor verscheidene erfelijke\* gespecialiseerde leersystemen in de hersenen, die door natuurlijke selectie ontstaan zijn, zodat evolutionair nuttige verbanden ('kennis') worden geleerd. Volgens mij waren er eerder erfelijke\* leersystemen dan erfelijk vastgelegde kennis.

## 5.1. Tijd en ruimte

Ruimte en tijd zijn moeilijke begrippen, omdat het basale begrippen zijn (*semantic primes*, hoofdstuk 3.2.). Hergeformuleerd in simpele bewoordingen, concludeerde Kant (1781) dat ruimte en tijd *a priori* zijn, of *"dat we niet-empirische, enkelvoudige, onmiddellijke representaties ("Vorstellungen") hebben van ruimte en tijd."* (Janiak 2012, p. 6). Naar mijn mening besteden filosofen in dit debat ten onrechte aandacht aan *"het verband tussen ruimte en tijd enerzijds, en de menselijke geest anderzijds"* (Janiak 2012, p. 3). Er waren ruimte en tijd, lang voordat er mensen of dieren waren. Dieren gingen al lang succesvol om met tijd en ruimte, lang voordat er taal (of een menselijke geest) was. Tijd en ruimte zijn primaire belevingen. Een verdere bespreking van dit onderwerp laat ik over aan de vakfilosofen.

### 5.1.1. Ruimte en tijd in de natuurkunde

Tot ongeveer het jaar 1850 was de meetkunde van Euclides (300 BCE) de enige wetenschappelijk geaccepteerde opvatting over de ruimte. De Euclidische ruimte bestaat uit 3 dimensies, waarin een rechte lijn de kortste verbinding tussen twee punten is. Ook Newton (1687) ging uit van de Euclidische ruimte: er is een absolute 3-dimensionale ruimte, en een absolute één-dimensionale tijd. Daarmee is beweging gedefinieerd. De bewegingswetten van Newton verwoordden kwantitatief processen in ruimte en tijd. Gedurende lange tijd meende men dat ruimte en tijd onafhankelijk waren. Binnen dit stelsel was een rechte lijn de baan van licht.

De opvattingen over ruimte en tijd zijn fundamenteel veranderd door de Speciale Relativiteitstheorie (Einstein 1916). Volgens deze theorie (die nu algemeen geaccepteerd is), zijn ruimte en tijd niet absoluut, maar hangen af van de snelheden van de waarnemers. Ruimte

en tijd zijn samengevoegd tot een 4-dimensionale 'ruimtetijd', die gekromd is door de aanwezige massa's. Licht volgt de baan van deze gekromde ruimtetijd.

### 5.1.2. Ruimte en tijd in de biologie

#### De eerste representaties van ruimte en tijd

Algemeen neemt men aan dat de eerste organismen nog geen zintuigen hadden waarmee ze de toestand in de omgeving konden waarnemen, en geen eigen voortbeweging. De eerste organismen namen moleculen op en scheidden moleculen uit. De eerste organismen zaten op een substraat of werden met het water meegevoerd. Zij hadden geen informatie over ruimte en tijd. Juist zoals levenloze objecten waren ze onderhevig aan fysisch-chemische wetmatigheden in ruimte en tijd.

Dat werd complexer met de komst van zintuigen en effectoren. Met de komst van zintuigen kwamen er fysisch-chemische representaties van ruimte en tijd<sup>3</sup>. Met de komst van effectoren konden organismen zich actief bewegen. Door de combinatie van zintuigen en effectoren konden organismen zich doelgericht bewegen (taxi, hoofdstuk 10.2.)<sup>4</sup>. Zo'n combinatie van zintuigen en effectoren komt al bij éencellige organismen voor. Later ontstonden meercellige organismen met een zenuwstelsel, waardoor gedifferentieerde waarneming en complexer gedrag mogelijk werd.

Omdat plaats en tijd basale concepten zijn, is het aannemelijk dat vroeg in de evolutie van dieren gespecialiseerde systemen in het zenuwstelsel aanwezig waren waar spatiële en temporele informatie werd opgeslagen. *"In tegenstelling tot de ruimtetijd in de natuurkunde, blijven ruimte en tijd in de hersenwetenschap afzonderlijke coördinaten waaraan we onze waarnemingen verbinden."* (Buzsáki en Llinas 2017). Ik neem aan dat de verbindingen om dit waar te nemen, erfelijk\* waren; in die zin zijn de plaats- en tijd-systemen dan *a priori*. De eerste neurale representaties (waarnemingen) van tijd en ruimte – als fysisch-chemisch proces – zijn door zintuigen veroorzaakt. Afhankelijk van de diersoort was de input voor deze systemen tactiel, geur, auditief of visueel. De inhoud van de plaats- en tijd-systemen is dus *a posteriori*.

#### Een tijdspanne van enkele seconden

Er is in de hersenen een apart systeem dat informatie over een tijdspanne van slechts 0,1

tot 2 à 3 seconden verwerkt (Fraisse 1982, p. 120). James (1890) onderkende al dat zo'n systeem met een korte tijdspanne bestaat: hij introduceerde het begrip *'specious present'* als het hier-en-nu waarover mensen een helder bewustzijn hebben. De duur van het *'specious present'* *"is waarschijnlijk het tiental seconden dat net verstreken is"* (James 1890, p. 613). Fraisse (1982) concludeerde dat er een apart systeem is voor verwerking van zintuiglijke informatie van de laatste 2 tot 3 seconden: *"Omdat veel onderzoekers het feit negeerden dat er een speciale modus van waarnemen is voor korte intervallen (variërend van honderdsten seconden tot 2 of 3 seconden), zijn allerlei tijdsproblemen in de psychologie vertroebeld door verwarrende experimenten over heterogene kennis modi."* (Fraisse 1982, p. 120). Kinderen en volwassenen kunnen het beste intervallen produceren tussen 0,6 en 0,8 seconden, maar langere intervallen slechter (Woodrow 1951, Fraisse 1957). Baby's van 2 – 3 maanden kunnen al simpele ritmes van een paar seconden onderscheiden (Fraisse 1982). Kinderen en volwassenen kunnen een ritme van 1/sec goed volgen, maar tragere ritmes slechter (Fraisse 1982). Precieze auditieve informatie verdwijnt meestal binnen enkele seconden uit het geheugen, tenzij men de auditieve boodschap blijft herhalen (Block 1979, p. 188, Baddeley 2000). Enige ondersteuning komt uit de muziek: bijna alle muziek is in 3-kwarts of 4-kwarts maten; 4-kwarts is 2 – 4 seconden per maat. Dezelfde korte tijdspanne geldt ook voor andere zintuigsystemen. Het systeem dat informatie over zo'n korte periode vasthoudt en verwerkt, wordt 'episodisch geheugen'<sup>5</sup> genoemd. *"Het episodisch geheugen ... omvat een systeem met beperkte capaciteit dat tijdelijk informatie uit allerlei zintuigsystemen opslaat, dat in staat is informatie uit die subsystemen te verbinden met informatie uit het lange-termijngeheugen tot één samenhangende representatie over de huidige episode."* (Baddeley 2000, p. 417).

#### Jonge mensen en dieren ontdekken de tijd

Jonge mensenbaby's van 0 – 6 weken hebben periodes van activiteit en slaap, die vooral door de voedingsperiodes bepaald worden. Rond leeftijden van 6 – 15 weken hebben baby's periodes van activiteit en slaap van enkele uren, en een slaap/waak-ritme van ongeveer 24 uur, dat nog niet gekoppeld is aan het dag/nacht-ritme. Vanaf ongeveer 15 weken

<sup>3</sup> De eerste representaties hoeven geen bewuste waarnemingen te zijn.

<sup>4</sup> Zie hoofdstuk 10.2. voor een causale verklaring van doelgericht gedrag.

<sup>5</sup> Voor verwante systemen werden ook wel de termen *'episodic buffer'*, *short-term memory* of *working memory* gebruikt (Baddely e.a. 1975, Baddely 2000).



**Het 'natuurinstinct' als bron van kennis**

Hume (1739, 1748) had geen intellectueel verweer tegen de absolute twijfel (*Pyrrhonian doubt*). *“Maar als men mij hier zou vragen of ik echt in deze redenering geloof, [...] en of ik echt een van die skeptici ben, die aan alles twijfelen en dat ons oordeel totaal geen maatstaven voor waarheid en onwaarheid bevat; dan zou ik antwoorden [...] dat noch ik noch enig ander persoon ooit oprecht en constant die mening had. Door een absolute en oncontroleerbare noodzaak heeft de natuur bepaald dat wij oordelen, ademen en voelen.”* (Hume 1739, 1. 4. 1). *“Niets kan meer behulpzaam zijn om ons tot een gezonde vaststelling te brengen, dan eerst overtuigd te zijn van de kracht van de twijfel van Pyrrho, en dan de overtuiging dat niets anders dan de sterke kracht van het natuurinstinct ons daarvan kan bevrijden.”* (Hume 1748, 12.25). Dus: 'de natuur' heeft ons, mensen, zo gemaakt dat we nu eenmaal instinctief geloven wat we waarnemen, inclusief causale verbanden, zelfs als een scepticus sluitende logische argumenten heeft dat we alleen opeenvolgende gebeurtenissen kunnen waarnemen en geen causale verbanden. Hume is juist geen scepticus, maar hij meent dat het 'natuurinstinct' een vanzelfsprekende basis van gezonde kennis is. Hume claimt dat dit instinct betrouwbaarder is dan redeneren en argumenteren.

raakt het slaap/waak-ritme van baby's gekoppeld het dag/nacht-ritme (Kleitman en Engelman 1953). Voor kinderen tot zo'n 6 jaar is wachten erg moeilijk, zowel wachten om iets te doen als wachten op een beloning zoals een marshmallow (Fraisie 1957, 1982, Mischel e.a. 1972).

**Ongeveer 24 uur: het circadiane ritme**

Op aarde zijn de belangrijkste ritmes het dag/nacht-ritme en het jaarritme. Het dag/nacht-ritme heeft de grootste invloed op de activiteit van mensen en dieren. In een volledig constante omgeving (als er dus geen enkele externe tijdsaanduiding is) vertonen dieren, planten en éencelligen toch een ritme van ongeveer 24 uur; dat noemt men het circadiane ritme. Dieren, planten en éencelligen hebben een erfelijke, endogene circadiane klok, een oscillator met een periodeduur van ongeveer 24 uur (Aschoff 1965). Daarmee is die circadiane klok evolutionair zeer oud – misschien 1,5 miljard jaar. Bij dieren is de circadiane klok een basis voor ritmes in lichaamstemperatuur, activiteit, hormonen en slapen/wakker-zijn; elders heb ik deze ritmes zo goed mogelijk ontrafeld (van Dongen 1991). Bij zoogdieren en vogels is de circadiane hoofdklok de *nucleus suprachiasmaticus* in de hersenen. Van deze circadiane klok zijn inmiddels verscheidene genen geïdentificeerd (Dunlap 1999, Reppert en Weaver 2002).

**Tijdsgedrag van dieren**

Bij vogels en zoogdieren zijn de eerste tijdsactiviteiten de voedingsperiodes. Al snel spelen circadiane en dag/nacht-ritmes een belangrijke rol. Dieren kunnen aan allerlei tijdsaspecten over termijnen van seconden tot uren geconditioneerd worden (Pavlov 1927, Ferster en Skinner 1957, Gibbon 1977, Meck en Church 1983, Rakitin e.a. 1998). Dieren vertonen allerlei gedrag dat aan de tijd gerelateerd is, zoals

eten, verplaatsen naar foerageergebieden, voedsel hamsteren, grote trekbewegingen, zoals bij trekvogels, gnoes, olifanten en walvissen. Ik zie geen fundamenteel verschil tussen het gedrag van deze dieren in de tijd en het gedrag van mensen in de tijd. Ik ga ervan uit dat dieren met grote hersenen en ervaring (zoals chimpansees, olifanten, walvissen en veel zoogdieren en vogels) neurale representaties ('kennis') hebben over tijdsintervallen, en over wat er was en wat er gaat komen. Dieren kunnen plannen voor de toekomst (hoofdstuk 3.5.). Dieren zitten niet vast in de tijd (vergelijk Roberts 2002).

**Beleven van ruimte**

Omdat mensen en apen de omgeving vooral visueel waarnemen, beleven we de ruimte zoals we die zien. We noemen iets 'recht' zoals een lichtstraal gaat (het 'timmermansoog'), of schietlood of een gespannen touwtje. Maar een conclusie van de Speciale Relativiteitstheorie is dat de tijd-ruimte gekromd is. Dus ons besef van ruimte en tijd is afgeleid van ervaring, en stemt niet overeen met conclusies uit de relativiteitstheorie. Hoe kan men beweren dat het besef van ruimte *a priori* is, terwijl dit gekoppeld is aan ons zintuiglijk beleven, en juist strijdig is met verworvenheden van de moderne fysica?

**5.2. Voorwerpen****5.2.1. Objecten bestaan****Bestaat de wereld?**

*“Het lijkt evident dat mensen een natuurlijke instinct of vooroordeel hebben om hun zintuigen te geloven. Zonder redeneren – en zelfs voordat we konden redeneren – nemen mensen het bestaan van een externe wereld aan, die bestaat onafhankelijk van onze waarneming, en die zelfs zou blijven bestaan als wij*

*en wezens met zintuigen niet zouden bestaan. Zelfs de dieren worden beheerst door deze opvatting, en ze behouden dit geloof in externe voorwerpen in al hun gedachten, hun ontwerp en hun handelingen.*" (Hume 1748, p. 137). Het is typisch een afstandelijke filosofenvraag of de wereld bestaat. Honderden miljoenen jaren nemen dieren van alles waar, en gedragen ze zich alsof die waarnemingen verwijzen naar een werkelijk bestaande wereld. Deden ze dat niet, dan zouden ze uitgestorven zijn. Mensen en dieren gaan nu eenmaal uit van een bestaande buitenwereld, zoals ze die waarnemen. daar zijn hun hersenen op afgesteld.

### **Objectpermanentie bij dieren en mensen**

Voorwerpen verdwijnen niet vanzelf. Kuikentjes van 3 dagen gaan uit van objectcontinuïteit (Regolin en Vallortigara 1995). Als een prooi of een hechtingsfiguur tijdelijk niet zichtbaar is, gaan kuikens daarnaar op zoek (Etienne 1973, Vallortigara e.a. 1998). Objectpermanentie van 105 Duitse kinderen van 2,5 jaar werd vergeleken met objectpermanentie van 106 chimpansees (3 – 21 jaar) en 32 orang-oetangs (3 – 10 jaar) met dezelfde testen (Herrmann e.a. 2007). De kinderen scoorden iets beter in objectpermanentie dan de mensapen. Veel goocheltrucs schenden het principe van objectpermanentie. Er waren verschillen tussen individuele vogels, apen en mensapen in hun score voor objectpermanentie (Thornton en Lukas 2012).

### **Objectpermanentie: *change blindness***

De hersenen van mensen gaan ervan uit dat de buitenwereld min of meer constant blijft, behoudens de vertrouwde veranderingen. Jonge kinderen gaan uit van objectcontinuïteit (Spelke 1994, 1998, Baillargeon 2008). Wanneer een experimentator tijdens een oogsprong (saccade) van een proefpersoon elementen van de visuele scene verandert, zal de proefpersoon die veranderingen meestal niet opmerken (Bridgeman e.a. 1975). Later werd duidelijk dat veranderingen in het beeld zelden opgemerkt werden bij onderbreking van het beeld, dus niet alleen bij saccades, maar ook bij oogknippers, een toegevoegd wit scherm of een overgang in een film; dat verschijnsel noemt men *change blindness* (Simons 2000). *Change blindness* treedt ook op bij grote veranderingen, zelfs als de proefpersoon weet dat er een verandering komt (Rensink e.a. 2000, 2002).

## **5.2.2. Categorieën van objecten**

### **Intuïtieve classificatie**

Dieren en mensen maken een intuïtieve classificatie van voorwerpen. In de ontwikkeling zijn de eerste onderscheiden tussen 'moeder' en 'niet-moeder', en tussen voedsel en niet-voedsel. Een voor de hand liggend onderscheid in categorieën is tussen dierlijk en niet-dierlijk. 'Dierlijk' geldt voor objecten die uit zichzelf bewegen, en niet-dierlijk voor dingen die niet uit zichzelf bewegen. Kinderen van 3 jaar maken een fundamenteel onderscheid tussen mensen/dieren en levenloze dingen: mensen en dieren hebben bloed en botten, moeten eten en krijgen baby's, maar dat geldt niet voor levenloze dingen zoals poppen en marionetten (Gelman 1990). Mensen en dieren maken onderscheid tussen vaste stoffen en vloeistoffen. Verder maken mensen ook onderscheid tussen dingen die door mensen gemaakt zijn, en andere dingen (cultuur vs. natuur). Premack (1976, p. 214 – 235) had chimpansees geleerd om met symbolen te communiceren. Die chimpansees maakten onderscheid in allerlei klassen.

### **Categorieën van gevaar**

Lenneberg (1967) schreef de profetische woorden "... een proces dat behoorlijk universeel is onder de hogere dieren, namelijk de organisatie van zintuigelijke gegevens. [...] Samengevat: de meeste dieren rangschikken de zintuigelijke wereld in een proces van categorisatie." (p. 331). Of dieren categorieën in de buitenwereld maken, kan alleen afgeleid worden uit gedrag. Dieren reageren verschillend op gevaarlijke en ongevaarlijke dieren, en op eetbare planten of vruchten, maar categorisatie door dieren was in 1967 niet echt onderzocht. Omdat dieren niet spreken, leek het lastig te onderzoeken welke categorieën ze onderscheiden. Toen ontdekten Seyfarth e.a. (1980) dat groene meerkatten (een soort aap) verschillende alarmkreten hadden voor 5 categorieën van gevaar: roofvogels, landroofdieren, slangen, bavianen en mensen/honden. De gedragsreacties op de afzonderlijke alarmkreten waren ook verschillend. Later bleek dat allerlei zoogdieren en vogels verschillende alarmkreten slaken voor verschillend gevaar (hoofdstuk 3.2.). Ten onrechte wordt categorisatie als een apart proces opgevat. Het blijkt echter dat het identificeren van categorieën en objecten in die categorie gelijktijdig en in één proces verloopt (hoofdstuk 3.5.).

**Is er ook echte erfelijke kennis?**

In hoofdstuk 3.2. heb ik leren en het verwerven van kennis besproken. Er zijn verschillende visies op 'kennis'.

1. Kennis is mentaal, en in die betekenis zijn uitspraken over kennis niet toetsbaar. Stel: iemand presenteert als voorbeelden van erfelijke kennis: "Ik weet gewoon dat dit de kortste weg van A naar B is", "Ik weet gewoon dat incest fout is" of "Ik weet gewoon dat God bestaat en goed is". Deze uitspraken hebben de status van geloofsbelijdenissen, en daar valt verder niets meer over te zeggen.
2. Kennis is leerinhoud. In hoofdstuk 3.2. heb ik 'leren' geoperationaliseerd, waarmee 'kennis' een toetsbaar begrip is, als het hetzelfde is als leerinhoud.

Reflexen komen tot stand door verbindingen tussen zenuwcellen, en ongeconditioneerde reflexen komen tot stand door erfelijke verbindingen tussen zenuwcellen. Dit betreft dus erfelijke stimulus/-responsie-koppelingen. Door ervaring kunnen verbindingen in de hersenen gelegd worden. Aanvankelijk worden de eerste simpele concepten gevormd, en later samengestelde concepten. Dit noemen we bij de mens 'kennis' en bij mensen en dieren noem ik het 'leerinhoud'. Het is logisch mogelijk dat precies dezelfde verbindingen erfelijk voorgeprogrammeerd zijn, en daarmee is 'erfelijke kennis' logisch mogelijk. Bij veel diersoorten zijn er erfelijke\* *templates* met de eigenschappen van stimuli waarop die dieren reageren, bijvoorbeeld voor het vermijden van gevaarlijke dieren.

Er zijn twee varianten (hoofdstuk 3.2.).

1. Gedetailleerde *templates* waarin de stimuluseigenschappen gedetailleerd zijn vastgelegd, zoals bij de kniepeesreflex en de pupil-lichtreflex. Dan reageert het dier op de stimulus zoals bij een reflex: de ongeconditioneerde stimulus veroorzaakt de ongeconditioneerde reactie. Voorbeelden van complexere erfelijke stimulus/reactie-koppelingen zijn de reacties van vissen op vissen-alarmsstoffen, of de reacties van mensen op lijkengeur. Dat noemen we meestal geen 'kennis'.
2. Vaag-gevulde *templates* met stimulus-eigenschappen van te naderen of te vermijden dieren. Een mannetjes rupsendoder heeft een vage erfelijke *template* over het uiterlijk van een vrouwtje: hij probeert te paren met voorwerpen die min of meer aan deze *template* voldoen. Jonge groene meerkatten hebben een vage *template* van de stimuli die op gevaar wijzen, en hoe op die stimuli te reageren. Aanvankelijk vertonen ze vaak verkeerde reacties, maar ze leren de juiste reactie op ieder type stimulus te vertonen (hoofdstuk 3.2.). Voor het aanleren van de stimuluseigenschappen van gevaarlijke dieren vullen primaten een erfelijke *template* die vaag gevuld is met het uiterlijk van onder andere roofdieren, slangen en spinnen, waardoor sommige stimuli sneller aangeleerd worden als gevaarlijk dan andere. Maar de vage inhoud van die *template* noemen we meestal geen 'kennis'. Dit is onderdeel van een erfelijk\* leersysteem. Zo'n leersysteem is geen kennis, maar bouwt leerinhoud op (= informatie, kennis).

**5.2.3. De basis van objectkennis****Aangeleerde of aangeboren objectkennis?**

Hume meende dat kinderen door zintuiglijke ervaring leren dat voorwerpen een plaats in de ruimte innemen (Hume 1748, p. 139). Ook Piaget meende dat objectkennis afgeleid is van ervaringen: baby's nemen voorwerpen eerst waar door aanraken en manipuleren en later door zien. Huidige ontwikkelingspsychologen menen dat er aangeboren basiskennis over voorwerpen is: objectpermanentie zou aangeboren zijn (Spelke 1994, 2007). Het is lastig dit vraagstuk experimenteel te benaderen, omdat we voortdurend leven in een wereld waarin de natuurwetten altijd gelden, en vaste objecten min of meer blijven zoals ze zijn. Stel: we zouden vanaf onze geboorte leven in een wereld vol met goochelaars, illusionisten en *mind-fuckers*, die alles laten verdwijnen, verschijnen en veranderen, die van uiterlijk veranderen zoals Barbapapa, dan zou niemand nog geloven in objectpermanentie.

**Een erfelijk\* leersysteem**

Worden kinderen geboren met erfelijke kennis over objecten of met een erfelijk\* systeem waarmee ze leren over objecten? *"Dit model gaat uit van de aanname dat kinderen geboren worden, niet met inhoudelijke geloven over voorwerpen, zoals Leslie en Spelke en haar collega's hebben voorgesteld, maar met een strikt mechanisme dat stuurt dat kinderen kennis over voorwerpen verwerven."* (Baillargeon e.a. 1995, p. 79). Naar analogie van andere hypothetische, erfelijke\*, gespecialiseerde leersystemen denk ik dat er een erfelijk\*, gespecialiseerd leersysteem is voor verwerving van objectkennis. Dit systeem gaat ervan uit dat er verschillende soorten dingen bestaan, zoals losse voorwerpen, voedsel, vloeistoffen, soortgenoten, nakomelingen, roofdieren en dingen in het landschap. Het brein van dieren is zo geëvolueerd dat ze uitgaan van objecten. Het brein gaat ervan uit dat dingen relevante eigenschappen hebben, en dat die eigenschappen ontdekt kunnen worden met de be-

schikbare zintuigsystemen. Mensen ontdekken objecten op basis van visuele en tactiele zintuiglijke waarnemingen. Vleermuizen en walvissen maken hun concepten van objecten vooral op basis van auditieve waarnemingen. Voor andere dieren zijn geuren belangrijker. Volgens mij maken dieren al minstens 500 miljoen jaar concepten van objecten op basis van zintuiglijke waarneming.

### 5.3. Aantallen

In de natuur zijn er telbare dingen, zoals zandkorrels, stenen, sterren, individuele planten en individuele dieren. Levende organismen zijn afgegrensd, en daardoor telbaar. Maar veel dingen in de levenloze natuur, zoals arealen, rivieren en bergen, zijn niet afgegrensd, dus niet telbaar. 'Aantal' is een natuurgegeven voor telbare dingen, en dat gold al voordat er mensen waren, dus aantal is *a priori*.

In hoofdstuk 3.5. toon ik dat verwerken van aantallen tot 3 een natuurgegeven is. Vissen, vogels, apen en baby's doen dit zonder training. De hersenen van vissen, vogels en mensen verwerken die kleine aantallen automatisch. De hersenen verwerken grotere aantallen volgens een ander principe. Daar geldt de wet van Weber-Fechner uit de zintuigfysiologie (Weber 1851, Fechner 1860). Daar gaat het over relatieve verschillen tussen aantallen. Eenvoudige rekenkundige verbanden, zoals  $2 + 2 = 4$ , worden wel opgevoerd als voorbeelden van *a priori* kennis. Maar in iedere taal moeten kinderen eerst leren tellen, en daarna leren rekenen. Een kind weet pas dat  $4 + 3 = 7$ , als hij tot 7 kan tellen, als hij begrijpt waar de getallen voor staan, en als hij de concepten  $+$  en  $=$  begrijpt. Een kind ontdekt dit als 'waarheid', niet omdat het een aangeboren waarheid is, maar omdat hij de Rede gebruikt om binnen zijn taalsysteem deze en andere waarheden te ontdekken (Locke 1689 1, 2, 16).

### 5.4. Causale verbanden

#### De oorsprong van causale kennis

In hoofdstuk 10.2. heb ik causaliteit algemeen theoretisch besproken. In hoofdstuk 3.5. heb ik experimenten besproken waarin mensen en dieren causale verbanden ontdekken. In experimenten waarbij bijna alle volwassenen zagen dat een voorwerp een ander voorwerp wegbotst, rapporteerde meer dan de helft van kinderen van 7 jaar nog geen causaal effect, maar andere effecten (Olum 1956). Er zit dus een leer- of ervaringselement in het waarnemen van mechanische causaliteit. Dieren en mensen ontdekken regelmaat in twee opeenvolgende gebeurtenissen. Ze manipuleren de

eerste van die 2 gebeurtenissen, en ze nemen waar dat de 2<sup>e</sup> op een regelmatige manier verandert. Dat is een andere manier om te zeggen dat ze een causaal verband ontdekken hebben. In de hersenen zijn er leersystemen, die ervan uit gaan dat er causale verbanden zijn, en dat het nuttig is voor dieren en mensen die causale verbanden te ontdekken. Daardoor kunnen dieren en mensen gebeurtenissen manipuleren voor hun eigen voordeel. Ik denk dat het erfelijk\* is dat de hersenen van mensen en dieren gebeurtenissen die vlak voor een positieve of negatieve stimulus voorkwamen, extra vastleggen. De inhoud van de aangeleerde causale verbanden is afhankelijk van ervaringen. Dit leidt tot de hypothese van erfelijke\* gespecialiseerde leersystemen voor het identificeren van oorzaak/gevolg-ketens.

### 6. Konrad Lorenz over het *a priori* van Immanuel Kant

De filosoof Immanuel Kant (1781) analyseerde in zijn *'Kritik der reinen Vernunft'* het kennen van de mens. Kant concludeerde dat er ook *a priori* kennis is, die niet van de ervaring/waarneming van mensen afhankelijk is.

Dieren nemen de wereld waar op een soort eigen manier (von Uexküll en Kriszat 1934), zodat er soorteigen kennis van de wereld komt. Ik prefereer een kenleer die van toepassing is op mensen en dieren. De etholoog Konrad Lorenz (1941) heeft het *a priori* begrip van Kant besproken vanuit het standpunt van de ethologie "Voor Kant zijn de categorieën tijd, ruimte, causaliteit e.d. een *a priori* gegeven dat alle waarnemen bepaalt, en ja, zelfs waarnemen mogelijk maakt." (Lorenz 1941, p. 94). Lorenz stelt dat de *a priori's* voor diersoorten verschillend zijn. „Voor dieren zijn er soorteigen beperkingen in wat ze kunnen waarnemen. Wij geloven dat we de nauwste functionele en waarschijnlijk ook erfelijke relatie tussen de *a priori's* van dieren en het *a priori* van ons mensen kunnen laten zien." (Lorenz 1941, p. 100). „De uitspraak dat [de wetten van logica] absoluut geldig zijn, waaraan ieder denkbaar redelijk wezen – zelfs een engel – moet gehoorzamen, is antropocentrische arrogantie." (Lorenz 1941, p. 103). "Om de mens als absolute norm te verklaren ... vinden wij onbegrijpelijk arrogant." (Lorenz 1941, p. 124). De hersenen van de verschillende diersoorten zijn producten van natuurlijke selectie. "Al onze vormen van intuïtie en categorieën zijn **volledig natuurlijk**. Juist zoals ieder ander orgaan zijn zij **evolutionair ontwikkelde** receptoren en effectoren voor alles wat wij het hoofd moeten bieden, willen wij en onze soort in leven blijven." (Lorenz 1941, p. 102, zijn nadruk). Lorenz ziet het

'*a priori*' als een product van natuurlijke selectie, en daarmee is het een '*a posteriori*' (Lorenz 2009, p. 233). "*Wat zou Kant van dit alles vinden? Zou hij onze naturalistische interpretatie van het menselijk verstand, dat voor hem een bovennatuurlijke gave is, een schending van het allerheiligste vinden. Wat deze in de ogen van de meeste neokantianen is.*" (Lorenz 1941, p. 102). Ik ben het eens met deze uitspraken van Lorenz.

## Conclusies

### Wat is dan wel erfelijk?

Na een uitgebreid onderzoek wat er zoal erfelijk is in het gedrag, of achtergronden van gedrag bij mensen en dieren, kwam ik tot de volgende categorieën (zie eerdere hoofdstukken).

1. Het naderen van positieve stimuli en het vermijden van negatieve stimuli is erfelijk\*. Dat was in de evolutie een zeer oud onderscheid, dat ontstaan is voordat organismen een zenuwstelsel hadden. Dat is geen kennis, maar een oorzaak voor gedrag. Het is de oudste blijk van 'waarde'.
2. Er zijn grote erfelijke verschillen tussen individuele mensen en individuele dieren in hun capaciteiten: wat ze kunnen waarnemen, wat ze kunnen doen, en in hun intellectuele vermogens. Dat is geen kennis, maar de vaardigheid om gedrag op evolutionaire doelen af te stemmen.
3. De kans op een bepaald gedrag na een bepaalde stimulus of in een bepaalde situatie is erfelijk\*. Dat geldt voor reflexen, vaste gedragspatronen en instinctief gedrag. Dat is geen kennis, maar een mede-oorzaak voor gedrag.
4. Er zijn erfelijke verschillen tussen individuele mensen en individuele dieren in hun reacties op situaties. Dat noemen we persoonlijkheid en het is geen kennis.
5. Mensen en dieren hebben veel erfelijke\* gespecialiseerde leersystemen (hoofdstuk 3.2.). Dat is geen kennis, maar het zijn erfelijke\* systemen waarmee dieren en mensen leerinhoud verwerven (of in mentale termen: 'kennis' verwerven). Door natuurlijke selectie zijn dieren en mensen beter uitgerust met erfelijke leersystemen, dan met erfelijke, *a priori* kennisinhouden.

Er is veel erfelijk, maar geen inhoudelijke kennis, in de gebruikelijke betekenis van dit begrip. In het huidige stuk heb ik de claims van filosofen dat mensen *a priori* kennis hebben, onderzocht. Naar mijn mening blijft geen enkele claim van *a priori* kennis van mensen of andere dieren overeind.



## Referenties

- Abbott P, Abe J, Alcock J, and 103 co-authors. Inclusive fitness theory and eusociality. *Nature*. 2011;471:E1-E4.
- Abdulkareem A, Ballal SG. Consanguineous marriage in an urban area of Saudi Arabia: Rates and adverse health effects on the offspring. *Journal of Community Health*. 1998;23(1):75-83.
- Aberle DF, Bronfenbrenner U, Hess EH, Miller DR, Schneider DM, Sphuhler JN. The incest taboo and the mating patterns of animals. *American Anthropologist*. 1963;65:253-265.
- Abi-Rached L, Jobin MJ, Kulkarni S, McWhinnie A, Dalva K, Gragert L, et al. The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans. *Science*. 2011;334(6052):89-94.
- Abrahamson AC, Baker LA, Caspi A. Rebellious teens? Genetic and environmental influences on the social attitudes of adolescents. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2002;83(6):1392-1408.
- Achilli A, Rengo C, Battaglia V, Pala M, Olivieri A, Fornarino S, et al. Saami and Berbers - an unexpected mitochondrial DNA link. *American Journal of Human Genetics*. 2005;76(5):883-886.
- Achilli A, Perego UA, Lancioni H, Olivieri A, Gandini F, Hooshiar, et al. Reconciling migration models to the Americas with the variation of North American native mitogenomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(35):14308-14313.
- Ackerman MS. Estimating Seven Coefficients of Pairwise Relatedness Using Population-Genomic Data. *Genetics*. 2017;206(1):105-118.
- Adachi I, Kuwahata H, Fujita K, Tomonaga M, Matsuzawa T. Japanese monkeys form a cross-modal representation of the own species in their first year of life. *Primates*. 2006;47:350-354.
- Adams D, Barnett SA, Bechtereva NP, e.a., and Organizational endorsements. *The Seville Statement on Violence* (Seville 16 may 1986). In: Groebel J, Hinde RA, editors. *Aggression and war. Their biological and social bases*. Cambridge: Cambridge University Press; 1988. p. xiii-xvi.
- Adams KR. The causes of war. In: Denemark R, editor. *The international studies encyclopedia*. Oxford: Blackwell Publishing; 2010.
- Adams MS, Neel JV. Children of incest. *Pediatrics*. 1967;40(1):55-62.
- Adhikari M. *The anatomy of a South African genocide: The extermination of the Cap San peoples*. Cape Town: UCT Press; 2010.
- Aebischer P, Kato AC. Playing defense against Lou Gehrig's disease. *Scientific American*. 2007;297(5):60-67.
- Aertsen AMHJ, Johannesma PIM. The spectro-temporal receptive field. *Biological Cybernetics*. 1981;42:133-143.
- Agamben G. *Remnants of Auschwitz. The witness and the archive*. New York: Zone Books; 1999.
- Agras S, Sylvester D, Oliveau D. The epidemiology of common fears and phobia. *Comprehensive Psychiatry*. 1969;10(2):151-156.
- Agrillo C, Piffer L, Bisazza A, Butterworth B. Evidence for two numerical systems that are similar in humans and guppies. *Plos One*. 2012;7(2):e31923.
- Agrillo C. Understanding the origin of number sense: a review of fish studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2018;373(1740).
- Ahlgren J, Chapman BB, Nilsson PA, Brönmark C. Individual boldness is linked to protective shell shape in aquatic snails. *Biology Letters*. 2015;11:20150029.
- Ahrens R. Beitrag zur Entwicklung des Physiognomie und Mimikerkennens. Teil I. *Zeitschrift für Experimentelle Und Angewandte Psychologie*. 1954;2:412-454.
- Ainslie GW. Impulse control in pigeons. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*. 1974;21:485-489.
- Ainsworth MDS, Blehar MC, Waters E, Wall T. *Patterns of attachment: A psychological study of the strange situation*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum; 1978.
- Ajdacic-Gross V, Kawohl W, Preisig M. Pure animal phobia is more specific than other specific phobias: epidemiological evidence from the Zurich Study, the ZINP and the PsyCoLaus. *European Archives of Psychiatry & Clinical Neuroscience*. 2016;266(6):567-577.
- Akhilesh K. Early Middle Palaeolithic culture in India around 385-172 ka reframes Out of Africa models. *Nature*. 2018;554(7690):97-101.
- Akins CK, Zentall TR. Imitative learning in male Japanese quail (*Coturnix japonica*) using the two-action method. *Journal of Comparative Psychology*. 1996;110(3):316-320.
- Akins CK, Zentall TR. Imitation in Japanese quail: the role of reinforcement of demonstrator responding. *Psychonomic Bulletin & Review*. 1998;5(4):694-697.
- Al-Yahyaee S, Gaffar U, Al-Ameri MM, Qureshi M, Zadjali F, Ali BH, et al. N-acetyltransferase polymorphism among northern Sudanese. *Human Biology*. 2007;79(4):445-452.
- Al Husain M, Al Bunyan M. Consanguineous marriages in a Saudi population and the effect of inbreeding on prenatal and postnatal mortality. *Annals of Tropical Paediatrics International Child Health*. 1997;17(2):155-160.
- Alcock J. Singing down a blind alley. *Behavioral & Brain Sciences*. 1988;11(4):630-631.
- Aldrich HE, Hodgson GM, Hull DL, Knudsen T, Vanberg VJ. In defence of generalized Darwinism. *Journal of Evolutionary Economics*. 2008;18:577-96.
- Alexander RD. *Darwinism and human affairs*. London: Pitman; 1970.
- Alford JR, Funk CL, Hibbing JR. Are political orientations genetically transmitted? *American Political Science Review*. 2005;99(2):153-167.
- Allard HA. Vocal mimicry of the starling and the mockingbird. *Science*. 1939;90:370-371.
- Allee WC. *Animal aggregations. A study in general sociology*. Chicago: University of Chicago Press; 1931.
- Allee WC, Bowen E. Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes. *Journal of Experimental Zoology*. 1932;61(2):185-207.
- Allen C, Bekoff M. Biological function, adaptation, and natural design. *Philosophy of Science*. 1995;62:609-622.
- Allen DA, Rapin I, Wiznitzer M. Communication disorders of preschool children: The physician's responsibility. *Journal of Developmental and Behavioral Pediatrics*. 1988;9(3):164-170.
- Allen G. Random and nonrandom inbreeding. *Social Biology*. 1965;12(4):181-189.
- Alloy LB, Abramson LY. Judgment of contingency in depressed and nondepressed students: sadder but wiser? *Journal of experimental Psychology: General*. 1979;108(4):441-485.
- Allport FH. *Social psychology*. Cambridge, MA: Riverside Press; 1924.
- Allport FH. *Personality: a psychological interpretation*. New York: Holt, Rinehart & Winston; 1937.
- Alter AL, Hershfield HE. People search for meaning when they approach a new decade in chronological age. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(48):17066-17070.
- Altevogt R. Über das "Schöpfen" einiger Vogelarten. *Behaviour*. 1954;6:147-152.
- Alvares G, Ceballos FC, Quinteiro C. The role of inbreeding in the extinction of a European royal dynasty. *Plos One*. 2009;4(4):e5174.

- Ambrose JA. The development of the smiling response in early infancy. In: Foss BM, editor. *Determinants of infant behavior*. Vol 1. New York: Wiley; 1961. p. 179-201.
- Ambrose SH. Late Pleistocene human population bottlenecks, volcanic winter, and differentiation of modern humans. *Journal of Human Evolution*. 1998;34:623-651.
- Amirhakimi GH. Growth from birth to two years of rich urban and poor rural Iranian children compared with Western norms. *Annals of Human Biology*. 1974;1:422-427.
- Amos B, Schlotterer C, Tautz D. Social structure of pilot whales revealed by DNA profiling. *Science*. 1993;260:670-672.
- Anderson B. Evidence from the rat for a general factor that underlies cognitive performance and the relates to brain size: intelligence? *Neuroscience Letters*. 1993;153:98-102.
- Anderson B. The g factor in non-human animals. In: Bock GR, Goode JA, Webb K, editors. *The nature of intelligence*. Novartis Foundations symposium. Volume 233. London: Novartis Foundation; 2000. p. 79-95.
- Anderson EN. Attachment and cooperation in religious groups. A comment. *Current Anthropology*. 2010;51(3):421.
- Anderson JR, Gillies A, Lock LC. Pan thanatology. *Current Biology*. 2010;20(8):R349-R351.
- Anderson KG. How well does paternity confidence match actual paternity? *Current Anthropology*. 2006;47(5):513-520.
- Anderson MJ, Chapman SJ, Videan EN, Evans E, Fritz J, Stoinski TS, et al. Functional evidence for differences in sperm competition in humans and chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*. 2007;134(2):274-280.
- Andrade MCB. Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider. *Science*. 1996;271(5245):70-72.
- Andrade MCB. Risky mate search and male self-sacrifice in redback spiders. *Behavioral Ecology*. 2003;14(4):531-538.
- Andrew RJ. Use of formants in the grunts of baboons and other nonhuman primates. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1976;280:673-693.
- Andrews K, Fitzgerald M. The cutaneous withdrawal reflex in human neonates: sensitization, receptive fields, and the effects of contralateral stimulation. *Pain*. 1994;56(1):95-101.
- Anisfeld M. Only tongue protrusion modeling is matched by neonates. *Developmental Review*. 1996;16(2):149-161.
- Anobile G, Cicchini GM, Burr DC. Number as a primary perceptual attribute: a review. *Perception*. 2016;45:5-31.
- Anobile G, Arrighi R, Castaldi E. Spatial but not temporal numerosity thresholds correlate with formal math skills in children. *Developmental Psychology*. 2018;54(3):458-473.
- Anokhin AP, Golosheykin S, Grant JD, Heath AC. Heritability of delay counting in adolescence: A longitudinal twin study. *Behavior Genetics*. 2011;41(2):175-183.
- Anokhin AP, Grant JD, Mulligan RC, Heath AC. The genetics of impulsivity: evidence for the heritability of deely discounting. *Biological Psychiatry*. 2015;77(10):887-894.
- Antell SE, Keating DP. Perception of number invariance in neonates. *Child Development*. 1983;54:695-701.
- Apicella CL, Marlowe FW, Fowler JH, Christakis NA. Social networks and cooperation in hunter-gatherers. *Nature*. 2012;481(7382):497-501.
- Applewhite PB. Learning in bacteria, fungi, and plants. In: Corning WC, Dyal JA, Willows AOD, editors. *Invertebrate learning*. Volume 3. Cephalopods and echinoderms. New York: Plenum Press; 1975. p. 179-186.
- Aquinas T, Fathers of the English Dominican Province. *The summa theologica*. London: Burns Oates & Washbourne; 1920.
- Araki H, Cooper B, Blouin MS. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science*. 2007;318(5847):100-103.
- Arbib MA. Holophrasis and the protolanguage spectrum. *Interaction Studies*. 2008;9(1):154-168.
- Arbib MA, Liebal K, Pika S. Primate vocalization, gesture and the evolution of human language. *Current Anthropology*. 2008;49:1053-1076.
- Archer J, Graham-Kevan N, Davies M. Testosterone and aggression: A re-analysis of Book, Starzyk, and Quinsey's study. *Aggression and Violent Behavior*. 2005;10(2):241-261.
- Archer J. Testosterone and human aggression: an evaluation of the challenge hypothesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2006;30:319-345.
- Ardrey R. *The territorial imperative: A personal inquiry into the animal origins of property and nations*. New York: Atheneum; 1966.
- Arendt H. *Eichmann in Jerusalem: A report on the banality of evil*. New York: Viking Press; 1963.
- Arensburg B, Tillier AM, Vandermeersch B, Duday H, Schepartz LA, Rak Y. A middle paleolithic human hyoid bone. *Nature*. 1989;338:758-760.
- Ariely D, Loewenstein G, Prelec D. "Coherent arbitrariness": stable demand curves without stable preferences. *Quarterly Journal of Economics*. 2003;118(1):73-105.
- Ariely D. *Predictably irrational (revised and expanded edition)*. London: Harper; 2009.
- Aristoteles. *De generatione animalium* (English: Aristotle and Platt 2015; Dutch: Aristoteles en Ferwerda 2005). 241 B.C.
- Aristoteles. *Ars poetica*. 335 B.C.
- Aristoteles. *Metaphysica* (English: Aristotle and Ross 2007). 340 B.C.
- Aristoteles. *Analytica priora* (English: Prior analytics, Aristotle and Jenkinson 1908). 355 B.C.
- Aristoteles. *Analytica posteriora* (English: Aristotle and Mure 2007). 354 B.C.
- Aristoteles, Huys M. *Retorica*. Groningen (Neth.): Historische Uitgeverij; 2004.
- Aristoteles, Schomakers B. *Metafysica*. Budel (Neth): Damon; 2005.
- Aristoteles, Schomakers B. *Metafysica*. Boek I - VI. Grieks-Nederlands. Budel (Neth.): Damon; 2005.
- Aristoteles, Ferwerda R. *Over voortplanting*. Groningen: Historische Uitgeverij; 2005.
- Aristoteles, Schomakers B. *Over de ziel*. Zoetermeer (Neth): Klement - Pelckmans; 2013.
- Aristotle, Jenkinson AJ. *Prior analytics*. London: Clarendon Press; 1908.
- Aristotle, Barnes J. *The complete works of Aristotle*. Princeton: Princeton University Press; 1984.
- Aristotle, Mure GRG. *Posterior analytics* (online). University of Adelaide; 2007.
- Aristotle, Ross WD. *Metaphysics* (online). University of Adelaide; 2007.
- Aristotle, Platt B. *On the generation of animals*. Adelaide, Australia: The University of Adelaide Library; 2015.
- Armstrong JS. Barriers to scientific contributions: The author's formula. *Behavioral & Brain Sciences*. 1982;5(2):197-199.
- Arnett JJ. Adolescent storm and stress, reconsidered. *American Psychologist*. 1999;54(5):317-326.
- Arnhart L. The incest taboo as Darwinian natural right. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 190-217.
- Arnold K, Zuberbühler K. Call combinations in monkeys: Compositional or idiomatic expressions? *Brain & Language*. 2012;120(3):303-309.



- Arnold ML, Meyer A. Natural hybridization in primates: One evolutionary mechanism. *Zoology*. 2006;109(4):261-276.
- Arnott G, Elwood RW. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*. 2009;77:991-1004.
- Arseneau-Robar TJ, Taucher AL, Muller E, van Schaik C, Bshary R, Willems EP. Female monkeys use both the carrot and the stick to promote male participation in intergroup fights. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2016;283(1843).
- Arseneau TJM, Taucher AL, van Schaik CP, Willems EP. Male monkeys fight in between-group conflicts as protective parents and reluctant recruits. *Animal Behaviour*. 2015;10:39-50.
- Asa CS, Valdespino C. Canid reproductive biology: an integration of proximate mechanisms and ultimate causes. *American Zoologist*. 1998;38:251-259.
- Asch SE. Effects of group pressure on the modification and distortion of judgments. In: Guetzkow H, editor. *Groups, leadership and men*. Pittsburgh, PA: Carnegie Press; 1951. p. 177-190.
- Asch SE. Studies on independence and conformity: I. A minority of one against a unanimous majority. *Psychological Monographs: General and Applied*. 1956;70(9):1-70.
- Aschoff J. Circadian rhythms in man. *Science*. 1965;148:1427-1432.
- Ashton MC, Lee K. The HEXACO model of personality structure. In: Boyle GJ, Matthews G, Saklofske DH, editors. *The SAGE Handbook of personality theory and assessment*. Vol 2. Personality measurement and testing. Los Angeles: Sage; 2008. p. 239-260.
- Aspect A, Grangier P, Roger G. Experimental realization of Einstein-Podolsky-Rosen Gedankenexperiment: A new violation of Bell's inequalities. *Physical Review Letters*. 1982;49(2):91-94.
- Atkinson QD, Gray RD. Curious parallels and curious connections - Phylogenetic thinking in biology and historical linguistics. *Systematic Biology*. 2005;54(4):513-526.
- Atkinson QD. Phonemic diversity supports a serial founder effect model of language expansion from Africa. *Science*. 2011;332(6027):346-349.
- Atran S. Religion's social and cognitive landscape. An evolutionary perspective. In: Kitayama S, Cohen D, editors. *Handbook of cultural psychology*. New York: The Guilford Press; 2007. p. 417-453.
- Atran S, Henrich J. The evolution of religion: How cognitive by-products, adaptive learning heuristics, ritual displays, and group competition generate deep commitments to prosocial religions. *Biological Theory*. 2010;5(1):18-30.
- Auchus RJ, Rainey WE. Andrenarcho - physiology, biochemistry and human disease. *Clinical Endocrinology*. 2004;60:288-296.
- Augustinus A. *Confessiones*. 404.
- Aulchenko YS, Struchalin MV, Belonogova NM, et al. Predicting human height by Victorian and genomic methods. *European Journal of Human Genetics*. 2009;17:1070-1075.
- Aureli F, Schaffner CM, Verpooten J, Slater K, Ramos-Fernandez G. Raiding parties of male spider moneys: insights into human warfare? *American Journal of Physical Anthropology*. 2006;131:486-497.
- Aureli F, Schaffner CM, Boesch C, et al. Fission-fusion dynamics. New research frameworks. *Current Anthropology*. 2008;49(4):627-6564.
- Austin JL. *How to do things with words*. Oxford: Oxford University Press; 1962.
- Austin WT, Bates FL. Ethological indicators of dominance and territory in a human captive population. *Social Forces*. 1974;52(4):447-455.
- Avital E, Jablonka E. *Animal traditions. Behavioural inheritance in evolution*. New York: Cambridge University Press; 2000.
- Avramides A. *Other minds*. London: Routledge; 2001.
- Axelrod R. More effective choice in the prisoner's dilemma. *Journal of Conflict Resolution*. 1980;24(3):379-403.
- Axelrod R. Effective choice in the prisoner's dilemma. *Journal of Conflict Resolution*. 1980;24(1):3-25.
- Ayala FJ. Teleological explanations in evolutionary biology. *Philosophy of Science*. 1970;37(1):1-15.
- Ayala FJ, Dobzhansky T. *Studies in the philosophy of biology*. London: Macmillan Press; 1974.
- Ayala FJ. Darwin and the scientific method. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106 Suppl 1:10033-10039.
- Ayres CE. Instinct and capacity. I. The instinct of belief-in-instincts. *Journal of Philosophy*. 1921;18(21):561-565.
- Baaré WFC, Hulshoff Pol HE, Boomsma DI, et al. Quantitative genetic modeling of variation in human brain morphology. *Cerebral Cortex*. 2001;11:816-824.
- Babcock H, Emerson MR. An analytic study of the MacQuarrie test for mechanical ability. *Journal of Educational Psychology*. 1938;29(1):50-55.
- Bacon F. *Novum organum scientiarum* (in Latin, English: Bacon e.a. 1863). 1620.
- Bacon F, Spedding J, Ellis RL, Heath DH. *New Organon*. Boston: Taggard and Thompson; 1863.
- Badaruddoza B. Effect of inbreeding on Wechsler intelligence test scores among North Indian children. *Asia-Pacific Journal of Public Health*. 2004;16(2):99-103.
- Baddeley A. The episodic buffer; a new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*. 2000;4(11):417-423.
- Baddeley AD, Thomson N, Buchanan M. Word length and the structure of short-term memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. 1975;14:575-589.
- Bae CJ, Douka K, Petraglia MD. On the origin of modern humans: Asian perspectives. [Review]. *Science*. 2017;358(6368).
- Baenninger R. On yawning and its functions. *Psychonomic Bulletin & Review*. 1997;4(2):198-207.
- Baerends GP. Fortplantungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. *Tijdschrift voor Entomologie*. 1941;84:68-271.
- Baerends GP. On drive, conflict and instinct, and the functional organization of behavior. In: Corner MA, Swaab DF, editors. *Perspectives in Brain Research, Progress in Brain Research*, vol 45. Amsterdam: Elsevier; 1976. p. 427-447.
- Bagehot W. Physics and politics, or, thoughts on the application of the principles of 'natural selection' and 'inheritance' to political society. London: Henry King; 1872.
- Bailey IE, Morgan KV, Bertin M, Meddle SL, Healy SD. Physical cognition: birds learn the structural efficacy of nest material. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2014;281(1784):20133225.
- Bailey JM, Pillard RC. A genetic study of male sexual orientation. *Archives of General Psychiatry*. 1991;48(12):1089-1096.
- Bailey WJ, Fitch DH, Tagle DA, Czelusniak J, Slightom JL, Goodman M. Molecular evolution of the psi eta-globin gene locus: gibbons phylogeny and the hominoid slowdown. *Molecular Biology & Evolution*. 1991;8:155-184.
- Baillargeon R, Kotovsky L, Needham A. The acquisition of physical knowledge in infancy. In: Sperber D, Premack D, Premack AJ, editors. *Causal cognition. A multidisciplinary debate*. Oxford: Clarendon press; 1995. p. 79-116.
- Baillargeon R. Innate ideas revisited. For a principle of persistence in infants' physical reasoning. *Perspectives on Psychological Science*. 2008;3(1):2-13.
- Bain A. *The senses and the intellect*. London: John W. Parker; 1855.
- Bain A. *The emotions and the will*. London: Longmans; 1859.

- Bajt V, van den Berghe PL, Mandelc D. Can sociobiology explain xenophobia and nationalism? Interview with Professor Pierre L. van den Berghe. *Nationalities Affairs*. 2007;30:7-22.
- Baker MC, Boylan JT. Singing behaviour, mating associations and reproductive success in a population of hybridizing lazuli and indigo buntings. *Condor*. 1999;101:493-504.
- Bakker P. Autonomous languages of twins. *Acta Geneticae Medicae et Gemellologiae (Roma)*. 1987;36(2):233-238.
- Bakker P. The structure of autonomous languages: natural or not? In: Koch WA, editor. *Natürlichkeit der Sprache und der Kultur*. Bochum (Germ): Universitätsverlag Dr. Norbert Brockmeyer; 1990. p. 74-95.
- Bakker P. Pidgins versus creoles and pidgincreoles. In: Kouwenberg S, Singler JV, editors. *The handbook of pidgin and creole studies*. Oxford: Wiley-Blackwell; 2008. p. 130-157.
- Balanovsky O, Dibirova K, Dybo A, et al. Parallel evolution of genes and languages in the Caucasus region. *Molecular Biology & Evolution*. 2011;28(10):2905-2920.
- Balaresque PL, Bowden GR, Adams SM, et al. A predominantly Neolithic origin for European paternal lineages. *Plos Biology*. 2010;8:e1000285.
- Baldwin DA, Baird JA. Discerning intentions in dynamic human action. *Trends in Cognitive Sciences*. 2001;5(4):171-178.
- Ball P. How quantum trickery can scramble cause and effect. *Nature*. 2017;546(7660):590-592.
- Balliet D, Parks C, Joireman J. Social value orientation and cooperation in social dilemmas: a meta-analysis. *Group Processes and Intergroup Relations*. 2009;12(4):533-547.
- Balon EK. Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *American Zoologist*. 1981;21(2):573-596.
- Balter M. Anthropologists duel over modern human origins. *Science*. 2001;291(5509):1728-1729.
- Balter M. Human evolution. Why we're different: probing the gap between apes and humans. *Science*. 2008;319(5862):404-405.
- Bamshad M, Wooding S, Salisbury BA, Stephens JC. Deconstructing the relationship between genetics and race. *Nature Reviews Genetics*. 2004;5(8):598-609.
- Banda Y, Sabatti C, Kushi LH, Sakoda LC, Sciortino S, Shen, et al. Characterizing Race/Ethnicity and Genetic Ancestry for 100,000 Subjects in the Genetic Epidemiology Research on Adult Health and Aging (GERA) Cohort. *Genetics*. 2015;200(4):1285-1295.
- Bandura A, Ross D, Ross SA. Transmission of aggression through imitation of aggressive models. *Journal of Abnormal and Social Psychology*. 1961;63:575-582.
- Bandura A, Ross D, Ross SA. Imitation of film-mediated aggressive models. *Journal of Abnormal and Social Psychology*. 1963;66:3-11.
- Bandura A. *Social learning theory*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall; 1977.
- Bandura A. *Social foundations of thought and action*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall; 1986.
- Bannister RC. *Social Darwinism: Science and myth in Anglo-American thought*. Philadelphia, PA: Temple University Press; 1979.
- Bannister RC Jr. William Graham Sumner's social Darwinism: a reconsideration. *History of Political Economy*. 1973;5(1):89-109.
- Bar-Haim Y, Ziv T, Lamy D, Hodes R. Nature and nurture in own-race face processing. *Psychological Science*. 2006;17:159-163.
- Barabási AL. Scale-free networks: A decade and beyond. *Science*. 2009;325(5939):412-413.
- Barber B. Resistance by scientists to scientific discovery. *Science*. 1961;134:596-134.
- Barbiera I, Dalla-Zuanna G. Population dynamics in Italy in the Middle ages: new insights from archaeological findings. *Population & Development Review*. 2009;35(2):367-389.
- Barbujani G, Nasidze IS, Whitehead GN. Genetic Diversity in the Caucasus. *Human Biology*. 1994;66(4):639-668.
- Bard KA, Russell CL. Evolutionary foundations of imitation: social, cognitive and developmental aspects of imitative processes in non-human primates. In: Nadel J, Butterworth G, editors. *Imitation in infancy*. Cambridge: Cambridge University Press; 1999. p. 89-123.
- Bard KA. Neonatal imitation in chimpanzees (Pan troglodytes) tested with two paradigms. *Animal Cognition*. 2007;10:233-242.
- Barker FK, Cibois A, Schikler P, Feinstein J, Cracraft J. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2004;101(30):11040-11045.
- Barker JSF. Defining fitness in natural and domesticated populations. In: van der Werf J, Graser HU, Frankham R, Gondro C, editors. *Adaptation and fitness in animal populations*. Berlin: Springer; 2009. p. 3-14.
- Barker M, Ritchie A. Hot bi babes and feminist families: polyamorous women speak out. *Lesbian & Gay Psychology Review*. 2007;8(2):141-150.
- Barnett SA. Behaviour components in the feeding of wild and laboratory rats. *Behaviour*. 1956;9(1):24-42.
- Barnett SA. Experiments on "neophobia" in wild and laboratory rats. *British Journal of Psychology*. 1958;49:195-201.
- Barney A, Martelli S, Serrurier A, Steele J. Articulatory capacity of Neanderthals, a very recent and human-like fossil hominin. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367(1585):88-102.
- Barnier F, Valeix M, Duncan P, Chamaille-Jammes S, Barre P, Loveridge, et al. Diet quality in a wild grazer declines under the threat of an ambush predator. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2014;281(1785):20140446.
- Baron-Cohen S, Leslie AM, Frith U. Does the autistic child have a "theory of mind"? *Cognition*. 1985;21:37-46.
- Baron-Cohen S. Hey! It was just a poke! Understanding propositions and propositional attitudes by normally developing children, and children with autism. *Israel Journal of Psychiatry*. 1997;34:174-178.
- Baron J. *Rationality and intelligence*. Cambridge: Cambridge University Press; 1985.
- Barr R, Dowden A, Hayne H. Developmental changes in deferred imitation by 6- to 24-month-old infants. *Infant Behavior and Development*. 1996;19:159-170.
- Barrett HC, Behne T. Children's understanding of death as the cessation of agency: A test using sleep versus death. *Cognition*. 2005;96(2):93-108.
- Barrett JL, Richert RA, Driesenga A. God's beliefs versus mother's: the development of nonhuman agent concepts. *Child Development*. 2001;72(1):50-65.
- Barsh GS, Copenhaver GP, Gibson G, Williams SM. Guidelines for genome-wide association studies. *Plos Genetics*. 2012;8(7):e10022812.
- Barth PG, Ryan MM, Webster RI, et al. Rhabdomyolysis in pontocerebellar hypoplasia type 2 (PCH-2). *Neuromuscular Disorders*. 2008;18(1):52-58.
- Barth RP, Berry M. *Adoption and disruption. Rates, risks, and responses*. New York: Aldine; 1988.
- Bartlett TQ. The Hylobatidae. Small apes of Asia. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press; 2007. p. 274-289.
- Bartlett AJ, Jones DW, Weinberger DR. Genetic variability of human brain size and cortical gyral patterns. *Brain*. 1997;120(Part 2):257-269.
- Bass BM. *Leadership and performance*. New York: Free Press; 1985.

- Bass BM. Bass & Stigdill's handbook of Leadership. New York: Free Press; 1990.
- Baten J, Blum M. Growing tall but unequal: new findings and new background evidence on anthropometric welfare in 156 countries, 1810-1989. *Economic History of Developing Regions*. 2012;27(Suppl 1):S66-S85.
- Bates E, Dale PS, Thal D. Individual differences and their implications for theories of language development. In: Fletcher P, MacWhinney B, editors. *Handbook of child language*. 1995. p. 96-151.
- Bateson P. Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature*. 1982;295:236-237.
- Bateson P. Optimal outbreeding. In: Bateson P, editor. *Mate choice*. Cambridge: Cambridge University Press; 1983. p. 257-277.
- Bateson P. Inbreeding avoidance and incest taboos. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 24-37.
- Bateson PPG. The characteristics and context of imprinting. *Biological Reviews*. 1966;41:177-220.
- Batini C, Jobling MA. Detecting past male-mediated expansions using the Y chromosome. [Review]. *Human Genetics*. 2017;136(5):547-557.
- Battaglia V, Fornarino S, Al-Zahery N, et al. Y-chromosomal evidence of the cultural diffusion of agriculture in southeast Europe. *European Journal of Human Genetics*. 2008;17:820-830.
- Battaglia V, Grugni V, Perego UA, et al. The first peopling of South America: new evidence from Y-chromosome haplogroup Q. *Plos One*. 2013;8(8):e71390.
- Batter BS, Davidson CV. Wariness of strangers: reality or artifact? *Journal of Child Psychology and Psychiatry*. 1979;20(2):93-109.
- Battista J. The Development of Meaning in Life. *Psychiatry*. 1973;36(4):409-427.
- Baudin L. Irrationality in economics. *Quarterly Journal of Economics*. 1954;68(4):487-502.
- Bauer R. The obstinate audience: the influence process from the point of view of social communication. *American Psychologist*. 1964;19:319-328.
- Baumeister RF, Campbell JD, Krueger JI, Vohs KD. Does high self-esteem cause better performance, interpersonal success, happiness, or healthier lifestyles? *Psychological Science in the Public Interest*. 2003;4(1):1-44.
- Bayertz K, Gerhard M, Jaeschke W. *Weltanschauung, Philosophie und Naturwissenschaft im 19. Jahrhundert. Band 3. Der Ignorabilimus-Streit*. Hamburg: Felix Meiner Verlag; 2007.
- Bayes T, Price R. An essay toward solving a problem in the doctrine of chance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1763;53:370-418.
- Bayes T, Price R. An essay towards solving a problem in the doctrine of chances. By the late Rev. Mr. Bayes. *Philosophical Transactions*. 1763;53:370-418.
- Bayley N. A study of the crying of infants during mental and physical tests. *Journal of Genetic Psychology*. 1932;40:306-329.
- Bayley N. *The California First-Year Mental Scale*. Berkeley: University of California Press; 1933.
- Bayley N. *The California First-Year Motor Scale*. Berkeley: University of California Press; 1936.
- Baylis JR. Avian vocal mimicry: its function and evolution. In: Kroodsma DE, Miller EH, Ouellet H, editors. *Acoustic communication in birds. Volume 2. Song learning and its consequences*. New York: Academic Press; 1982. p. 51-83.
- Beach LR, Swensson RG. Instructions about randomness and run dependency in two-choice learning. *Journal of experimental psychology*. 1967;75(2):279-282.
- Beals KL, Smith CL, Dodd SM. Brain size, cranial morphology, climate, and time machines. *Current Anthropology*. 1984;25:301-330.
- Beatty MJ, Heisel AD, Hall AE, Levine TR, La France BH. What can we learn from the study of twins about genetic and environmental influences on interpersonal affiliation, aggressiveness, and social anxiety?: a meta analysis. *Communication monographs*. 2002;69(1):1-18. (<http://www.informaworld.com/smp/content-db=all-content=a713763993>).
- Bebbington P, Jonas S, Kuipers E, King M, Cooper C, Brugha T, et al. Childhood sexual abuse and psychosis: data from a cross-sectional national psychiatric survey in England. *British Journal of Psychiatry*. 2011;199:29-37.
- Bechlivanidis C, Lagnado DA. Time recorded: Causal perception guides the interpretation of temporal order. *Cognition*. 2016;146:58-66.
- Beck J, Forstmeier W. Superstition and belief as inevitable by-products of an adaptive learning strategy. *Human Nature*. 2007;18(1):35-46.
- Becker GS. *The economic approach to human behavior*. Chicago: University of Chicago Press; 1976.
- Becker NSA, Verdu P, Froment A, et al. Indirect evidence for the genetic determination of short stature in African Pygmies. *American Journal of Physical Anthropology*. 2011;145:390-401.
- Beckerman S, Erickson PI, Yost J, Regalado J, Jaramillo L, Sparks C, et al. Life histories, blood revenge, and reproductive success among the Waorani of Ecuador. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(20):8134-8139.
- Beckmann H. Die Entwicklung der Zahlleistung bei 2/6 jährigen Kindern. *Zeitschrift für Angewandte Psychologie*. 1923;22:1-72.
- Becks L, Agrawal AF. Higher rates of sex evolve in spatially heterogeneous environments. *Nature*. 2010;468(7320):89-92.
- Bednarik RG. Art origins. *Anthropos*. 1994;89:169-180.
- Bednarik RG. The dating of rock art: a critique. *Journal of Archaeological Science*. 2002;29(11):1213-1233.
- Bednarik RG. Australian rock art of the Pleistocene. *Rock Art Research*. 2010;27(1):95-120.
- Beer CG. Conceptual issues in the study of communication. In: Kroodsma DE, Miller EH, Ouellet H, editors. *Acoustic communication in birds. Vol 2. Song learning and its consequences*. New York: Academic Press; 1982. p. 279-310.
- Beer JM, Arnold RD, Loehlin JC. Genetic and environmental influences on MMPI factor scales: Joint model fitting to twin and adoption data. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1998;74:818-827.
- Bekoff M. Cognitive ethology, vigilance, information gathering, and representation: Who might know what and why? *Behavioural Processes*. 1995;35(1-3):225-237.
- Beleza S, Santos AM, McEvoy B, Alves I, Martinho C, Cameron E, et al. The timing of pigmentation lightening in Europeans. *Molecular Biology & Evolution*. 2013;30(1):24-35.
- Beleza S, Johnson NA, Candille SI, et al. Genetic architecture of skin and eye color in an African-European admixed population. *Plos Genetics*. 2013;9(3):e1003372.
- Bell J. Notions of love and romance among the Taita of Kenya. In: Jankowiak W, editor. *Romantic passion*. New York: Columbia University Press; 1995. p. 152-165.
- Bell SM, Ainsworth MD. Infant crying and maternal responsiveness. *Child Development*. 1972;43(4):1171-1190.
- Bellis MA, Hughes K, Hughes S, Ashton J. Measuring paternal discrepancy and its public health consequences. *Journal of Epidemiology & Community Health*. 2005;59:749-754.
- Bellwood P. The Austronesian dispersal and the origin of languages. *Scientific American*. 1991;265(1):88-93.
- Benazzi S, Douka K, Fornai C, et al. Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour. *Nature*. 2011;479:525-529.

- Bender L, Blau A. A reaction of children to sexual relations with adults. *American Journal of Orthopsychiatry*. 1937;7:500-518.
- Benedict H. Early lexical development: comprehension and production. *Journal of Child Language*. 1979;6:183-200.
- Bengtson JD, Ruhlen M. Global etymologies. In: Ruhlen M, editor. *On the origin of language. Studies in linguistic taxonomy*. Stanford: Stanford University Press; 1994. p. 277-336.
- Bengtsson BO. Avoiding inbreeding: at what cost? *Journal of Theoretical Biology*. 1978;73(3):439-444.
- Benjamin M. *Slaves in paradise*. (video). 1999.
- Benyamin B, Pourcain B, Davis OS, Davies G, Hansell NK, Brion MJ, et al. Childhood intelligence is heritable, highly polygenic and associated with FBNP1L. *Molecular Psychiatry*. 2014;19(2):253-258.
- Beran MJ, Evans TA, Paglieri F, McIntyre JM, Addressi E, Hopkins WD. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) can wait, when they choose to: A study with the hybrid delay task. *Animal Cognition*. 2014;17(2):197-205.
- Bercovitch FB, Nürnberg P. Socioendocrine and morphological correlates of paternity in rhesus macaques. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1996;107:59-68.
- Bereczkei T, Gyuris P, Kovcs P, Bernath L. Homogamy, genetic similarity, and imprinting; parental influence on mate choice preferences. *Personality & Individual Differences*. 2002;33:677-690.
- Bereczkei T, Gyuris P, Weisfeld GE. Sexual imprinting in human mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2004;271(1544):1129-1134.
- Berent I, Lennertz T, Jun J, Moreno MA, Smolensky P. Language universals in human brains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008;105(14):5321-5325.
- Berg J, Dickhaut J, McCabe K. Trust, reciprocity, and social history. *Games and Economic Behavior*. 1995;10:122-142.
- Bergelson E, Aslin RN. Nature and origins of the lexicon in 6-mo-olds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(49):12916-12921.
- Bergelson E, Swingley D. At 6-9 months, human infants know the meanings of many common nouns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(9):3253-3258.
- Bergelson E, Aslin RN. Nature and origins of the lexicon in 6-mo-olds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(49):12916-12921.
- Bergmann MS. Platonic love, transference love, and love in real life. *Journal of the American Psychoanalytic Association*. 1982;30(1):87-111.
- Bergson H. *L'évolution créatrice* (English: Bergson 1911). Paris: Presses Universitaires de France; 1907.
- Bergson H. *Creative evolution*. New York: Henry Holt and Company; 1911.
- Bering JM. Intuitive conceptions of dead agents' minds: The natural foundations of afterlife beliefs as phenomenological boundary. *Journal of Cognition and Culture*. 2002;2(4):263-308.
- Bering JM, Parker BD. Children's attributions of intentions to an invisible agent. *Developmental Psychology*. 2006;42(2):253-262.
- Bernard LL. The misuse of instinct in the social sciences. *Psychological Review*. 1921;28(2):96-119.
- Bernhard H, Fischbacher U, Fehr E. Parochial altruism in humans. *Nature*. 2006;442(7105):912-915. (<http://128.197.153.21/msoren/Bernhard.pdf>).
- Bemieri FJ, Resnick JS, Rosenthal R. Synchrony, pseudosynchrony, and dyssynchrony: Measuring the entrainment process in mother-infant interactions. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1988;54:243-253.
- Bernstein IS. Dominance: the baby and the bath water. *Behavioral & Brain Sciences*. 1981;4:419-457.
- Bernts T, Berghuijs J. *God in Nederland*. Utrecht: Ten Have; 2016.
- Berscheid E, Walster EH. *Interpersonal attraction* (2nd ed.). Reading MA: Addison-Wesley; 1978.
- Berscheid E. Searching for the meaning of 'love'. In: Sternberg RJ, Weis K, editors. *The new psychology of love*. New Haven: Yale University Press; 2006. p. 171-183.
- Bertenthal BI, Fischer KW. Development of self-recognition in the infant. *Developmental Psychology*. 1978;14(1):44-50.
- Berthier ML. *Transcortical aphasias*. Hove, UK: Psychology Press; 1999.
- Bertram B. The vocal behaviour of the Indian Hill Mynah, *Gracula religiosa*. *Animal Behaviour Monographs*. 1970;3:79-192.
- Bertram BCR. Living in groups: predators and prey. In: Krebs JR, Davies NB, editors. *Behavioural ecology*. Oxford: Blackwell; 1978. p. 64-96.
- Bettinger M. Polyamory and gay men. A family systems approach. *Journal of gay, lesbian, bisexual and transgendered Family Studies*. 2004;1(1):97-116.
- Betzig L. The end of the republic. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 153-168.
- Betzig LL. Despotism and differential reproduction: A cross-cultural correlation of conflict asymmetry, hierarchy, and degree of polygyny. *Ethology and Sociobiology*. 1982;3:209-221.
- Betzig LL. Despotism and differential reproduction. A Darwinian view of history. New York: Aldine; 1986.
- Bezdjian S, Baker LA, Tuvblad C. Genetic and environmental influences on impulsivity: A meta-analysis of twin, family and adoption studies. *Clinical Psychology Review*. 2011;31(7):1209-1223.
- Bickerton D. *Roots of language*. Ann Arbor: Karoma; 1981.
- Bickerton D. The language bioprogram hypothesis. *Behavioral & Brain Sciences*. 1984;7:173-218.
- Bickerton D. A dialog concerning the linguistic status of creole languages. In: Newmeyer FJ, editor. *Linguistics: The Cambridge survey. Volume II. Linguistic theory: extensions and implications*. Cambridge: Cambridge University Press; 1988. p. 302-306.
- Bickerton D. *Language & species*. Chicago: University of Chicago Press; 1990.
- Bickhard MH. The tragedy of operationalism. *Theory & Psychology*. 2001;11(1):35-44.
- Bielicki T, Szczotka H, Charzewski J. The influence of three socio-economic factors on body height in Polish military conscripts. *Human Biology*. 1981;53:543-555.
- Bielicki T. Physical growth as a measure of the economic well-being of populations: the twentieth century. In: Falkner F, Tanner JM, editors. *Human growth: A comprehensive treatise, vol 3*. New York: Plenum Press; 1986. p. 283-305.
- Bierens de Haan JA. *Der Stieglitz als Schöpfer*. *Journal of Ornithology*. 1933;81:1-22.
- Bierens de Haan JA. *Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung*. Leiden (Neth): Brill; 1940.
- Bigelow RS. The evolution of cooperation, aggression and self-control. In: Cole JK, Jensen DD, editors. *Nebraska symposium on motivation*. Lincoln: University of Nebraska Press; 1972. p. 1-57.
- Bilalic M, McLeod P, Gobet F. When good thoughts block better ones: The mechanism of the pernicious Einstellung (set) effect. *Cognition*. 2008;108:652-661.
- Binet A, Simon T. *Méthodes nouvelles pour le diagnostic du niveau intellectuel des anormaux. L'année psychologique*. 1904;11:191-244.
- Binet A, Simon T. *Sur la nécessité d'établir un diagnostic scientifique des états inférieurs de l'intelligence. L'année psychologique*. 1905;11:161-190.
- Bird CD, Emery NJ. Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. *Current Biology*. 2009;19:1410-1414.

- Bird CD, Emery NJ. Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(25):10370-10375.
- Birkhoff G, Von Neumann J. The logic of quantum mechanics. *Annals of Mathematics*. 1936;37(4):823-843.
- Bisazza A, Piffer L, Serena G, Agrillo C. Ontogeny of numerical abilities in fish. *Plos One*. 2010;5(11):e15516.
- Bischof-Köhler D. Zur Phylogenese menschlicher Motivation. In: Eckensberger LH, Lantermann ED, editors. *Emotion und Reflexivität*. Vienna: Urban & Schwarzenberg; 1985. p. 3-47.
- Bischof N. Comparative ethology of incest avoidance. In: Fox R, editor. *Biosocial Anthropology*. New York: Wiley; 1975. p. 37-67.
- Bishop DVM, North T, Donlan C. Genetic basis of specific language impairment: Evidence from a twin study. *Dev Med Child Neurol*. 1995;37(1):56-71.
- Bishop DVM, Bishop SJ. "Twin language" A risk factor for language impairment? *Journal of Speech, Language & Hearing Research*. 1998;41:150-160.
- Bishop DVM. The role of genes in the etiology of specific language impairment. *Journal of Communication Disorders*. 2002;35:311-328.
- Bishop DVM. Genetic and environmental risks for specific language impairment in children. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*. 2003;67(S1):S143-S157.
- Bishop DVM, Adams CV, Norbury CF. Distinct genetic influences on grammar and phonological short-term memory deficits: evidence from 6-year-old twins. *Genes Brain & Behavior*. 2006;5:158-169.
- Bitterman ME. The comparative analysis of learning. *Science*. 1975;188:699-709.
- Bittles AH, Mason WM, Greene J, Rao NA. Reproductive behavior and health in consanguineous marriages. *Science*. 1991;252:789-794.
- Bittles AH, Neel JV. The costs of human inbreeding and their implications for variations at the DNA level. *Nature Genetics*. 1994;8:117-121.
- Bittles AH. Genetic aspect of inbreeding and incest. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 38-60.
- Bixler RH. Sibling incest in the royal families of Egypt, Peru, and Hawaii. *Journal of Sex Research*. 1982;18:264-281.
- Black MM, Hess CR, Berenson-Howard J. Toddlers from low-income families have below normal mental, motor and behavior scores on the revised Bayley Scales. *Journal of Applied Developmental Psychology*. 2000;21:655-666.
- Blackburn S. Hume's fork. In: Blackburn S, editor. *The Oxford dictionary of philosophy*. Oxford: Oxford University Press; 1996. p. 180.
- Blair C, Gamson D, Thorne S, Baker D. Rising mean IQ: Cognitive demand of mathematics education for young children, population exposure to formal schooling, and the neurobiology of the prefrontal cortex. *Intelligence*. 2005;33:93-106.
- Blaisdell AP, Sawa K, Leising KJ, Waldmann MR. Causal reasoning in rats. *Science*. 2006;311:1020-1022.
- Blanco F. Positive and negative implications of the causal illusion. *Consciousness and Cognition*. 2017;50:56-68.
- Blasi DE, Wichmann S, Hammarström H, Stadler PF, Christiansen MH. Sound-meaning association biases evidenced across thousands of languages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016;113(39):10818-10823.
- Blass T. Understanding behavior in the Milgram obedience experiment: the role of personality, situations, and their interactions. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1991;60(3):398-413.
- Blavatsky H. *The secret doctrine: The synthesis of science, religion, and philosophy*. London: The Theosophical Publishing Company; 1888.
- Bleile KM, Stark RE, McGowan JS. Speech development in a child after decannulation: Further evidence that babbling facilitates later speech development. *Clinical Linguistics and Phonetics*. 1993;7:319-337.
- Bloch M. Why religion is nothing special but is central. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2008;363(1499):2055-2061.
- Block J. The Five-Factor framing of personality and beyond: Some ruminations. *Psychological Inquiry*. 2010;21(1):2-25.
- Block RA. Time and consciousness. In: Underwood G, Stevens RC, editors. *Aspects of consciousness*. Vol 1. London: Academic Press; 1979. p. 179-217.
- Blodgett HC. The effect of the introduction of reward upon the maze performance of rats. *University of California Publications in Psychology*. 1929;4:113-134.
- Bloom L. *Language development: Form and function in emerging grammars*. Cambridge, MA: MIT Press; 1970.
- Bloom L. One word at a time. The use of single word utterances before syntax. *The Hague: Mouton*; 1973.
- Bloom L, Lahey M, Hood L, Lifter K, Fiess K. Complex sentences: Acquisition of syntactic connectives and the semantic relations they code. *Journal of Child Language*. 1980;7:235-261.
- Bloom L, Merkin S, Wootten J. Wh-questions: linguistic factors that contribute to the sequence of acquisition. *Child Development*. 1982;53(4):1084-1092.
- Bloom L. *The transition from infancy to language*. Cambridge: Cambridge University Press; 1993.
- Bloom L, Tinker E, Margulis C. The words children learn: Evidence against a noun bias in early vocabularies. *Cognitive Development*. 1993;8(4):431-450.
- Bloom P. How children learn the meanings of words. Cambridge, MA: MIT Press; 2000.
- Bloom P. Religion, morality, evolution. *Annual Review of Psychology*. 2012;63:179-199.
- Blumenbach JF. *De generis humani varietate nativa (On the natural variety of mankind)* Universität Gottingen; 1775.
- Blurton Jones NG. Non-verbal communication in children. In: Hinde RA, editor. *Non-verbal communication*. Cambridge: Cambridge University Press; 1972. p. 271-296.
- Boas F. *The mind of primitive man*. New York: Macmillan; 1911.
- Boas F. Changes in the bodily form of descendants of immigrants. *American Anthropologist*. 1912;14:530-562.
- Bocéréan C, Fischer JP, Flieller A. Long term comparison (1921 - 2001) of numerical knowledge in 3 to five and a half year old children. *European Journal of Psychology and Education*. 2003;18:405-424.
- Bock WJ. Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution*. 1959;13(2):194-211.
- Bodanis D. *Einstein's greatest mistake. The life of a flawed genius*. London: Little, Brown; 2016.
- Bodin J. *Les six livres de la république*. Paris: 1576.
- Bodmer WF, Cavalli-Sforza LL. *Genetics, evolution and man*. San Francisco: W.H. Freeman; 1976.
- Bodner M, Perego UA, Huber G, et al. Rapid coastal spread of first Americans: novel insights from South America southern cone mitochondrial genomes. *Genome Research*. 2012;22:811-820.
- Boehm C. Egalitarian behavior and reverse dominance hierarchy. *Current Anthropology*. 1993;34:227-254. (<http://www.unl.edu/rhames/courses/current/readings/boehm.pdf>).
- Boehm C. Impact of the human egalitarian syndrome on Darwinian selection mechanics. *American Naturalist*. 1997;150(suppl):S100-S121.
- Boeree CG. *The origins of language*. <http://webpace.ship.edu/cgboer/langorigins.html>. 2003.

- Boes CJ. The history of examination of reflexes. *Journal of Neurology*. 2014;261(12):2264-2274.
- Boesch C, Boesch H. Mental map in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*. 1984;25(2):160-170.
- Boesch C, Boesch H. Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*. 1984;13:415-440.
- Boesch C, Tomasello M. Chimpanzee and human cultures. *Current Anthropology*. 1998;39(5):591-614.
- Boesch C, Boesch-Achermann H. The chimpanzees of the Tai Forest. Behavioural ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press; 2000.
- Boesch C, Kohou G, Nene H, Vigilant L. Male competition and paternity in wild chimpanzees of the Tai forest. *American Journal of Physical Anthropology*. 2006;130(1):103-115.
- Boesch C. Taking development and ecology seriously when comparing cognition: Reply to Tomasello and Call (2008). *Journal of Comparative Psychology*. 2008;122(4):453-455.
- Boesch C, Bolé C, Eckhardt N, Boesch H. Altruism in forest chimpanzees: The case of adoption. *Plos One*. 2010;5(1):e8901. (doi:10.1371/journal.pone.0008901).
- Boesch C. Technical intelligence and culture: Nut cracking in humans and chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*. 2017;163(2):339-355.
- Boë LJ, Heim JL, Honda K, Maeda S. The potential Neanderthal vowel space was as large as that of modern humans. *Journal of Phonetics*. 2002;30:465-484.
- Boë LJ, Heim JL, Honda K, Maeda S, Badin P, Abry C. The vocal tract of newborn humans and Neanderthals: acoustic capabilities and consequences for the debate on the origin of language. A reply to Lieberman (2007a). *Journal of Phonetics*. 2007;35:564-581.
- Bogaert AF. Asexuality: prevalence and associated factors in a national probability sample. *Journal of Sex Research*. 2004;41(3):279-287.
- Boghossian PA, Peacocke C. Introduction. In: Boghossian PA, Peacocke C, editors. *New essays on the a priori*. Oxford: Clarendon Press; 2000. p. 1-10.
- Boghossian PA. Fear of knowledge. Against relativism and constructivism. Oxford: Clarendon Press; 2006.
- Bohm P. Estimating demand for public goods: An experiment. *European Economic Review*. 1972;3:111-130.
- Bokhorst CL, Bakermans-Kranenburg MJ, Fearon RMP, van Ijzendoorn MH, Fonagy P, Schuengel C. The importance of shared environment in mother-infant attachment security: A behavioral genetic study. *Child Development*. 2003;74(6):1769-1782.
- Bolivar VJ, Flaherty L. Genetic control of novel food preference in mice. *Mammalian Genome*. 2004;15(3):193-198.
- Bolles RC. Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*. 1970;77:32-48.
- Bolnick DA, Bolnick DI, Smith DG. Asymmetric male and female genetic histories among Native Americans from eastern North America. *Molecular Biology & Evolution*. 2006;23(11):2161-2174.
- Bolton GE, Katok E, Zwick R. Dictator game giving: Rules of fairness versus acts of kindness. *International Journal of Game Theory*. 1998;27:269-299.
- Bolyai J. *Scientiam spatii absolute veram exhibens* (in Latin, English: Bolyai and Halsted 1896). In: Bolyai F, editor. *Tentamen juventutem. Typis Collegii Reformatorem per Josephum et Simeonem Kali; 1832*.
- Bolyai J, Halsted GB. *The science absolute of space*. Austin, Texas: The Neomon; 1896.
- Bondeson J. Diencephalic conjoined twins: A historical review with emphasis on viability. *Journal of Pediatric Surgery*. 2001;36(9):1435-1444.
- Bonini L, Ferrari PF. Evolution of mirror systems: a simple mechanism for complex cognitive functions. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2011;1225(1):166-175.
- Bono JE, Judge TA. Personality and transformational and transactional leadership: A meta-analysis. *Journal of Applied Psychology*. 2004;89(5):901-910.
- Book AS, Starzyk KB, Quinsey VL. The relationship between testosterone and aggression: a meta-analysis. *Aggression and Violent Behavior*. 2001;6(6):579-599.
- Book AS, Quinsey VL. Re-examining the issues: A response to Archer et al. *Aggression and Violent Behavior*. 2005;10(6):637-646.
- Boomsma DI. A religious upbringing reduces the influence of genetic factors on disinhibition: Evidence for interaction between genotype and environment. *Twin Research*. 1999;2:115-125.
- Boomsma DI. Exploring female sexuality. *European Journal of Human Genetics*. 2005;13:696-697.
- Boomsma DI, Cacioppo JT, Muthén B, Asparouhov T, Clark S. Longitudinal genetic analysis for loneliness in Dutch twins. *Twin Research & Human Genetics*. 2007;10(2):267-273.
- Borchelt PL. Aggressive behavior of dogs kept as companion animals: classification and influence of sex, reproductive status and breed. *Applied Animal Ethology*. 1983;10:45.
- Borgatti SP, Mehra A, Brass DJ, Labianca G. Network analysis in the social sciences. *Science*. 2009;323(5916):892-895.
- Borgeaud C. Female vervet monkeys fine-tune decisions on tolerance versus conflict in a communication network. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1867):20171922. (DOI: 10.1098/rspb.2017.1922).
- Borgerhoff Mulder M. On cultural and reproductive success: Kipsigis evidence. *American Anthropologist*. 1987;89(3):617-634.
- Borgerhoff Mulder M. The unusual women of Mpimbwe: Why sex differences in humans are not universal. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 85-106.
- Borgo S, Spagnoletti N, Vieu L, Visalberghi E. Artifact and artifact categorization: Comparing humans and capuchin monkeys. *Review of Philosophy and Psychology*. 2013;4:375-389.
- Boring EG. The use of operational definitions in science. *Psychological Review*. 1945;52(5):243-245.
- Bornstein MH. Perceptual categories in vision and audition. In: Harnad S, editor. *Categorical perception. The groundwork of cognition*. Cambridge: Cambridge University Press; 1987. p. 287-300.
- Borries C, Launhardt K, Epplen C, Epplen JT, Winkler P. DNA analyses support the hypothesis that infanticide is adaptive in langur monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1999;266(1422):901-904.
- Borries C, Lu A, Ossi-Lupo K, Lamey E, Koenig A. The meaning of weaning in wild Phayre's leaf monkeys: Last nipple contact, survival, and independence. *American Journal of Physical Anthropology*. 2014;154(2):291-301.
- Bortolini MC, Da Silva WAJW, De Guerra DC, et al. African-derived South American populations: A history of symmetrical and asymmetrical matings according to sex revealed by bi- and uni-parental genetic markers. *American Journal of Human Biology*. 1999;11(4):551-563.
- Bortolini MC, Salzano FM, Thomas MG, et al. Y-Chromosome evidence for differing ancient demographic histories in the Americas. *American Journal of Human Genetics*. 2003;73:524-539.
- Bosch E, Calafell F, Rosser ZH, et al. High level of male-biased Scandinavian admixture in Greenlandic Inuit shown by Y-chromosomal analysis. *Human Genetics*. 2003;112:353-363.

- Botero CA, Gardner B, Kirby KR, Bulbulia J, Gavin MC, Gray RD. The ecology of religious beliefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(47):16784-16789.
- Bouchard TJJr, Lykken DT, McGue M, Segal NL, Tellegen A. Sources of human psychological differences: the Minnesota study of twins reared apart. *Science*. 1990;250:223-228.
- Bouchard TJJr, McGue M, Hur YM, Horn JM. A genetic and environmental analysis of the California Psychological Inventory using adult twins reared apart and together. *European Journal of Personality*. 1998;12(5):307-320. (<http://www.psych.umn.edu/faculty/mcguemcguem%20ubs/128%20bouchard%201998.pdf>).
- Bouchard TJJr, McGue M, Lykken D, Tellegen A. Intrinsic and extrinsic religiousness: Genetic and environmental influences and personality correlates. *Twin Research*. 1999;2:88-89.
- Bouchard TJJr, Loehlin JC. Genes, evolution, and personality. *Behavior Genetics*. 2001;31(3):243-273. (<http://www.springerlink.com/content/qt0138g23w8720j1/>).
- Bouchard TJJr, McGue M. Genetic and environmental influences on human psychological differences. *Journal of Neurobiology*. 2003;54:4-45. ([http://www.unil.ch/webdav/site/determinismes/shared/document2004/sem1/Bouchard\\_McGue\\_2003.pdf](http://www.unil.ch/webdav/site/determinismes/shared/document2004/sem1/Bouchard_McGue_2003.pdf)).
- Bouchard TJJr. Authoritarianism, religiousness, and conservatism: Is "obedience to authority" an explanation for their clustering, universality and evolution? In: Voland E, Schiefelhövel W, editors. *The biological evolution of religious mind and behavior*. Berlin: Springer; 2009. p. 165-180.
- Bouchard TJJr. Genetic influence on human intelligence (Spearman's g): How much? *Annals of Human Biology*. 2009;36(5):527-544.
- Bouckaert R, Lemey P, Dunn M, et al. Mapping the origins and expansion of the Indo-European language family. *Science*. 2012;337:957-960.
- Boudry M, Vlerick M, McKay R. Don't blame the norm. On the challenge of ecological rationality. In: Paglieri F, Bonelli L, Felletti S, editors. *The psychology of argument: cognitive approaches to argumentation and persuasion*. London: College Publications; 2016. p. 85-98.
- Boughman JW. Vocal learning by greater spear-nosed bats. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1998;265:227-233.
- Boulton MJ, Smith PK. Affective bias in children's perceptions of dominance relationships. *Child Development*. 1990;61:221-229.
- Bowden EM, Jung-Beeman M, Fleck J, Kounios J. New approaches to demystifying insight. *Trends in Cognitive Sciences*. 2005;9:322-328.
- Bowers KS. Situationism in psychology: An analysis and a critique. *Psychological Review*. 1973;80(5):307-336.
- Bowlby J. *Maternal care and mental health*. Geneva: World Health Organization; 1951.
- Bowlby J, Robertson J. A two-year-old goes to hospital. *Proceedings of the Royal Society of Medicine*. 1953;4(6):425-427.
- Bowlby J. The nature of the child's tie to his mother. *International Journal of Psycho-Analysis*. 1958;39:350-373.
- Bowlby J. *Attachment and Loss: Volume 1 Attachment*. London: Hogarth Press; 1969.
- Bowlby J. *Attachment and Loss: Volume 2 Separation and anger*. London: Hogarth Press; 1973.
- Bowlby J. *Attachment and Loss: Volume 3. Loss: sadness and depression*. London: Hogarth Press; 1980.
- Bowler DM, Thommen E. Attribution of mechanical and social causality to animated displays by children with autism. *Autism*. 2000;4(2):147-171.
- Bowles S. Being human: Conflict: Altruism's midwife. *Nature*. 2008;456:326-327.
- Bowles S. Did warfare among ancestral hunter-gatherers affect the evolution of human social behaviors?[see comment]. *Science*. 2009;324(5932):1293-1298.
- Bowles S. Warriors, levelers, and the role of conflict in human social evolution. *Science*. 2012;336(6083):876-879.
- Bowman JC, Falconer DS. Inbreeding depression and heterosis of litter size in mice. *Genetical Research, Cambridge*. 1960;1:262-274.
- Boyd R, Gintis H, Bowles S, Richerson PJ. The evolution of altruistic punishment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2003;100:3531-3535. (<http://www.pnas.org/content/100/6/3531.long>).
- Boyer P. Religious thought and behaviour as by-products of brain function. *Trends in Cognitive Sciences*. 2003;7:119-124.
- Boyer P, Barrett HC. Domain specificity and intuitive ontology. In: Buss D, editor. *Handbook of evolutionary psychology*. Hoboken: Wiley; 2005. p. 96-118.
- Boyer PU. *Religion explained. The human instincts that fashion gods, spirits and ancestors*. London: Vintage; 2001.
- Boyer PU. *Religion explained. The evolutionary origins of religious thoughts*. New York: Basic Books; 2001.
- Boyle GJ, Matthews G, Saklofske DH. *The SAGE handbook of personality theory and assessment. Vol 2. Personality measurement and testing*. Los Angeles: SAGE; 2008.
- Boysen ST, Berntson GG. Numerical competence in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*. 1989;103:23-31.
- Boysen ST, Berntson GG, Hannan MB, Cacioppo JT. Quantity-based interference and symbolic representations in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1996;22(1):76-86.
- Bradley A, Lawrence C, Ferguson E. Does observability affect prosociality? *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2018;285(1875).
- Bradley B, Stanford D. The North Atlantic ice-edge corridor: a possible Paleolithic route to the New World. *World Archaeology*. 2004;36(4):459-478.
- Braggio JT, Hall RD, Buchanan JP, Nadler RD. Cognitive capacity of juvenile chimpanzees on a Piagetian-type multiple classification task. *Psychological Reports*. 1979;44:1087-1097.
- Braine MDS, Bowerman M. Children's first word combinations. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 1976;41(1):1-104.
- Bramanti B, Thomas MG, Haak W, et al. Genetic discontinuity between local hunter-gatherers and Central Europe's first farmers. *Science*. 2009;326:137-140.
- Brambilla P, Fagnani C, Cecchetto F, Medda E, Bellani M, Salemi M, et al. Genetic and environmental bases of the interplay between magical ideation and personality. *Psychiatry Research*. 2014;215(2):453-459.
- Brand S. First Hackers Conference, Marin County, California, 1984. *Whole Earth Review*. 1985;(May).
- Brandon RN. Biological teleology: questions and explanations. *Studies in the History and Philosophy of Sciences*. 1981;12:91-105.
- Brandon RN, Hornstein N. From icons to symbols: Some speculations on the origins of language. *Biology and Philosophy*. 1986;1:169-189.
- Brannon EM, Terrace HS. Ordering of the numerosities 1-9 by monkeys. *Science*. 1998;282:746-749.
- Brannon EM, Van de Walle GA. The development of ordinal numerical competence in young children. *Cognitive Psychology*. 2001;43(1):53-81.
- Bratko D. Twin study of verbal and spatial abilities. *Personality & Individual Differences*. 1996;21(4):621-624.
- Braude S. Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: evidence against inbreeding as the system of mating. *Behavioral Ecology*. 2000;11(1):7-12.

- Breen FM, Plomin R, Wardle J. Heritability of food preference in young children. *Physiology & Behavior*. 2006;88(4-5):443-447.
- Brehm A. *Das Leben der Vögel*. Glogau: C. Flemming; 1861.
- Brendgen M, Boivin M, Vitaro F, Bukowski WM, Dionne G, Tremblay RE, et al. Linkages between children's and their friends' social and physical aggression: evidence for a gene-environment interaction? *Child Development*. 2008;79(1):13-29. (<http://www3.interscience.wiley.com/journal/11938898/abstract?CRETRY=1&SRETRY=0>).
- Brent L, Chang SW, Garipey JF, Platt ML. The neuroethology of friendship. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2014;1316(1):1-17.
- Bresler JB. Outcrossings in Caucasians and fetal loss. *Social Biology*. 1970;17(1):17-25.
- Bressler ER, Martin RA, Balshine S. Production and appreciation of humor as sexually selected traits. *Evolution & Human Behavior*. 2006;27:121-130.
- Bridgeman B, Hendry D, Stark L. Failure to detect displacement of the visual world during saccadic eye movements. *Vision Research*. 1975;15:719-722.
- Bridges KMB. Emotional development in early infancy. *Child Development*. 1932;3:324-341.
- Bridgman PW. *The logic of modern physics*. New York: Macmillan; 1927.
- Briggs CE, Fratamico PM. Molecular characterization of an antibiotic resistance gene cluster of *Salmonella typhimurium* DT104. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*. 1999;43(4):846-849.
- Brinch CN, Galloway TA. Schooling in adolescence raises IQ scores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(2):425-430.
- Britten RJ. Divergence between samples of chimpanzee and human DNA sequences is 5%, counting indels. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002;99(21):13633-13635.
- Broca P. *On the phenomena of hybridity in the genus Homo*. London: Longman, Green, Longman & Roberts; 1864.
- Brockelman WY, Reichard U, Treesucon U, Raemaekers JJ. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hyllobates lar*). *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 1998;42:329-339.
- Brockmann HJ. Tool use in digger wasps (Hymenoptera: Sphecinae). *Psyche*. 1985;92:309-330.
- Brodin A. The history of scatter hoarding studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2010;365:869-881.
- Brommer JE, Gustafsson L, Pietiäinen H, Merilä J. Single-generation estimates of individual fitness as proxies for long-term genetic contribution. *American Naturalist*. 2004;163(4):505-517.
- Bronson GW. The development of fear in man and other animals. *Child Development*. 1968;39(2):409-431.
- Brook A. Kant's view of the mind and consciousness of self. In: Zalta EN, editor. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2013.
- Brosnan SF, De Waal FB. Monkeys reject unequal pay. *Nature*. 2003;425(6955):297-299.
- Brosnan SF, Postma E. Humans as a model for understanding biological fundamentals. [Review]. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1869).
- Brouwer LEJ. On the significance of the principle of excluded middle in mathematics, especially in function theory (reprint 1967). In: van Heijenoort J, editor. *From Frege to Gödel*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1923. p. 334-345.
- Brown C, Burgess F, Braithwaite VA. Heritable and experiential effects on boldness in a tropical poeciliid. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2007;62(2):237-243.
- Brown GR, Almond REA, Van Bergen Y. Begging, stealing, and offering: Food transfer in nonhuman primates. *Advances in the Study of Behavior*. 2004;34:265-296.
- Brown JL. Alternative routes to sociality in jays - with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *American Zoologist*. 1974;14:63-80.
- Brown JT, Stoudermire GA, Brown JT, Stoudermire GA. Normal and pathological grief. *JAMA*. 1983;250(3):378-382.
- Brown P, Sutikna T, Morwood MJ, Soejono RP, Jatmiko, Saptomo EW, et al. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*. 2004;431(7012):1055-1061.
- Brown R. Linguistic determinism and parts of speech. *Journal of Abnormal and Social Psychology*. 1957;55:1-5.
- Brown R, Bellugi U. Three processes in the child's acquisition of syntax. *Harvard Educational Review*. 1964;34(2):133-151.
- Brown R. The development of Wh questions in child speech. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. 1968;7(2):279-290.
- Brown UM. *The interracial experience: growing up black/white racially mixed in the United States*. Westport, CT: Praeger Publishers; 2001.
- Brown WM. Polymorphism in mitochondrial DNA of humans as revealed by restriction endonuclease analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1980;77:3605-3609.
- Browning LE, Patrick SC, Rollins LA, Griffith SC, Russell AF. Kin selection, not group augmentation, predicts helping in an obligate cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;279(1743):3861-3869.
- Browning R. *Men and women*. Boston: Ticknor and Fields; 1855.
- Brucato N, Cassar O, Tonasso L, et al. The imprint of the slave trade in an African American population: mitochondrial DNA, Y chromosome and HTLV-1 analysis in the Noir Marron of French Guiana. *BMC Evolutionary Biology*. 2010;10(314). (<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/314>).
- Brucato N, Fernandes V, Mazieres S, et al. The Comoros Show the Earliest Austronesian Gene Flow into the Swahili Corridor. *American Journal of Human Genetics*. 2018;102(1):58-68.
- Brumbaugh CC, Fraley RC. The evolution of attachment in romantic relationships. In: Mikulincer M, Goodman GS, editors. *Dynamics of romantic love. Attachment, Caregiving, and sex*. New York: The Guilford Press; 2006. p. 71-101.
- Brundtland GH, Liestol K, Walloe L. Height, weight, and menarcheal age of Oslo schoolchildren during the last 60 years. *Annals of Human Biology*. 1980;7:307-322.
- Bruner JS. The ontogenesis of speech acts. *Journal of Child Language*. 1975;2(1):1-19.
- Bruner JS. *Acts of meaning*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1990.
- Brunner HG, Nelen M, Breakefield XO, Ropers HH, van Oost BA. Abnormal behavior associated with a point mutation in the structural gene for monoamine oxidase A. *Science*. 1993;262(5133):578-580.
- Buchan JC, Alberts SC, Silk JB, Altmann J. True paternal care in a multi-male primate society. *Nature*. 2003;425:179-181.
- Buchanan JM, Congleton RD. *Politics by principle, not interest*. Cambridge: Cambridge University Press; 1998.
- Buenstorf G. How useful is generalized Darwinism as a framework to study competition and industrial evolution? *Journal of Evolutionary Economics*. 2006;16:511-527.
- Bugnyar T, Huber L. Push or pull: an experimental study on imitation in marmosets. *Animal Behaviour*. 1997;54:817-831.



- Bulayeva KB, Jorde LB, Ostler C, Watkins S, Bulayev O, Harpending H. Genetics and population history of Caucasus populations. *Human Biology*. 2003;75(6):837-853.
- Buller DJ. *Adapting minds: Evolutionary psychology and the persistent quest for human nature*. Cambridge MA: MIT Press; 2005.
- Bunge M. Emergence and the mind. *Neuroscience*. 1977;2:501-509.
- Bunge M. *Treatise on basic philosophy. Vol 3. Ontology I: The furniture of the world*. Boston USA: D.Reidel Publishing Company; 1977.
- Bunge M. *Causality and modern science. third revised edition*. New York: Dover Publications, Inc.; 1979.
- Bunge M. *Chasing reality: strife over realism*. Toronto: University of Toronto Press; 2006.
- Bunnin N, Yu J. Hume's fork. In: Bunnin N, Yu J, editors. *The Blackwell dictionary of western philosophy*. Oxford: Blackwell Publishing; 2004. p. 314.
- Burger JM. Replicating Milgram. *Do people still obey today?* *American Psychologist*. 2009;64(1):1-11.
- Burkart JM, van Schaik CP. Cognitive consequences of cooperative breeding in primates? *Animal Cognition*. 2010;13(1):1-19.
- Burkart JM, Schubiger MN, van Schaik CP. The evolution of general intelligence. *Behavioral & Brain Sciences*. 2017;40:e195.
- Burke T, Davies NB, Bruford MW, Hatchwell BJ. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature*. 1989;338:249-251.
- Burns JM. *Leadership*. New York: Harper & Row; 1978.
- Burr DC. Psychophysical evidence for the number sense. [Review]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;373(1740).
- Burri A, Hysi P, Clop A, Rahman Q, Spector TD. A genome-wide association study of female sexual dysfunction. *Plos One*. 2012;7(4):e35041.
- Burritt EA, Provenza FD. Amount of experience and prior illness affect the acquisition and persistence of conditioned food aversions in lambs. *Applied Animal Behaviour Science*. 1996;48(1):73-80.
- Burt C. Experimental tests of general intelligence. *British Journal of Psychology*. 1909;3:94-177.
- Burt CL. The inheritance of mental ability. *American Psychologist*. 1958;13:1-15.
- Burt CL. The genetic determination of differences in intelligence: a study of monozygotic twins reared together and apart. *British Journal of Psychology*. 1966;57:137-153.
- Burton-Chellew MN, El Mouden. Social learning and the demise of costly cooperation in humans. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1853).
- Burton-Chellew MN, El Mouden. Evidence for strategic cooperation in humans. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1856).
- Busby GB, Zemunik T, Anagnostou P, Ben CJ, Moen T. The Role of Recent Admixture in Forming the Contemporary West Eurasian Genomic Landscape. [Erratum appears in *Curr Biol*. 2015 Nov 2;25(21):2878]. *Current Biology*. 2015;25(19):2518-2526.
- Bush WS, Moore JH. Genome-wide association studies. *Plos Computational Biology*. 2012;8(12):e1002282. (<http://www.ploscompbiol.org/article/fetchObject.action?uri=info:doi/10.1371/journal.pcbi.1002282&representation=PDF+>).
- Bushnell IWR, Sai F, Mullin JT. Neonatal recognition of the mother's face. *British Journal of Developmental Psychology*. 1989;7:3-15.
- Buss AH, Plomin R, Willerman L. The inheritance of temperaments. *Journal of Personality*. 1973;41(4):513-524.
- Buss AH, Plomin R. *Temperament: early developing personality traits*. Hillsdale, NJ.: Lawrence Erlbaum; 1984.
- Buss AR. The trait-situation controversy and the concept of interaction. *Personality and Social Psychology Bulletin*. 1979;5:191-195.
- Buss DM, Craik KH. The act frequency approach to personality. *Psychological Review*. 1983;90(2):105-126.
- Buss DM. The evolution of human intrasexual competition: Tactics of mate attraction. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1988;54(4):616-628.
- Buss DM. Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral & Brain Sciences*. 1989;12:1-49.
- Buss DM. International preferences in selecting mates: A study of 37 cultures. *Journal of Cross-cultural Psychology*. 1990;21:5-47.
- Buss DM. Human nature and individual differences: The evolution of human personality. In: Pervin LA, John OP, editors. *Handbook of personality. Theory and research, second edition*. New York: The Guilford Press; 1999. p. 31-56.
- Buss DM. *The dangerous passion: why jealousy is as necessary as love and sex*. New York: The Free Press; 2000.
- Buss DM. The evolution of love. In: Sternberg RJ, Weis K, editors. *The new psychology of love*. New haven: Yale University Press; 2006. p. 65-86.
- Buss DM. Foreword: the future of mating intelligence. In: Geher G, Miller G, editors. *Mating intelligence. Sex, relationships, and the mind's reproductive system*. New York: Lawrence Erlbaum Associates; 2008. p. ix-xix.
- Buss DM. An evolutionary formulation of the person-situation interactions. *Journal of Research in Personality*. 2009;43:241-242.
- Buss DM. How can evolutionary psychology successfully explain personality and individual differences? *Perspectives on Psychological Science*. 2009;4(4):359-366.
- Butterfield NJ. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology*. 2000;26(3):386-404.
- Butterworth B, Reeve R, Reynolds F, Lloyd D. Numerical thought with and without words: Evidence from indigenous Australian children. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008;105(35):13179-13184.
- Butterworth B. Low numeracy: from brain to education. In: Bartolini Bussi MG, Sun XH, editors. *Building the foundation: Whole numbers in primary grades*. Cham (Germany): Springer; 2018. p. 477-488.
- Butterworth G. Evolutionary foundations of imitation: social, cognitive and developmental. In: Nadel J, Butterworth G, editors. *Imitation in infancy*. Cambridge: Cambridge University Press; 1999. p. 89-123.
- Butterworth G. Neonatal imitation: existence, mechanisms and motives. In: Nadel J, Butterworth G, editors. *Imitation in infancy*. Cambridge: Cambridge University Press; 1999. p. 63-88.
- Button TM, Scourfield J, Martin N, McGuffin P. Do aggressive and non-aggressive antisocial behaviors in adolescents result from the same genetic and environmental effects? *American Journal of Medical Genetics Part B Neuropsychiatric Genetics*. 2004;129(1):59-63. (<http://www3.interscience.wiley.com/journal/108567310/abstract>).
- Buzsaki G, Llinás R. Space and time in the brain. [Review]. *Science*. 2017;358(6362):482-485.
- Byers J. *American pronghorn: Social adaptations and the ghosts of predators past*. Chicago: University of Chicago Press; 1997.
- Byrne R, Whiten A. *Machiavellian intelligence. Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Oxford: Clarendon Press; 1988.

- Byrne RW, Corp N. Neocortex size predicts deception rate in primates. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2004;271(1549):1693-1699.
- Calafell F, Larmuseau MHD. The Y chromosome as the most popular marker in genetic genealogy benefits interdisciplinary research. [Review]. *Human Genetics*. 2017;136(5):559-573.
- Campbell A, Campbell A. Staying alive: evolution, culture, and women's intrasexual aggression. *Behavioral & Brain Sciences*. 1999;22(2):203-214.
- Campbell FM, Heyes CM, Goldsmith AR. Stimulus learning and response learning by observation in the European starling, in a two-object/two-action test. *Animal Behaviour*. 1999;58:151-158.
- Campbell K. Intensive oxygen therapy as a possible cause of retrolental fibroplasia: a clinical approach. *Medical Journal of Australia*. 1951;2(2):48-50.
- Campbell MW, De Waal FB. Chimpanzees empathize with group mates and humans, but not with baboons or unfamiliar chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2014;281(1782):20140013.
- Campbell RN, Grieve R. Royal investigations into the origins of language. *Historiographia Linguistica*. 1982;9:43-74.
- Campbell SK, Siegel E, Parr CA, Ramey CT. Evidence for the need to renorm the Bayley Scales of Infant Development based on the performance of a population-based sample of 12 month old infants. *Topics in Early Childhood Special Education*. 1986;6:83-96.
- Campbell SS, Tobler I. Animal sleep: A review of sleep duration across phylogeny. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 1984;8:269-300.
- Cann RL, Stoneking M, Wilson AC. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature*. 1987;325:31-36.
- Cann RL. mtDNA and native Americans: a southern perspective. *American Journal of Human Genetics*. 1994;55:7-11.
- Cantor G. Über unendlichen, lineare Punktmannigfaltigkeiten. *Mathematische Annalen*. 1883;21:545-591.
- Cantor M, Shoemaker LG, Cabral RB, Flores CO, Varga M, Whitehead H. Multilevel animal societies can emerge from cultural transmission. *Nature Communications*. 2015;6(8091) (doi:10.1038/ncomms9091).
- Caramelli D, Lalueza-Fox C, Vernesi C, Lari M, Casoli A, Mallegni F, et al. Evidence for a genetic discontinuity between Neanderthals and 24,000-year-old anatomically modern Europeans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2003;100(11):6593-6597.
- Caramelli D, Milani L, Vai S, et al. A 28,000 years old Cro-Magnon mtDNA sequence differs from all potentially contaminating modern sequences. *PlosOne*. 2008;3(7):e2700.
- Carden ML. *Oneida: community to modern corporation*. Baltimore: Johns Hopkins Press; 1969.
- Cardoso HFV, Gomes JEA. Trends in adult stature of peoples who inhabited the modern Portuguese territory from the mesolithic to the late 20th century. *International Journal of Osteoarchaeology*. 2009;19(6):711-725.
- Cardoso HFV, Garcia S. The not-so-dark ages: ecology for human growth in medieval and early twentieth century in Portugal as inferred from skeletal growth profiles. *American Journal of Physical Anthropology*. 2009;138(2):136-147.
- Carere C, Drent PJ, Privitera L, Koolhaas JM, Groothuis TGG. Personalities in great tits, *Parus major*, stability and consistency. *Animal Behaviour*. 2005;70:795-805.
- Carew TJ. The control of reflex action. In: Kandel ER, Schwartz JH, editors. *Principles of neural science*, second edition. New York: Elsevier; 1985. p. 457-468.
- Carey S. The child as a word learner. In: Halle M, Bresnan J, Miller GA, editors. *Linguistic theory and psychological reality*. Cambridge, MA: MIT Press; 1978. p. 264-293.
- Carlyle T. *On heroes, hero-worship, and the heroic in history*. London: James Frase; 1841.
- Carmon Z, Ariely D. Focusing on the foregone: How value can appear so different to buyers and sellers. *Journal of Consumer Research*. 2000;27:360-370.
- Carnap R. *Der logische Aufbau der Welt* (English: Carnap and George 1967). Berlin-Schlachtensee: Weltkreis-Verlag; 1928.
- Carnap R. Testability and meaning. *Philosophy of Science*. 1936;3:420-471.
- Carnap R. Testability and meaning. In: Feigl H, Brodbeck M, editors. *Readings in the philosophy of science*. New York: Appleton-Century-Crofts; 1936. p. 47-92.
- Carnap R. Testability and meaning. *Philosophy of Science*. 1937;4:1-40.
- Carnap R. Intellectual autobiography. In: Schilpp PA, editor. *The philosophy of Rudolf Carnap*. London: Cambridge University Press; 1963. p. 1-84.
- Carnap R, George RA. *The logical structure of the world* (2nd edition). London: Routledge & Kegan Paul; 1967.
- Carneiro RL. A theory of the origin of the state. *Science*. 1970;169:733-738.
- Caro TM. Effects of the mother, object play and adult experience on predation in cats. *Behavioral and Neural Biology*. 1980;29:29-51.
- Caro TM, Hauser MD. Is there teaching in nonhuman animals? *Quarterly Review of Biology*. 1992;67(2):151-174.
- Caro TM. *Antipredator defenses in birds and mammals*. Chicago: University of Chicago Press; 2005.
- Carroll JB. *Human cognitive abilities: A survey of factor-analytic studies*. Cambridge: Cambridge University Press; 1993.
- Carson EA. Maximum likelihood estimation of human craniometric heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology*. 2006;131(2):169-180.
- Carter GG, Wilkinson GS. Social benefits of non-kin food sharing by female vampire bats. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2015;282(1819).
- Carver RP. The case against statistical significance testing. *Harvard Educational Review*. 1978;48(3):378-399.
- Caselli MC, Bates E, Casadio P, Fenson J, Fenson L. Across-linguistic study of early lexical development. *Cognitive Development*. 1995;10(2):159-199.
- Casey BJ, Somerville LH, Gotlib IH, Ayduk O, Franklin NT, Askren MK, et al. Behavioral and neural correlates of delay of gratification 40 years later. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011;108(36):14998-15003.
- Caspi A, Elder GHJ, Bem DJ. Moving against the world: Life-course patterns of explosive children. *Developmental Psychology*. 1987;23(2):308-313.
- Caspi A, Elder GH, Bem DJ. Moving away from the world. Life-course patterns of shy children. *Developmental Psychology*. 1988;24(6):824-831.
- Caspi A, Roberts RW, Shiner RL. Personality development: Stability and change. *Annual Review of Psychology*. 2005;56:453-484.
- Catania AC. Three varieties of selection and their implications for language origins. In: Gyori G, editor. *Language evolution. Biological, linguistic and philosophical perspectives*. Frankfurt am Main: Peter Lang; 2001. p. 134-178.
- Cattell HEP, Mead AD. The sixteen personality factor questionnaire, (16PF). In: Boyle GJ, Matthews G, Saklofske DH, editors. *The SAGE Handbook of personality theory and assessment*. Vol 2. Personality measurement and testing. Los Angeles: Sage; 2008. p. 135-159.
- Cattell RB. *The fight for our national intelligence*. London: King; 1937.

- Cattell RB. Some theoretical issues in adult intelligence testing [Abstract]. *Psychological Bulletin*. 1941;38:592.
- Cattell RB. The description and measurement of personality. New York: Harcourt, Brace & World; 1946.
- Cattell RB. The fate of national intelligence: test of a thirteen year prediction. *Eugenics Review*. 1951;42:136-148.
- Cattell RB. Abilities: Their structure, growth, and action. Boston: Houghton, Mifflin; 1971.
- Cattell RB. The fallacy of five factors in the personality sphere. *The Psychologist*. 1995;(May):207-208.
- Cavalli-Sforza LL, Bodmer WF. The genetics of human populations. San Francisco: Freeman; 1971.
- Cavalli-Sforza LL, Piazza A, Menozzi P, Mountain J. Reconstruction of human evolution: Bringing together genetic, archaeological, and linguistic data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1988;85:6002-6006.
- Cavalli-Sforza LL. The DNA revolution in population genetics. *Trends in Genetics*. 1998;14(2):60-65.
- Cavalli-Sforza LL, Feldman MW. Biology as history: population genetic approaches to modern human evolution. *Nature Genetics*. 2003;33:266-275.
- Ceci S, Williams WM. Should scientists study race and IQ? YES: the scientific truth must be pursued. *Nature*. 2009;457:788-789.
- Cernoch JM, Porter RH. Recognition of maternal axillary odors by infants. *Child Development*. 1985;56:1593-1598.
- Cesarini D, Dawes CT, Fowler JH, Johannesson M, Lichtenstein P, Wallace B. Heritability of cooperative behavior in the trust game. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008;105(10):3721-3726.
- Cesario SK, Hughes LA. Precocious puberty: a comprehensive review of literature. *Journal of Obstetric, Gynecological, & Neonatal Nursing*. 2007;36(3):263-274.
- Chafe WL. Language and consciousness. *Language*. 1974;50(1):111-133.
- Chagnon NA. *Yanomamö: the fierce people*. New York: Holt, Rinehart & Winston; 1968.
- Chagnon NA. Is reproductive success equal in egalitarian societies? In: Chagnon NA, Irons WG, editors. *Evolutionary biology and human social behavior*. Pacific Grove, CA: Duxbury; 1979. p. do.
- Chagnon NA. *Yanomamö: the fierce people*, third edition. New York: Holt, Rinehart & Winston; 1983.
- Chagnon NA. Life histories, blood revenge, and warfare in a tribal population. *Science*. 1988;239:985-992.
- Chalfoun AD, Schmidt KA. Adaptive breeding-habitat selection: is it for the birds? *Auk*. 2012;129(4):589-599.
- Chalmers DJ. Facing up the problem of consciousness. *Journal of Consciousness Studies*. 1995;2(3):200-219.
- Chalmers DJ. Moving forward on the problem of consciousness. *Journal of Consciousness Studies*. 1997;4(1):3-46.
- Chamberlain C, Bollongino R, Scheu A, et al. Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2007;274:1377-1385.
- Chambers JK. Dialect acquisition. *Language*. 1992;68:673-705.
- Chance MRA, Mead AP. Social behaviour and primate evolution. 1953 p. 395-439.
- Chance MRA. Attention structure as the basis of primate rank orders. *Man*. 1967;2:503-518.
- Chapais B, Gauthier C, Prud'homme J, Vasey P. Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Animal Behaviour*. 1997;53(5):1089-1101.
- Chapais B. The deep structure of human society: Primate origins and evolution. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 19-51.
- Chapman KL, Leonard LB, Mervis CB. The effect of feedback on young children's inappropriate word usage. *Journal of Child Language*. 1986;13:101-117.
- Chapman RS, Miller JF. Word order in early two and three word utterances: does production precede comprehension? *Journal of Speech and Hearing Research*. 1975;18:355-371.
- Chapman RS, Kohn LL. Comprehension strategies in two and three year olds: animate agents or probable events? *Journal of Speech and Hearing Research*. 1978;21:746-761.
- Charny EJ. Psychosomatic manifestations of rapport in psychotherapy. *Psychosomatic Medicine*. 1966;28(4):305-315.
- Charpentier M, Peignot P, Hossaert-McKey M, Gimenez O, Setchell JM, Wickings EJ. Constraints on control: factors influencing reproductive success in male mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Behavioral Ecology*. 2005;16(3):614-623.
- Chartrand TL, Bargh JA. The chameleon effect: the perception-behavior link and social interaction. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1999;76(6):893-910.
- Chartrand TL, van Baaren R. Human mimicry. *Advances in Experimental Social Psychology*. 2009;41:219-274.
- Chase VM, Hertwig R, Gigerenzer G. Visions of rationality. *Trends in Cognitive Sciences*. 1998;2(6):206-214.
- Chasin CJDL. Reconsidering asexuality and its radical potential. *Feminist Studies*. 2013;39(2):405-426.
- Chater N, Reali F, Christiansen MH. Restrictions on biological adaptation in language evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(4):1015-1020.
- Chaubey G, Karmin M, Metspalu E, et al. Phylogeography of mtDNA haplogroup R7 in the Indian peninsula. *BMC Evolutionary Biology*. 2008;8(227) (doi:10.1186/1471-2148-8-227).
- Chen FC, Li WH. Genomic divergences between humans and other Hominoids and the effective population size of the common ancestor of humans and chimpanzees. *American Journal of Human Genetics*. 2001;68:444-456.
- Chen HH, Hippenmeyer S, Arber S, Frank E. Development of the monosynaptic stretch reflex circuit. *Current Opinion in Neurobiology*. 2003;13(1):96-102.
- Cheney DL, Seyfarth RM. How vervet monkeys perceive their grunts: field playback experiments. *Animal Behaviour*. 1982;30:739-751.
- Cheney DL. Interactions and relationships between groups. In: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 267-281.
- Cheney DL, Seyfarth RM. Truth and deception in animal communication. In: Ristau CA, editor. *Cognitive ethology, The minds of other animals*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates; 1991. p. 127-151.
- Cheney DL, Seyfarth RM. Constraints and preadaptations in the earliest stages of language evolution. *Linguistic Review*. 2005;22:135-159.
- Cheney DL, Seyfarth RM. Primate communication and human language: continuities and discontinuities. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 283-298.
- Cherkas LF, Oelsner EC, Mak YT, Valdes A, Spector TD. Genetic influences on female infidelity and number of sexual partners in humans: A linkage and association study of the role of the vasopressin receptor gene (AVPR1A). *Twin Research*. 2004;7(6):649-658.
- Cherniak C. Minimal rationality. *Mind*. 1981;90:161-183.
- Cherniak C. *Minimal rationality*. Cambridge, MA: MIT Press; 1986.
- Cherry C. *On human communication*. 2nd ed. Cambridge, MA: MIT Press; 1966.

- Chiaroni J, Underhill PA, Cavalli-Sforza LL. Y chromosome diversity, human expansion, drift, and cultural evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(48):20174-20179.
- Chikhi L, Nichols RA, Barbujani G, et al. Y genetic data support the Neolithic demic diffusion model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002;99:10008-10013.
- Chinn S. A simple method for converting an odds ratio to effect size for use in meta-analysis. *Statistics in Medicine*. 2000;19:3127-3131.
- Chirumbolo A, Leone L, Desimoni M. The interpersonal roots of politics: Social value orientation, socio-political attitudes and prejudice. *Personality & Individual Differences*. 2016;91:144-153.
- Chivers DP, Smith JF. Fathead minnows, *Pimephales promelas*, acquire predator recognition when alarm substance is associated with the sight of unfamiliar fish. *Animal Behaviour*. 1994;48:579-605.
- Choi JK, Bowles S. The coevolution of parochial altruism and war. *Science*. 2007;318:636-640. (<http://www.mysnue.net/news/jkchoi/science.pdf>).
- Chomsky N. Syntactic structures. 's-Gravenhage (Netherlands): Mouton; 1957.
- Chomsky N. A review of B.F. Skinner's *Verbal Behavior*. *Language*. 1959;35(1):26-58.
- Chomsky N. Current issues in linguistics. Den Haag (Neth): Mouton; 1964.
- Chomsky N. A review of B.F. Skinner's *Verbal behavior*. In: Jacobovits LA, Miron MS, editors. *Readings in the psychology of language*. London: Prentice-Hall; 1967. p. 142-143.
- Chomsky N. *Language and mind*. New York: Harcourt, Brace & World; 1968.
- Chomsky N. Psychology and ideology. In: Chomsky N, editor. *For reasons of state*. Collins; 1973. p. 104-150.
- Chomsky N. *The logical structure of linguistic theory*. New York: Plenum Press; 1975.
- Chomsky N. Rules and representations. *Behavioral & Brain Sciences*. 1980;3:1-15.
- Chomsky N. *The minimalist program*. Cambridge, Mass.: MIT Press; 1995.
- Chomsky N. *New horizons in the study of language and mind*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000.
- Chomsky N. *On nature and language*. New York: Cambridge University Press; 2002.
- Christakis NA, Fowler JH. Friendship and natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111 Suppl 3:10796-10801.
- Christianson A, Howson CP, Modell B. *March of Dimes global report on birth defects: The hidden toll of dying and disabled children*. New York: March of Dimes Birth Defects Foundation; 2006.
- Christie R. Scale construction. In: Christie R, Geis FL, editors. *Studies in Machiavellianism*. New York: Academic Press; 1970. p. 10-34.
- Chua A. *Day of empire. How hyperpowers rise to global dominance and why they fall*. New York: Doubleday; 2007.
- Chumlea WC, Schubert CM, Roche AF, et al. Age at menarche and racial comparison in US girls. *Pediatrics*. 2003;111(1):110-113.
- Church RM. Emotional reactions of rats to the pain of others. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1959;52:132-134.
- Churchill SE, Rhodes JA. The evolution of the human capacity for "killing at a distance": The human fossil evidence for the evolution of projectile weaponry. In: Hublin JJ, Richards MP, editors. *The evolution of Hominin diets: Integrating approaches to the study of Paleolithic subsistence*. Berlin: Springer; 2009. p. 201-210.
- Churchland PM. *Matter and consciousness*. Cambridge, Mass.: MIT Press; 1984.
- Churchland PS. *Neurophilosophy. Toward a unified science of the mind-brain*. Cambridge, MA: MIT Press; 1986.
- Cialdini RB, Brown SL, Lewis BP, Luce C, Neuberg SL. Reinterpreting the empathy-altruism relationship: When one into one equals oneness. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1997;73(3):481-494.
- Cincotta RB, Gray PH, Phythian G, Rogers YM, Chan FY. Long term outcome of twin-twin transfusion syndrome. *Archives of disease in childhood Fetal and neonatal edition*. 2000;83:F171-F176.
- Cinyabuguma M, Page T, Putterman L. Cooperation under the threat of expulsion in a public goods experiment. *Journal of Public Economics*. 2005;89:1421-1435.
- Ciszek D. New colony formation in the "highly inbred" eusocial naked mole-rat: outbreeding is preferred. *Behavioral Ecology*. 2000;11(1):1-6.
- Ciuti S, Muhly TB, Paton DG, McDevitt AD, Musiani M, Boyce MS. Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;279(1746):4407-4416.
- Clark AG, Glanowski S, Nielsen R, et al. Inferring nonneutral evolution from human-chimp-mouse orthologous gene trios. *Science*. 2003;302:1960-1963.
- Clark E, Aronson LR, Gordon M. Mating behavior patterns in two sympatric species of Xiphophorus species: their inheritance and significance in sexual isolation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1954;103(2):141-225.
- Clark EV. What's in a word? The child's acquisition of semantics in his first language. In: Moore TE, editor. *Cognitive development and the acquisition of language*. New York: Academic Press; 1973. p. 65-110.
- Clark MS, Mills J. Interpersonal attraction in exchange and communal relationships. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1979;37(1):12-24.
- Clark PJ. The heritability of certain anthropometric characters as ascertained from measurements of twins. *American Journal of Human Genetics*. 1956;8:48-54.
- Clarke E, Reichard UH, Zuberbühler K. The syntax and meaning of wild gibbon song. *Plos One*. 2006;1(1):e73.
- Clarke E, Reichard UH, Zuberbühler K. Context-specific close-range "hoo" calls in wild gibbons (*Hylogates lar*). *BMC Evolutionary Biology*. 2015;15(56).
- Clarke FM, Faulkes CG. Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1997;264:993-1000.
- Clarke MR, Zucker EL, Glander KE. Group takeover by a natal male howling monkey (*Alouatta palliata*) and associated disappearance and injuries of immatures. *Primates*. 1994;35(4):435-442.
- Clarkson C, Jones S, Harris C. Continuity and change in the lithic industries of the Jurreru Valley, India, before and after the Toba eruption. *Quaternary International*. 2012;258(1):165-179.
- Clarkson C, Jacobs Z, Marwick B, Fullagar R, Wallis L, Smith M, et al. Human occupation of northern Australia by 65,000 years ago. *Nature*. 2017;547:306-310.
- Clausen JA. *Socialization and society*. Boston: Little Brown and Company; 1968.
- Clay Z, Zuberbühler K. Bonobos extract meaning from call sequences. *PlosOne*. 2011;6(4):e18786. (DOI: 10.1371/journal.pone.0018786).
- Clay Z, Archbold J, Zuberbühler K. Functional flexibility in wild bonobo vocal behavior. *PeerJ*. 2015;3:e1124 (DOI 10.7717/peerj.1124).
- Clayton DA. Socially facilitated behavior. *Quarterly Review of Biology*. 1978;53:373-391.
- Clayton DF, Balakrishnan CN, London SE. Integrating genomes, brain and behavior in the study of songbirds. *Current Biology*. 2009;19(18):R865-R873.

- Clayton NS, Dally JM, Emery NJ. Social cognition by food-caching corvids. The western scrub-jay as a natural psychologist. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2007;362:507-522.
- Clement J, Lockhead J, Monk GS. Translation difficulties in learning mathematics. *American Mathematical Monthly*. 1981;88(4):286-290.
- Clogg CC, Haritou A. The regression method of causal inference and a dilemma confronting this method. In: McKim VR, Turner SP, editors. *Causality in crisis? Statistical methods and the search for causal knowledge in the social sciences*. Notre Dame, Indiana: University of Notre Dame Press; 1997. p. 83-112.
- Cloninger CR, Svrakic DM, Przybeck TR. A psychobiological model of temperament and character. *Archives of General Psychiatry*. 1993;50(12):975-990.
- Clutton-Brock T. Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science*. 2002;296:69-72.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD. *Red deer: Behavior and ecology of two sexes*. Chicago: University of Chicago Press; 1982.
- Clutton-Brock TH, Parker GA. Punishment in animal societies. *Nature*. 1995;373(6511):209-216.
- Cobb M. Exorcizing the animal spirits: Jan Swammerdam on nerve function. *Nature Reviews Neuroscience*. 2002;3:395-400.
- Cockrum EL. A check-list and bibliography of hybrid birds in North America north of Mexico. *The Wilson Bulletin*. 1952;64(3):140-159.
- Codrington RH. *The Melanesians, studies on their anthropology and folk-lore*. Oxford: Clarendon Press; 1891.
- Cohen-Mansfield J, Golander H, Ben-Israel J, Garfinkel D. The meanings of delusions in dementia: A preliminary study. *Psychiatry Research*. 2011;189(1):97-104.
- Cohen J. *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. San Francisco: Freeman; 1988.
- Cohen LJ. Can human irrationality be experimentally demonstrated? *Behavioral & Brain Sciences*. 1981;4:37-70.
- Cohen LJ. Are people programmed to commit fallacies? Further thoughts about the interpretation of experimental data on probability judgments. *Journal for the Theory of Social Behaviour*. 1982;12:251-274.
- Cole CJ. Unisexual lizards. *Scientific American*. 1984;250(1):84-90.
- Cole TJ. The secular trend in human physical growth: a biological review. *Economics & Human Biology*. 2003;1:161-168.
- Collard M, Edinborough K, Shennan S, Thomas MG. Radiocarbon evidence indicates that migrants introduced farming to Britain. *Journal of Archaeological Science*. 2010;37:866-870.
- Colledge E, Bishop DV, Koeppen-Schomerus G, et al. The structure of language abilities at 4 years: twin study. *Developmental Psychology*. 2002;38(5):749-757.
- College Board (1976-1977). *Student descriptive questionnaire*. Educational Service, College Board; 1977.
- Collias EC, Collias NE. Further studies on the development of nest-building behaviour in a weaverbird (*Ploceus cucullatus*). *Animal Behaviour*. 1973;21(2):371-382.
- Collias NE, Collias EC. *Nest building and bird behavior*. Princeton N.J.: Princeton University Press; 1984.
- Collier K, Bickel B, van Schaik CP, Manser MB, Townsend SW. Language evolution: syntax before phonology? *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2014;281(1788):20140263.
- Collisson B. The social projection of belongingness needs. *North American Journal of Psychology*. 2013;15(3):513-526.
- Colom R, Garcia-Lopez O. Secular gains in fluid intelligence: evidence from the culture-fair intelligence test. *Journal of Biosocial Science*. 2003;35:33-39.
- Colom R, Lluís-Font JM, Andrés-Pueyo A. The generational intelligence gains are caused by decreasing variance in the lower half of the distribution: Supporting evidence for the nutrition hypothesis. *Intelligence*. 2005;33(1):83-91.
- Colombelli-Negrel D, Hauber ME, Robertson J. Embryonic learning of vocal passwords in superb fairy-wrens reveals intruder cuckoo nestlings. *Current Biology*. 2012;22:2155-2160.
- Colvin CR, Block J. Do positive illusions foster mental health? An examination of the Taylor and Brown formulation. *Psychological Bulletin*. 1994;116(1):3-20.
- Colvin CR, Block J, Funder DC. Overly positive self-evaluations and personality: negative implications for mental health. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1995;68(6):1152-1162.
- Conard NJ. A female figurine from the basal Aurignacian of Hohle Fels Cave in southwestern Germany. *Nature*. 2009;459:248-252.
- Conley AJ, Bernstein RM, Nguyen AD. Adrenarche in nonhuman primates: the evidence for it and the need to redefine it. *Journal of Endocrinology*. 2012;214:121-131.
- Constable JL, Ashley MV, Goodall J, Pusey AE, Constable JL, Ashley MV, et al. Noninvasive paternity assignment in Gombe chimpanzees. *Molecular Ecology*. 2001;10(5):1279-1300.
- Cook LM, Grant BS, Saccheri IJ, Mallet J. Selective bird predation on the peppered moth: the last experiment of Michael Majerus. *Biology Letters*. 2012; (doi:10.1098/rsbl.2011.1136).
- Cook M, Mineka S. Selective associations in the observational conditioning of fear in rhesus monkeys. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1990;16:372-389.
- Cook RG, Katz JS, Cavoto BR. Pigeon same-different concept learning with multiple stimulus classes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1997;23(4):417-433.
- Cooke LJ, Haworth CMA, Wardle J. Genetic and environmental influences on children's food neophobia. *American Journal of Clinical Nutrition*. 2007;86:428-433.
- Cookman C. An American atrocity: the My Lai massacre concretized in a victim's face. *Journal of American History*. 2007;94(1):154-162.
- Cooley CH. *Human nature and the social order*. New York: Charles Scribner's Sons; 1902.
- Cooley CH. *Social organization: A study of the larger mind*. New York: Charles Scribner's Sons; 1909.
- Coon CS. *The origin of races*. New York: Knopf; 1962.
- Cooper RP, Aslin RN. Preference for infant-directed speech in the first month after birth. *Child Development*. 1990;61:1584-1595.
- Cooper WE, Jr., Pyron RA, Garland T, Jr. Island tameness: living on islands reduces flight initiation distance. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2014;281(1777):20133019.
- Copernicus N. *De revolutionibus orbium coelestium* (English: Copernicus and Wallis 1939). Neurenberg: Osiander; 1543.
- Copernicus N, Wallis CG. *On the revolutions of the celestial spheres*. Annapolis: St. John's College Bookstore; 1939.
- Copi CJ, Schramm DN, Turner MS. Big-Bang nucleosynthesis and the baryon density of the universe. *Science*. 1995;267(5195):192-199.
- Corballis MC. The evolution of language. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2009;1156:19-43.
- Cordes C. Darwinism in economics: from analogy to continuity. *Journal of Evolutionary Economics*. 2006;16(5):529-541.
- Cords M. Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). *Behaviour*. 2002;139:291-314.

- Corning WC, Von Burg R. Protozoa. In: Corning WC, Dyal JA, Willows AOD, editors. *Invertebrate learning*. Vol 1. Protozoans through annelids. New York: Plenum Press; 1975. p. 49-122.
- Cosmides L, Tooby J. Cognitive adaptations for social exchange. In: Barkow J, Cosmides L, Tooby J, editors. *The adapted mind: evolutionary psychology and the generation of culture*. New York: Oxford University Press; 1992. p. 164-228.
- Cosmides L, Tooby J. Are humans good intuitive statisticians after all? Rethinking some conclusions from the literature on judgment under uncertainty. *Cognition*. 1996;58:1-73.
- Costa DL, Steckel RH. Long-term trends in health, welfare, and economic growth in the United States. In: Steckel RH, Floud R, editors. *Health and welfare during industrialization*. Chicago: The University of Chicago Press; 1997. p. 47-89.
- Costa MJ. Another trip on the trolley. *Southern Journal of Philosophy*. 1987;25(4):461-466.
- Costa PT, McCrae RR. Four ways five factors are basic. *Personality & Individual Differences*. 1992;13(6):653-665.
- Costa PT Jr, McCrae RR. *The NEO Personality Inventory manual*. Odessa, FL.: Psychological Assessment Resources; 1985.
- Costa PT Jr, McCrae RR. Set like plaster? Evidence for the stability of adult personality. In: Heatherton TF, Weinberger JL, editors. *Can personality change?* Washington DC: American Psychological Association; 1994. p. 21-40.
- Costa PT Jr, McCrae RR. Domains and facets: Hierarchical personality assessment using the Revised NEO Personality Inventory. *Journal of Personality Assessment*. 1995;64:21-50.
- Coulmas F. *Writing systems. An introduction*. Cambridge: Cambridge University Press; 2003.
- Coulson S, Van Petten C. Conceptual integration and metaphors: an event-related potential study. *Memory & Cognition*. 2002;30(6):958-968.
- Cousminer DL, Stergikouli E, Berry DJ, et al. Genome-wide association study of sexual maturation in males and females highlights a role for body mass and menarche loci in male puberty. *Human Molecular Genetics*. 2014;23(16):4452-4464.
- Cowan N. The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *Behavioral & Brain Sciences*. 2000;24:87-185.
- Cowan PE. Neophobia and neophilia: New-object and new-place reactions in three *Rattus* species. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1977;91(1):63-71.
- Cowey A, Stoerig P. The neurobiology of blindsight. *Trends in Neurosciences*. 1991;14:140-145.
- Cowie F. Innateness and language. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford, CA: Stanford University Press; 2008.
- Cowley M, Byrne RMJ. Chess masters' hypothesis testing. (report). 2004; ([https://www.researchgate.net/profile/Ruth\\_Byrne2/publication/228824661\\_Chess\\_Masters'\\_Hypothesis\\_Testing/links/09e41507517cfb4d55000000.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Ruth_Byrne2/publication/228824661_Chess_Masters'_Hypothesis_Testing/links/09e41507517cfb4d55000000.pdf)).
- Cox MP, Nelson MG, Tumonggor MK, Ricaut FX, Sudoyo H. A small cohort of Island Southeast Asian women founded Madagascar. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;279(1739):2761-2768.
- Côté JE. The Mead-Freeman controversy in review. *Journal of Youth and Adolescence*. 2000;29(5):525-538.
- Craig W. Appetites and aversions as constituents of instincts. *Biological Bulletin*. 1918;34:91-107.
- Craig WL. The existence of God and the beginning of the universe. *Truth: A Journal of Modern Thought*. 1991;3:85-96.
- Cravioto J, Arrieta R. Nutrition, mental development, and learning. In: Falkner F, Tanner JM, editors. *Human growth. A comprehensive treatise*. Volume 3. Methodology. Ecological, genetic, and nutritional effects on growth. New York: Press; 1986. p. 501-536.
- Crawford MP, Spence KW. Observational learning of discrimination problems by chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology*. 1939;27:133-147.
- Crawford NG, Kelly DE, Hansen MEB, et al. Loci associated with skin pigmentation identified in African populations. *Science*. 2017;358(6365).
- Crawford TN, Livesley WJ, Jang KL, Shaver PR, Cohen P, Ganiban J. Insecure attachment and personality disorder: a twin study of adults. *European Journal of Personality*. 2007;21:191-208.
- Crawford J. On the numerals as evidence of the progress of civilisation. *Transactions of the Ethnological Society of London*. 1863;2:84-111.
- Creanza N, et al. A comparison of worldwide phonemic and genetic variation in human populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015;112:1265-1272.
- Creel S, Creel NM. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*. 1995;50:1325-1339.
- Crick F. *The astonishing hypothesis. The scientific search for the soul*. New York: Simon & Schuster; 1994.
- Crockford C, Herbinger I, Vigilant L, Boesch C. Wild chimpanzees produce group-specific calls: a case for vocal learning? *Ethology*. 2004;110:221-243.
- Crockford C, Boesch C. Call combinations in wild chimpanzees. *Behaviour*. 2005;142:397-421.
- Crofoot MC, Wrangham RW. Intergroup aggression in primates and humans: The case for a unified theory. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 171-195.
- Crognier E. Climate and anthropometric variations in Europe and the Mediterranean area. *Annals of Human Biology*. 1981;8(2):99-107.
- Crompton AW, Taylor CR, Jagger JA. Evolution of homeothermy in mammals. *Nature*. 1978;272:333-336.
- Cronk L. Wealth, status and reproductive success among the Mukogodo of Kenya. *American Anthropologist*. 1991;93(2):345-360.
- Crosan R, Sundali J. The gambler's fallacy and the hot hand: empirical data from casinos. *Journal of Risk and Uncertainty*. 2005;30(3):195-209.
- Croston R, Branch CL, Kozlovsky DY, Dukas R, Pravosudov VV. Heritability and the evolution of cognitive traits. *Behavioral Ecology*. 2015;26(6):1447-1459.
- Croxen MA, Sisson G, Melano R, Hoffman PS. The *Helicobacter pylori* chemotaxis receptor TlpB (HP0103) is required for pH taxis and for colonization of the gastric mucosa. *Journal of Bacteriology*. 2006;188(7):2656-2665.
- Cruze WW. Maturation and learning in chicks. *Journal of Comparative Psychology*. 1935;19:371-409.
- Csibra G. Goal attribution to inanimate agents by 6.5-month-old infants. *Cognition*. 2007;107:705-717.
- Cullen E. Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting. *Ibis*. 1957;99:275-302.
- Culotta E. Origins. On the origin of religion. *Science*. 2009;326(5954):784-787.
- Cumming WW, Berryman R. Some data on matching behavior in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1961;4(3):281-284.
- Curio E. Funktionsweise und Stammesgeschichte des Flugfeinderkennens einiger Darwinfinken (Geospizidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1969;26:394-487.
- Curio E. The functional organization of anti-predator behaviour in the pied-flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behaviour*. 1975;23:1-115.
- Curio E. Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science*. 1978;202:899-901.

- Curat M, Excoffier L. The effect of the Neolithic expansion on European molecular diversity. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2005;272(1564):679-688.
- Curry A. Archaeology. Seeking the roots of ritual. *Science*. 2008;319(5861):278-280.
- Curtis V, Biran A. Dirt, disgust, and disease. Is hygiene in our genes? *Perspectives in Biology & Medicine*. 2001;44(1):17-31.
- Curtiss S. *Genie*. A psycholinguistic study of a modern-day "wild child". New York: Academic Press; 1977.
- Cusanus N. *De docta ignorantia* (English: Cusanus and Lawrence 1997). 1440.
- Cusanus N, Lawrence H. *On learned ignorance*. New York: Paulist Press; 1997.
- Cyert RM, March JG. *A behavioral theory of the firm*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice Hall; 1963.
- D'Amato MR, Salmon DP, Colombo M. Extent and limits of the matching concept in monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1985;11:35-51.
- D'Amato MR, Van Sant P. The person concept in monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1988;14:43-55.
- d'Errico F, Vandermeersch B. From number sense to number symbols. An archaeological perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2018;373(1740).
- D'Odorico L. Non-segmental features in prelinguistic communication: an analysis of some types of infant cry and noncry vocalizations. *Journal of Child Language*. 1984;11:17-27.
- D'Onofrio BM, Eaves LJ, Murrelle L, Maes HH, Spijka B. Understanding biological and social influences on religious affiliation, attitudes, and behaviors: A behavior genetics perspective. *Journal of Personality*. 1999;67(6):953-984.
- D'Urville D. *Sur les îles du Grand Océan* (English: D'Urville e.a. 2003). *Bulletin de la Société de Géographie*. 1832;17:1-21.
- D'Urville D, Ollivier I, de Biran A, Clark G. On the islands of the Great Ocean. *Journal of Pacific History*. 2003;38:163-174.
- Daehler M, Lonardo R, Bukatko D. Matching and equivalence judgments in very young children. *Child Development*. 1979;50(1):170-179.
- Dagnelie PC, Vanstaveren WA. Macrobiotic nutrition and child health: results of a population-based, mixed-longitudinal cohort study in The Netherlands. *American Journal of Clinical Nutrition*. 1994;59(suppl.):1187s-1196s.
- Dahl RE. Adolescent brain development: a period of vulnerabilities and opportunities. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2004;1021:1-22.
- Dale PS, Dionne G, Eley TC, Plomin R. Lexical and grammatical development: a behavioral genetic perspective. *Journal of Child Language*. 2000;27:619-642.
- Dally JM, Emery NJ, Clayton NS. Food-catching Western scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*. 2006;312(5780):1662-1665.
- Dalton J. *A new system of chemical philosophy*. London: R. Brokenstaff, Strand; 1808.
- Daly M, Wilson M. *Homicide*. New York: Aldine de Gruyter; 1988.
- Daly M, Jacobs LF, Wilson MI, Behrends PR. Scatter hoarding by kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) and pilferage from their caches. *Behavioral Ecology*. 1992;3(2):102-111.
- Daly M, Wilson MI. Violence against stepchildren. *Current Directions in Psychological Science*. 1996;5:77-81.
- Damasio A. *Descartes' error: emotion, reason, and the human brain*. New York: Gosset/Putnam Press; 1994.
- Daniele V, Ostuni N. The burden of disease and the IQ of nations. *Learning and Individual Differences*. 2013;28:109-118.
- Dart RA. *Australopithecus africanus: the man-ape of South Africa*. *Nature*. 1925;115(2884):195-199.
- Darwin C. *On the origin of species by means of natural selection or on the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray; 1859.
- Darwin C. *The variation of animals and plants under domestication*. 1st ed.. London: John Murray; 1868.
- Darwin C. *The descent of man, and selection in relation to sex* (2 volumes). New York: Appleton; 1871.
- Darwin C. *The expression of the emotions in man and animals*. London: John Murray; 1872.
- Darwin C. *The variation of animals and plants under domestication*. 2nd ed.. London: John Murray; 1875.
- Darwin C. *The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom*. London: John Murray; 1876.
- Darwin C. A biographical sketch of an infant. *Mind*. 1877;2(7):285-294.
- Darwin C. *Essay on instinct* (posthumous). In: Romanes GJ, editor. *Mental evolution in animals*. London: Kegan Paul Trench & Co; 1883. p. 355-384.
- Darwin C, Hellemaans L. *De afstamming van de mens en selectie in relatie tot sekse*. Amsterdam: Nieuwezijds; 2002.
- Davenport CB. The effects of race intermingling. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 1917;56(4):364-368. (<http://www.jstor.org/stable/983966>).
- Davidson D. Actions, reasons, and causes. *Journal of Philosophy*. 1963;60(23):685-700.
- Davidson D. Mental events. In: Moser PK, Trout JD, editors. *Contemporary materialism*. New York: Routledge; 1995. p. 111-126.
- Davidson JE. Insights about insightful problem solving. In: Davidson JE, Sternberg RJ, editors. *The psychology of problem solving*. Cambridge: Cambridge University Press; 2003. p. 149-175.
- Davies APC, Shackelford TK. Two human natures. How men and women evolved different psychologies. In: Crawford C, Krebs D, editors. *Foundations of evolutionary psychology*. New York: Lawrence Erlbaum Associates; 2008. p. 261-280.
- Davies NB. Reproductive success of dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. I. Factors influencing provisioning rate, nestling weight and fledging success. *Journal of Animal Ecology*. 1986;55:123-138.
- Davies NB, Madden JR, Butchard SHM. Learning fine-tunes a specific response of nestlings to the parental alarm calls of their own species. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2004;271:2297-2304.
- Davila N, Shea BT, Omoto K, Mercado M, Misawa S, Baumann G. Growth hormone binding protein, insulin-like growth factor-I and short stature in two pygmy populations from the Philippines. *Journal of Pediatric Endocrinology and Metabolism*. 2002;5(3):269-276.
- Davis DD, Holt CA. Public goods, externalities, and voting. In: Davis DD, Holt CA, editors. *Experimental economics*. Princeton, NJ.: Princeton University Press; 1993. p. 317-379.
- Davis H, Memmott J. Counting behavior in animals: A critical review. *Psychological Bulletin*. 1982;92:547-571.
- Davis JL, Rusbult CE. Attitude alignment in close relationships. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2001;81(1):65-84.
- Davis JM, Stamps JA. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology & Evolution*. 2004;19(8):411-416.
- Davis WA. The causal theory of action. In: O'Connor T, Sandis C, editors. *A companion to the philosophy of action*. Chichester: Wiley-Blackwell; 2013. p. 32-39.
- Dawes RM, Mulford M. The false consensus effect and overconfidence. *Flaws in judgment or flaws in how we study judgment? Organizational Behavior and Human Decision Processes*. 1996;65:201-211.

- Dawkins R. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press; 1976.
- Dawkins R, Krebs JR. Animal signals: information or manipulation. In: Krebs JR, Davies NB, editors. *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Oxford: Blackwell; 1978. p. 282-309.
- Dawkins R, van Riemsdijk H. *God als misvatting*. Amsterdam: Nieuw Amsterdam Uitgevers; 2006.
- Dawkins R. *The God Delusion*. New York: Bantam Press; 2006.
- Dawood K, Kirk KM, Bailey JM, Andrews PW, Martin NG. Genetic and environmental influences on the frequency of orgasm in women. *Twin Research & Human Genetics*. 2005;8:27-33.
- Day EJ. The development of language in twins: I. A comparison of twins and single children. *Child Development*. 1932;3(3):179-199.
- Day RL, Coe RL, Kendal JR, Laland KN. Neophilia, innovation and social learning: a study of intergeneric differences in callitrichid monkeys. *Animal Behaviour*. 2003;65:559-571.
- de Aquino T. *Summa Theologicae* (English: Aquinas and Fathers of the English Dominican Province 1920). 1274.
- De Braekeleer M, Gauthier S. Autosomal recessive disorders in Saguenay-Lac-Saint-Jean (Quebec, Canada): a study of inbreeding. *Annals of Human Genetics*. 1996;60(1):51-56.
- de Broglie L. *La physique quantique. restera-t-elle indéterministe?* Paris: Gauthier-Villars; 1952.
- De Fruyt F, van de Wiele L, van Heeringen C. Cloninger's psychobiological model of temperament and character and the Five-Factor Model of personality. *Personality & Individual Differences*. 2000;29(3):441-452.
- de Gobineau JA. *Essai sur l'inégalité des races humaines*. Paris: Éditions Pierre Belfond; 1853.
- de Jonge GA. Naar preventie van wiegedood. *Medisch Contact*. 1987;42:1562.
- de l'Etang AM, Bancel PJ. The global distribution of (P)APA and (T)ATA and their original meaning. *Mother Tongue*. 2005.
- de la Mettrie JO. *L'Homme Machine*. Leyde (Neth): Elie Luzac; 1747.
- de Lapouche GV. *L'Aryen et son rôle social*. Paris: A. Fontemoing; 1899.
- De Neys W, Franssens S. Belief inhibition during thinking: Not always winning but at least taking part. *Cognition*. 2009;113(1):45-61.
- de Prada-Samper JM. The forgotten killing fields: "San" genocide and Louis Anthing's mission to Bushmanland, 1862-1863. *Historia (Durban)*. 2012;57(1):172-187.
- De Raad B. The replicability of the Big Five personality dimensions in three word-classes of the Dutch language. *European Journal of Personality*. 1992;6:15-29.
- De Raad B, Doddema-Winsemius M. De Big 5 persoonlijkheidsfactoren. Een methode voor het beschrijven van persoonlijkheidseigenschappen. Amsterdam: Uitgeverij Nieuwezijds; 2006.
- de Regt H, Dooremalen H. *Het snapgevoel. Hoe de illusie van begrip ons denken gijzelt*. Amsterdam: Boom; 2015.
- de Ruitter JR, van Hooff JARAM. Male dominance rank and reproductive success in primate groups. *Primates*. 1993;34(4):513-523.
- de Sade DAF. *La philosophie dans le boudoir*. London: Aux dépens de la Compagnie; 1795.
- de Saussure F. *Cours de linguistique générale* (posthumous, English: de Saussure and Baskin 1959). Paris: Payot; 1916.
- de Saussure F, Baskin W. *Course in general linguistics*. New York: McGraw-Hill; 1959.
- De Waal F. *Good natured*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1996.
- De Waal F, Lakmaker F. *Van nature goed*. Amsterdam: Contact BV; 1996.
- De Waal F, Lanting F. *Bonobo: the forgotten ape*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press; 1997.
- De Waal F, Vernooij R. *De aap in ons*. Amsterdam: Uitgeverij Contact; 2005.
- De Waal F. *Our inner ape*. London: Granta; 2005.
- De Waal F, Houtzager G. *Een tijd voor empathie*. Amsterdam: Uitgeverij Contact; 2009.
- De Waal F. *The age of empathy: nature's lessons for a kinder society*. New York: Harmony Books; 2009.
- De Waal F. *Are we smart enough to know how smart animals are?* New York: W.W. Norton & Company; 2016.
- De Waal F. Human nature. *Science*. 2017;356(6344):1239.
- De Waal FB. Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy. *Annual Review of Psychology*. 2008;59:279-300.
- De Waal FB. What is an animal emotion? *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2011;1224(1):191-206.
- De Waal FBM, van Hooff JARAM, Netto WJ. An ethological analysis of types of agonistic interaction in a captive group of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates*. 1976;17(3):257-290.
- De Waal FBM, van Roosmalen A. Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 1979;5(1):55-66.
- De Waal FBM. Chimpanzee politiek: macht en seks bij mensapen (English De Waal 1982). Amsterdam: Becht; Dde Waal FBM. Chimpanzee politics: Power and sex among apes. London: Jonathan Cape; 1982.
- De Waal FBM, Yoshihara D. Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*. 1983;85:224-241.
- De Waal FBM. The brutal elimination of a rival among captive male chimpanzees. *Ethology and Sociobiology*. 1986;7:237-251.
- De Waal FBM. The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that of chimpanzees. *Behaviour*. 1988;106(3-4):183-251.
- De Waal FBM, Harcourt AH. Coalitions and alliances: a history of ethological research. In: Harcourt AH, de Waal FBM, editors. *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford: Oxford University Press; 1992. p. 1-19.
- De Waal FBM. Aggression as a well-integrated part of primate social relationships: A critique of the Sevilla Statement on Violence. In: Silverberg J, Gray JP, editors. *Aggression and peacefulness in humans and other primates*. Oxford: Oxford University Press; 1992. p. 37-56.
- De Waal FBM, Johanowicz DL. Modification of reconciliation behavior through social experience: an experiment with two macaque species. *Child Development*. 1993;64(3):897-908.
- De Waal FBM. The chimpanzee's service economy: food for grooming. *Evolution & Human Behavior*. 1997;18:375-386.
- De Waal FBM, Gavrilets S. Monogamy with a purpose. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(38):15167-15168.
- Deaner RO, van Schaik CP, Johnson V. Do some taxa have better domain-general cognition than others? A meta-analysis of nonhuman primate studies. *Evolutionary Psychology*. 2006;4:149-196.
- Deaner RO, Isler K, Burkart J, van SC. Overall brain size, and not encephalization quotient, best predicts cognitive ability across non-human primates. *Brain, Behavior & Evolution*. 2007;70(2):115-124.
- Deary IJ, Lawn M, Bartholomew DJ. A conversation between Charles Spearman, Godfrey Thomson, and Edward Thorndike: The International Examinations Inquiry Meetings 1931-1938. *History of Psychology*. 2008;11(2):122-142.



- Deaton A. Height, health, and development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(33):13232-13237.
- DeCasper AJ, Fifer WP. Of human bonding: Newborns prefer their mothers' voices. *Science*. 1980;208:1174-1176.
- Dediu D, Ladd DR. Linguistic tone is related to the population frequency of the adaptive haplogroups of two brain size genes, ASPM and Microcephalin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(26):10944-10949.
- Degler CN. In search of human nature. The decline and revival of Darwinism in American social thought. New York: Oxford University Press; 1991.
- Delfin F, Salvador JM, Calacal GC, Perdigon HB, Tabbada KA, Villamor, et al. The Y-chromosome landscape of the Philippines: extensive heterogeneity and varying genetic affinities of Negrito and non-Negrito groups. *European Journal of Human Genetics*. 2011;19(2):224-230.
- Delius JD. Displacement activities and arousal. *Nature*. 1967;214:1259-1260.
- Delius JD, Hollard VD. Orientation invariant pattern recognition by pigeons (*Columba livia*) and humans (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*. 1995;109(3):278-290.
- DeLoache JS, LoBue V. The narrow fellow in the grass: human infants associate snakes and fear. *Developmental Science*. 2009;12(1):201-207.
- Denes-Raj V, Epstein S. Conflict between intuitive and rational processing: when people behave against their better judgment. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1994;66(5):819-829.
- Deng L, Xu S. Adaptation of human skin color in various populations. *Hereditas*. 2018;155(1) (doi: 10.1186/s41065-017-0036-2).
- Deniker J. *Les races et les peuples de la terre*. Paris: Masson; 1900.
- Dennett DC. Intentional systems. *Journal of Philosophy*. 1971;68(4):87-106.
- Dennett DC. True believers: The intentional strategy and why it works. In: Heath AF, editor. *Scientific explanation: papers based on Herbert Spencer Lectures given in the University of Oxford*. New York: Oxford University Press; 1981. p. 150-167.
- Dennett DC. Intentional systems in cognitive ethology: The "Panglossian paradigm" defended. *Behavioral & Brain Sciences*. 1983;6:343-390.
- Dennett DC. *Consciousness explained*. New York: Little, Brown & Co; 1991.
- Dennett DC, Maas T, Smeets F. *Het bewustzijn verklaard*. Amsterdam: Uitgeverij Contact; 1993.
- Dennett DC. Darwin's dangerous idea: evolution and the meanings of life. New York: Simon & Shuster; 1995.
- Dennett DC. *Breaking the spell: Religion as a natural phenomenon*. London: Viking; 2006.
- Deputte BL, Pelletier S, Barbe S. Visual categorization of natural and abstract items in forest monkeys and humans. *Behavioural Processes*. 2001;55(1):51-64.
- Derrickson EM. Comparative reproductive strategies of altricial and precocial eutherian mammals. *Functional Ecology*. 1992;6(1):57-65.
- Descartes R, Veitch J. *Discourse on the method of rightly conducting one's reason and or seeking truth*. London: Orion Publishing Group; 1637.
- Descartes R. *Discours de la méthode pour bien conduire sa raison et chercher la vérité dans les sciences* (English: Descartes and Veitch 1637). Leiden (Neth): Ian Maire; 1637.
- Descartes R. *Meditationes de prima philosophia* (English: Descartes e.a. 1996). 1641.
- Descartes R. *Les passions de l'âme* (English: Descartes and Voss 1989). Paris: Henry Le Gras; 1649.
- Descartes R. *De homine* (written between 1629 and 1633, French: Descartes 1664). Leiden: Petrus Leffen & Franciscus Movardus; 1662.
- Descartes R. *L'Homme* (written between 1629 and 1633, English: Descartes e.a. 1985). Paris: Charles Angot; 1664.
- Descartes R, Bridoux A. *Oeuvres et lettres*. Paris: Gallimard; 1953.
- Descartes R, Hall TS. *Treatise on man by Descartes*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1972.
- Descartes R, Cottingham J, Stoothoff R, Murdoch D. *The philosophical writings of Descartes. Volume I*. Cambridge: Cambridge University Press; 1985.
- Descartes R, Voss SH. *Passions of the soul*. Indianapolis: Hackett; 1989.
- Descartes R, Cottingham J, Stoothoff R, Murdoch D, Kenny A. *The philosophical writings of Descartes. Volume III. The correspondence*. Cambridge: Cambridge University Press; 1991.
- Descartes R, Cottingham J, Williams B. *Meditations on first philosophy*. Cambridge: Cambridge University Press; 1996.
- Descocudres A. *La développement de l'enfant de deux à sept ans*. Paris: Delachaux & Niestle; 1921.
- DeThorne LS, Petrill SA, Hart SA, Channell RW, Campbell RJ, Deater-Deckard K, et al. Genetic effects on children's conversational language use. *Journal of Speech, Language & Hearing Research*. 2008;51(2):423-435.
- Devenport JA, Luna LD, Devenport LD. Placement, retrieval, and memory of caches by thirteen-lined ground squirrels. *Ethology*. 2000;106(2):171-183.
- Devenport LD. Spontaneous behavior: Inferences from neuroscience. In: Mellgren RL, editor. *Animal cognition and behavior*. Amsterdam: North-Holland Publishing Company; 1983. p. 83-125.
- Dever WG. *What did the biblical writers know and when did they know it?* Grand Rapids, Mich.: Eerdmans; 2002.
- DeWitt BS, Graham N. *The many worlds interpretation of quantum mechanics*. Princeton, NJ.: Princeton University Press; 1973.
- DeYoung CG, Peterson JB, Higgins DM. Higher-order factors of the Big Five predict conformity: are there neuroses of health? *Personality & Individual Differences*. 2002;33:533-552.
- DeYoung CG. Higher-order factors of the Big Five in a multi-informant sample. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2006;91:1138-1151.
- DeYoung CG, Quilty LC, Peterson JB. Between facets and domains: 10 aspects of the Big Five. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2007;93(5):880-896.
- Di Giacomo F, Luca F, Popa LO, et al. Y chromosomal haplogroup J as a signature of the post-Neolithic colonization of Europe. *Human Genetics*. 2004;115:357-371.
- Diamond J. *The world until yesterday: What can we learn from traditional societies?* New York: Allen Lane Penguin; 2012.
- Diamond JM. *Express train to Polynesia*. *Nature*. 1988;336:307-308.
- Diamond S. *Personality and temperament*. New York: Harper & Brothers; 1957.
- Dickens WT, Flynn JR. Heritability estimates versus large environmental effects: The IQ paradox resolved. *Psychological Review*. 2001;108(2):346-369.
- Dickerson GE, Laster DB. Breed, heterosis and environmental influences on growth and puberty in ewe lambs. *Journal of Animal Science*. 1975;41(1):1-9.
- Dickie JR, Eshleman AK, Merasco DM, Shepard A. Parent-child relationships and children's images of God. *Journal for the Scientific Study of Religion*. 1997;36:25-43.
- Dickinson A, Shank D. Instrumental action and causal representation. In: Sperber D, Premack D, Premack AJ, editors. *Causal cognition. A multidisciplinary debate*. Oxford: Clarendon press; 1995. p. 5-25.

- Dickinson A. Associative learning and animal cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367(1603):2733-2742.
- Dickman SJ. Functional and dysfunctional impulsivity: personality and cognitive correlates. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1990;58:95-102.
- Digman JM. Personality structure: emergence of the five-factor model. *Annual Review of Psychology*. 1990;41:417-420.
- Digman JM. Higher-order factors of the Big Five. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1997;73:1246-1256.
- Dilger WC. The behavior of lovebirds. *Scientific American*. 1962;206(5):88-98.
- Dingemans M, Torreira F, Enfield NJ. Is "Huh?" a universal word? Conversational infrastructure and the convergent evolution of linguistic items. *Plos One*. 2013;8(11):e78273.
- Dingemans NJ, Both C, Drent PJ, van Oers K, van Noordwijk AJ. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*. 2002;64:929-938.
- Dion K, Berscheid E, Walster E. What is beautiful is good. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1972;24(3):285-290.
- Dittmann M. What makes good people do bad things? *Monitor on Psychology*. 2004;35(9):68.
- Dixson AF, Bossi T, Wickings EJ. Male dominance and genetically determined reproductive success in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *Primates*. 1993;34(4):525-532.
- Dixson AF, Mundy NI. Sexual behavior, sexual swelling, and penile evolution in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Archives of Sexual Behavior*. 1994;23(3):267-280.
- Dixson AF. Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and human beings. Oxford: Oxford University Press; 1998.
- Dobzhansky T. Genetics and the origin of species. New York: Columbia University Press; 1937.
- Dobzhansky T. Lysenko's "genetics". *Journal of Heredity*. 1946;37:5-9.
- Dobzhansky T. Evolution, genetics and man. New York: John Wiley & Sons; 1955.
- Dobzhansky T, Bremelkamp CEB. Evolutie en erfelijkheid (English: Dobzhansky 1955). Utrecht: Het Spectrum, Aula boeken; 1961.
- Dobzhansky T. Mankind evolving. The evolution of the human species. New Haven: Yale University Press; 1962.
- Dobzhansky T. Heredity and the nature of man. New York: Harcourt, Brace & World; 1964.
- Dobzhansky T, Bremelkamp CEB. De biologische en culturele evolutie van de mens (English: Dobzhansky 1962). Utrecht: Het Spectrum, Aula boeken; 1965.
- Dobzhansky T. Discussion. In: Mead M, Dobzhansky T, Tobach E, Light RE, editors. Science and the concept of race. New York: Columbia University Press; 1968. p. 165-166.
- Dobzhansky T. Genetics of the evolutionary process. New York: Columbia University Press; 1970.
- Dobzhansky T. Genetics and the races of man. In: Campbell B, editor. Sexual selection and the descent of man 1871 - 1971. Chicago: Aldine Publishing Company; 1972. p. 59-86.
- Dobzhansky T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher*. 1973;35:125-129.
- Dodd MD, Balzer A, Jacobs CM, Gruszczynski MW, Smith KB, Hibbing JR. The political left rolls with the good and the political right confronts the bad: connecting physiology and cognition to preferences. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367(1589):640-649.
- Doirado E, Martinho C. I mean it! Detecting user intentions to create believable behaviour for virtual agents in games. *Proceedings of the 9th International Conference on Autonomous Agents and Multiagent Systems*. 2010;83-90.
- Dolgin ES, Charlesworth B, Baird SE, Cutter AD. Inbreeding and outbreeding depression in *Caenorhabditis nematodes*. *Evolution*. 2007;61(6):1339-1352.
- Doll EA. A genetic scale of social maturity. *American Journal of Orthopsychiatry*. 1935;5(2):180-190.
- Dollard J, Miller NE. Personality and psychotherapy; an analysis in terms of learning, thinking, and culture. New York: McGraw-Hill; 1950.
- Donaldson M, Balfour G. Less is more: A study of language comprehension in children. *British Journal of Psychology*. 1968;59:461-472.
- Donohue K. Some evolutionary consequences of niche construction with genotype-environment interactions. In: van der Werf J, Graser HU, Frankham R, Gondro C, editors. Adaptation and fitness in animal populations. Berlin: Springer; 2009. p. 131-149.
- Doolittle WF. Uprooting the tree of life. *Scientific American*. 2000;282(2):72-77.
- Dore J. Holophrases, speech acts and language universals. *Journal of Child Language*. 1975;2(1):21-40.
- Doré FY, Dumas C. Psychology of animal cognition: Piagetian studies. *Psychological Bulletin*. 1987;102:219-233.
- Doris JM. Lack of character. Personality and moral behavior. Cambridge: Cambridge University Press; 2002.
- Dorsten LE, Hotchkiss L, King TM. The effect of inbreeding on early childhood mortality: Twelve generations of an Amish settlement. *Demography*. 1999;36(2):263-271.
- Douglas-Hamilton I, Bhalla S, Wittemyer G, Vollrath F. Behavioural reactions of elephants towards a dying and deceased matriarch. *Applied Animal Behaviour Science*. 2006;100:87-102.
- Douglas CA. Love and politics. Radical feminist and lesbian theories. San Francisco: ism press; 1990.
- Douzery EJ, Snell EA, Baptiste E, Delsuc F, Philippe H. The timing of eukaryotic evolution: does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2004;101(43):15386-15391.
- Dovidio JF, Kawakami K, Gaertner SL. Implicit and explicit prejudice and interracial interaction. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2002;82(1):62-68.
- Dow JW. The evolution of religion: Three anthropological approaches. *Method & Theory in the Study of Religion*. 2006;18:67-91.
- Döhl J. Über die Fähigkeit einer Schimpansin, Umwege mit selbständigen Zwischenzielen zu überblicken. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1968;25:89-103.
- Döhl J. Zielorientiertes Verhalten beim Schimpansen. *Naturwissenschaft und Medizin*. 1970;34:43-57.
- Draycott S, Dabbs A. Cognitive dissonance 1: An overview of the literature and its integration into theory and practice in clinical psychology. *British Journal of Clinical Psychology*. 1998;37(3):341-353.
- Drent PJ, van OK, van Noordwijk AJ, Drent PJ, van Oers K, van Noordwijk AJ. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2003;270(1510):45-51.
- Dreverman JWM, Van der Poel AJM, The Dutch Diarrhoea Trialists Group. Loperamide oxide in acute diarrhoea: a double-blind, placebo-controlled trial. *Alimentary Pharmacology & Therapeutics*. 1995;9:441-446.
- Driscoll CA, Menotti-Raymond M, Nelson G, Goldstein D, O'Brien SJ. Genomic microsatellites as evolutionary chronometers: a test in wild cats. *Genome Research*. 2002;12:414-423.
- Dromi E. Early lexical development. In: Barrett M, editor. The development of language. London: Psychology Press; 1999. p. 99-131.

- Drukker JW, Tassenaar V. Paradoxes of modernization and material well-being in the Netherlands during the nineteenth century. In: Steckel RH, Floud R, editors. *Health and welfare during industrialization*. Chicago: University of Chicago Press; 1997. p. 331-377.
- du Bois-Reymond E. *Über die Grenzen des Naturerkenntens*. Leipzig: Veit & Comp.; 1872.
- Dubois F, Cezilly F. Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2002;52(5):357-364.
- Duchenne GB. *Mécanisme de la physiologie humaine, ou Analyse électro-physiologique de l'expression des passions applicable à la pratique des arts plastiques*. (English: Duchene and Cuthbertson 1990). Paris: Librairie J.B. Bailliere et Fils; 1862.
- Duchenne GB, Cuthbertson A. *The Electro-Physiological Analysis of the Expression of the Passions, Applicable to the Practice of the Plastic Arts*. New York: Cambridge University Press; 1990.
- Duffy KG, Wrangham RW, Silk JB. Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Current Biology*. 2007;17(15):R586-R587.
- Dugatkin LA. Tendency to inspect predators predicts mortality risk in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology*. 1992;3(2):124-127.
- Dunbar R. Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*. 1992;20:469-493.
- Dunbar R. How many friends does one person need? Dunbar's number and other evolutionary quirks. London: Faber and Faber Limited; 2010.
- Dunbar RI. The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Annals of Human Biology*. 2009;36(5):562-572.
- Dunbar RIM. Sociobiological explanations and the evolution of ethnocentricity. In: Reynolds V, Falger V, Vine I, editors. *The sociobiology of ethnocentrism*. London: Croom Helm; 1987. p. 48-59.
- Dunbar RIM. Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*. 1992;22:469-493.
- Dunbar RIM. Coevolution of neocortical size, group size and language in humans. *Behavioral & Brain Sciences*. 1993;16(4):681-694.
- Dunbar RIM. The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*. 1998;6:178-190.
- Dunlap JC. Molecular bases for circadian clocks. *Cell*. 1999;96:271-290.
- Dunlap K. Are there any instincts? *Journal of Abnormal Psychology*. 1919;14(5):307-311.
- Dunn KM, Cherkas LF, Spector TD. Genetic influence on variation in female orgasmic function: a twin study. *Biology Letters*. 2005;1:260-263.
- Dunning D. The Dunning-Kruger Effect: On being ignorant of one's own ignorance. *Advances in Experimental Social Psychology*. 2011;44:247-295.
- Dupanloup I, Pereira L, Bertorelle G, Calafell F, Prata MJ, Amorim A, et al. A recent shift from polygyny to monogamy in humans is suggested by the analysis of worldwide Y-chromosome diversity. *Journal of Molecular Evolution*. 2003;57:85-97.
- Duranti A. Heteroglossia in Samoan oratory. *Pacific Studies*. 1992;15(4):155-175.
- Durham WH. Assessing the gaps in Westermarck's theory. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 121-138.
- Durkheim E. *Le suicide* (English: Durkheim e.a. 1951). Paris: Alcan; 1897.
- Durkheim E. *Les formes élémentaires de la vie religieuse* (English: Durkheim and Swain 1995). Paris: Alcan; 1912.
- Durkheim E, Spaulding JA, Simpson G. *Suicide: A study in sociology*. New York: Free Press; 1951.
- Durkheim E, Swain JW. *The elementary forms of the religious life*. New York: The Free Press; 1995.
- Dutton DG, Boyanowsky EO, Bond MH. Extreme mass homicide: From military massacre to genocide. *Aggression and Violent Behavior*. 2005;10:437-473. (<http://www.humiliationstudies.org/documents/BondExtremeMassHomicide.pdf>).
- Dutton E, Lynn R. A negative Flynn effect in Finland, 1997-2009. *Intelligence*. 2013;41:817-820.
- Dwyer T, Ponsonby AL. The decline of SIDS: A success story for epidemiology. *Epidemiology*. 1996;7(3):323-325.
- Dzik J. Early metazoan evolution and the meaning of its fossil record. *Evolutionary Biology*, Vol 27. New York: Plenum Press; 1993. p. 339-386.
- Eaton GG, Resko JA. Plasma testosterone and male dominance in a Japanese macaque (*Macaca fuscata*) troop compared with repeated measures of testosterone in laboratory males. *Hormones & Behavior*. 1974;5(3):251-259.
- Eaves LJ, Eysenck HJ, Martin NG. *Genes, culture, and personality: an empirical approach*. Academic Press; 1989.
- Eaves LJ, Martin NG, Heath AC. Religious affiliation in twins and their parents: Testing a model of cultural inheritance. *Behavior Genetics*. 1990;20(1):1-22.
- Ebensperger LA. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriologica*. 2001;46(2):115-144.
- Ebenstein W. *Today's isms*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice Hall; 1954.
- Eberhard JR. Evolution of nest-building behavior in *Agapornis* parrots. *Auk*. 1998;115(2):455-464.
- Ebersberger I, Metzler D, Schwarz C, Pääbo S. Genomewide comparison of DNA sequences between humans and chimpanzees. *American Journal of Human Genetics*. 2002;70:1490-1497.
- Ebert JP, Wegner DM. Mistaking randomness for free will. *Consciousness and Cognition*. 2011;20(3):965-971.
- Eccles JC. *How the self controls its brain*. Berlin: Springer Verlag; 1994.
- Edelman M. *The symbolic uses of politics*. Champaign, Ill: University of Illinois Press; 1960.
- Edmands S. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology*. 2007;16:463-475.
- Edwards AWF. Human genetic diversity: Lewontin's fallacy. *Bioessays*. 2003;25:798-801.
- Egerton FN. Changing concepts of the balance of nature. *Quarterly Review of Biology*. 1973;48:322-350.
- Eggen JB. Is instinct an entity? *Journal of Abnormal and Social Psychology*. 1926;21:38-51.
- Eggermont JJ, Johannesma PIM, Aertsen AMHJ. Reverse-correlation methods in auditory research. *Quarterly Reviews of Biophysics*. 1983;16(3):341-414.
- Egnor SER, Hauser MD. A paradox in the evolution of primate vocal learning. *Trends in Neurosciences*. 2004;27(11):649-654.
- Ehret G. Categorical perception of sound signals: Facts and hypotheses from animal studies. In: Harnad S, editor. *Categorical perception. The groundwork of cognition*. Cambridge: Cambridge University Press; 1987. p. 301-311.
- Ehrlich P. *Human Natures: genes, cultures, and the human prospect*. Washington DC: Island Press; 2000.
- Ehrlinger J, Johnson K, Banner M, Dunning D, Kruger J. Why the unskilled are unaware: further explorations of (absent) self-insight among the incompetent. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*. 2008;105(1):98-121.
- Eibl-Eibesfeldt I. Similarities and differences between cultures in expressive movements. In: Hinde RA, editor. *Non-verbal communication*. Cambridge: Cambridge University Press; 1972. p. 297-314.

- Eibl-Eibesfeldt I. The expressive behavior of the deaf-and-blind born. In: von Cranach M, Vine I, editors. *Social communication and movement: studies of interaction and expression in man and chimpanzee*. London: Academic Press; 1973. p. 163-194.
- Eibl-Eibesfeldt I. *The biology of peace and war*. New York: Viking Press; 1979.
- Eibl-Eibesfeldt I. *Human ethology*. New York: Aldine De Gruyter; 1989.
- Eicher JD, Powers NR, Miller NN, et al. Genome-wide association study of shared components of reading disability and language impairment. *Genes Brain & Behavior*. 2013;12:792-801.
- Eilers RE, Oller DK, Benito-Garcia CR. The acquisition of voicing contrasts in Spanish and English learning infants and children: a longitudinal study. *Journal of Child Language*. 1984;11:313-336.
- Eilers RE, Oller DK. Infant vocalizations and the early diagnosis of severe hearing impairment. *Journal of Pediatrics*. 1994;124(2):199-203.
- Einstein A. Zur Elektrodynamik bewegter Körper. *Annalen der Physik*. 1905;17:891-921.
- Einstein A. Ist die Trägheit eines Körpers von seinem Energieinhalt abhängig? *Annalen der Physik*. 1905;323(13):639-641.
- Einstein A. Über das Relativitätsprinzip und die aus demselben gezogenen Folgerungen (On the relativity principle and the conclusions drawn from it). *Jahrbuch der Radioaktivität*. 1907;4:411-462.
- Einstein A. Die Grundlage der allgemeinen Relativitätstheorie. *Annalen der Physik*. 1916;49(4):769-822.
- Einstein A, Podolsky B, Rosen N. Can quantum-mechanical description of physical reality be considered complete? *Physical Review (ser 2)*. 1935;47:777-780.
- Eisenberg N, Guthrie IK, Cumberland A, Murphy BC, Shepard SA, Zhou Q, et al. Prosocial development in early adulthood: a longitudinal study. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2002;82(6):993-1006.
- Eisikowitch D, Galil J. Effect of wind on the pollination of *Pantracium maritimum* L. (Amaryllidaceae) by hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae). *Journal of Animal Ecology*. 1971;40(3):673-678.
- Ekman P, Friesen WV, Ancoli S. Facial signs of emotional experience. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1980;39(9):1125-1134.
- Ekman P, Friesen WV. Felt, false, and miserable smiles. *Journal of Nonverbal Behavior*. 1982;6(4):238-252.
- Ekman P, Friesen WV, O'Sullivan M. Smiles when lying. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1988;54(3):414-420.
- Ekman P, Davidson RJ, Friesen WV. The Duchenne smile: emotional expression and brain physiology II. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1990;58(2):342-353.
- Eley TC, Lichtenstein P, Moffitt TE. A longitudinal behavioral genetic analysis of the etiology of aggressive and nonaggressive antisocial behavior. *Development & Psychopathology*. 2003;15(2):383-402. (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12931834>).
- Elgar MA. House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if the resources are divisible. *Animal Behaviour*. 1986;34:169-174.
- Elias N. Über den Prozess der Zivilisation. Sociogenetische und psychogenetische Untersuchungen. (English: Elias 1969, 1982). Basel: Verlag Haus zum Falken; 1939.
- Elias N. *The civilizing process*. Vol I. The history of manners. Oxford: Blackwell; 1969.
- Elias N. *The civilizing process*. Vol II. State formation and civilization. Oxford: Blackwell; 1982.
- Ellis BJ, McFadyen-Ketchum S, Dodge KA, Pettit GS, Bates JE. Quality of early family relationships and individual differences in the timing of pubertal maturation in girls: A longitudinal test of an evolutionary model. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1999;77(2):387-401.
- Ellis BJ, Garber J. Psychosocial antecedents of variation in girls' pubertal timing: maternal depression, stepfather presence, and marital and family stress. *Child Development*. 2000;71(2):485-501.
- Ellis CJK. The pupillary light reflex in normal subjects. *British Journal of Ophthalmology*. 1981;65:754-759.
- Ellis JJ, Glaholt MG, Reingold EM. Eye movements reveal solution knowledge prior to insight. *Consciousness and Cognition*. 2011;20:768-776.
- Ellison CG, Sherkat DE. Obedience and autonomy: Religion and parental values reconsidered. *Journal for the Scientific Study of Religion*. 1993;32(4):313-329.
- Elowson AM, Snowdon CT, Lazaro-Perea C. Infant 'babbling' in a nonhuman primate: Complex vocal sequences with repeated call types. *Behaviour*. 1998;135(5):643-664.
- Emde RN, McCartney RD, Harmon RJ. Neonatal smiling in REM states. IV. Premature study. *Child Development*. 1971;42:1657-1661.
- Emerich DM, Creaghead NA, Grether SM, Murray D, Grasha C. The comprehension of humorous materials by adolescents with high-functioning autism and Asperger's syndrome. *Journal of Autism & Developmental Disorders*. 2003;33(3):253-257.
- Emerson AE. Social coordination and the superorganism. *American Midland Naturalist*. 1939;21(1):182-209.
- Emery LS, gnaye KM, I, am AW, K, JM, et al. Estimates of continental ancestry vary widely among individuals with the same mtDNA haplogroup. *American Journal of Human Genetics*. 2015;96(2):183-193.
- Emery NJ, Clayton NS. The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*. 2004;306:1903-1907.
- Emery NJ, Seed AM, von Bayern AMP, Clayton NS. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2007;362:489-505.
- Emlen ST. The stellar-orientation system of a migratory bird. *Scientific American*. 1975;233(2):102-111.
- Emlen ST. An evolutionary theory of the family. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1995;92(18):8092-8099.
- Enard W, Przeworski M, Fisher SE, Lai CS, Wiebe V, Kitano T, et al. Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature*. 2002;418(6900):869-872.
- Endicott P. Introduction: revisiting the "negrito" hypothesis: a transdisciplinary approach to human prehistory in southeast Asia. *Human Biology*. 2013;85(1-3):7-20.
- Engel C. Dictator games: meta study. *Experimental Economics*. 2011;14(4):583-610.
- Engel C, Glöckner A. Role-induced bias in court: an experimental analysis. *Journal of Behavioral Decision Making*. 2013;26(3):272-284.
- Engelmann JM. *Chimpanzees Trust Their Friends*. *Current Biology*. 2016;26(2):252-256.
- Engels F. *Die Lage der arbeitenden Klasse in England* (English: Engels 1847). Leipzig: Otto Wigand; 1845.
- Engels F. *The condition of the working class in England*. New York: 1847.
- Engerman SL. The Standard of Living debate in international perspective: measures and indicators. In: Steckel RH, Floud R, editors. *Health and welfare during industrialization*. Chicago: The University of Chicago Press; 1997. p. 17-45.
- Ens BJ, Choudhury S, Black JM. Mate fidelity and divorce in monogamous birds. In: Black JM, editor. *Partnerships in birds: the study of monogamy*. Oxford: Oxford University Press; 1996. p. 344-402.

- Eppig C, Fincher CL, Thornhill R. Parasite prevalence and the worldwide distribution of cognitive ability. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2010;277:3801-3808.
- Eppig C, Fincher CL, Thornhill R. Parasite prevalence and the distribution of intelligence among the states of the USA. *Intelligence*. 2011;39:155-160.
- Epstein R, Kirshnit CE, Lanza RP, Rubin LC. 'Insight' in the pigeon: antecedents and determinants of an intelligent performance. *Nature*. 1984;308:61-62.
- Epstein S, Lipson A, Holstein C, Huh E. Irrational reactions to negative outcomes: Evidence for two conceptual systems. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1992;62:328-339.
- Ereshefsky M. Mystery of mysteries: Darwin and the species problem. *Cladistics*. 2011;27:67-79.
- Erhardt A. Kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Biereus de Haan "Der Stieglitz als Schöpfer". *Zeitschrift für Psychologie*. 1933;130:393-398.
- Erickson MT. Evolutionary thought and the current clinical understanding of incest. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 161-189.
- Ericsson KA, Krampe RT, Tesch-Romer C. The role of deliberate practice in the acquisition of expert performance. *Psychological Review*. 1993;100(3):363-406.
- Ernst E. A systematic review of systematic reviews of homeopathy. *British Journal of Clinical Pharmacology*. 2002;54(6):577-582.
- Essock-Vitale SM. The reproductive success of wealthy Americans. *Ethology and Sociobiology*. 1984;5:45-49.
- Etienne AS. Searching behaviour towards a disappearing prey in the domestic chick as affected by preliminary experience. *Animal Behaviour*. 1973;21:749-761.
- Euclid, Billingsley H. *The elements of geometry of Euclid of Megara*. London: John Daye; 1570.
- Euclides. *Stoicheia ('Elements', English translation: Euclid and Billingsley 1570)*. 300 B.C.
- Eva KW. What every teacher needs to know about clinical reasoning. *Medical Education*. 2004;39(1):98-106.
- Evans DM, Gillespie NA, Martin NG. Biometrical genetics. *Biological Psychology*. 2002;61:33-51.
- Evans EF, Palmer AR. Relationship between the dynamic range of cochlear nerve fibers and their spontaneous activity. *Experimental Brain Research*. 1980;40(1):115-118.
- Evans JStBT, Barston JL, Pollard P. On the conflict between logic and belief in syllogistic reasoning. *Memory & Cognition*. 1983;11(3):295-306.
- Evans JStBT. Dual-processing accounts of reasoning, judgment, and social cognition. *Annual Review of Psychology*. 2008;59:255-278.
- Evans N, Levinson SC. The myth of language universals: language diversity and its importance for cognitive science. *Behavioral & Brain Sciences*. 2009;32(5):429-448.
- Evans PD, Mekel-Bobrov N, Vallender EJ, Gilbert SL, Malcolm CM. Adaptive evolution of ASPM, a major determinant of cerebral cortex size in humans. *Human Molecular Genetics*. 2004;13:489-494.
- Evans PD, Anderson JR, Vallender EJ, Choi SS, Lahn BT. Reconstructing the evolutionary history of microcephalin, a gene controlling human brain size. *Human Molecular Genetics*. 2004;13:1139-1145.
- Everett C. Climate, vocal folds, and tonal languages: Connecting the physiological and geographic dots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015;112(5):1322-1327.
- Everett H. Relative state formulation of quantum mechanics. *Reviews of Modern Physics*. 1957;29(3):454-462.
- Excoffier L, Pellegrini B, Sanchez-Mazas A, Simon C, Langaney A. Genetics and history of sub-Saharan Africa. *American Journal of Physical Anthropology*. 1987;30(suppl S8):151-194.
- Eysenck HJ. *Dimensions of personality*. London: Routledge & Kegan Paul; 1947.
- Eysenck HJ. *Race, intelligence and education*. London: Temple Smith; 1971.
- Eysenck HJ, Eysenck SBG. *Psychoticism as a dimension of personality*. London: Hodder & Stoughton; 1976.
- Eysenck HJ, Eysenck M. *Mindwatching*. London: Michael Joseph Ltd.; 1981.
- Eysenck HJ. Testing one of Rushton's hypotheses. *Behavioral & Brain Sciences*. 1989;12:523-524.
- Eysenck HJ. *Dimensions of personality: 16, 5 or 3? Criteria for a taxonomic paradigm*. *Personality & Individual Differences*. 1991;12(8):773-790.
- Eysenck SBG, Eysenck HJ. The place of impulsiveness in a dimensional system of personality description. *British Journal of Social & Clinical Psychology*. 1977;16:57-68.
- Fabre JH. Étude sur l'instinct et les métamorphoses des Spéigiens. *Annales de Sciences naturelles et de Zoologie*. 1855;4(5).
- Fabre JH, Teixeira de Mattos A. *The hunting wasps*. London: Hodder and Stoughton; 1915.
- Fabre JH, Teixeira de Mattos A. *The mason wasps*. London: Hodder and Stoughton; 1919.
- Fama EF. Efficient capital markets: A review of theory and empirical work. *Journal of Finance*. 1970;25(2):383-417.
- Fan J, Wu Y, Fossella JA, Posner MI. Assessing the heritability of attentional networks. *BMC Neuroscience*. 2001;2(14) (DOI: 10.1186/1471-2202-2-14).
- Fareed M. Genetics of consanguinity and inbreeding in health and disease. *Annals of Human Biology*. 2017;44(2):99-107.
- Faris E. The nature of human nature. *Proceedings of the American Sociological Society*. 1925;20:15-29.
- Faris E. The primary group: essence and accident. *American Journal of Sociology*. 1932;38(1):41-50.
- Farquharson R. *Theory of voting*. New Haven: Yale University Press; 1969.
- Farré M, Micheletti D, Ruiz-Herrera A. Recombination rates and genomic shuffling in human and chimpanzee - A new twist in the chromosomal speciation theory. *Molecular Biology & Evolution*. 2012;30(4):853-864.
- Farrow MG, Juberg RC. Genetics and laws prohibiting marriage in the United States. *JAMA*. 1969;209(4):534-538.
- Faulkes CG, Bennett NC, Bruford MW, O'Brien HP, Aguilar GH, Jarvis JUM. Ecological constraints drive social evolution in the African mole-rats. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1997;264:1619-1627.
- Faulkes CG, Bennett NC. Family values: group dynamics and social control of reproduction in African mole-rats. *Trends in Ecology & Evolution*. 2001;16(4):184-190.
- Faux SF, Miller HL. Evolutionary speculations on the oligarchic development of Mormon polygyny. *Ethology and Sociobiology*. 1984;5:15-31.
- Fazio RH, Jackson JR, Dunton BC, Williams CJ. Variability in automatic activation as an unobstructive measure of racial attitudes: a bona fide pipeline? *Journal of Personality and Social Psychology*. 1995;69(6):1013-1027.
- Fechner GT. *Elemente der Psychophysik*. Leipzig: Breitkopf & Härtel; 1860.
- Fedorenko E, Hsieh PJ, Nieto-Castañón A, Whitfield-Gabrieli S, Kanwisher N. New method for fMRI investigations of language: defining ROIs functionally in individual subjects. *Journal of Neurophysiology*. 2010;104:1177-1194.
- Fedorenko E, Scott TL, Brunner P, et al. Neural correlate of the construction of sentence meaning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016;113(41):E6256-E6262.
- Feest U. Operationism in psychology: What the debate is about, what the debate should be about. *Journal of the History of the Behavioral Sciences*. 2005;41(2):131-149.

- Fehr E, Gächter S. Reciprocity and economics: the economic implications for Homo reciprocans. *European Economic Review*. 1998;42:845-859.
- Fehr E, Gächter S. Cooperation and punishment in public goods experiments. *American Economic Review*. 2000;90(4):980-994.
- Fehr E, Gächter S. Altruistic punishment in humans. *Nature*. 2002;415:137-140.
- Fehr E, Fischbacher U, Gächter S. Strong reciprocity, human cooperation, and the enforcement of social norms. *Human Nature*. 2002;13:1-25.
- Fehr E, Fischbacher U. The nature of human altruism. *Nature*. 2003;425:785-791. (<http://www.seminario2007.unal.edu.co/documentos/Fehr%203.pdf>).
- Fehr E, Henrich J. Is strong reciprocity a maladaptation? On the evolutionary foundations of human altruism. In: Hammerstein P, editor. *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge, Mass.: MIT Press; 2003. p. 55-82.
- Fehr E, Fischbacher U. Third-party punishment and social norms. *Evolution & Human Behavior*. 2004;25:63-87. (<ftp://ftp.unizh.ch/iew/RePEc/zur/fehr/ThirdPartyPunishmentSocialNorms.pdf>).
- Fehr E, Bernhard H, Rockenbach B. Egalitarianism in young children. *Nature*. 2008;454(7208):1079-1083. (<http://oms.educ.msu.edu/vidiawiki/images/vidiawiki/Nature07155.pdf>).
- Feigenson L, Dehaene S, Spelke E. Core systems of number. *Trends in Cognitive Sciences*. 2004;8(7):307-314.
- Feigenson L, Carey S. On the limits of infants' quantification of small object arrays. *Cognition*. 2005;97:295-313.
- Feigl H. Operationism and scientific method. *Psychological Review*. 1945;52(5):250-259.
- Feigl H. The 'mental' and the 'physical'. Minneapolis: 1958.
- Feinman D. Infant response to race, size proximity, and movement of strangers. *Infant Behavior and Development*. 1980;3:187-204.
- Feinman S, Lewis M. Social referencing at ten months: A second-order effect on infants' responses to strangers. *Child Development*. 1983;54:878-887.
- Feldblum JT, Wroblewski EE, Rudicell RS, Hahn BH, Paiva T, Cetinkaya-Rundel M, et al. Sexually coercive male chimpanzees sire more offspring. *Current Biology*. 2014;24(23):2855-2860.
- Fenson L, Dale PS, Reznick JS, Bates E, Thal DJ, Pethick SJ. Variability in early communicative development. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 1994;59(5):1-189.
- Fenstermacher SK, Saudino KJ. Toddler see, toddler do? Genetic and environmental influences on laboratory-assessed elicited imitation. *Behavior Genetics*. 2007;37(5):639-647.
- Ferguson CA. Baby talk in six languages. *American Anthropologist*. 1964;66(6):103-114.
- Ferguson CA. Talking to children: A search for universals. In: Greenberg JH, editor. *Universals of human language*. Volume 1. Method & theory. Stanford, California: Stanford University Press; 1978. p. 203-224.
- Fernald A. Four-month-old infants prefer to listen to motherese. *Infant Behavior and Development*. 1985;8:181-195.
- Fernald A, Kuhl PK. Acoustic determinants of infant preference for motherese speech. *Infant Behavior and Development*. 1987;10:279-293.
- Fernald A, Taeschner T, Dunn J, Papousek M, de Boysson-Bardies B, Fukui I. A cross-language study of prosodic modifications in mothers' and fathers' speech to preverbal children. 1989. Report No.: 16.
- Fernald A. Meaningful melodies in mothers' speech to infants. In: Papousek H, Jürgens U, Papousek M, editors. *Nonverbal vocal communication*. Cambridge: Cambridge University Press; 1992. p. 262-282.
- Fernando SD, Rodrigo C, Rajapakse S. The 'hidden' burden of malaria: cognitive impairment following infection. *Malaria Journal*. 2010;9(366).
- Ferrara P, Corsello G, Quattrocchi E, et al. Caring for infants and children following alternative dietary patterns. *Journal of Pediatrics*. 2017;187:339-340.
- Ferrari PF, Visalberghi E, Paukner A, Fogassi L, Ruggiero A, Suomi SJ. Neonatal imitation in Rhesus macaques. *Plos Biology*. 2006;4(9):1501-1508.
- Ferrari PF, Bonini L, Fogassi L. From monkey mirror neurons to primate behaviours: possible 'direct' and 'indirect' pathways. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2009;364(1528):2311-2323.
- Ferreira RG, Emidio RA, Jerulasinsky L. Three stones for three seeds: natural occurrence of selective tool use by capuchins (*Cebus libidinosus*) based on an analysis of the weight of stones found at nutting sites. *American Journal of Primatology*. 2010;72(3):270-275.
- Ferry AL, Hespos SJ, Waxman SR. Nonhuman primate vocalizations support categorization in very young human infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(38):15231-15235.
- Ferster CB, Skinner BF. *Schedules of reinforcement*. New York: Appleton-Century-Crofts; 1957.
- Fessler DMT, Navarrete CD. Third-party attitudes toward sibling incest. Evidence for Westermarck's hypotheses. *Evolution & Human Behavior*. 2004;25:277-294.
- Fessler DMT. Neglected natural experiments germane to the Westermarck hypothesis. The Karo Batak and the Oneida Community. *Human Nature*. 2007;18(4):355-364.
- Festinger L. *A theory of cognitive dissonance*. Stanford, CA: Stanford University Press; 1957.
- Ficino M. *De amore*. Florence: 1484.
- Ficken MS, Ficken RW. Effect of number, kind and order of song elements on playback responses of the Golden-winged Warbler. *Behaviour*. 1973;46:114-128.
- Field GC. Faculty psychology and instinct psychology. *Mind*. 1921;30(119):257-270.
- Field TM, Cohen D, Garcia R, Greenberg R. Mother-stranger face discrimination by the newborn. *Infant Behavior and Development*. 1984;7(1):19-25.
- Fink S, Excoffier L, Heckel G. Mammalian monogamy is not controlled by a single gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006;103(29):10956-10960.
- Finney G. *Look who's laughing: Gender and comedy*. Langhorne, PA: Gordon and Breach; 1994.
- Firnberg E, Labonte JW, Gray JJ, Ostermeier. A Comprehensive, High-Resolution Map of a Gene's Fitness Landscape. *Molecular Biology & Evolution*. 2016;33(5):1378.
- Fischbacher U, Gächter S, Quercia S. The behavioral validity of the strategy method in public good experiments. *Journal of Economic Psychology*. 2012;33(4):897-913.
- Fischer B, Boch R. Saccadic eye movements after extremely short reaction times in the monkey. *Brain Research*. 1983;260(1):21-26.
- Fischer B. Express saccades in man and monkey. *Progress in Brain Research*. 1986;64:155-160.
- Fischer J, Klapproth M. Charting the neglected West: The social system of Guinea baboons. *American Journal of Physical Anthropology*. 2017;162 Suppl 63:15-31.
- Fischer ME, Vitek ME, Hedeker D, Henderson WG, Jacobsen SJ, Goldberg J. A twin study of erectile dysfunction. *Archives of Internal Medicine*. 2004;164:165-168.
- Fischhoff B, Beyth R. "I knew it would happen". Remembered probabilities of once-future things. *Organizational Behavior and Human Performance*. 1975;13:1-16.
- Fischhoff B. Hindsight is not foresight: The effect of outcome knowledge on judgment under uncertainty. *Journal of experimental psychology*. 1975;1(3):288-299.

- Fisher H. The nature and evolution of romantic love. In: Jankowiak W, editor. *Romantic passion*. New York: Columbia University Press; 1995. p. 23-41.
- Fisher H. *Why we love: The nature and chemistry of romantic love*. New York: Henry Holt; 2004.
- Fisher H. The drive to love: the neural mechanism for mate selection. In: Sternberg RJ, Weis K, editors. *The new psychology of love*. New haven: Yale University Press; 2006. p. 87-115.
- Fisher HE. Lust, attraction, and attachment in mammalian reproduction. *Human Nature*. 1998;9(1):23-52.
- Fisher J, Hinde RA. The opening of milk bottles by birds. *British Birds*. 1949;42:347-357.
- Fisher RA. The evolution of sexual preferences. *Eugenics Review*. 1915;7:184-192.
- Fisher RA. The correlations between relatives on the supposition of Mendellian inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 1918;52:399-433.
- Fisher RA. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press; 1930.
- Fitch WT. The evolution of speech: a comparative review. *Trends in Cognitive Sciences*. 2000;4(7):258-267.
- Fitch WT, Hauser MD. Unpacking "honesty": Vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals. In: Simmons AM, Popper AN, Fay RR, editors. *Acoustic communication*. New York: Springer-Verlag; 2003. p. 65-137.
- Fitch WT. The biology and evolution of music: A comparative perspective. *Cognition*. 2006;100:173-215.
- Fitch WT. Unity and diversity in human language. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2011;366(1563):376-388.
- Fitzgerald M, Millard C, McIntosh N. Cutaneous hypersensitivity following peripheral tissue damage in newborn infants and its reversal with topical anaesthesia. *Pain*. 1989;39(1):31-36.
- Fitzgerald M. The development of nociceptive circuits. *Nature Reviews Neuroscience*. 2005;6:507-520.
- Flanagan O. *The science of the mind*, 2nd edition. Cambridge MA: MIT Press; 1991.
- Flannery KV. The cultural evolution of civilizations. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1972;3:399-426.
- Fleagle JG, Assefa Z, Brown FH, Shea JJ. Paleoanthropology of the Kibish Formation, southern Ethiopia: Introduction. *Journal of Human Evolution*. 2008;55(3):360-365.
- Fleeson W. Moving personality beyond the person-situation debate. *Current Directions in Psychological Science*. 2004;13(2):83-87.
- Fleeson W, Nofhle EE. The end of the person-situation debate: an emerging synthesis in the answer to the consistency question. *Social and Personality Psychology Compass*. 2008;2(4):1667-1684.
- Flege JE, Yeni-Komshian GH, Liu S. Age constraints on second-language acquisition. *Journal of Memory and Language*. 1999;41:78-104.
- Fleischmann M, Pons S, Hawkins M, Hoffman RJ. Measurement of (gamma)-rays from cold fusion. *Nature*. 1989;339:667-669.
- Flicek P. Evolutionary biology: The handiwork of tinkering. *Nature*. 2013;500(7461):158-159.
- Flinn MV, Low BS. Resource distribution, social competition, and mating patterns in human societies. In: Rubenstein DI, Wrangham RW, editors. *Ecological aspects of social evolution*. Princeton, HJ: Princeton University Press; 1986.
- Floud R, Harris B. Health, Height and welfare: Britain, 1700- 1980. In: Steckel RH, Floud R, editors. *Health and welfare during industrialization*. Chicago: The University of Chicago Press; 1997. p. 91-126.
- Floud R, Fogel RW, Harris B, Hong SC. *The changing body. Health, nutrition, and human development in the Western World since 1700*. New York: Cambridge University Press; 2011.
- Flower TP, Gribble M, Ridley AR. Deception by flexible alarm mimicry in an African bird. *Science*. 2014;344(6183):513-516.
- Flynn JR. The mean IQ of Americans: Massive gains 1932 to 1978. *Psychological Bulletin*. 1984;95:29-51.
- Flynn JR. Massive IQ gains in 14 nations: what IQ tests really measure. *Psychological Bulletin*. 1987;101:171-191.
- Flynn JR. Massive IQ gains on the Scottish WISC: Evidence against Brand et al.'s hypothesis. *Irish Journal of Psychology*. 1990;11:41-50.
- Flynn JR. IQ gains, WISC subtests and fluid g: g theory and the relevance of Spearman's hypothesis to race. In: Bock GR, Goode JA, Webb K, editors. *The nature of intelligence*. Novartis Foundations symposium. Volume 233. London: Novartis Foundation; 2000. p. 202-227.
- Flynn JR. *What is intelligence? Beyond the Flynn effect*. New York: Cambridge University Press; 2007.
- Flynn JR, Shayer M. IQ decline and Piaget: Does the rot start at the top? *Intelligence*. 2018;66:112-121.
- Fodor J. *Representations*. Cambridge, Ma: MIT Press; 1981.
- Fodor J. *The modularity of mind*. Cambridge, MA: MIT Press; 1983.
- Fodor JA. *The language of thought*. Cambridge MA: Cambridge University Press; 1975.
- Fodor JA. The mind-body problem. *Scientific American*. 1981;244(1):114-123.
- Fog A. *Warlike and peaceful societies: The interaction of genes and culture*. Cambridge, UK: Open Book Publishers; 2017.
- Fogel RW. Physical growth as a measure of the economic well-being of populations: the eighteenth and nineteenth century. In: Falkner F, Tanner JM, editors. *Human growth: A comprehensive treatise, vol 3*. New York: Plenum Press; 1986. p. 263-281.
- Folger T. Mass hysteria. *Scientific American*. 2017;316(2):42-49.
- Fondeville S, Martin-Loeches M. Cognitive mechanisms for the evolution of religious thought. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2013;1299:84-90.
- Foot P. The problem of abortion and the doctrine of the double effect. *Oxford Review*. 1967;5.
- Ford CS, Beach FA. *Patterns of sexual behavior*. New York: Harper & Brothers; 1951.
- Ford RA. Neurobehavioral correlates of abnormal repetitive behaviour. *Behavioural Neurology*. 1991;4:113-119.
- Forster P. Ice ages and the mitochondrial DNA chronology of human dispersals: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2004;359:255-264.
- Fortes M, Evans-Pritchard EE. *African political systems*. London: Oxford University Press; 1940.
- Fortescue J. *De laudibus legum angliae* (manuscript, published 1616). London: Companie of Stationers; 1471.
- Fossey D. *Gorillas in the mist*. Boston: Houghton Mifflin; 1983.
- Fossey D. Infanticide in mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*) with comparative notes on chimpanzee. In: Hausfater G, Hrdy SB, editors. *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. Hawthorne, N.Y.: Aldine; 1984. p. 217-236.
- Fowler JH, Schreiber D. Biology, politics, and the emerging science of human nature. *Science*. 2008;322:912-914.
- Fox R. Primate kin and human kinship. In: Fox R, editor. *Biosocial Anthropology*. New York: Wiley; 1975. p. 9-35.
- Fox R. The Seville declaration: Anthropology's auto-da-fé. *Academic Questions*. 1988;1(4):35-47.
- Fragaszy D, Izar P, Visalberghi E, Ottoni EB, de Oliveira MG. Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools. *American Journal of Primatology*. 2004;64:359-366.

- Fragaszy D, Pickering T, Liu Q, Ottoni E, Visalberghi E. Bearded capuchin monkeys' and humans' efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. *Animal Behaviour*. 2010;79(2):321-332.
- Fraisse P. *Psychologie du temps* (English; Fraisse 1963). Paris: Presses Universitaires de France; 1957.
- Fraisse P. *The psychology of time*. New York: Harper & Row; 1963.
- Fraisse P. The adaptation of the child to time. In: Friedman WJ, editor. *The developmental psychology of time*. New York: Academic Press; 1982. p. 113-140.
- Fraley RC, Brumbaugh CC, Marks MJ. The evolution and function of adult attachment: A comparative and phylogenetic analysis. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2005;89(5):731-746.
- Francis ST. The origins of dance: The perspective of primate evolution. *Dance Chronicle*. 1991;14(2-3):203-220.
- Frandsen PJ. *Incestuous and close-kin marriage in ancient Egypt and Persia: an examination of the evidence*. Copenhagen: Museum Tusulanum Press; 2009.
- Frank H, Frank MG. Comparison of problem-solving performance in six-week-old wolves and dogs. *Animal Behaviour*. 1982;30(1):95-98.
- Frank P. The pragmatic components in Carnap's "Elimination of metaphysics". In: Schilpp PA, editor. *The philosophy of Rudolf Carnap*. London: Cambridge University Press; 1963. p. 159-164.
- Frazer JG. *Totemism and exogamy: A treatise on certain early forms of superstition and society*. London: MacMillan & co.; 1910.
- Frazer JG. *The golden bough: A study in magic and religion (1890-1936)*. London: MacMillan; 1911.
- Frazer JG. *Garnered sheaves: essays, addresses, and reviews*. London: Macmillan; 1923.
- Frängsmyr T, Lindroth S, Eriksson G, Broberg G. *Linnaeus, the man and his work*. Berkeley: University of California Press; 1983.
- Frederick S. Cognitive reflection and decision making. *Journal of Economic Perspectives*. 2005;19(4):25-42.
- Fredriks AM, van Buuren S, Burgmeijer RJF, et al. Continuing positive secular growth change in the Netherlands 1955-1997. *Pediatric Research*. 2000;47(3):316-323.
- Freedman DA. From association to causation via regression. In: McKim VR, Turner SP, editors. *Causality in crisis? Statistical methods and the search for causal knowledge in the social sciences*. Notre Dame, Indiana: University of Notre Dame Press; 1997. p. 113-162.
- Freedman DG. The infant's fear of strangers and the flight response. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*. 1961;2:242-248.
- Freedman DG. Smiling in blind infants and the issue of innate vs. acquired. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*. 1964;5:171-184.
- Freedman DS, Khan LK, Serdula MK, Dietz WH, Srinivasan SR, Berenson GS. Relation of age at menarche to race, time period, and anthropometric dimensions: the Bogalusa heart study. *Pediatrics*. 2002;110(4):e43.
- Freeman D. *Margaret Mead and Samoa: the making and unmaking of an anthropological myth*. Cambridge Mass.: Harvard University Press; 1983.
- Freeman JD. *Human nature and culture*. In: Slatyer RO, editor. *Man and the new biology*. Canberra: Australian National University Press; 1970.
- Fregel R, Gomes V, Gusmao L, et al. Demographic history of Canary Islands male gene-pool: replacement of native lineages by European. *BMC Evolutionary Biology*. 2009;9:181. (<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/9/181>).
- Freud S. *Totem und Tabu: Einige Übereinstimmungen im Seelenleben der Wilden und der Neurotiker* (English: Freud and Brill 1919). Leipzig: Hugo Heller & Cie; 1913.
- Freud S. *Triebe und Triebchicksale* (English translation: Freud en Baines 1925). *Internationale Zeitschrift für Psychoanalysis*. 1915;3(2):84-100.
- Freud S, Brill AA. *Totem and taboo. Resemblances between the psychic lives of savages and neurotics*. New York: Moffat, Yard and Company; 1919.
- Freud S. *Jenseits des Lustprinzips* (English: Freud and Hubback 1922). Wien: Internationaler Psychoanalytischer Verlag; 1920.
- Freud S, Hubback CJM. *Beyond the pleasure principle (authorized translation)*. London: International Psychoanalytical Library, 4; 1922.
- Freud S, Baines CM. *Instincts and their vicissitudes*. In: Strachey J, editor. *Standard edition of the complete psychological works of Sigmund Freud*. Vol 14. London: Hogarth Press; 1925. p. 111-140.
- Frère CH, Krutzen M, Kopps AM, Ward P, Mann J, Sherwin WB. Inbreeding tolerance and fitness costs in wild bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2010;277(1694):2667-2673.
- Friebe C. *Das bleibende Rätsel der Kraft: Du Bois-Reynolds erstes Ignorabimus im Lichte der modernen Physik*. In: Bayertz K, Gerhard M, Jaeschke W, editors. *Weltanschauung, Philosophie und Naturwissenschaft im 19. Jahrhundert*. Band 3. *Der Ignorabimus-Streit*. Hamburg: Felix Meine Verlag; 2007. p. 117-131.
- Fried I, Mukamel R, Kreiman G. Internally generated pre-activation of single neurons in human medial frontal cortex predicts volition. *Neuron*. 2011;69:548-562.
- Friedkin NE. *Social cohesion*. *Annual Review of Sociology*. 2004;30:409-425.
- Friedman HS, Tucker JS, Tomlinson-Casey C, Schwartz JE, Wingard D, Criqui MH. Does childhood personality predict longevity? *Journal of Personality & Social Psychology*. 1993;65(1):176-185.
- Friedman M. *Essays in positive economics*. Chicago: University of Chicago Press; 1953.
- Friedmann H. *The instinctive emotional life of birds*. *Psychoanalytic Review*. 1934;3 & 4.
- Frijns CJM, Laman DM, van Duijn MAJ, van Duijn H. Normal values of patellar and ankle tendon reflex latencies. *Clinical Neurology & Neurosurgery*. 1997;99(1):31-36.
- Frith HJ. *Breeding of the mallee-fowl, *Leipoa ocellata* Gould (Megapodiidae)*. *Wildlife Research*. 1959;4(1):31-60.
- Fromm E. *Escape from freedom*. New York: Farrar & Rinehart; 1941.
- Frommen JG, Bakker TCM. Inbreeding avoidance through non-random mating in sticklebacks. *Biology Letters*. 2006;2:232-235.
- Frommen JG, Mehliis M, Brendler C, Bakker TCM. Shoaling decisions in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) - familiarity, kinship and inbreeding. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2007;61:533-536.
- Frost L, Bondy A. A common language; Using B.F. Skinner's verbal behavior for assessment and treatment of communication disabilities in SLP-ABA. *Journal of Speech and Language Pathology Applied Behavior Analysis*. 2006;1(2):103-110.
- Fry DP, Soderberg P. Lethal aggression in mobile forager bands and implications for the origins of war. *Science*. 2013;341(6143):270-273.
- Frye D, Zelazo PD, Palfai T. *Theory of mind and rule-based reasoning*. *Cognitive Development*. 1995;10:483-527.
- Fu VK. *Interracial-interethnic unions and fertility in the United States*. *Journal of Marriage and Family*. 2008;70(3):783-795.
- Fuller TK, Mech LD, Cochrane JF. *Wolf population dynamics*. In: Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press; 2003. p. 161-191.
- Fumagalli M, Korneliussen TS, Brandlund I, Hansen T. *Greenlandic Inuit show genetic signatures of diet and climate adaptation*. *Science*. 2015;349(6254):1343-1347.



- Funder DC, Ozer DJ. Behavior as a function of the situation. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1983;44(1):107-112.
- Furuichi T, Hashimoto C. Why do female bonobos have a lower copulation rate during estrus than chimpanzees? In: Boesch C, Hohmann G, Marchant LF, editors. *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*. New York: Cambridge University Press; 2002. p. 156-157.
- Furuichi T. Female contributions to the peaceful nature of bonobo society. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 2011;20(4):131-142.
- Gacsi M, Györi B, Miklósi A, et al. Species-specific differences and similarities in the behavior of hand-raised dog and wolf pups in social situations with humans. *Developmental Psychobiology*. 2005;47:111-122.
- Gairdner D, Pearson J. A growth chart for premature and other infants. *Archives of Disease in Childhood*. 1971;46:783-787.
- Gajdon GK, Fijn N, Huber L. Limited spread of innovation in a wild parrot, the kea (*Nestor notabilis*). *Animal Cognition*. 2006;9:173-181.
- Gale CR. Commentary: height and intelligence. *International Journal of Epidemiology*. 2005;34:678-679.
- Galea ER, Finney KM, Dixon AJP, Siddiqui A, Cooney DP. Aircraft accident statistics and knowledge database: Analyzing passenger behavior in aviation accidents. *Journal of Aircraft*. 2006;43(5):1272-1281. ([http://www.caa.co.uk/docs/33/2006\\_01.pdf](http://www.caa.co.uk/docs/33/2006_01.pdf)).
- Galef BG. Imitation in animals: History, definitions, and interpretation of data from the psychological laboratory. In: Zentall TR, Galef BG, editors. *Social learning: Psychological and biological perspectives*. Hillsdale, NJ: Erlbaum; 1988. p. 1-28.
- Galef BG Jr. Direct and indirect behavioral pathways in the social transmission of food avoidance. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1985;443:203-215.
- Galef BG Jr. The question of animal culture. *Human Nature*. 1992;3(2):157-178.
- Galef BG Jr, Giraldeau LA. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*. 2001;61:3-15.
- Galilei G. *Il Saggiatore* (English translation: Galilei and Drake 1957). Rome: Accademia dei Lincei; 1623.
- Galilei G, Drake S. *The assayer*. In: Drake S, editor. *Discoveries and opinions of Galileo*. New York: Doubleday & Co; 1957. p. 231-280.
- Gallup GG Jr. Chimpanzees: Self-recognition. *Science*. 1970;167:86-87.
- Galsworthy MJ, Paya-Cano JL, Liu L, et al. Assessing reliability, heritability and general cognitive ability in a battery of cognitive tasks or laboratory mice. *Behavior Genetics*. 2005;35:675-692.
- Galton F. *Hereditary genius: an inquiry into its laws and consequences*. London: Macmillan and Co.; 1869.
- Galván I, Sanz JJ. Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. *Behavioral Ecology*. 2011;22(5):1088-1095.
- Garamszegi LZ, Eens M, Török J. Birds reveal their personality when singing. *Plos One*. 2008;3(7):e2647. (doi:10.1371/journal.pone.0002647).
- Garcia J, Koelling RA. A comparison of aversions induced by X rays, toxins, and drugs in the rat. *Radiation Research*. 1967;(suppl. 7):439-450.
- Garcia J, Hankins WG. The evolution of bitter and the acquisition of toxiphobia. In: Denton DA, Coghlan JP, editors. *Olfaction and taste V*. New York: Academic Press; 1975. p. 39-45.
- Gardner BT, Gardner RA. Signs of intelligence in cross-fostered chimpanzees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1985;308:159-176.
- Gardner H. *Frames of mind: The theory of Multiple Intelligences*. New York: Basic Books; 1983.
- Gardner H. *Multiple intelligences: The theory in practice*. New York: Basic Books; 1993.
- Gardner H. On failing to grasp the core of MI theory: A response to Visser et al. *Intelligence*. 2006;34:503-505.
- Gardner H. Taking a multiple intelligences (MI) perspective. *Behavioral & Brain Sciences*. 2017;40:e203.
- Gardner RA, Gardner BT. Teaching sign language to a chimpanzee. *Science*. 1969;165:664-672.
- Gash A, Harding R. #Me Too? Legal discourse and everyday responses to sexual violence. *Laws*. 2018;7(21).
- Gat A. Why war? Motivations for fighting in the human state of nature. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 197-220.
- Gates H. Refining the incest taboo, with considerable help from Bronislaw Malinowski. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 139-160.
- Gaulin S, Bostr J. Cross-cultural differences in sexual dimorphism. Is there any variance to be explained? *Ethology and Sociobiology*. 1985;6:219-225.
- Gaulin SJC, Boster JS. Human marriage systems and sexual dimorphism in stature. *American Journal of Physical Anthropology*. 1992;89:467-475.
- Gauss CF. *Non-Euclidean geometry* (unpublished). 1832.
- Gavin MC, Solomon JN. Active and passive bait-fishing by black-crowned night herons. *Wilson Journal of Ornithology*. 2009;121(4):844-845.
- Gazzaniga MS. Organization of the human brain. *Science*. 1989;245:947-952.
- Gazzaniga MS. The split brain revisited. *Scientific American*. 1998;279(1):50-55.
- Gazzaniga MS. Cerebral specialization and interhemispheric communication: does the corpus callosum enable the human condition? *Brain*. 2000;123:1293-1326.
- Ge T, Smoller JW. Massively expedited genome-wide heritability analysis (MEGHA). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015;112(8):2479-2484.
- Geangu E, Benga O, Stahl D, Striano T. Contagious crying beyond the first days of life. *Infant Behavior and Development*. 2010;33(3):279-288.
- Geertz AW, Markússon GI. Religion is natural, atheism is not: On why everybody is both right and wrong. *Religion*. 2010;40:152-165.
- Geffer A. Infinity's end: Time to ditch the never-ending story? *New Scientist*. 2013;(2930):32-35.
- Geher G, Miller G, Murphy J. Mating intelligence: Towards an evolutionary informed construct. In: Geher G, Miller G, editors. *Mating intelligence. Sex, relationships, and the mind's reproductive system*. New York: Lawrence Erlbaum Associates; 2008. p. 3-34.
- Geiser RL. *Hidden victims: the sexual abuse of children*. Boston: Beacon Press; 1979.
- Geissmann T. Duet songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*. II. Testing the pair-bonding hypothesis during a partner exchange. *Behaviour*. 1999;136(Part 8):1005-1039.
- Geissmann T. Gibbon song and human music from an evolutionary perspective. In: Wallin NL, Merkel B, Brown S, editors. *The origins of music*. Cambridge, Mass.: MIT Press; 2000. p. 103-123.
- Gell-Mann M, Ruhlen M. The origin and evolution of word order. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011;108(42):17290-17295.
- Gelman R. First principles organize attention and learning about relevant data: Number and animate-inanimate distinctions as examples. *Cognitive Science*. 1990;14:79-106.

- Gelman R, Durgin F, Kaufman L. Distinguishing between animates and inanimates: not by motion alone. In: Sperber D, Premack D, Premack AJ, editors. *Causal cognition. A multidisciplinary debate*. Oxford: Clarendon press; 1995. p. 150-184.
- Gentner TQ, Fenn KM, Margoliash D, Nusbaum HC. Recursive syntactic pattern learning by songbirds. *Nature*. 2006;440:1204-1207.
- Geras N. *Marx & human nature: refutation of a legend*. London: Verso Editions; 1983.
- Gerlach G, Lysiak N. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish, *Danio rerio*, is based on phenotype matching. *Animal Behaviour*. 2006;71(6):1371-1377.
- Gerloff U, Hartung B, Fruth B, Hohmann G, Tautz D. Intra-community relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1999;266:1189-1195.
- Gettier EL. Is justified true belief knowledge? *Analysis*. 1963;23:121-123.
- Ghiglieri MP. *The dark side of man: Tracing the origins of male violence*. Reading, MA: Perseus Books; 1999.
- Ghiselin M. *The triumph of the Darwinian method*. Chicago: University of Chicago Press; 1969.
- Ghiselin MT. *The economy of nature and the evolution of sex*. Berkeley: University of California Press; 1974.
- Ghiselin MT. Teleology: grounds for avoiding both the word and the thing. *History and Philosophy of the Life Sciences*. 2002;24(3-4):487-491.
- Ghiselin MT. The Darwinian revolution as viewed by a philosophical biologist. *Journal of the History of Biology*. 2005;38(1):123-136.
- Gialluisi A, Newbury DF, Wilcutt EG, et al. Genome-wide screening for DNA variants associated with reading and language traits. *Genes Brain & Behavior*. 2014;13:686-701.
- Gibbon J. Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*. 1977;84:279-335.
- Gibson EJ, Walk RD. The "visual cliff". *Scientific American*. 1960;202(4):64-71.
- Gibson JJ. Visually controlled locomotion and visual orientation in animals. *British Journal of Psychology*. 1958;49:182-194.
- Gibson MA, Mace R, Gibson MA, Mace R. Polygyny, reproductive success and child health in rural Ethiopia: why marry a married man? *Journal of Biosocial Science*. 2007;39(2):287-300.
- Giem P. Bible Says Israelites Didn't Exterminate Sidonians. *American Journal of Human Genetics*. 2018;102(2):330.
- Gifford EW. Field notes on land birds of the Galapagos Islands and of Cocos Island, Costa Rica. Expedition of the California Academy of Sciences to the Galapagos Islands. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 1919;4(2):189-258.
- Giganti F, Zilli I. The daily time course of contagious and spontaneous yawning among humans. *Journal of Ethology*. 2011;29(2):215-219.
- Gigerenzer G. From tools to theories: A heuristic discovery in cognitive psychology. *Psychological Review*. 1991;98(2):254-267.
- Gigerenzer G, Hug K. Domain-specific reasoning: Social contracts, cheating and perspective change. *Cognition*. 1992;42:127-171.
- Gigerenzer G, Goldstein DG. Reasoning the fast and frugal way: models of bounded rationality. *Psychological Review*. 1996;103(4):650-669.
- Gigerenzer G, Todd PM. *Simple heuristics that make us smart*. New York: Oxford University Press; 1999.
- Gilbert MT, Kivisild T, Gronnow B, Andersen PK, Metspalu E, Reidla M, et al. Paleo-Eskimo mtDNA Genome Reveals Matrilineal Discontinuity in Greenland. *Science*. 2008;320(5884):1787-1789.
- Gildersleeve-Neumann CE, Kester ES, Davis BL, Peña ED. English speech sound development in preschool-aged children from English-Spanish environments. *Language, Speech, and Hearing Services in Schools*. 2008;39(3):314-328.
- Gildersleeve-Neumann CE, Peña ED, Davis BL, Kester ES. Effects of L1 during early acquisition of L2: Speech changes in Spanish at first English contact. *Bilingualism: Language and Cognition*. 2009;12:259-272.
- Giles H. Accommodation theory: optimal levels of convergence. In: Giles H, St.Clair RN, editors. *Language and social psychology*. Oxford: Blackwell; 1979. p. 45-65.
- Gill SR, Pop M, Deboy RT, et al. Metagenomic analysis of the human distal gut microbiome. *Science*. 2006;312:1355-1359.
- Gilovich T, Vallone R, Tversky A. The hot hand in basketball: On the misperception of random sequences. *Cognitive Psychology*. 1985;17:295-314.
- Gimbutas M. *Prehistory of Eastern Europe. Part 1. Mesolithic, Neolithic and Chalcolithic cultures in Russia and the Baltic area*. American School of Prehistoric Research, Harvard University. 1956;Bulletin 20.
- Ginane C, Dumont B. Generalization of conditioned food aversions in grazing sheep and its implications for food categorization. *Behavioural Processes*. 2006;73:178-186.
- Ginsburg GP, Kilbourne BK. Emergence of vocal alternation in mother-infant interchanges. *Journal of Child Language*. 1988;15:221-235.
- Gintis H. Strong reciprocity and human sociality. *Journal of Theoretical Biology*. 2000;206:169-179.
- Gissis SB. When is 'race' a race? 1946 - 2003. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. 2008;39:437-450.
- Giuliano F, Patrick DL, Porst H, et al. Premature ejaculation: Results from a five-country European observational study. *European Urology*. 2008;53:1048-1057.
- Glass SP, Wright TL. Sex differences in the type of extramarital involvement and marital dissatisfaction. *Sex Roles*. 1985;12:1101-1119.
- Glowacki L, NA. Formation of raiding parties for intergroup violence is mediated by social network structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016;113(43):12114-12119.
- Goad H, Ingram D. Individual variation and its relevance to a theory of phonological acquisition. *Journal of Child Language*. 1987;14:419-432.
- Gochfeld M. Antipredator behavior: Aggressive and distraction displays of shorebirds. In: Burger J, Olla BL, editors. *Shorebirds: Breeding behavior and populations*. New York: Plenum; 1984. p. 289-377.
- Goddard C, Wierzbicka A. *Meaning and universal grammar (two volumes)*. Amsterdam: John Benjamins Publishing Company; 2002.
- Goddard C, Wierzbicka A. Semantic primes and cultural scripts in language learning and intercultural communication. In: Palmer G, Sharifian F, editors. *Applied cultural linguistics: Implications for second language learning and intercultural communication*. Amsterdam: John Benjamins; 2007. p. 105-124.
- Goertzel T. Belief in conspiracy theories. *Political Psychology*. 1994;15(4):731-742.
- Goggin JM, Sturtevan WC. The Calusa: a stratified, non-agricultural society (with notes on sibling marriage). In: Goodenough WH, editor. *Explorations in cultural anthropology*. New York: McGraw-Hill; 1964. p. 179-220.
- Gohlke B, Woelfle J. Growth and puberty in German children. Is there still a positive secular trend? *Deutsches Ärzteblatt International*. 2009;106(23):377-382.
- Golan D. Measuring missing heritability: inferring the contribution of common variants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(49):E5272-E5281.
- Goldberg LR. The structure of phenotypic personality traits. *American Psychologist*. 1993;48(1):26-34.

- Goldfield BA, Reznick JS. Early lexical acquisition: Rate, content, and the vocabulary spurt. *Journal of Child Language*. 1990;17:171-184.
- Goldsmith HH, Buss AH, Plomin R, Rothbart MK, Thomas A, Chess S, et al. Roundtable: What is temperament? *Child Development*. 1987;58:505-529.
- Goldsmith HH, Lemery KS, Buss KA, Campos JL. Genetic analyses of focal aspects of infant temperament. *Developmental Psychology*. 1999;35(4):972-985.
- Goldsmith HH, Pollak SD, Davidson RJ. Developmental neuroscience perspectives on emotion regulation. *Child Development Perspectives*. 2008;2(3):132-140.
- Goldstein MH, Schwade JA. Social feedback to infants' babbling facilitates rapid phonological learning. *Psychological Science*. 2008;19(5):515-523.
- Goldstein S, Field T, Healy BT. Concordance of play behavior and physiology in preschool children. *Journal of Applied Developmental Psychology*. 1989;10:337-351.
- Goleman D, Boyatzis RE, McKee A. *Primal leadership: realizing the power of emotional intelligence*. Boston, MA: Harvard Business School Press; 2002.
- Golovanova LV, Doronichev VB, Cleghorn NE, Koulkova MA, Sapelko TV, Shackley MS. Significance of ecological factors in the Middle to Upper Paleolithic transition. *Current Anthropology*. 2010;51(5):655-691. (<http://www.jstor.org/discover/10.1086/656185>).
- Gomes CM, Boesch C. Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *Plos One*. 2009;4(4):e5116. (doi:10.1371/journal.pone.0005116).
- Gomez-Laplaza LM, Gerlai R. Spontaneous discrimination of small quantities: shoaling preferences in angelfish (*Pterophyllum scalare*). *Animal Cognition*. 2011;14:565-574.
- Gonçalves VF, Stenderup J, Rodrigues-Carvalho C, Silva HP, Goncalves-Dornelas H, Liryo A, et al. Identification of Polynesian mtDNA haplogroups in remains of Botocudo Amerindians from Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(16):6465-6469.
- Gonzalez-Padilla E, Niswender GD, Wiltbank JN. Puberty in beef heifers. II. Effect of injections of progesterone and estradiol-17 $\beta$  on serum LH, FSH and ovarian activity. *Journal of Animal Science*. 1975;40(6):1105-1109.
- González-Martín A, Toja DI. Inbreeding, isonymy, and kin-structured migration in the Principality of Andorra. *Human Biology*. 2002;74(4):587-600.
- Goodall J. Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. *Nature*. 1964;201:1264-1266.
- Goodall J. Infant killing and cannibalism in free-living chimpanzees. *Folia Primatologica*. 1977;28:259-282.
- Goodall J, Bandora A, Bergmann E, et al. Intercommunity interactions in the chimpanzee population of the Gombe National Park. In: Hamburg D, McCown ER, editors. *The great apes*. Menlo Park, Calif.: Benjamin/Cummings; 1979.
- Goodall J. Life and death at Gombe. *National Geographic Magazine*. 1979;155:592-621.
- Goodall J. *The chimpanzees of Gombe*. Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press; 1986.
- Goode DL, Cooper GM, Schmutz J, et al. Evolutionary constraint facilitates interpretation of genetic variation in resequenced human genomes. *Genome Research*. 2010;20:301-310.
- Goodman N. A world of individuals. In: Bochénski JM, Church A, Goodman N, editors. *The problem of universals. A symposium*. Notre Dame, Ind.: University of Notre Dame Press; 1956. p. 13-31.
- Gopnik A, Meltzoff AN. Words, plans, things, and locations: Interactions between semantic and cognitive development in the one-word stage. In: Kuczay SAll, Barrett MD, editors. *The development of word meaning*. Cambridge, MA: MIT Press; 1986. p. 199-223.
- Gopnik A, Sobel DM, Schulz LE, Glymour C. Causal learning mechanisms in very young children: two-, three-, and four-year olds infer causal relations from patterns of variation and covariation. *Developmental Psychology*. 2001;37(5):620-629.
- Gopnik A, Glymour C, Sobel DM, Schulz LE, Kushwaha N. A theory of causal learning in children: Causal maps and Bayes nets. *Psychological Review*. 2004;111(1):3-32.
- Gopnik A. How babies think. *Scientific American*. 2010;303(1):56-61.
- Gordon P. Numerical cognition without words: evidence from Amazonia. *Science*. 2004;306:496-499.
- Gosling SD, John OP. Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*. 1999;8:69-75.
- Gosling SD. From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*. 2001;127(1):45-86.
- Gosling SD. Personality in non-human animals. *Social and Personality Psychology Compass*. 2008;2(2):985-1001.
- Gottfredson LS. Mainstream science on intelligence: An editorial with 52 signatories, history, and bibliography. *Intelligence*. 1997;24(1):13-23.
- Gould JL, Marler P. Learning by instinct. *Scientific American*. 1987;255(1):74-85.
- Gould JL. Learning instincts. In: Gallistel R, editor. *Volume 3: Learning, motivation, and emotion*. New York: John Wiley & Sons; 2002. p. 239-257.
- Gould SJ, Lewontin RC. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1979;205:581-598.
- Gould SJ, Vrba ES. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*. 1982;8(1):4-15.
- Gould SJ. Nonoverlapping magisteria. *Natural History*. 1997;106(3):16-22.
- Gómez JM, Verdú M, González-Megías A, Méndez M. The phylogenetic roots of human lethal violence. *Nature*. 2016;538(7624):233-237.
- Göz H. Über den Art- und individual Geruch bei Fischen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1941;29:1-45.
- Graeber D. *Debt: the first 5,000 years*. Brooklyn, N.Y.: Melville House; 2011.
- Graham J, Haidt J. Beyond beliefs: Religions bind individuals into moral communities. *Personality & Social Psychology Reviews*. 2010;14(1):140-150.
- Grammer K. Strangers meet: laughter and nonverbal signs of interest in opposite-sex encounters. *Journal of Nonverbal Behavior*. 1990;14(4):209-236.
- Granger CWJ. Investigating causal relations by econometric models and cross-spectral methods. *Econometrica*. 1969;37(3):424-438.
- Granit R. Rotation of activity and spontaneous rhythms in the retina. *Acta Physiologica Scandinavica*. 1941;1:370-379.
- Grant M. *The passing of the great race, or the racial basis of European history*. New York: Charles Scribner's Sons; 1916.
- Grasgruber P, Cacek J, Kalina T, Sebera M. The role of nutrition and genetics as key determinants of the positive height trend. *Economics and Human Biology*. 2014;15:81-100.
- Grasgruber P, Sebera M, Hrazdíra E, Cacek J, Kalina T. Major correlates of male height: A study of 105 countries. *Economics & Human Biology*. 2016;21:172-195.
- Grasgruber P, Popovic S, Bokuvka D, et al. The mountains of giants: an anthropometric survey of male youths in Bosnia and Herzegovina. *Royal Society Open Science*. 2017;4(161054).
- Gravlee CC, Bernard HR, Leonard WR. New answers to old questions: Did Boas get it right? Heredity, environment, and cranial form: a reanalysis of Boas's immigrant data. *American Anthropologist*. 2003;105(1):125-138.

- Gray PB. Evolution and human sexuality. *American Journal of Physical Anthropology*. 2013;152 Suppl 57:94-118.
- Gray RD, Atkinson QD. Language-tree divergence times support the Anatolian theory of Indo-European origin. *Nature*. 2003;426:435-439.
- Greenberg JH. Some universals of grammar with particular reference to the order of meaningful elements. In: Greenberg JH, editor. *Universals of language*. Cambridge MA: MIT Press; 1963. p. 72-113.
- Greenberg JH. On being a linguistic anthropologist. *Annual Review of Anthropology*. 1986;15:1-24.
- Greenberg JH. *Language in the Americas*. Stanford, California: Stanford University Press; 1987.
- Greenberg KJ, Dratel JL. *The torture papers. The road to Abu Ghraib*. Cambridge: Cambridge University Press; 2005.
- Greenberg M, Littlewood R. Post-adoption incest and phenotypic matching: experience, personal meanings and biosocial implications. *British Journal of Medical Psychology*. 1995;68(Pt 1):29-44.
- Greenberg R. The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In: Simon M, Laland KN, editors. *Animal innovation*. New York: Oxford University Press; 2003. p. 175-196.
- Greenfield PM, Smith JH. *The structure of communication in early language development*. New York: Academic Press; 1976.
- Greenhill SJ, Wu CH, Hua. Evolutionary dynamics of language systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(42):E8822-E8829.
- Greenlee M, Ohala JJ. Phonetically motivated parallels between child phonology and historical sound change. *Language Sciences*. 1980;2(2):283-308.
- Greenspan SI, Shanjer SG. *The first idea: How symbols, language and intelligence evolved from our primate ancestors to modern humans*. Cambridge Massachusetts: Da Capo Press; 2004.
- Greenwald AG, Banaji MR. Implicit social cognition: attitudes, self-esteem, and stereotypes. *Psychological Review*. 1995;102(1):4-27.
- Greenwald AG, McGhee DE, Schwartz JLK. Measuring individual differences in implicit cognition: the Implicit Association Test. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1998;74(6):1464-1480.
- Greenwald AG, Nosek BA, Banaji MR. Understanding and using the Implicit Association Test: I. An improved scoring algorithm. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2003;85(2):197-216.
- Greenwood PJ. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*. 1980;28:1140-1162.
- Gregory AM, Light-Häusermann JH, Rijdsdijk F, Eley TC. Behavioral genetic analyses of prosocial behavior in adolescents. *Developmental Science*. 2009;12(1):165-174.
- Greiling H, Buss DM. Women's sexual strategies: the hidden dimension of extra-pair mating. *Personality & Individual Differences*. 2000;28:929-963.
- Griebel U, Oller DK. Evolutionary forces favoring communicative flexibility. In: Oller DK, Griebel U, editors. *Evolution of communicative flexibility: Complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication*. Cambridge MA: MIT Press; 2008. p. 9-40.
- Grieser DL, Kuhl PK. Maternal speech to infants in a tonal language: support for universal prosodic features in motherese. *Developmental Psychology*. 1988;24(1):14-20.
- Griffin AS. Social learning about predators: a review and prospectus. *Learning & Behavior*. 2004;32:31-140.
- Griffin DR. *The question of animal awareness: Evolutionary continuity of mental experience*. New York: The Rockefeller University Press; 1976.
- Griffin DR. Prospects for a cognitive ethology. *Behavioral & Brain Sciences*. 1978;4:527-538.
- Griffin DR. *Animal thinking*. Cambridge MA: Harvard University Press; 1984.
- Griffiths RG. *The abilities of babies. A study in mental measurements*. High Wycombe: The Test agency; 1954.
- Griggs RA, Cox JR. The elusive thematic-materials effect in Wason's selection task. *British Journal of Psychology*. 1982;73(3):407-420.
- Grindeland JM. Inbreeding depression and outbreeding depression in *Digitalis purpurea*: optimal outcrossing distance in a tetraploid. *Journal of Evolutionary Biology*. 2008;21:716.
- Grinnell J, McComb K. Maternal grouping as a defense against infanticide by males: evidence from field playback experiments on African lions. *Behavioral Ecology*. 1996;7:55-59.
- Grohmann J. Modifikation oder Funktionsreife? *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1939;2:132-144.
- Gros-Louis J, Perry S, Manson JH. Violent coalitionary attacks and intra-specific killing in wild white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). *Primates*. 2003;44:341-346.
- Grosman L, Munro ND, Belfer-Cohen A. A 12,000-year-old Shaman burial from the southern Levant (Israel). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008;105(46):17665-17669.
- Gross HJ. Give me 5... The invention of number five in ancient civilizations. *Communicative and Integrative Biology*. 2011;4(1):62-63.
- Gross HJ. To bee or not to bee, this is the question... The inborn numerical competence of humans and honeybees. *Communicative and Integrative Biology*. 2011;4(5):594-597.
- Gross M. Can we change our biased minds? *Current Biology*. 2017;27:R1087-R1091.
- Grube GMA. The marriage laws in Plato's Republic. *Classical Quarterly*. 1927;21(2):95-99.
- Gruber T, Muller MN, Strimling P, Wrangham R, Zuberbuhler K. Wild chimpanzees rely on cultural knowledge to solve an experimental honey acquisition task. [see comment]. *Current Biology*. 2009;19(21):1806-1810.
- Gründl M, Knoll S, Eisenmann-Klein M, Prantl L. The blue-eyes stereotype: Do eye color, pupil diameter, and scleral color affect attractiveness? *Aesthetic Plastic Surgery*. 2012;36(2):234-240.
- Guilford JP, Zimmerman WS. Some A.A.F. findings concerning aptitude factors. *Occupations*. 1947;26:154-159.
- Guilford JP. *The nature of intelligence*. New York: McGraw-Hill; 1967.
- Guillaume P. *L'imitation chez l'enfant* (English: Guillaume 1971). Paris: Alcan; 1925.
- Guillaume P. *Imitation in children*. Chicago: University of Chicago Press; 1971.
- Guillette LM, Scott AC, Healy SD. Social learning in nest-building birds: a role for familiarity. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2016;283(1827):20152685.
- Gumert MD, Malaivijitnond S. Long-tailed macaques select mass of stone tools according to food type. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2013;368(1630):20120413.
- Guo S, Huang K, Ji W, Garber PA, Li B. The role of kinship in the formation of a primate multilevel society. *American Journal of Physical Anthropology*. 2015;156(4):606-613.
- Gust DA, McCaster T, Gordon TP, Gergits WF, Casna NJ, McClure HM. Paternity in sooty mangabeys. *International Journal of Primatology*. 1998;19(1):83-94.
- Guthrie S. *Faces in the clouds: a new theory of religion*. New York: Oxford University Press; 1993.

- Günther T, Sverrisdottir OO, Daskalaki EA, Skoglund, Bermudez de Castro JM, Carbonell E, et al. Ancient genomes link early farmers from Atapuerca in Spain to modern-day Basques. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015;112(38):11917-11922.
- Güth W, Schmittberger R, Schwartze B. An experimental analysis of ultimatum bargaining. *Journal of Economic Behavior & Organization*. 1982;3:367-388.
- Gyimah SO. What has faith got to do with it? Religion and child survival in Ghana. *Journal of Biosocial Science*. 2007;online.
- Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S, et al. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*. 2008;320:1763.
- Hadano K, Nakamura H, Hamanaka T. Effortful echolalia. *Cortex*. 1998;34(1):67-82.
- Haeberle EJ. *The sex atlas*. London: Sheldon Press; 1981.
- Haeckel E. *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Berlin: G. Reimer; 1868.
- Haeckel E. *Die Welträthsel. Gemeinverständliche Studien über monistische Philosophie*. Bonn: Verlag von Emil Strauss; 1899.
- Hage J, Meeker BF. *Social causality*. Boston: Allen & Unwin; 1988.
- Hagen EH. Controversial issues in evolutionary psychology. In: Buss DM, editor. *The handbook of evolutionary psychology*. New York: Wiley; 2005. p. 145-173.
- Haggard P. Human volition: towards a neuroscience of will. *Nature Reviews Neuroscience*. 2008;9(12):934-946.
- Haines JL, Hauser MA, Schmidt S, et al. Complement factor H variant increases the risk of age-related macular degeneration. *Science*. 2005;308:419-421.
- Hainline L. Developmental changes in visual scanning of face and nonface patterns by infants. *Journal of Experimental Child Psychology*. 1978;25(1):90-115.
- Hakuta K, Bialystok E, Wiley E. Critical evidence: A test of the critical-period hypothesis for second-language acquisition. *Psychological Science*. 2003;14:31-38.
- Haldane JBS. *The causes of evolution*. Longman, Green: Princeton University Press; 1932.
- Haldane JBS. *Population genetics*. *New Biology*. 1955;18:34-51.
- Haldane JBS. The truth about death. *Journal of Genetics*. 1963;58:463-464.
- Hall DA. The North Atlantic hypothesis. *Mammoth Trumpet*. 2000;15(2):1-7.
- Hall GS. Adolescence: its psychology and its relation to physiology, anthropology, sociology, sex, crime, religion, and education. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall; 1904.
- Hall KRL, DeVore I. Baboon social behaviour. In: DeVore I, editor. *Primate behaviour*. New York: Holt, Rinehart and Winston; 1965. p. 53-110.
- Hallast P, Batini C, Zadik D, et al. The Y-Chromosome Tree Bursts into Leaf: 13,000 High-Confidence SNPs Covering the Majority of Known Clades. *Molecular Biology & Evolution*. 2015;32(3):661-673.
- Hamer D. *The God gene. How faith is hardwired into our genes*. New York: Doubleday (Random House); 2004.
- Hamilton WD. The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*. 1964;7:1-16.
- Hamilton WD. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*. 1964;7:17-52.
- Hamlin JK, Wynn K, Bloom P. Social evaluation by pre-verbal infants. *Nature*. 2007;450:557-559.
- Hammer MF. A recent common ancestry for human Y chromosomes. *Nature*. 1995;378(6555):376-378.
- Hammer MF, Chamberlain VF, Kearney VF, et al. Population structure of Y chromosome SNP haplogroups in the United States and forensic implications for constructing Y chromosome STR databases. *Forensic Science International*. 2006;164(1):45-55.
- Hammer MF. Human hybrids. *Scientific American*. 2013;308(4):52-57.
- Hammerstein P. Why is reciprocity so rare in social animals? A protestant appeal. In: Hammerstein P, editor. *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge, MA: MIT Press; 2003. p. 83-94.
- Hammond KR. Human judgment and social policy. Irreducible uncertainty, inevitable error, unavoidable injustice. Oxford: Oxford University Press; 1996.
- Hammond RA, Axelrod R. The evolution of ethnocentrism. *Journal of Conflict Resolution*. 2006;50(6):926-936. ([http://www-personal.umich.edu/~axe/Hammond-Ax\\_Ethno.pdf](http://www-personal.umich.edu/~axe/Hammond-Ax_Ethno.pdf)).
- Hampshire A, Highfield RR, Parkin BL, Owen AM. Fractionating human intelligence. *Neuron*. 2012;76(6):1225-1237.
- Hanby JP. The sociosexual nature of mounting and related behaviors in a confined troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) University of Oregon; 1972.
- Hansen TvO, Ejlersen B, Albrechtsen A, et al. A common Greenlandic Inuit BRCA1 RING domain founder mutation. *Breast Cancer Research & Treatment*. 2009;115:69-76.
- Hanson R, Smith JA, Hume W. Achievements of infants on items of the Griffiths scales: 1980 compared with 1950. *Child: Care, Health and Development*. 1985;11:91-104.
- Hanus D, Mendes N, Tennie C, Call J. Comparing the performances of apes (*Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, *Pongo pygmaeus*) and human children (*Homo sapiens*) in the floating peanut task. *Plos One*. 2011;6(6):e19555.
- Harcourt AH, De Waal FB. *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford: Oxford University Press; 1992.
- Harcourt AH, de Waal FBM. Cooperation in conflict: from ants to anthropoids. In: Harcourt AH, de Waal FBM, editors. *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford: Oxford University Press; 1992. p. 493-510.
- Harcourt AH, Greenberg J. Do gorilla females join males to avoid infanticide? A quantitative model. *Animal Behaviour*. 2001;62(Part 5):905-915.
- Hardin CL. The virtues of illusion. *Philosophical Studies*. 1992;68:371-382.
- Hardin G. The tragedy of the commons. *Science*. 1968;162:1243-1248.
- Hardin G. Extensions of "The tragedy of the commons". *Science*. 1998;280(5364):662-663.
- Hardy GH. Mendelian proportions in a mixed population. *Science*. 1908;28:49.
- Harlow HF. The nature of love. *American Psychologist*. 1958;13:673-685.
- Harlow HF, Dobszow RO, Harlow MK. Total social isolation in monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1965;54:90-97.
- Harmon-Jones E, Harmon-Jones C. Cognitive dissonance theory after 50 years of development. *Zeitschrift für Sozialpsychologie*. 2007;38(1):7-16.
- Harmon RJ, Emde RN. Spontaneous REM behavior in a microcephalic infant. *Perceptual & Motor Skills*. 1972;34:827-833.
- Harnad S. Category induction and representation. In: Harnad S, editor. *Categorical perception. The groundwork of cognition*. Cambridge: Cambridge University Press; 1987. p. 535-565.
- Harper LV, Sanders KM. The effect of adults' eating on young children's acceptance of unfamiliar foods. *Journal of Experimental Child Psychology*. 1975;20:206-214.
- Harris AM, DeGiorgio M. Admixture and Ancestry Inference from Ancient and Modern Samples through Measures of Population Genetic Drift. *Human Biology*. 2017;89(1):21-46.
- Harris H. Rethinking Polynesian heterosexual relationships: A case study on Mangaia, Cook Islands. In: Jankowiak W, editor. *Romantic passion*. New York: Columbia University Press; 1995. p. 95-127.

- Harris J. Counting: what we can learn from white myths about Aboriginal number. *Australian Journal of Early Childhood*. 1990;15(1):30-36.
- Harris JA, Vernon PA, Boomsma DI. The heritability of testosterone: A study of Dutch adolescent twins and their parents. *Behavior Genetics*. 1998;28(3):165-171.
- Harris JD. Habituated response decrement in the intact organism. *Psychological Bulletin*. 1943;40:385-422.
- Harris JR. Where is the child's environment? A group socialization theory of development. *Psychological Review*. 1995;102:458-489.
- Harris JR. *The nurture assumption: Why children turn out the way they do*. New York: Free Press; 1998.
- Harris P. Sufficient grounds for optimism? The relationship between perceived controllability and optimistic bias. *Journal of Social and Clinical Psychology*. 1996;15(1):9-52.
- Harris PL, Pasquini ES, Duke S, Asscher JJ, Pons F. Germs and angels: the role of testimony in young children's ontology. *Developmental Science*. 2006;9(1):76-96.
- Harrison ME, Chivers DJ. The orang-utan mating system and the unflanged male: A product of increased food stress during the late Miocene and Pliocene? *Journal of Human Evolution*. 2007;52(3):275-293.
- Hartmann GW. The concept and criteria of insight. *Psychological Review*. 1931;38(3):242-253.
- Hartshorne H, May A. *Studies in the nature of character: studies in deceit*. New York: MacMillan; 1928.
- Harvey AG, Stinson K, Whitaker KL, Moskovitz D, Virk H. The subjective meaning of sleep quality: a comparison of individuals with and without insomnia. *Sleep*. 2008;31(3):383-393.
- Haslam M, Clarkson C, Petraglia M, et al. The 74 ka Toba super-eruption and southern Indian hominins: archaeology, lithic technology and environments at Jwalapuram locality 3. *Journal of Archaeological Science*. 2010;37(12):3370-3384.
- Hassin RR, Bargh JA, Uleman JS. Spontaneous causal inferences. *Journal of Experimental Social Psychology*. 2002;38:515-522.
- Hatchwell BJ. The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2009;364(1533):3217-3227.
- Hatton TJ. How have Europeans grown so tall? *Oxford Economic Papers*. 2014;1-24. (doi: 10.1093/oeq/gpt030).
- Hatzfeld J. *Une saison de machettes* (English translation: Hatzfeld 2005). Paris: Éditions du Seuil; 2003.
- Hatzfeld J. *Machete season: the killers in Rwanda speak*. New York: Farrar, Strauss and Giroux; 2005.
- Haug H. Der Einfluss der säkularen Akzeleration auf das Hirngewicht des Menschen und dessen Änderung während der Alterung. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch*. 1984;130:481-500.
- Hauser MD, Chomsky N, Fitch WT. The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve? *Science*. 2002;298:1569-1579.
- Hauspie RC, Bergman P, Bielicki T, Susanne C. Genetic Variance in the Pattern of the Growth Curve for Height - A Longitudinal Analysis of Male Twins. *Annals of Human Biology*. 1994;21(4):347-362.
- Hauspie RC, Vercauteren M, Susanne C. Secular changes in growth and maturation: an update. *Acta Paediatrica*. 1997;Suppl. 423:20-27.
- Havlicek J, Roberts SC. MHC-correlated mate choice in humans: A review. *Psychoneuroendocrinology*. 2009;34:497-512.
- Hawass Z, Gad YZ, Ismail S, Khairat R, Fathalla D, Hasan N, et al. Ancestry and pathology in King Tutankhamun's family. *JAMA*. 2010;303(7):638-647.
- Haworth CM, Wright MJ, Luciano M, Martin NG, de Geus EJ, Van, et al. The heritability of general cognitive ability increases linearly from childhood to young adulthood. *Molecular Psychiatry*. 2010;15(11):1112-1120.
- Haxby JV, Hoffman EA, Gobbini MI. Human neural systems for face recognition and social communication. *Biological Psychiatry*. 2002;51(1):59-67.
- Hay DA, Prior M, Collett S, Williams M. Speech and language development in pre-school twins. *Acta Geneticae Medicae et Gemellologiae (Roma)*. 1987;36:213-222.
- Hay J, Bauer L. Phoneme inventory size and population size. *Language*. 2007;82(2):388-400.
- Hayashi C, Hayakawa K. Factors affecting the appearance of 'twin language': An original language naturally developing within twin pairs. *Environmental Health and Preventive Medicine*. 2004;9(3):103-110.
- Hayashi C, Hayakawa K, Tsuboi C, et al. Relationship between parents' report rate of twin language and factors related to linguistic development: older sibling, nonverbal play and preschool attendance. *Twin Research & Human Genetics*. 2006;9(1):165-174.
- Hazan C, Shaver P. Romantic love conceptualized as an attachment process. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1987;52:511-524.
- Hazan C, Diamond LM. The place of attachment in human mating. *Review of General Psychology*. 2000;4:186-204.
- Hebb DO. Heredity and environment in mammalian behaviour. *British Journal of Animal Behaviour*. 1953;1:43-47.
- Hedges SB, Blair JE, Venturi ML, Shoe JL. A molecular timescale of eukaryote evolution and the rise of complex multicellular life. *BMC Evolutionary Biology*. 2004;4(2) (<http://hedgeslab.net/pubs/156.pdf>).
- Hedrick PW. A new approach to measuring genetic similarity. *Evolution*. 1971;25(2):276-280.
- Hegarty M, Richardson AE, Montello DR, Lovelace K, Subbiah I. Development of a self-report measure of environmental spatial ability. *Intelligence*. 2002;30:425-447.
- Hegel GWF. *Grundlinien der Philosophie des Rechts. Naturrecht und Staatswissenschaft* (English: Hegel and Nisbet 1991). 1821.
- Hegel GWF, Nisbet RM. *Elements of the Philosophy of Right*. Cambridge UK: Cambridge University Press; 1991.
- Heider F, Simmel M. An experimental study of apparent behavior. *American Journal of Psychology*. 1944;57(2):243-259.
- Heider F. *The psychology of interpersonal relations*. New York: Wiley; 1958.
- Heider GM. More about Hull and Koffka. *American Psychologist*. 1977;32(5):383.
- Heil J. Mental causation and epiphenomenalism. In: O'Connor T, Sandis C, editors. *A companion to the philosophy of action*. Chichester: Wiley-Blackwell; 2013. p. 174-181.
- Heine SJ, Lehrman DR, Markus HR, Kitayama S. Is there a universal need for positive self-regard? *Psychological Review*. 1999;106(4):766-794.
- Heine SJ, Hamamura T. In search of East Asian self-enhancement. *Personality & Social Psychology Review*. 2007;11(1):4-27.
- Heine SJ. Evolutionary explanations need to account for cultural variation. *Behavioral & Brain Sciences*. 2011;34(1):26-27.
- Heinrich B. An experimental investigation of insight in common ravens (*Corvus corax*). *Auk*. 1995;112:994-1003.
- Heinrich B, Bugnyar T. Testing problem solving in ravens: string-pulling to reach food. *Ethology*. 2005;111:962-976.
- Heinroth O. Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Verhandlungen des fünftes internationaler ornithologischer Kongress, Berlin*. 1910;589-702.

- Heitman LH, Oosterom J, Bongers KM, Timmers CM, Wiegerinck PHG, Ijzerman AP. [3H]Org 4355, the first low-molecular-weight agonistic and allosteric radioligand for the human luteinizing hormone receptor. *Molecular Pharmacology*. 2008;73(2):518-524.
- Helbig AJ. Ontogenetic stability of inherited migratory directions in a nocturnal bird migrant: comparison between the first and second year of life. *Ethology Ecology & Evolution*. 1992;4(4):375-388.
- Helbig AJ. Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in paleartic warblers (Aves: Sylviidae). *Journal of Experimental Biology*. 1996;199:49-55.
- Helgason A, Pálsson S, Guðbjartsson DF, Kristjánsson B, Stefánsson K. Response to comments on "An association between the kinship and fertility of human couples". *Science*. 2008;322:1634c.
- Helgason A, Pálsson S, Guðbjartsson DF, Kristjánsson B, Stefánsson K. An association between the kinship and fertility of human couples. *Science*. 2008;319(5864):813-816.
- Helle S, Lummaa V, Jokela J, Helle S, Lummaa V, Jokela J. Marrying women 15 years younger maximized men's evolutionary fitness in historical Sami. *Biology Letters*. 2008;4(1):75-77.
- Hellenthal G, Busby GB, Band G, Wilson JF, Capelli C, Falush D, et al. A genetic atlas of human admixture history. *Science*. 2014;343(6172):747-751.
- Hemelrijk CK, Meier C, Martin RD. 'Friendship' for fitness in chimpanzees? *Animal Behaviour*. 1999;58(Part 6):1223-1229.
- Hemelrijk CK, Hildebrandt H. Some causes of the variable shape of flocks of birds. *Plos One*. 2011;6(8):e22479.
- Hempel CG. Aspects of scientific explanation, and other essays in the philosophy of science. New York: Free press; 1965.
- Hendrick C, Hendrick SS. A theory and method of love. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1986;50:392-402.
- Hendrick C, Hendrick SS. Searching for the meaning of "Love". In: Sternberg RJ, Weis K, editors. *The new psychology of love*. New haven: Yale University Press; 2006. p. 171-183.
- Hendrick C, Hendrick SS. Styles of romantic love. In: Sternberg RJ, Weis K, editors. *The new psychology of love*. New haven: Yale University Press; 2006. p. 149-170.
- Hendricks M, Guilford JP, Hoepfner R. Measuring creative social intelligence. University of Southern California; 1969. Report No.: 42.
- Hennig W. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* (English: Hennig 1966). Berlin: Deutscher Zentralverlag; 1950.
- Hennig W. *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press; 1966.
- Henrich J, Boyd R, Bowles S, Camerer C, Fehr E, Gintis H, et al. In search of Homo economicus: Behavioral experiments in 15 small-scale societies. *American Economic Review*. 2001;91:73-78. ([http://www3.unitn.it/events/school2005/download/Gintis\\_small.pdf](http://www3.unitn.it/events/school2005/download/Gintis_small.pdf)).
- Henrich J, Boyd R, Bowles S, et al. "Economic man" in cross-cultural perspective: Behavioral experiments in 15 small-scale societies. *Behavioral & Brain Sciences*. 2005;28:795-855. ([http://www.psych.ubc.ca/~henrich/Website/Papers/Henrich\\_1-62.pdf](http://www.psych.ubc.ca/~henrich/Website/Papers/Henrich_1-62.pdf)).
- Henzi SP, Barrett L. Coexistence in female-bounded primate groups. *Advances in the Study of Behavior*. 2007;37:43-81.
- Hernán MA, Robins J. A definition of causal effect from epidemiological data. *Journal of Epidemiology & Community Health*. 2004;58(4):265-271.
- Herrnstein RJ, Murray C. *The Bell curve: intelligence and class structure in American life*. New York: The Free Press; 1994.
- Herrick CJ. *The evolution of human nature*. Austin, Texas: University of Texas Press; 1956.
- Herrmann E, Call J, Hernandez-Lloreda MV, Hare B, Tomasello M. Humans have evolved specialized skills of social cognition: the cultural intelligence hypothesis. *Science*. 2007;317(5843):1360-1366.
- Herrmann E, Call J. Are there geniuses among the apes? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367(1603):2753-2761.
- Herrnstein RJ, Murray C. *The bell curve: Intelligence and class structure in American life*. New York: Free Press; 1994.
- Hersey P, Blanchard KH. *Management of organizational behavior*. New Jersey: Prentice Hall; 1969.
- Hershkovitz I, Weber GW, Quam R, Duval M, Grün R, et al. The earliest modern humans outside Africa. *Science*. 2018;359(6374):456-459.
- Hertwig R, Gigerenzer G. The 'conjunction fallacy' revisited: how intelligent inferences look like reasoning errors. *Journal of Behavioral Decision Making*. 1999;12:275-305.
- Hess EH. Space perception in the chick. *Scientific American*. 1956;195(1):71-80.
- Hess EH. Imprinting. *Science*. 1959;130:133-141.
- Heusner AP. Yawning and associated phenomena. *Physiological Reviews*. 1946;26:156-168.
- Hewes GW. Primate communication and the gestural origin of language. *Current Anthropology*. 1973;14(1-2):5-24.
- Hewett N, Pilling AR, Goodale JC. *The Tiwi of North Australia. Case studies in cultural anthropology*. New York: Holt, Rinehart and Winston; 1988.
- Hey J. The mind of the species problem. *Trends in Ecology & Evolution*. 2001;16(7):326-329.
- Heyerdahl T. *Kontiki: across the Pacific by raft*. Chicago: Rand McNally; 1950.
- Higuchi H. Bait-fishing by the green-backed heron *Ardeola striata* in Japan. *Ibis*. 1986;128:285-290.
- Higuchi H. Individual differences in bait-fishing by the green-backed heron *Ardeola striata* associated with territory quality. *Ibis*. 1988;130:39-44.
- Hilbert D. Über das Unendliche. *Mathematische Annalen*. 1926;95:161-190.
- Hilbert D, Ewald W, Sieg W. *David Hilbert's lectures on the foundations of arithmetics and logic 1917 - 1933*. Heidelberg: Springer-Verlag; 2013.
- Hilgard JR. Learning and maturation in preschool children. *Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology*. 1932;41:36-56.
- Hill AB. The environment and disease: Association or causation? *Proceedings of the Royal Society of Medicine*. 1965;58:1217-1219.
- Hill C, Memon A, McGeorge P. The role of confirmatory bias in suspect interviews: a systematic evaluation. *Legal and Criminological Psychology*. 2008;13:357-371.
- Hill JH. Possible continuity theories of language. *Language*. 1974;50:134-150.
- Hill K. *The decline of childhood mortality*. 1990.
- Hinde RA, Fisher J. Further observations on the opening of milk bottles by birds. *British Birds*. 1951;44:392-396.
- Hinde RA. Ethological models and the concept of 'drive'. *British Journal for the Philosophy of Science*. 1956;6:321-331.
- Hinde RA, Matthews LH. The nest-building behaviour of domesticated canaries. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1958;131(1):1-48.
- Hinde RA. The establishment of the parent-offspring relation in birds, with some mammalian analogies. In: Thorpe WH, Zangwill OL, editors. *Current problems in animal behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press; 1961.
- Hinde RA. *Animal behaviour: a synthesis of ethology and comparative psychology*. London: McGraw-Hill; 1966.

- Hinde RA. Dichotomies in the study of development. In: Thoday JM, Parkes AS, editors. *Genetic and environmental influences on behaviour*. Edinburgh: Oliver & Boyd; 1968.
- Hinde RA. *The concept of function*. Oxford: Clarendon Press; 1975.
- Hinde RA. Interactions, relationships, and social structure. *Man*. 1976;11:1-17.
- Hinde RA. Dominance and role: Two concept with dual meanings. *Journal of Social and Biological Structures*. 1978;1:27-38.
- Hinde RA. *Individuals, relationships, and culture*. London: Cambridge University Press; 1987.
- Hinde RA. *Why Gods persist: A scientific approach to religion*. London: Routledge; 1999.
- Hirschenhauser K, Oliveira RF. Social modulation of androgens in male vertebrates: meta-analyses of the challenge hypothesis. *Animal Behaviour*. 2006;71:265-277.
- Hirschhorn JN, Lohmueller K, Byrne E, Hirschhorn K. A comprehensive review of genetic association studies. *Genetics in Medicine*. 2002;4(2):45-61.
- Hirschi T, Gottfredson M. Age and the explanation of crime. *American Journal of Sociology*. 1983;89:552-584.
- Hirschman AO. *Development projects observed*. Washington D.C.: The Brookings Institute; 1967.
- Hitchcock CR. A generalized probabilistic theory of causal relevance. *Synthese*. 1993;97:335-364.
- Hitchcock RK, Babchuk WA. Genocide of Khoekhoe and San people of Southern Africa. In: Totten S, Hitchcock RK, editors. *Genocide of indigenous people: a critical biographical review*. New Brunswick, NJ: Transaction Publishers; 2011.
- Hitler A. *Mein Kampf*. München: Verlag Franz Eher Nachfolger; 1927.
- Hjelle LA, Ziegler DJ. *Personality theories: basic assumptions, research, and applications*. New York: McGraw-Hill; 1976.
- Hladky V, Havlicek J. Was Tinbergen an Aristotelian? Comparison of Tinbergen's four whys and Aristotle's four causes. *Human Ethology Bulletin*. 2013;28(4):3-11.
- Ho KC, Roesmann U, Straumfjord JV, Monroe G. Analysis of brain weight: I. Adult brain weight in relation to sex, race, and age. *Archives of Pathological & Laboratory Medicine*. 1980;104:635-639.
- Hobbes T. *De cive* (in Latin, English Hobbes 1651). Paris: 1642.
- Hobbes T. *Human nature: of the fundamental elements of policie*. London: Bowman; 1650.
- Hobbes T. *Leviathan, or the matter, forme and power of a common wealth ecclesiasticall and civil*. London: A. Croke; 1651.
- Hobbes T. *De cive. Philosophical rudiments concerning government and society*. London: 1651.
- Hobolth A, Christensen OF, Mailund T, Schierup MH. Genomic relationships and speciation times of human, chimpanzee, and gorilla inferred from a coalescent hidden Markov model. *Plos Genetics*. 2007;3(2):e7.
- Hockett CF. The origin of speech. *Scientific American*. 1960;203(3):88-111.
- Hockett CF. The problem of universals in language. In: Greenberg JH, editor. *Universals of language*. Cambridge, MA: MIT Press; 1968. p. 1-22.
- Hodges B, Regehr G, Martin D. Knowing what we know. Difficulties in recognizing one's own incompetence: novice physicians who are unskilled and unaware of it. *Academic Medicine*. 2001;76(10):S87-S89.
- Hodgson GM. Social Darwinism in Anglophone academic journals: A contribution to the history of the term. *Journal of Historical Sociology*. 2004;17(4):428-463.
- Hodson TC. *Sociolinguistics in India. Man in India*. 1939.
- Hoff E. *Language development, fourth edition*. Belmont, CA: Wadsworth; 2009.
- Hoffman ML. Is altruism part of human nature? *Journal of Personality and Social Psychology*. 1981;40(1):121-137.
- Hofstadter R. *Social Darwinism in American thought, 1860-1915*. Philadelphia, PA: University of Pennsylvania Press; 1944.
- Hofstee WKB, De Raad B, Goldberg LR. Integration of the Big Five and circumplex approaches to trait structure. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1992;63(1):146-163.
- Hohmann G, Gerloff U, Tautz D, Fruth B. Social bonds and genetic ties: kinship, association and affiliation in a community of bonobos (*Pan paniscus*). *Behaviour*. 1999;136:1219-1235.
- Hold B. Rank and behavior: an ethological study of pre-school children. *Homo*. 1977;28:158-188.
- Holen SR, Demere TA, Fisher DC, Fullagar, JM, Cerutti RA, et al. A 130,000-year-old archaeological site in southern California, USA. *Nature*. 2017;544(7651):479-483.
- Hollander LE, Jr. Unexplained weight gain transients at the moment of death. *Journal of Scientific Exploration*. 2001;15:495-500.
- Hollard VD, Delius JD. Rotational invariance in visual pattern recognition by pigeons and humans. *Science*. 1982;218:804-806.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. *The human fossil record, volume 3. Brain endocasts: the paleoneurological evidence*. Hoboken, NJ: Wiley & Sons; 2004.
- Holmgren I. The increase in the height of Swedish men and women from the middle of the 19th century up to 1930, and the changes in the height of the individual from the ages of 26 to 70: based on measurements of 46,000 persons. *Acta Medica Scandinavica*. 1952;142:367-380.
- Holyoak KJ, Simon D. Bidirectional reasoning in decision making by constraint satisfaction. *Journal of experimental Psychology: General*. 1999;128(1):3-31.
- Honda G. Differential structure, differential health: industrialization in Japan, 1868-1940. In: Steckel RH, Floud R, editors. *Health and welfare during industrialization*. Chicago: The University of Chicago Press; 1997. p. 251-284.
- Hood L, Bloom L. What, when, and how about why: A longitudinal study of early expressions of causality. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 1979;44(181).
- Hoorens V. Self-favoring biases, self-presentation, and the self-other asymmetry in social comparison. *Journal of Personality*. 1995;63(4):793-817.
- Hoorens V. Self-favoring biases for positive and negative characteristics: independent phenomena? *Journal of Social and Clinical Psychology*. 1996;15(1):53-67.
- Hopkins K. Brother-sister marriage in Roman Egypt. *Comparative Studies in Society and History*. 1980;22:303-354.
- Hopkins WD, Tagliatalata JP, Leavens DA. Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal Behaviour*. 2007;73:281-286.
- Hopkins WD, Russell JL, Schaeffer J. Chimpanzee intelligence is heritable. *Current Biology*. 2014;24(14):1649-1652.
- Hopper LM, Spiteri A, Lambeth SP, Schapiro SJ, Horner V, Whiten A. Experimental studies of traditions and underlying transmission processes in chimpanzees. *Animal Behaviour*. 2007;73:1021-1032.
- Hoppitt WJE, Brown GR, Kendal R, et al. Lessons from animal teaching. *Trends in Ecology & Evolution*. 2008;23:486-493.
- Horn JL. *Fluid and crystallized intelligence: A factor analytic and developmental study of the structure among primary mental abilities* University of Illinois, Champaign; 1965.
- Horn JL. Age differences in fluid and crystallized intelligence. *Acta Psychologica*. 1967;26:107-29.
- Horn JM, Plomin R, Rosenman R. Heritability of personality traits in adult male twins. *Behavior Genetics*. 1976;6(1):17-30.



- Horner V, Whiten A. Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Animal Cognition*. 2005;8:164-181.
- Horowitz DL. *The deadly ethnic riot*. Berkeley: University of California Press; 2010.
- Hospers J. *An introduction to philosophical analysis*. London: Routledge and Kegan Paul; 1967.
- Hossain MG, Lestrel PE, Ohtsuki F. Secular changes in head dimensions of Japanese adult male students over eight decades. *Homo - Journal of Comparative Human Biology*. 2005;55(3):239-250.
- Howard D. Who invented the "Copenhagen Interpretation"? A study in mythology. *Philosophy of Science*. 2004;71:669-682.
- Howard E. *Territory in bird life*. London: Murray; 1920.
- Howard TJ, Culley SJ, Dekoninck E. Describing the creative design process by the integration of engineering design and cognitive psychology literature. *Design Studies*. 2008;29:160-180.
- Howells TH, Vine DO. The innate differential in social learning. *Journal of Abnormal and Social Psychology*. 1940;35:537-548.
- Howells W. *The heathens. Primitive man and his religion*. New York: Doubleday & Company, Inc. Garden City; 1950.
- Howells W, van Agen A. *De godsdienst der primitieve volken*. Utrecht: Prisma boeken; 1963.
- Howlett RJ, Majerus MEN. The understanding of industrial melanism in the peppered moth (*Biston betularia*) (Lepidoptera: Geometridae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 1987;30(1):31-44.
- Hölldobler B, Wilson EO, Nelson MC. *The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies*. New York: WW Norton & Company; 2009.
- Hrdy SB. Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*. 1979;1:13-40.
- Hrdy SB. *The woman that never evolved*. Cambridge: Harvard University press; 1981.
- Hrdy SB. *Mothers and others. The evolutionary origins of mutual understanding*. Cambridge, Mass.: Belknap Press; 2009.
- Hsu FLK. *Americans and Chinese: passage to difference*. Honolulu: University Press of Hawaii; 1953.
- Hubbe M, Harvati K, Neves W. Paleoamerican morphology in the context of European and East Asian late Pleistocene variation: Implications for human dispersion into the new world. *American Journal of Physical Anthropology*. 2011;144(3):442-453.
- Huber L, Gajdon GK. Technical intelligence in animals: the kea model. *Animal Cognition*. 2006;9:295-305.
- Hublin JJ. The prehistory of compassion.[comment]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(16):6429-6430.
- Hublin JJ. Paleoanthropology: *Homo erectus* and the limits of a paleontological species. *Current Biology*. 2014;24(2):R82-R84.
- Hublin JJ, Ben-Ncer A, Bailey SE, et al. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature*. 2017;546(7657):289-292.
- Hudjashov G, Kivisild T, Underhill PA, et al. Revealing the prehistoric settlement of Australia by Y chromosome and mtDNA analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104:8726-8730.
- Hudziak JJ, van Beijsterveldt CE, Bartels M, Rietveld MJ, Rettew DC, Derks EM, et al. Individual differences in aggression: genetic analyses by age, gender, and informant in 3-, 7-, and 10-year-old Dutch twins. *Behavior Genetics*. 2003;33(5):575-589. (<http://www.med.uvm.edu/vccyf/downloads/39.pdf>).
- Huerta-Sánchez E, Jin X, Asan, et al. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisova-like DNA. *Nature*. 2014;512:194-197.
- Hughes A. Reproductive success and occupational class in 18th century Lancashire, England. *Social Biology*. 1986;33:109-115.
- Huisman J. Inbreeding depression across the lifespan in a wild mammal population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016;113(13):3585-3590.
- Hultborn H, Mori K, Tsukahara N. The neuronal pathway subserving the pupillary light reflex. *Brain Research*. 1978;159(2):255-267.
- Hume D. *A treatise of human nature*. New York: Oxford University Press; 1739.
- Hume D. *An enquiry concerning human understanding*. London: A. Millar; 1748.
- Hume D. *The natural history of religion*. London: A. Millar; 1757.
- Hummer RA, Rogers RG, Nam CB, Ellison CG. Religious involvement and US adult mortality. *Demography*. 1999;36(2):273-285.
- Hummer RA, Ellison CG, Rogers RG, Moulton BE, Romero RR. Religious involvement and adult mortality in the United States: review and perspective. *Southern Medical Journal*. 2004;97(12):1223-1230.
- Humphrey N. *Consciousness regained*. Oxford: Oxford University Press; 1984.
- Humphrey NK. The social function of intellect. In: Bateson PPG, Hinde RA, editors. *Growing points in ethology*. Cambridge: Cambridge University Press; 1976. p. 303-317.
- Hunley KL, Cabana GS, Merriwether DA, Long JC. A formal test of linguistic and genetic coevolution in native Central and South America. *American Journal of Physical Anthropology*. 2007;132:622-631.
- Hunt GR, Gray RD. Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool use. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2003;270:867-874.
- Hunt GR, Gray RD. Parallel tool industries in New Caledonian crows. *Biology Letters*. 2007;3:173-175.
- Hunt T. The measurement of social intelligence. *Journal of Applied Psychology*. 1928;12(3):317-334.
- Hurford JR. *The origins of meaning*. Oxford: Oxford University Press; 2007.
- Hurles ME, Maund E, Nicholson J, et al. Native American Y chromosome in Polynesia: The genetic impact of the Polynesian slave trade. *American Journal of Human Genetics*. 2003;72:1282-1287.
- Hurley S, Nudds M. *Rational animals?* Oxford: Oxford University Press; 2006.
- Hutcheson F. *An inquiry into the original of our ideas of beauty and virtue*. London: J. Barby; 1725.
- Hutton J. *Abstract of a dissertation concerning the system of the earth, its duration, and stability*. Edinburgh (Scotland): Royal Society of Edinburgh; 1785.
- Huxley J. *Evolution: the modern synthesis*. London: Allen & Unwin; 1942.
- Huxley TH. On the hypothesis that animals are automata, and its history. *Fortnightly Review*. 1874;16:555-580.
- Huxley TH. *The struggle for existence and its bearing upon man*. *Nineteenth Century*. 1888;23:161-180.
- Ibanez L, Dimartino-Nardi J, Potau N, Saenger P. Premature adrenarche - normal variant or forerunner of adult disease? *Endocrine Reviews*. 2000;21(6):671-696.
- Iczkovits Y. *Wittgenstein's ethical thought*. Palgrave: Macmillan; 2012.
- Igic B. Crying wolf to a predator: deceptive vocal mimicry by a bird protecting young. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2015;282(1809).
- Iliska J, Clements DN. Genetic Characterization of Dog Personality Traits. *Genetics*. 2017;206(2):1101-1111.
- Inoue S, Matsuzawa T. Working memory of numerals in chimpanzees. *Current Biology*. 2007;17(23):R1004-R1005.

- Irwin FW. Stated expectations as functions of probability and desirability of outcomes. *Journal of Personality*. 1953;21:329-335.
- Isaac RM, Walker JM. Communication and free-riding behavior: The voluntary contribution mechanism. *Economic Inquiry*. 1988;26(4):585-608.
- Ishida M. Rebuttal to claimed refutations of Duncan MacDougall's experiment on human weight change at the moment of death. *Journal of Scientific Exploration*. 2010;24(1):5-36.
- Itan Y, Jones BL, Ingram CJE, Swallow DM, Thomas MG. A worldwide correlation of lactase persistence phenotypes and genotypes. *BMC Evolutionary Biology*. 2010;10:36.
- Iverson P, Hazan V, Bannister K. Phonetic training with acoustic cue manipulations: A comparison of methods for teaching English /r/-/l/ to Japanese adults. *Journal of the Acoustical Society of America*. 2005;118(5):3267-3278.
- Izard MK, Vandenbergh JG. The effects of bull urine on puberty and calving data in crossbred beef heifers. *Journal of Animal Science*. 1982;55(5):1160-1168.
- Izard V, Pica P, Spelke ES, Dehaene S. Flexible intuitions of Euclidean geometry in an Amazonian indigene group. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011;108(24):9782-9787.
- Jablonka E, Raz N. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Quarterly Review of Biology*. 2009;84(2):131-176.
- Jablonski NG. The naked truth. *Scientific American*. 2010;302(2):28-35.
- Jackson JE. The fish people: linguistic exogamy and Tukanoan identity in northwest Amazonia. Cambridge: Cambridge University Press; 1983.
- Jackson MO, Morelli M. The reasons for war. An updated survey. In: Coyne C, editor. *Handbook on the political economy of war*. Cheltenham UK: Elgar Publishing; 2011.
- Jacob F. Evolution and tinkering. *Science*. 1977;196:1161-1166.
- Jakobson R. *Kindersprache, Aphasie, und allgemeine Lautgesetze*. Uppsala: Almqvist & Wiksell; 1941.
- Jakobson R. Why mama and papa? In: Kaplan B, Wapner S, editors. *Perspectives in psychological theory: Essays in honor of Heinz Werner*. New York: International Universities Press; 1960. p. 538-549.
- James W. *Principles of psychology*. New York: Henry Holt; 1890.
- James W. Does 'consciousness' exist? *Journal of Philosophy, Psychology and Scientific methods*. 1904;1(18):477-491.
- Jang KL, Livesley WJ, Vernon PA. Heritability of the Big Five personality dimensions and their facets: A twin study. *Journal of Personality*. 1996;64(3):577-591. ([http://www.psych.umn.edu/courses/fall06/yooh/psy3135/articles/Jang%20et%20al\\_1996.pdf](http://www.psych.umn.edu/courses/fall06/yooh/psy3135/articles/Jang%20et%20al_1996.pdf)).
- Jang KL, Livesley WJ, Vernon PA. A twin study of genetic and environmental contributions to gender differences in traits delineating personality disorder. *European Journal of Personality*. 1998;12(5):331-344.
- Jang KL, Livesley WJ, Ando J, et al. Behavioral genetics of the higher-order factors of the Big Five. *Personality & Individual Differences*. 2006;41:261-272.
- Janiak A. Kant's view on space and time. In: Zalta EN, editor. *Stanford encyclopedia of philosophy* (winter 2012 edition). 2012.
- Janik A, Toulmin S. *Wittgenstein's Vienna*. New York: Simon en Schuster; 1973.
- Janis I. *Victims of groupthink*. Boston: Houghton-Mifflin; 1971.
- Jankowiak W, Fischer E. A cross-cultural perspective on romantic love. *Ethnology*. 1992;31(2):149-155.
- Jankowiak W. *Romantic passion*. New York: Columbia University Press; 1995.
- Jankowiak W, Allen E. The balance of duty and desire in an American polygamous community. In: Jankowiak W, editor. *Romantic passion*. New York: Columbia University Press; 1995. p. 277-295.
- Janowitz M. Sociological theory and social control. *American Journal of Sociology*. 1975;81(1):82-108.
- Jarvis JUM. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science*. 1981;212:571-573.
- Jeffreys AJ, Wilson V, Thein SL. Individual-specific 'fingerprints' of human DNA. *Nature*. 1985;316:76-79.
- Jenkins HM, Ward WC. Judgment of contingency between responses and outcomes. *Psychological Monographs: General and Applied*. 1965;79(1):1-17.
- Jenks E. *A history of politics*. London: Macmillan; 1900.
- Jensen AR. *Genetics and education*. London: Methuen; 1972.
- Jensen AR. *Bias in mental testing*. New York: Free Press; 1980.
- Jensen AR. Effects of inbreeding on mental-ability factors. *Personality & Individual Differences*. 1983;4:71-87.
- Jensen AR. The nature of the black-white difference on various psychometric tests: Spearman's hypothesis. *Behavioral & Brain Sciences*. 1985;8:193-263.
- Jensen AR. Scientific fraud or false accusations? The case of Cyril Burt. In: Miller DJ, Hersen M, editors. *Research fraud in the behavioral and biomedical sciences*. New York: Wiley; 1992. p. 97-24.
- Jensen AR. *The g factor: The science of mental ability*. Westport, CT: Praeger; 1998.
- Jensen AR. The g factor: psychometrics and biology. In: Bock GR, Goode JA, Webb K, editors. *The nature of intelligence*. Novartis Foundation; 2000. p. 37-57.
- Jensen GF. Religious cosmologies and homicide rates among nations. A closer look. *Journal of Religion & Society*. 2006;8 (<http://moses.creighton.edu/JRs/2006/2006-7.pdf>).
- Jensen K, Call J, Tomasello M. Chimpanzees are rational maximizers in an ultimatum game. *Science*. 2007;318(5847):107-109.
- Jerison HJ. *Evolution of the brain and intelligence*. New York: Academic Press; 1973.
- Jerison HJ. Discussion paper: the paleoneurology of language. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1976;280:370-382.
- Jespersen O. *Language: its nature, development and origin*. New York: Macmillan (1964 editie); 1921.
- Jevons WS. The power of numerical discrimination. *Nature*. 1871;3:281-282.
- Jevons WS. *The principles of science: A treatise on logic and scientific method*. London: Macmillan & Co; 1874.
- Jinam TA, Hong LC, Phipps ME, Stoneking M, Ameen M, Edo J, et al. Evolutionary history of continental southeast Asians: "early train" hypothesis based on genetic analysis of mitochondrial and autosomal DNA data. *Molecular Biology & Evolution*. 2012;29(11):3513-3527.
- Johannesson A. The gestural origin of language. *Nature*. 1950;166:60-61.
- Johnson AM, Vernon PA, McCarthy JM, Molson M, Harris JA, Jang KL. Nature vs nurture: Are leaders born or made? A behavior genetic investigation of leadership style. *Twin Research*. 1998;1:216-223.
- Johnson AM, Vernon PA, Harris JA, Jang KL. A behavior genetic investigation of the relationship between leadership and personality. *Twin Research*. 2004;7(1):27-32.
- Johnson AW, Earle T. *The evolution of human societies*. Stanford: Stanford University Press; 1987.
- Johnson JS, Newport EL. Critical period effects in second language learning: the influence of maturational state on the acquisition of English as a second language. *Cognitive Psychology*. 1989;21(1):60-99.

- Johnson MT. Asexual and autoerotic women: Two invisible groups. In: Gochros HL, Gochros JS, editors. *The sexually oppressed*. New York: Associated Press; 1977. p. 96-109.
- Johnson SC. Detecting agents. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2003;358:549-559.
- Johnston TD. Developmental explanation and the ontogeny of birdsong: nature/nurture redux. *Behavioral & Brain Sciences*. 1988;11(4):617-663.
- Jolly A. *Lemur behavior*. Chicago: University of Chicago Press; 1966.
- Jolly A. The evolution of purpose. In: Byrne RW, Whiten A, editors. *Machiavellian intelligence*. Oxford: Clarendon Press; 1988. p. 363-378.
- Jolly CJ. Baboons, mandrills, and mangabeys. *Afro-Papionin socioecology in a phylogenetic perspective*. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press; 2007. p. 240-251.
- Jones D. Darwin 200: Human nature: the remix. *Nature*. 2009;457(7231):780-783.
- Jones D. Social evolution: The ritual animal. *Nature*. 2013;493(7433):470-472.
- Jones FL. Convergence and divergence in ethnic divorce patterns: a research note. *Journal of Marriage and Family*. 1996;58(1):213-218.
- Jones G. *Corregidora*. New York: Beacon Press; 1975.
- Jones HE, Conrad HS. The growth and decline of intelligence: a study of a homogeneous group between the ages ten and sixty. *Genetic Psychology Monographs*. 1933;13:223-298.
- Jones LB, Rothbart MK, Posner MI. Development of executive attention in preschool children. *Developmental Science*. 2003;6(5):498-504.
- Jones ML. Longevity of mammals in captivity. *International Zoo News*. 1979;(Apr/May):16-26.
- Jones SS. The development of imitation in infancy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2009;364:2325-2335.
- Jones W. *Third anniversary discourse to the Asiatic society*. 1788.
- Jordan JJ. Third-party punishment as a costly signal of trustworthiness. *Nature*. 2016;530(7591):473-476.
- Jordan KE, Brannon EM. A common representational system governed by Weber's law: nonverbal numerical similarity judgments in 6-year-olds and rhesus monkeys. *Journal of Experimental Child Psychology*. 2006;95:215-229.
- Jorde LB, Wooding SP. Genetic variation, classification and 'race'. *Nature Genetics*. 2004;36(11):S28-S33.
- Jorgensen J. *Western Indians*. San Francisco: Freeman; 1980.
- Judd HL. Biorhythms of gonadotropins and testicular hormone secretion. In: Krieger DT, editor. *Endocrine rhythms*. New York: Raven Press; 1979. p. 299-324.
- Judge TA, Higgins CA, Thoresen CJ, Barrick MR. The Big Five personality traits, general mental ability, and career success across the life span. *Personnel Psychology*. 1999;52(3):621-652.
- Judge TA, Colbert AE, Ilies R. Intelligence and leadership: A quantitative review and test of theoretical propositions. *Journal of Applied Psychology*. 2004;89(3):542-552.
- Kacelnik A. Meanings of rationality. In: Hurley S, Nudds M, editors. *Rational animals?* Oxford: Oxford University Press; 2006. p. 87-106.
- Kagan J. Reflection-impulsivity and reading ability in primary grade children. *Child Development*. 1965;36(3):609-628.
- Kagan J. Temperamental contributions to social behavior. *American Psychologist*. 1989;44(4):668-674.
- Kagan J. The meanings of attachment. *Behavioral & Brain Sciences*. 1992;15(3):517-518.
- Kagan J. Temperament and the reactions to unfamiliarity. *Child Development*. 1997;68(1):139-143.
- Kahn-D'Angelo LA, Nelson DL. Habituation of the flexion and Glabella reflexes in normal one- and two-month-old infants. *Physical & Occupational Therapy in Pediatrics*. 1988;7(4):39-56.
- Kahneman D, Tversky A. On the psychology of prediction. *Psychological Review*. 1973;80:237-251.
- Kahneman D, Tversky A. Prospect theory: an analysis of decision under risk. *Econometrica*. 1979;47(2):263-291.
- Kahneman D, Knetsch JL, Thaler R. Fairness and the assumptions of economics. *Journal of Business*. 1986;59:S285-S300.
- Kahneman D, Knetsch JL, Thaler RH. Experimental tests of the endowment effect and the Coase Theorem. *Journal of Political Economy*. 1990;98(6):1325-1348.
- Kahneman D, Knetsch JL, Thaler RH. The endowment effect, loss aversion, and status quo bias. *Journal of Economic Perspectives*. 1991;5(1):193-206.
- Kahneman D, Tversky A. On the reality of cognitive illusions. *Psychological Review*. 1996;103(3):582-591.
- Kahneman D. A psychological point of view: Violations of rational rules as a diagnostic of mental processes. *Behavioral & Brain Sciences*. 2000;23:681-683.
- Kahneman D, Klein G. Conditions for intuitive expertise. A failure to disagree. *American Psychologist*. 2009;64(6):515-526.
- Kahneman D. *Thinking, fast and slow*. New York: Farrar, Straus and Giroux; 2011.
- Kale P. The guru and the professional: the dilemma of the secondary school teacher in Poona, India. *Comparative Education Review*. 1970;14(3):371-376.
- Kalin NH, Shelton SE, Takahashi LK. Defensive behaviors in infant rhesus monkeys: Ontogeny and context-dependent selective expression. *Child Development*. 1991;62:1175-1183.
- Kalmijn M, de Graaf P, Janssen J. Inter-marriage and the risk of divorce in the Netherlands: The effects of difference in religion and in nationality, 1974 - 94. *Population Studies*. 2005;59(1):71-85.
- Kamhi AG. The elusive first word: the importance of the naming insight for the development of referential speech. *Journal of Child Language*. 1986;13:155-161.
- Kanazawa S. Mind the gap ... in intelligence: Re-examining the relationship between inequality and health. *British Journal of Health Psychology*. 2006;11:623-642.
- Kanazawa S. Temperature and evolutionary novelty as forces behind the evolution of general intelligence. *Intelligence*. 2008;36:99-108.
- Kaneda H, Hayashi JI, Takahama S, Taya C, Lindahl KF, Yonekawa H. Elimination of paternal mitochondrial DNA in intraspecific crosses during early mouse embryogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1995;92:4542-4546.
- Kang C, Drayna D. Genetics of speech and language disorders (1). *Annual Review of Genomics & Human Genetics*. 2011;12:145-164.
- Kant I. *De mundi sensibilis atque intelligibilis forma et principiis* (English: Kant en Bennett 2012) Universität Königsberg; 1770.
- Kant I. *Kritik der reinen Vernunft* (English translation: Kant e.a. 1998). Hamburg: F. Meiner; 1781.
- Kant I. *Grundlegung zur Metaphysik der Sitten* (English: Kant e.a. 2012). Berlin: L. Heimann; 1785.
- Kant I. *Kritik der Urteilskraft* (English: Kant and Meredith 1987, Kant and Guyer 2000). Berlin: Lagarde und Friederich; 1790.
- Kant I. *Zum ewigen Frieden. Ein philosophischer Entwurf* (English: Kant and Smith 1903). Leipzig: Infel Verlag; 1795.
- Kant I. *Anthropologie in pragmatischer Hinsicht* (English: Kant en Loudon 2006). 1798.
- Kant I, Smith MC. *Perpetual Peace: A Philosophical Sketch*. London: G. Allen & Unwin; 1903.

- Kant I, Collins GL. Kant's Vorlesungen. Moralphilosophie. Königsberg 1784 - 1785 (English: Kant en Heath 1997). Kant's gesammelte Schriften. Berlin: Akademie der Wissenschaften der DDR; 1974.
- Kant I, Meredith JC. Critique of judgment. Indianapolis: Hackett; 1987.
- Kant I, Heath P. Lectures on ethics. Cambridge: Cambridge University Press; 1997.
- Kant I, Guyer P, Wood AW. Critique of pure reason. Cambridge: Cambridge University Press; 1998.
- Kant I, Guyer P. Critique of the power of judgment. Cambridge: Cambridge University Press; 2000.
- Kant I, Loudon RB. Anthropology from a pragmatic point of view. Cambridge: Cambridge University Press; 2006.
- Kant I, Gregor M, Timmerman J. Groundwork of the metaphysics of morals. New York: Cambridge University Press; 2012.
- Kant I, Bennett J. The form and principles of the sensible and intelligible world (Kant's inaugural dissertation). 2012.
- Kantor JR. How do we acquire our basic reactions? Psychological Review. 1921;28(5):328-355.
- Kaplan H, Hill K. Hunting ability and reproductive success among male Ache foragers: Preliminary results. Current Anthropology. 1985;26:131-133.
- Kaplan H, Hill K, Lancaster J, Hurtado AM. A theory of human life history evolution: diet, intelligence, and longevity. Evolutionary Anthropology. 2000;9(4):156-185.
- Kappeler PM, Silk JB. Mind the gap. Tracing the origins of human universals. Berlin: Springer; 2010.
- Kappeler PM, Silk JS, Burkhardt JM, van Schaik CP. Primate behavior and human universals: Exploring the gap. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. Mind the gap. Tracing the origins of human universals. Berlin: Springer; 2010. p. 3-15.
- Kaprio J, Rimpelä A, Winter T, Viken RJ, Rimpelä M, Rose RJ. Common genetic influences on BMI and age at menarche. Human Biology. 1995;67(5):739-753.
- Karafet TM, Lansing JS, Redd AJ, Reznikova S, Watkins JC, Surata SP, et al. Balinese Y-chromosome perspective on the peopling of Indonesia: genetic contributions from pre-neolithic hunter-gatherers, Austronesian farmers, and Indian traders. Human Biology. 2005;77(1):93-114.
- Karafet TM, Mendez FL, Meilerman MB, Underhill PA, Zegura SL, Hammer MF. New binary polymorphisms reshape and increase resolution of the human Y chromosomal haplogroup tree. Genome Research. 2008;18:830-838.
- Kark JD, Shemi G, Friedlander Y, Martin O, Manor O, Blondheim SH. Does religious observance promote health? Mortality in secular vs religious kibbutzim in Israel. American Journal of Public Health. 1996;86:341-346.
- Karreman A, Van Tuijl C, Van Aken MAG, Dekovic M. The relation between parental personality and observed parenting: the moderating role of preschoolers' effortful control. Personality & Individual Differences. 2008;44(3):723-734.
- Kassem R, Owen JB, Fadel I. The effect of pre-mating nutrition and exposure of rams on the onset of puberty in Awassi ewe lambs under semi-arid conditions. Animal Production. 1989;48(2):393-397.
- Katan M, Moon YP, Paik MC, Sacco RL, Wright CB, Elkind MS. Infectious burden and cognitive function: the Northern Manhattan Study. Neurology. 2013;80(13):1209-1215.
- Katerberg H, Delucchi KL, Stewart SE, et al. Symptom dimension in OCD: Item-level factor analysis and heritability estimates. Behavior Genetics. 2010;40:505-517.
- Katz D, Allport F. Students' attitudes. Syracuse: Craftsman Press; 1931.
- Kaufman EL, Lord MW, Reese TW, Volkman J. The discrimination of visual number. American Journal of Psychology. 1949;62:498-525.
- Kawai M. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet. Primates. 1965;6:1-30.
- Kay RF, Cartmill M, Balow M. The hypoglossal canal and the origin of human vocal behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1998;95:5417-5419.
- Kayser M, Brauer S, Weiss G, Underhill PA, Roewer L, Schiefenhover W, et al. Melanesian origin of Polynesian Y chromosomes. Current Biology. 2000;10(20):1237-1246.
- Kayser M, Brauer S, Weiss G, et al. Reduced Y-chromosome, but not mitochondrial DNA, diversity in human populations from West New Guinea. American Journal of Human Genetics. 2003;72:281-302.
- Kayser M, Choi Y, van Oven M, et al. The impact of the Austronesian explosion: Evidence from mtDNA and Y chromosome diversity in the Admiralty Islands of Melanesia. Molecular Biology & Evolution. 2008;25(7):1362-1374.
- Kayser M. The human genetic history of Oceania: near and remote views of dispersal. Current Biology. 2010;20:R194-R201.
- Kearns J. Visual spatial memory in aboriginal and white Australian children. Australian Journal of Psychology. 1986;38(3):203-214.
- Keeley LH. War before civilization: The myth of the peaceful savage. New York: Oxford University Press; 1996.
- Keeling PJ, Burger G, Durnford DG, et al. The tree of eukaryotes. Trends in Ecology & Evolution. 2005;20(12):670-676.
- Keenan K, Shaw D, Delliquadri E, Giovanelli J, Walsh B. Evidence for the continuity of early problem behaviors: application of a developmental model. Journal of Abnormal Child Psychology. 1998;26(6):441-452.
- Keesing RM. Kin groups and social structure. New York: Holt, Rinehart and Winston; 1975.
- Keesing RM. Rethinking mana. Journal of Anthropological Research. 1984;40:137-156.
- Keith A. A new theory of human evolution. London: Watts; 1948.
- Kelber A. Innate preferences for flower features in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. Journal of Experimental Biology. 1997;200:827-836.
- Kelber A. Pattern discrimination in the hawkmoth: innate preferences, learning performance and ecology. Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences. 2002;269:2573-2577.
- Kelber A, Balkenius A. Sensory ecology of feeding in the hummingbird hawkmoth *Macroglossum stellatarum* (Lepidoptera: Sphingidae). Entomologia Generalis. 2007;29(2-4):110-197.
- Kelemen D. Function, goal and intention: Children's teleological reasoning about objects. Trends in Cognitive Sciences. 1999;3(12):461-468.
- Keller AG. Societal evolution: a study of the evolutionary basis of the science of society. New York: Macmillan; 1915.
- Keller MC, Visscher PM, Goddard ME. Quantification of inbreeding due to distant ancestors and its detection using dense single nucleotide polymorphism data. Genetics. 2011;189(1):237-249.
- Kelley HH, Holmes JG, Kerr NL, Reis HT, Rusbult CE, Van Lange PAM. An atlas of interpersonal situations. Cambridge: Cambridge University Press; 2003.
- Keltner D, Marsh J, Smith JA. The compassionate instinct: The science of human goodness. New York: W.W. Norton & Co; 2010.
- Kemper S, Rice K, Chen YJ. Complexity metrics and growth curves for measuring grammatical development from five to ten. First Language. 1995;15(44):151-166.
- Kendall RL, Coolen I, Van Bergen Y, Laland KN. Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. Advances in the Study of Behavior. 2005;35:333-379.

- Kendler KS, Gardner CO, Prescott CA. Religion, psychopathology, and substance abuse: A multi-measure, genetic-epidemiologic study. *American Journal of Psychiatry*. 1997;154:322-329.
- Kennedy P. The rise and fall of the great powers. Economic change and military conflict from 1500 to 2000. London: Unwin Hyman; 1988.
- Kenny DA. Correlation and causality. New York: Wiley; 1979.
- Kern R, Varjú D. Visual position stabilization in the hummingbird hawk moth, *Macroglossum stellatarum* L. I. Behavioural analysis. *Journal of Comparative Physiology A-Sensory Neural & Behavioral Physiology*. 1998;182(2):225-237.
- Kerr JH, de Kock H. Aggression, violence, and the death of a Dutch soccer hooligan: A reversal theory explanation. *Aggressive Behavior*. 2002;28(1):1-10.
- Kerth G. Animal sociality: bat colonies are founded by relatives. *Current Biology*. 2008;18(17):R740-R742.
- Kerth G. Causes and consequences of sociality in bats. *Bioscience*. 2008;58(8):737-746.
- Kettlewell HBD. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*. 1955;9:323-342.
- Kettlewell HBD. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity*. 1956;10(3):287-301.
- Khalil EL. What is altruism? *Journal of Economic Psychology*. 2004;25:97-123.
- Kidd C, Palmeri H, Aslin RN. Rational snacking: Young children's decision-making on the marshmallow task is moderated by beliefs about environmental reliability. *Cognition*. 2013;126(1):109-114.
- Kihlstrom JF, Cantor N. Social intelligence. In: Sternberg RJ, editor. *Handbook of intelligence*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2000. p. 359-379.
- Kihlstrom JF. Is there a "People are stupid" school in social psychology? *Behavioral & Brain Sciences*. 2004;27(3):348.
- Kim KW, Roland C, Horel A. Functional value of matrifagy in the spider *Armauerobius ferox*. *Ethology*. 2000;106(8):729-742.
- Kinder JE, Bergfeld EG, Wehrman ME, Peters KE, Kojima FN. Endocrine basis for puberty in heifers and ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1995;Suppl. 49:393-407.
- King BJ. Extractive foraging and the evolution of primate intelligence. *Human Evolution*. 1986;1(4):361-372.
- King JE, Figueredo AJ. The Five-Factor Model plus dominance in chimpanzee personality. *Journal of Research in Personality*. 1997;31(2):257-271.
- King JE, Weiss A, Sisco MM. Aping humans: age and sex effects in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and human (*Homo sapiens*) personality. *Journal of Comparative Psychology*. 2008;122(4):418-427.
- King M. Species evolution. The role of chromosome change. Cambridge: Cambridge University Press; 1993.
- King NJ, Gullone E, Ollendick TH. Etiology of childhood phobias: Current status of Rachman's three pathways theory. *Behaviour Research & Therapy*. 1998;36:297-309.
- King SL, Sayigh LS, Wells RS, Fellner W, Janik VM. Vocal copying of individually distinctive signature whistles in bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2013;280(1757):20130053.
- Kinsey AC, Pomeroy WB, Martin CE. Sexual behavior in the human male. Philadelphia: Saunders; 1948.
- Kinsey AC, Pomeroy WB, Martin CE. Sexual behavior in the human female. Philadelphia: Saunders; 1953.
- Kipling R. Just so stories. London: Macmillan; 1902.
- Kirchhoff CA, Wilson ML, Mjunga DC, Raphael J, Kamenya S, Collins DA. Infanticide in chimpanzees: Taphonomic case studies from Gombe. *American Journal of Physical Anthropology*. 2018;165(1):108-122.
- Kirk KM, Eaves LJ, Martin NG. Self-transcendence as a measure of spirituality in a sample of older Australian twins. *Twin Research*. 1999;2:81-87.
- Kirk KM, Bailey JM, Dunne MP, Martin NG, Kirk KM, Bailey JM, et al. Measurement models for sexual orientation in a community twin sample. *Behavior Genetics*. 2000;30(4):345-356.
- Kirk KM, Blomberg SP, Duffy DL, Heath AC, Owens IP, Martin NG. Natural selection and quantitative genetics of life-history traits in Western women: A twin study. *Evolution*. 2001;55(2):423-435.
- Kirscht JP, Haefner DP, Kegeles SS, Rosenstock IM. A national study of health beliefs. *Journal of Health & Human Behavior*. 1966;7:248-254.
- Kleijnen J, Knipschild P. Review articles and publication bias. *Arzneimittel-Forschung*. 1992;42(5):587-591.
- Klein G, Jarosz A. A naturalistic study of insight. *Journal of Cognitive Engineering and Decision Making*. 2011;5(4):335-351.
- Klein M, Heimann P, Isaacs S, Riviere J. Developments in psycho-analysis. London: Hogarth; 1952.
- Klein RG. Archeology and the evolution of human behavior. *Evolutionary Anthropology*. 2000;9(1):17-36.
- Kleitman N, Engelmann TG. Sleep characteristics of infants. *Journal of Applied Physiology*. 1953;6:269-282.
- Klesse C. Polyamory and its 'others': Contesting the terms of non-monogamy. *Sexualities*. 2006;9(5):565-583.
- Klineberg O. Social psychology. New York: Holt; 1940.
- Knafo A, Plomin R. Prosocial behavior from early to middle childhood: genetic and environmental influences on stability and change. *Developmental Psychology*. 2006;42(5):771-786. ([http://pluto.huji.ac.il/~mshayo/public\\_html/Ebstein3\\_Pr osocial\\_behavior.pdf](http://pluto.huji.ac.il/~mshayo/public_html/Ebstein3_Pr osocial_behavior.pdf)).
- Knafo A, Plomin R. Parental discipline and affection and children's prosocial behavior: genetic and environmental links. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2006.
- Knafo A, Zahn-Waxler C, Van Hulle C, Robinson JL, Rhee SH. The developmental origins of a disposition toward empathy: Genetic and environmental contributions. *Emotion*. 2008;8(6):737-752.
- Knafo A, Zahn-Waxler C, Davidov M, Van Hulle C, Robinson JL, Rhee SH. Empathy in early childhood: genetic, environmental, and affective contributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2009;1167:103-114. (<http://www3.interscience.wiley.com/journal/122466391/abstract>).
- Knobe J. Intentional action and side effects in ordinary language. *Analysis*. 2003;63:190-194.
- Knobe J. The concept of intentional action: a case study in the uses of folk psychology. *Philosophical Studies*. 2006;130:203-231.
- Knol BW, Egberink-alink ST. Treatment of problem behaviour in dogs and cats by castration and progestagen administration: a review. *Veterinary Quarterly*. 1989;11(2):102-107.
- Knoll AH, Javaux EJ, Hewitt D, Cohen P. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2006;361(1470):1023-1038.
- Knott CD, Kahlenberg SM. Orangutans in perspective. Forced copulations and female mating resistance. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press; 2007. p. 290-305.
- Koch R. Die Aetiologie der Tuberkulose. *Mitteilungen aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte*. 1884;2:1-88.
- Kochanska G, Murray KT, Harlan ET. Effortful control in early childhood: Continuity and change, antecedents and implications for social development. *Developmental Psychology*. 2000;36(2):220-232.
- Koehler O. Vom Erlernen unbenannter anzahlen bei Vögeln. *Naturwissenschaften*. 1941;29:201-218.

- Koehler O. Vorbedingungen und Vorstufen unserer Sprache bei Tieren. *Zoologischer Anzeiger*. 1954;(Suppl.):327-341.
- Koenig HG, McCullough ME, Larson DB. *Handbook of religion and health*. Oxford: Oxford University; 2001.
- Koenig LB, McGue M, Krueger RF, Bouchard TJ Jr. Genetic and environmental influences on religiousness: findings for retrospective and current religiousness ratings. *Journal of Personality*. 2005;73(2):471-488.
- Koenig WD. Reciprocal altruism in birds: A critical review. *Ethology and Sociobiology*. 1988;9:73-84.
- Koepke N, Baten J. Agricultural specialization and height in ancient and medieval Europe. *Explorations in Economic History*. 2008;45(2):127-146.
- Koffka K. Perception: An introduction to the Gestalt-theory. *Psychological Bulletin*. 1922;19:531-585.
- Kohler HP, Rodgers JL, Christensen K. Is fertility behavior in our genes? Findings from a Danish twin study. *Population & Development Review*. 1999;25:253-288.
- Kokko H, Brooks R, McNamara JM, Houston AI. The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2002;269(1498):1331-1340.
- Kokko H, Ots I. When not to avoid inbreeding. *Evolution*. 2006;60(3):467-475.
- Komlos J, Kriwy P. Social status and adult heights in the two Germanies. *Annals of Human Biology*. 2002;29:641-648.
- Komlos J. On English pygmies and giants: the physical stature of English youth in the eighteenth and nineteenth centuries. *Research in Economic History*. 2007;25:149-168.
- Komlos J, Küchenhoff H. The diminution of the physical stature of the English male population in the eighteenth century. *Climetrica*. 2012;6(1):45-62.
- Kong A, Frigge ML, Thorleifsson G, et al. Selection against variants in the genome associated with educational attainment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011;108(14):E727-E732.
- Koolhaas JM, Korte SM, de Boer SF, et al. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 1999;23:925-935.
- Koopmans JR, Boomsma DI, Heath AC, Lorenz JPD. A multivariate genetic analysis of sensation seeking. *Behavior Genetics*. 1995;25(3):349-356.
- Kornblith H. *Knowledge and its place in nature*. Cambridge: Cambridge University Press; 2002.
- Kornblith H. *Précis of Knowledge and its place in nature*. *Philosophy and Phenomenological Research*. 2005;71(2):399-402.
- Kornhuber HH, Deecke L. Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. *Pfüger's Archiv*. 1965;284(1):1-17.
- Korth-Schutz S, Levine LS, New MI. Dehydroepiandrosterone sulfate (DS) levels, a rapid test for abnormal androgen secretion. *Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*. 1976;42(6):1005-1013.
- Kortlandt A. Wechselwirkung zwischen Instinkten. *Archives Néerlandaises de Zoologie*. 1940;4:442-520.
- Kortlandt A. Aspects and prospects of the concept of instinct. Leiden: E.J. Brill; 1955.
- Kortlandt A. How do chimpanzees use weapons when fighting leopards? *Year Book of the American Philosophical Society*. 1965;5:327-332.
- Kortlandt A. *New perspectives on ape and human evolution*. Amsterdam: Stichting voor psychobiologie; 1972.
- Kosfeld M, Okada A, Riedl A. Institution formation in public goods games. *American Economic Review*. 2009;99(4):1335-1355.
- Kotthoff H. Gender and humor: the state of the art. *Journal of Pragmatics*. 2006;38(1):4-25.
- Kouchi M. Secular changes in Japanese head form from somatometric data. *Anthropological Science*. 2004;112(1):41-52.
- Kovas Y, Hayiou-Thomas ME, Oliver B, Dale PS, Bishop DVM, Plomin R. Genetic influences in different aspects of language development: The etiology of language skills in 4.5-year-old twins. *Child Development*. 2005;76(3):632-651.
- Kovas Y, Haworth CMA, Dale PS, Plomin R. The genetic and environmental origins of learning abilities and disabilities in the early school years. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 2007;72(3):1-160.
- Köhler W. *Intelligenzprüfungen an Menschenaffen* (English: Köhler and Winter 1925). Berlin: Springer; 1921.
- Köhler W, Winter E. *The mentality of apes*. New York: Harcourt Brace; 1925.
- Köhler W. *The place of value in a world of facts*. New York: Liveright Publishing Corporation; 1938.
- Krause J, Lalueza-Fox C, Orlando L, et al. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neanderthals. *Current Biology*. 2007;17:1908-1912.
- Krause J, Briggs AW, Kircher M, et al. A complete mtDNA genome of an early modern human from Kostenki, Russia. *Current Biology*. 2010;20:231-236.
- Kretschmann HJ, Schleicher A, Wingert F, Zilles K, Loblich HJ. Human brain growth in the 19th and 20th century. *Journal of the Neurological Sciences*. 1979;40:169-188.
- Kripke SA. A priori knowledge, necessity, and contingency. In: Kripke SA, editor. *Naming and necessity*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1980. p. 34-109.
- Krischke N. Beiträge zur Ontogenese der Flug- und Manövrierfähigkeit der Hausstaube (*Columba livia* var. domestica). *Behaviour*. 1983;84(3-4):265-286.
- Kroeber AL. The superorganic. *American Anthropologist*. 1917;19(2):163-213.
- Kronfeld-Schor N, Dayan T. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003;34:153-181.
- Kronfeld-Schor N, Bloch G, Schwartz WJ. Animal clocks: when science meets nature. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2013;280(1765):20131354. (DOI: 10.1098/rspb.2013.1354).
- Kroodtsma DE. Aspects of learning in the ontogeny of bird song: where, from whom, when, how many, which, and how accurately? In: Burghardt GM, Bekoff M, editors. *The development of behavior: Comparative and evolutionary aspects*. New York: Garland STPM Press; 1999. p. 215-230.
- Kropotkin P. *Mutual aid: A factor of evolution*. New York: New York University Press; 1902.
- Krueger J, Clement RW. The truly false consensus effect: An ineradicable and egocentric bias in social perception. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1994;67(4):596-610.
- Krueger J, Clement RW. Estimates of social consensus by majorities and minorities: The case for social projection. *Personality & Social Psychology Review*. 1997;1(4):299-313.
- Krueger J. On the perception of social consensus. *Advances in Experimental Social Psychology*. 1998;30:163-240.
- Krueger RF, Hicks BM, McGue M. Altruism and antisocial behavior: independent tendencies, unique personality correlates, distinct etiologies. *Psychological Science*. 2001;12(5):397-402.
- Kruger J, Dunning D. Unskilled and unaware of it: How difficulties in recognizing one's own incompetence lead to inflated self-assessments. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1999;77(6):1121-1134.
- Kruger J, Chan S, Roese N. (Not so) positive illusions. *Behavioral & Brain Sciences*. 2009;32(6):526-527.
- Krupenye C. Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*. 2016;354(6308):110-114.

- Kruska D. Mammalian domestication and its effects on brain structure and behavior. In: Jerison HJ, Jerison I, editors. *Intelligence and evolutionary biology*. Berlin: Springer Verlag; 1988. p. 211-250.
- Kudo N, Yamada T. Morphological and physiological studies of development of the monosynaptic reflex pathway in the rat lumbar spinal cord. *Journal of Physiology-London*. 1987;389:441-459.
- Kuester J, Paul A, Arnemann J. Kinship, familiarity and mating avoidance in Barbary macaques, *Macaca sylvanus*. *Animal Behaviour*. 1994;48(5):1183-1194.
- Kuester J, Paul A, Arnemann J. Age-related and individual differences of reproductive success in male and female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates*. 1995;36(4):461-476.
- Kuffler SW, Fitzhugh R, Barlow HB. Maintained activity in the cat's retina in light and darkness. *Journal of General Physiology*. 1957;40:683-702.
- Kugiumutzakis G. Genesis and development of early infant mimesis to facial and vocal models. In: Nadel J, Butterworth G, editors. *Imitation in infancy*. Cambridge: Cambridge University Press; 1999. p. 36-59.
- Kuh DL, Wadsworth M. Parental height: childhood environment and subsequent adult height in a national birth cohort. *International Journal of Epidemiology*. 1989;18:663-668.
- Kuh DL, Power C, Rodgers B. Secular trends in social class and sex differences in adult height. *International Journal of Epidemiology*. 1991;20:1001-1009.
- Kuhl PK, Meltzoff AN. Infant vocalizations in response to speech: vocal imitation and developmental change. *Journal of the Acoustical Society of America*. 1996;100(4):2425-2438.
- Kuhl PK, Andruski JE, Chistovich IA, et al. Cross-language analysis of phonetic units in language addressed to infants. *Science*. 1997;277:684-686.
- Kuhl PK. Early language acquisition: cracking the speech code. *Nature Reviews Neuroscience*. 2004;5:831-843.
- Kuhn D. The development of causal reasoning. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*. 2012;3(3):327-335.
- Kullberg C, Lind J. An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology*. 2002;108:429-441.
- Kummer H. Tripartite relations in hamadryas baboons. In: Altmann SA, editor. *Social communication among primates*. Chicago: University of Chicago Press; 1967. p. 63-71.
- Kummer H. Social organization of hamadryas baboons. Chicago: University of Chicago Press; 1968.
- Kummer H. On the value of social relationships to nonhuman primates: a heuristic scheme. *Social Science Information*. 1978;17:687-705.
- Kummer H, Goodall J. Conditions of innovative behavior in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1985;308:203-214.
- Kummer H. Causal knowledge in animals. In: Sperber D, Premack D, Premack AJ, editors. *Causal cognition: a multidisciplinary debate*. Oxford: Oxford University Press; 1995. p. 26-39.
- Kuo ZY. Giving up instincts in psychology. *Journal of Philosophy*. 1921;18(24):645-664.
- Kuo ZY. How are our instincts acquired? *Psychological Review*. 1922;29(5):344-365.
- Kuo ZY. A psychology without heredity. *Psychological Review*. 1924;31(6):427-448.
- Kuo ZY. The net result of the anti-heredity movement in psychology. *Psychological Review*. 1929;36(3):181-199.
- Kuo ZY. Ontogeny of embryonic behavior in aves. V. The reflex concept in the light of embryonic behavior in birds. *Psychological Review*. 1932;39(6):499-415.
- Kupfermann I. Learning. In: Kandel ER, Schwartz JH, editors. *Principles of neural science, second edition*. New York: Elsevier; 1985. p. 805-815.
- la Mettrie JOd. *L'homme machine* (English: *la Mettrie* 1994). Leiden: 1748.
- la Mettrie JOd. *Man a machine and man a plant* (translated by R.A. Watson and M. Rybalka). Cambridge: Hackett Publishing Company; 1994.
- Labouriau R, Amorim A. Comment on "An association between the kinship and fertility of human couples". *Science*. 2008;322:1634b.
- Labov W. *The social stratification of English in New York City*. Washington D.C.: Center for Applied Linguistics; 1966.
- Labuda D, Lefebvre JF, Nadeau P, Roy-Gagnon MH. Female-to-male breeding ratio in modern humans-an analysis based on historical recombinations. *American Journal of Human Genetics*. 2010;86(3):353-363.
- Lack D. Courtship feeding in birds. *Auk*. 1940;57:169-178.
- Ladefoged P. *Vowels and consonants*. Oxford: Blackwell Publishing; 2001.
- LaFrance M, Broadbent M. Group rapport: Posture sharing as a nonverbal behavior. *Group and Organization Management*. 1976;1(3):328-333.
- LaFrenière P. The ontogeny of tactical deception in humans. In: Byrne R, Whiten A, editors. *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. Oxford: Clarendon Press; 1988. p. 238-252.
- Lahr MM, Rivera F, et al. Inter-group violence among early Holocene hunter-gatherers of West Turkana, Kenya. *Nature*. 2016;529(7586):394-398.
- Lahti DC, Weinstein BS. The better angels of our nature: group stability and the evolution of moral tension. *Evolution & Human Behavior*. 2005;26:47-63.
- Lai CSL, Fisher SE, Hurst JA, Vargha-Khadem F, Monaco AP. A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. *Nature*. 2001;413:519-523.
- Lai VT, Curran T, Menn L. Comprehending conventional and novel metaphors: an ERP study. *Brain Research*. 2009;1284:145-155.
- Lamarck JB. *Philosophie zoologique*. Paris: Dentu; 1809.
- Lamkey KR, Edwards JW. The quantitative genetics of heterosis. In: Coors JG, Pandey S, Gerdes JT, editors. *Genetics and exploration of heterosis in crops*. Madison: American Society for Agronomy; 1999. p. 31-48.
- Lamme V. *De vrije wil bestaat niet*. Amsterdam: Uitgeverij Bert Bakker; 2010.
- Lancaster JB. Primate communication systems and the emergence of human language. In: Jay PC, editor. *Primates*. New York: Holt, Rinehart and Winston; 1968. p. 439-457.
- Lander ES, Linton LM, Birren B, et al. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*. 2001;409:860-921.
- Landy D, Sigall H. Beauty is talent: Task evaluation as a function of the performer's physical attractiveness. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1974;29:299-304.
- Lane CS, Chorn BT, Johnson TC. Ash from the Toba supereruption in Lake Malawi shows no volcanic winter in East Africa at 75 ka. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(20):8025-8029.
- Langer EJ, Roth J. Heads I win, tails it's chance: The illusion of control as a function of the sequence of outcomes in a purely chance task. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1975;32:951-955.
- Langer EJ, Roth J. Heads I win, tails it's chance: the illusion of control as a function of the sequence of outcomes in a purely chance task. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1975;33(6):951-955.
- Langer EJ. The illusion of control. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1975;32:311-328.
- Langer EJ. *Mindfulness*. Reading, MA: Addison Wesley; 1989.
- Langer J. *The origin of logic: Six to twelve months*. New York: Academic Press; 1980.

- Langer J. The origin of logic: One to two years. New York: Academic press; 1986.
- Langergraber K, Mitani JC, Vigilant L. Kinship and social bonds in female chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*. 2009;71:840-851.
- Langergraber KE, Mitani JC, Vigilant L. The limited impact of kinship on cooperation in wild chimpanzees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(19):7786-7790.
- Langergraber KE, Prufer K, Rowney C, Boesch C, Crockett C, Fawcett, et al. Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(39):15716-15721.
- Langergraber KE, Rowney C, Schubert G, Crockett C, Hobaiter C, Wittig R, et al. How old are chimpanzee communities? Time to the most recent common ancestor of the Y-chromosome in highly patrilocal societies. *Journal of Human Evolution*. 2014;69:1-7.
- Langus A, Nespor M. Language development in children: what do humans hear in the first months of life? *Hearing, Balance and Communication*. 2013;11(3):121-129.
- Lanphear BP, Hornung R, Khoury J, et al. Low-level environmental lead exposure and children's intellectual function: An international pooled analysis. *Environmental Health Perspectives*. 2005;113(7):894-899.
- Lansing JS, Bhattacharya T. Kinship structures create persistent channels for language transmission. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(49):12910-12915.
- Lapidge KL, Oldroyd BP, Spivak M. Seven suggestive quantitative trait loci influence hygienic behavior of honey bees. *Naturwissenschaften*. 2002;89:565-568.
- Laplace PS. *Théorie analytique des probabilités*. Paris: Courcier; 1812.
- Laplace PS. *Essai philosophique sur les probabilités* (English translation: Laplace et al. 1951). Paris: Bachelier; 1814.
- Laplace PS, Truscott FW, Emory FL. *A philosophical essay on probabilities*. New York: Dover Publications; 1951.
- Larner AJ. Progressive non-fluent aphasia in a bilingual subject: relative preservation of "mother tongue". *Journal of Neuropsychiatry & Clinical Neurosciences*. 2012;24(1):E9-E10.
- Larnkjaer A, Schroder SA, Schmidt IM, Jorgensen MH, Michaelsen KF. Secular change in adult stature has come to a halt in northern Europe and Italy. *Acta Paediatrica*. 2006;95:754-755.
- Larsen PA, Marchán-Rivadeneira MR, Baker RJ. Natural hybridization generates mammalian lineage with species characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010;107(25):11447-11452.
- Lashley KS. The behavioristic interpretation of consciousness. Part II. *Psychological Review*. 1923;30(5):329-353.
- Lashley KS. The behavioristic interpretation of consciousness. Part I. *Psychological Review*. 1923;30(4):237-272.
- Lashley KS. The problem of serial order in behavior. In: Jeffress LA, editor. *Cerebral mechanisms in behavior*. New York: Wiley; 1948. p. 112-146.
- Laska M, Metzker K. Food avoidance learning in squirrel monkeys and common marmosets. *Learning & Memory*. 1998;5:193-203.
- Laster DB, Glimp HA, Gregory KE. Age and weight at puberty and conception in different breeds and breed-crosses of beef heifers. *Journal of Animal Science*. 1972;34(6):1031-1036.
- Latané B, Darley JM. *The unresponsive bystander: Why doesn't he help?* New York: Appleton-Century-Crofts; 1970.
- Latané B, Nida S. Ten years of research on group size and helping. *Psychological Bulletin*. 1981;89(2):308-324.
- Lau CF. Kant's transcendental functionalism. *Review of Metaphysics*. 2014;68(2):371-394.
- Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*. 2001;79:1401-1409.
- Launhardt K, Borries C, Hardt C, Epplen JT, Winkler P. Paternity analysis of alternative male reproductive routes among the langurs (*Semnopithecus entellus*) of Ramnagar. *Animal Behaviour*. 2001;61:53-64.
- Lavelli M, Fogel A. Developmental changes in the relationship between the infant's attention and emotion during early face-to-face communication: the 2-month transition. *Developmental Psychology*. 2005;41(1):265-280.
- Le Boeuf BJ. Copulatory and aggressive behavior in the prepuberally castrated dog. *Hormones & Behavior*. 1970;1:127-136.
- Le Bon G. *La psychologie des foules* (English: Le Bon 1896). Paris: F. Olean; 1895.
- Le Bon G. *The crowd. A study of the popular mind*. New York: MacMillan; 1896.
- Leathwood PD, Ashley DV. Behavioural strategies in the regulation of food choice. *Experientia*. 1983;44(Suppl):171-196.
- Lebas NR, Hockham LR. An invasion of cheats; the evolution of worthless nuptial gifts. *Current Biology*. 2005;15(1):64-67.
- Leberg PL, Firmin BD. Role in inbreeding depression and purging in captive breeding and restoration programmes. *Molecular Ecology*. 2008;17:334-343.
- Ledyard JO. Public goods: A survey of experimental research. In: Kagel JH, Roth AE, editors. *The handbook of experimental economics*. Princeton, NJ.: Princeton University Press; 1995. p. 111-194.
- Lee JA. *The colors of love: An exploration of the ways of loving*. Don Mills, Ontario: New Press; 1973.
- Lee RB. *The !Kung San. Men, women, and work in a foraging society*. Cambridge: Cambridge University Press; 1979.
- Lefebvre L, Whittle P, Lascaris E, Finkelstein A. Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour*. 1997;53:549-560.
- Lefebvre L, Gaxiola A, Dawson S, Timmermans S, Rosza L, Kabai P. Feeding innovations and forebrain size in Australasian birds. *Behaviour*. 1998;135:1077-1097.
- Lefebvre L, Nicolakakis N, Boire D. Tools and brains in birds. *Behaviour*. 2002;139:939-973.
- Lefevre S, Laugier C, Ibanez-Guzman J. Evaluating risks at road intersections by detecting conflicting intentions. *IEEE International Conference on Intelligent Robots and Systems*. 2012;4841-4846.
- Lehrman DS. Critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. *Quarterly Review of Biology*. 1953;28(4):337-363.
- Lehrman DS. Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. In: Aronson L, Tobach E, Lehrman DS, Rosenblatt JS, editors. *Development and evolution of behaviour*. New York: Freeman; 1970. p. 17-52.
- Leibniz GW. *Nova methodus pro maximis et minimis, itemque tangentibus, quae nec fractas nec irrationales quantitates moratur, et singulare pro illis calculi genus*. *Acta Eruditorum* (Leipzig). 1684;Oct.:467-473.
- Leibniz GW. *Principles de la nature et de la grâce fondés en raison* (unpublished, published: Leibniz en Robinet 1954). 1714.
- Leibniz GW. *Monadologie* (unpublished work). 1714.
- Leibniz GW, Robinet A. *Principles de la nature et de la grâce fondés en raison* (English: Leibniz en Bennett 1989). Paris: Presses Universitaires de France; 1954.
- Leibniz GW, Struik DJ. New method for maxima and minima, and for tangents, that is not hindered by fractional or irrational quantities, and a singular kind of calculus for the above mentioned. In: Struik DJ, editor. *A source book in mathematics, 1200 - 1800*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1969.



- Leibniz GW, Bennett J. The principles of nature and of grace, based on reason. In: Loemker LE, editor. *Philosophical papers and letters. The new synthese historical library.* Dordrecht (Neth): Springer; 1989. p. 636-642.
- Leigh SR, Shea BT. Ontogeny and the evolution of adult body size dimorphism in apes. *American Journal of Primatology.* 1995;36(1):37-60.
- Leighton DR. Gibbons: territoriality and monogamy. In: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies.* Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 135-145.
- Leinonen L, Laakso MI, Carlson S, Linnankoski I. Shared means and meanings in vocal expression of man and macaque. *Logopedics Phoniatrics Vocology.* 2003;28(2):53-61.
- LeMay M. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man, and nonhuman primates. *Annals of the New York Academy of Sciences.* 1976;280:349-366.
- Leniowski K, Wegrzyn E, Wojton A. Do birds understand what's going on in their nests? The experimental test of insight in small passerines. *Ethology Ecology & Evolution.* 2013;25(1):70-81.
- Lenneberg EH. *Biological foundations of language.* New York: John Wiley & Sons; 1967.
- Leonard JA, Lee Y, Schulz LE. Infants make more attempts to achieve a goal when they see adults persist. *Science.* 2017;357(6357):1290-1294.
- Leonard TC. Origins of the myth of social Darwinism: The ambiguous legacy of Richard Hofstadter's 'Social Darwinism in American Thought'. *Journal of Economic Behavior & Organization.* 2009;71:37-51.
- Leron U, Hazzan O. The rationality debate: application of cognitive psychology to mathematics education. *Educational Studies in Mathematics.* 2006;62:105-126.
- Leslie A. The perception of causality in infants. *Perception.* 1982;11:173-186.
- Leslie AM, Keeble S. Do six-month-old infants perceive causality? *Cognition.* 1987;25:265-287.
- Leutenegger AL, Prum B, Génin E, et al. Estimation of the inbreeding coefficient through use of genomic data. *American Journal of Human Genetics.* 2003;73:516-523.
- Leutenegger AL, Sahbatou M, Gazal S, Cann H, Genin E. Consanguinity around the world: what do the genomic data of the HGDP-CEPH diversity panel tell us? *European Journal of Human Genetics.* 2011;19(5):583-587.
- Leutenegger W. Encephalization and obstetrics in primates with particular reference of human evolution. In: Armstrong E, Falk D, editors. *Primate brain evolution.* New York: Plenum Press; 1982. p. 85-95.
- Levin JS, Vanderpool HY. Is frequent religious attendance really conducive to better health? Towards an epidemiology of religion. *Social Science & Medicine.* 1987;24:589-600.
- Levin JS. How religion influences morbidity and health: Reflections on natural history, salutogenesis and host resistance. *Social Science & Medicine.* 1996;43(5):849-864.
- Levin SA. Public goods in relation to competition, cooperation, and spite. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 2014;111(suppl 3):10838-10845.
- Levine AJ, Allison DC Jr, Crossan JD. *The historical Jesus in context.* Princeton: Princeton University Press; 2006.
- LeVine RA, Campbell DT. *Ethnocentrism.* New York: John Wiley; 1972.
- Levine RV, Sato S, Hashimoto T, Verma J. Love and marriage in eleven cultures. *Journal of Cross-cultural Psychology.* 1995;26:554-571.
- Levy JS, Thompson WB. *Causes of war.* Oxford: Wiley-Blackwell; 2010.
- Lewandowski S, Ecker UKH, Cook J. Beyond misinformation: Understanding and coping with the "Post-Truth" era. *Journal of Applied Research in Memory and Cognition.* 2017;6(4):353-369.
- Lewin K, Lippitt R, White RK. Patterns of aggressive behavior in experimentally created "social climates". *Journal of Social Psychology.* 1939;10:271-301.
- Lewin R. Species questions in modern human origins. *Science.* 1989;243:1666-1667.
- Lewis GJ, Bates TC. Genetic evidence for multiple biological mechanisms underlying in-group favoritism. *Psychological Science.* 2010;21(11):1623-1628.
- Lewis NS, Barnes CA, Heben MJ, Kumar A, Lunt SR. Searches for low-temperature nuclear fusion of deuterium in palladium. *Nature.* 1989;340:525-530.
- Lewontin RC. The apportionment of human diversity. *Evolutionary Biology.* 1972;6:381-398.
- Lewontin RC. How much did the brain have to change for speech? *Behavioral & Brain Sciences.* 1990;13:740-741.
- Ley J, Bennett P, Coleman G. Personality dimensions that emerge in companion canines. *Applied Animal Behaviour Science.* 2008;110:305-317.
- Lévi-Strauss C. *Les structures élémentaires de la parenté* (English translation, Lévi-Strauss et al. 1969). Paris: Presses Universitaires de France; 1949.
- Lévi-Strauss C. *The family.* In: Shapiro HL, editor. *Man, culture, and society.* New York: Oxford University Press; 1956. p. 261-285.
- Lévi-Strauss C, Bell JH, von Sturmer JR, Needham R. *The elementary structures of kinship.* Boston: Beacon Press; 1969.
- Lévy-Bruhl L. *Les fonctions mentales dans les sociétés inférieures* (English: Lévy-Bruhl and Clare 1926). Paris: Félix Alcan; 1910.
- Lévy-Bruhl L, Clare LA. *How natives think.* New York: Alfred A. Knopf; 1926.
- Li YC, Tian JY, Kong QP. A dual origin of Tibetans: evidence from mitochondrial genomes. *Journal of Human Genetics.* 2015;60(7):403-404.
- Li C, Li H, Cui Y, et al. Evidence that a West-East admixed population lived in the Tarim Basin as early as the Early Bronze Age. *BMC Biology.* 2010;8:15. ([http://www.volgagermanbrit.us/documents/1741\\_7007\\_8\\_15\\_Chunxiang\\_Li\\_et\\_al.pdf](http://www.volgagermanbrit.us/documents/1741_7007_8_15_Chunxiang_Li_et_al.pdf)).
- Li G, Wang J, Rossiter SJ, Jones G, Zhang S. Accelerated FOXP2 evolution in echolocating bats. *PlosOne.* 2007;2(9):e900.
- Li ZY, Wu XJ, Zhou LP, et al. Late Pleistocene archaic human crania from Xuchang, China. *Science.* 2017;355(6328):969-972.
- Liberg O, Andrén H, Pedersen HC, et al. Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population. *Biology Letters.* 2005;1(1):17-20.
- Libet B, Wright EW, Gleason CA. Readiness potentials preceding unrestricted spontaneous vs. pre-planned voluntary acts. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology.* 1983;54:322-325.
- Libet B, Gleason CA, Wright EW, Pearl DK. Time to conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential). The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain.* 1983;106:623-642.
- Libet B. Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. *Behavioral & Brain Sciences.* 1985;8:529-566.
- Liczbinska G, Czaplá Z, Malina RM, Piontek J. Body size of young adult Polish college-age women born before, during, and after WWII. *American Journal of Human Biology.* 2017;29(6).
- Lieberman D, Tooby J, Cosmides L. Does morality have a biological basis? An empirical test of the factors governing moral sentiments relating to incest. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences.* 2003;270(1517):819-826.
- Lieberman P, Crelin ES. On the speech of Neanderthal man. *Linguistic Inquiry.* 1971;2(2):203-222.

- Lieberman P. The evolution of human speech (with comments). *Current Anthropology*. 2007;48(1):39-66.
- Liebert TG, Brakefield PM. Behavioural studies on the peppered moth *Biston betularia* and a discussion of the role of pollution and lichens in industrial melanism. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1987;31(2):129-150.
- Light JG, DeFries JC, Olson RK. Multivariate behavioral genetic analysis of achievement and cognitive measures in reading disabled and control twin pairs. *Human Biology*. 1998;70:215-237.
- Ligon JD, Burt DB. Evolutionary origins. In: Koenig WD, Dickinson JL, editors. *Ecology and evolution of cooperative breeding in birds*. Cambridge: Cambridge University Press; 2004. p. 5-34.
- Lillard AS. Just through the looking glass: children's understanding of pretense. In: Mitchell RW, editor. *Pretending and imagination in animals and children*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2002. p. 102-114.
- Lindström E. Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. *Animal Behaviour*. 1986;34:1825-1835.
- Linnaeus C. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (tenth edition). Stockholm: Salvi; 1758.
- Little AC, Penton-Voak IS, Burt DM, Perrett DI. Investigating an imprinting-like phenomenon in humans. *Evolution & Human Behavior*. 2003;24:43-51.
- Liu F, Hendriks AE, Ralf A, Boot AM, Benyi E, Savendahl L, et al. Common DNA variants predict tall stature in Europeans. *Human Genetics*. 2014;133(5):587-597.
- Liu S, Ullman TD, Tenenbaum JB, Spelke ES. Ten-month-old infants infer the value of goals from the costs of actions. *Science*. 2017;358(6366):1038-1041.
- Liu W, Wu XH, Edwards RL, Cheng. The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature*. 2015;526(7575):696-699.
- Livius T. *Ab urbe condita*. 10 A.D.
- Lloyd EA, Gould SJ. Species selection on variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1993;90:595-599.
- Lloyd EA. *The case of the female orgasm, Bias in the science of evolution*. Cambridge, Ma.: Harvard University Press; 2005.
- Lloyd G. Ancient Greek concepts of causation in comparative perspective. In: Sperber D, Premack D, Premack AJ, editors. *Causal cognition. A multidisciplinary debate*. Oxford: Clarendon press; 1995. p. 536-556.
- Lloyd WF. *Two lectures on the checks to population*. Oxford: Oxford University Press; 1833.
- Lobachevsky NI. *Geometriya* (in Russian, English: Lobachevsky and Halsted 1891). 1823.
- Lobachevsky NI, Halsted GB. *Geometrical researches on the theory of parallels*. The University of Michigan Historical Mathematics Collection; 1891.
- LoBue V, DeLoache JS. Detecting the snake in the grass. Attention to fear-relevant stimuli by adults and young children. *Psychological Science*. 2008;19(3):284-289.
- Locke J. *An essay concerning human understanding*. Oxford: Oxford University Press; 1689.
- Locke J, Pearson D. Linguistic significance of babbling: evidence from a tracheostomized infant. *Journal of Child Language*. 1990;17:1-16.
- Locke JC. Retrolental fibroplasia definitive role of oxygen administration in its etiology. *AMA Archives of Ophthalmology*. 1954;51(1):73-79.
- Locke JL. Variation in human biology and child phonology: a response to Goad and Ingram. *Journal of Child Language*. 1988;15:663-668.
- Loeb J. *Forced movements, tropisms, and animal conduct*, Monographs on experimental biology. Philadelphia: Lippincott; 1918.
- Loehlin JC. Should we do research on race differences in intelligence? *Intelligence*. 1992;16:1-4.
- Loftus EF. Leading questions and the eyewitness report. *Cognitive Psychology*. 1975;7(4):560-572.
- Loftus EF. *Eyewitness testimony*. Cambridge MA.: Harvard University Press; 1979.
- Loftus EF, Ketcham K. *The myth of repressed memory*. New York: St. Martin's Press; 1994.
- Loftus EF, Pickrell JE. The formation of false memories. *Psychiatric Annals*. 1995;25(12):720-725.
- Logsdon JMJr. Evolutionary genetics: sex happens in *Giardia*. *Current Biology*. 2008;18(2):R66-R68.
- Lokhorst GJ. Descartes and the pineal gland. In: Zalta EN, editor. *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2015.
- Long NE. The local community as an ecology of games. *American Journal of Sociology*. 1958;44:251-261.
- Longobardi G, Barbujani G. Across language families: Genome diversity mirrors linguistic variation within Europe. *American Journal of Physical Anthropology*. 2015;157(4):630-640.
- Lopes LL, Oden GC. The rationality of intelligence. In: Eells E, Maruszewski T, editors. *Rationality and reasoning: Essays in honor of L.J. Cohen*. Amsterdam, Rodopi; 1991. p. 199-223.
- Lopez S, Thomas MG, van Dorp L, et al. The genetic legacy of Zoroastrianism in Iran and India: Insights into population structure, gene flow, and selection. *American Journal of Human Genetics*. 2017;101(3):353-368.
- Lord RG, De Vader CL, Alliger GM. A meta-analysis of the relation between personality traits and leadership perceptions: An application of validity generalization procedures. *Journal of Applied Psychology*. 1986;71:402-410.
- Lordkipanidze D, Vekua A, Ferring R, et al. The earliest toothless hominin skull. *Nature*. 2005;434:717-718.
- Lorenz K. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels: die Artgenosse als auslösende Moment sozialer Verhaltensweisen* (English: Lorenz 1937). *Journal of Ornithology*. 1935;83:137-413.
- Lorenz K. *The companion in the bird's world*. Auk. 1937;54(3):245-273.
- Lorenz K. *Über die Bildung des Instinkt-begriffes* (3 Teile). (English: Lorenz and Schiller 1957). *Naturwissenschaften*. 1937;25(19):289-300.
- Lorenz K. *Vergleichende Verhaltensforschung*. *Zoologischer Anzeiger*. 1939;suppl 12:69-102.
- Lorenz K. *Kants Lehre vom Apriorischen im Lichte gegenwärtiger Biologie* (English: Lorenz e.a. 2009). *Blätter für Deutsche Philosophie*. 1941;15:94-125.
- Lorenz K. *Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen* (English: Lorenz 2011). *Journal für Ornithologie*. 1941;89(suppl):194-294.
- Lorenz K. *The comparative method in studying innate behaviour patterns*. *Symposia of the Society for Experimental Biology*. 1950;4:221-268.
- Lorenz K, Schiller CH. *The nature of instinct. The conception of instinctive behavior*. In: Schiller CH, editor. *Instinctive behavior. The development of a modern concept*. New York: International Universities Press; 1957. p. 129-175.
- Lorenz K. *Das sogenannte Böse* (English: Lorenz and Wilson 1966). Wien: Boroeth Schoeler; 1963.
- Lorenz K. *Evolution and modification of behavior*. Chicago: The University of Chicago Press; 1965.
- Lorenz K, Wilson MK. *On aggression*. London: Methuen; 1966.
- Lorenz K, Ghurye C, Campbell DT. *Kant's doctrine of the a priori in the light of contemporary biology*. In: Ruse M, editor. *Philosophy after Darwin. Classic and contemporary readings*. Princeton: Princeton University Press; 2009. p. 231-247.
- Lorenz K. *Comparative studies on the behaviour of Anatinae*. (paperback); 2011.
- Lotka AJ. *Contribution to the energetics of evolution*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1922;8:147-151.

- Louis GMB, Gray LE, Marcus M. Environmental factors an puberty timing: expert panel research needs. *Pediatrics*. 2008;121(suppl 3):S192-S207.
- Louys J. Limited effect of the Quaternary's largest super-eruption (Toba) on land mammals from Southeast Asia. *Quaternary Science Reviews*. 2007;26(25-28):3108-3117.
- Louys J. Mammal community structure of Sundanese fossil assemblages from the Late Pleistocene, and a discussion of the ecological effects of the Toba eruption. *Quaternary International*. 2012;258(1):80-87.
- Lovejoy AO. *The Great Chain of Being. A study of the history of an idea*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press; 1936.
- Lovelock JE, Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis. *Tellus*. 1974;26(1-2):2-10.
- Lowe J, Barton N, Blockley S, Ramsey CB, Cullen VL, Davies W, et al. Volcanic ash layers illuminate the resilience of Neanderthals and early modern humans to natural hazards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(34):13532-13537.
- Lucas RE, Donnellan MB. If the person-situation debate is really over, why does it still generate so much negative affect? *Journal of Research in Personality*. 2009;43:146-149.
- Luchins AS. Mechanization in problem solving: the effect of Einstellung. *Psychological Monographs: General and Applied*. 1942;54(6):i-95.
- Luciano M, Evans DM, Hansell NK, et al. A genome-wide association study for reading and language abilities in two population cohorts. *Genes Brain & Behavior*. 2013;12:645-652.
- Ludeke S, Johnson W, Bouchard TJ Jr. 'Obedience to traditional authority': A heritable factor underlying authoritarianism, conservatism and religiousness. *Personality & Individual Differences*. 2013;55:375-380.
- Ludeke SG, Krueger RF. Authoritarianism as a personality trait: Evidence from a longitudinal behavior genetic study. *Personality & Individual Differences*. 2013;55:480-484.
- Lukas D, Clutton-Brock T. Cooperative breeding and monogamy in mammalian societies. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;279(1736):2151-2156.
- Lukas D, Clutton-Brock TH. The evolution of social monogamy in mammals. *Science*. 2013;341(6145):526-530.
- Lukasiewicz J. *Aristotle's syllogistic from the standpoint of modern formal logic (translation from Polish, 1951)*. Oxford: Oxford University Press; 1917.
- Lumley AJ, JL, Dickinson ME, Martin OY, Emerson BC, Chapman. Sexual selection protects against extinction. *Nature*. 2015;522(7557):470-473.
- Lundy DE, Tan J, Cunningham MR. Heterosexual romantic preferences: The importance of humor and physical attractiveness for different types of relationships. *Personal Relationships*. 1998;5:311-325.
- Luper S. The epistemic closure principle. In: Zalta EN, editor. *Stanford Encyclopedia of Philosophy (fall 2012 edition)*. 2012.
- Luria AR. *The mind of a mnemonist: a little book about a vast memory*. Cambridge, Ma.: Harvard University Press; 1968.
- Lush JL. Intra-sire correlations of regressions of offspring on dam as a method of estimating heritability of characteristics. *Proceedings of the American Society of Animal Production*. 1940;293-301.
- Lynn R. IQ in Japan and the United States shows a growing disparity. *Nature*. 1982;297:222-223.
- Lynn R, Hampson S. The rise of national intelligence: Evidence from Britain, Japan and the United States. *Personality & Individual Differences*. 1986;7:23-32.
- Lynn R. A nutrition theory of the secular increases in intelligence: positive correlations between height, head size and IQ. *British Journal of Educational Psychology*. 1989;59(3):372-377.
- Lynn R. Differential rates of secular increase of five major primary abilities. *Biodemography and Social Biology*. 1990;37(1-2):137-141.
- Lynn R. The intelligence of American Jews. *Personality & Individual Differences*. 2004;36(1):201-206.
- Lynn R. *Race differences in intelligence. An evolutionary analysis*. Augusta, GA: Washington Summit Publishers; 2006.
- Lynn R. Fluid intelligence but not vocabulary has increased in Britain, 1979-2008. *Intelligence*. 2009;37:249-255.
- Lynn R. What has caused the Flynn effect? Secular increases in the development quotients of infants. *Intelligence*. 2009;37(1):16-24.
- Lynn R, Meisenberg G. National IQs calculated and validated for 108 nations. *Intelligence*. 2010;38:353-360.
- Lynn R. Intelligence of the Pygmies. *Mankind Quarterly*. 2011;51(4):464-470.
- Lynn R. Who discovered the Flynn effect? A review of early studies of the secular increase of intelligence. *Intelligence*. 2013;41(6):765-769.
- Lytton H, Watts D, Dunn BE. Twin-singleton differences in verbal ability: where do they stem from? *Intelligence*. 1987;11:359-369.
- MacArthur RH, Wilson EO. *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press; 1967.
- Maccoby E, Martin J. *Socialisation in the context of the family: Parent-child interaction*. New York: Wiley; 1983.
- MacDermot KD, Bonora E, Sykes N, et al. Identification of FOXP2 truncation as a novel cause of developmental speech and language deficits. *American Journal of Human Genetics*. 2005;76:1074-1080.
- MacDonald DA. Spirituality: Description, measurement, and relation to the five factor model of personality. *Journal of Personality*. 2000;68:153-197.
- MacDougall D. Hypothesis concerning soul substance together with experimental evidence of the existence of such substance. *American Medicine*. 1907;2(april):240-243.
- MacDougall D. Hypothesis concerning soul substance. *American Medicine*. 1907;2(July):395-397.
- Macgregor S, Bellis C, Lea RA, et al. Legacy of mutiny on the Bounty: founder effect and admixture on Norfolk Island. *European Journal of Human Genetics*. 2010;18:67-72.
- Mach E. *Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen (English: Mach 1897)*. Jena: Gustav Fischer; 1886.
- Mach E. *Contributions to the analysis of sensation*. Chicago: Open Court Publishing Company; 1897.
- Machiavelli N. *Il principe*. 1532.
- Machin G. Non-identical monozygotic twins, intermediate twin types, zygosity testing, and the non-random nature of monozygotic twinning: a review. *American Journal of Medical Genetics - Seminars in Medical Genetics*. 2009;151C(2):110-127.
- Mackenbach JP. The contribution of medical care to mortality decline: McKeown revisited. *Journal of Clinical Epidemiology*. 1996;49:1207-1213.
- Mackie JL. Causes and conditions. *American Philosophical Quarterly*. 1965;2:245-265.
- Mackintosh NJ, Wilson B, Boakes RA. Differences in mechanisms of intelligence among vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1985;308:53-65.
- Mackintosh NJ. Abstraction and discrimination. In: Heyes C, Huber L, editors. *The evolution of cognition*. Cambridge, MA: MIT Press; 2000. p. 123-141.
- MacLarnon A, Hewitt G. The evolution of human speech: the role of enhanced breathing control. *American Journal of Physical Anthropology*. 1999;109:341-363.

- MacLarnon A, Hewitt G. Increased breathing control: Another factor in the evolution of human language. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 2004;13(5):181-197.
- Maclean PD. The limbic system with respect to self-preservation and the preservation of the species. *Journal of Nervous & Mental Disease*. 1958;127:1-11.
- Madden JR, Kilner RM, Davies NB. Nestling responses to adult food and alarm calls: 2. Cowbirds and red-winged blackbirds reared by eastern phoebe hosts. *Animal Behaviour*. 2005;70:629-637.
- Maddieson I. *Patterns of sounds*. Cambridge: Cambridge University Press; 1984.
- Madsen EA, Tunney RJ, Fieldman G, Plotkin HC, Dunbar RI, Richardson JM, et al. Kinship and altruism: a cross-cultural experimental study. *British Journal of Psychology*. 2007;98(Pt 2):339-359.
- Maggioncalda AN, Sapolsky RM. Disturbing behaviors of the orangutan. *Scientific American*. 2002;(june):46-51.
- Magurran AE. The inheritance and development of minnow anti-predator behaviour. *Animal Behaviour*. 1990;39:834-842.
- Mahajan N, Martinez MH, Gutierrez NL, Diesendruck G, Banaji MR, Santos LR. The evolution of intergroup bias: perceptions and attitudes in Rhesus monkeys. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2011;100(3):387-405.
- Maisch H. *Incest*. New York: Stein and Day; 1972.
- Maitra S. Dowry and bride price. In: Darity WA, Jr., editor. *International encyclopedia of the social sciences*, 2nd edition. Detroit: MacMillan; 2008.
- Majersik JJ. Single Gene Causes of Stroke. *Seminars in Neurology*. 2017;37(3):351-365.
- Major PF. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Animal Behaviour*. 1978;26(3):760-777.
- Malhi RS, Eshleman JA, Greenberg JA, et al. The structure of diversity within New World mitochondrial DNA haplogroups: Implications for the prehistory of North America. *American Journal of Human Genetics*. 2002;70(4):905-919.
- Malhi RS, Gonzalez-Oliver A, Schroeder KB, Kemp BM, Greenberg JA, Dobrowski SZ, et al. Distribution of Y chromosomes among native North Americans: a study of Athapaskan population history. *American Journal of Physical Anthropology*. 2008;137(4):412-424.
- Malina RM. Secular changes in size and maturity: causes and effects. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 1979;44(3-4):59-102.
- Malinowski B. Magic, science and religion (cited from 1954 book). In: Needham J, editor. *Science, religion and reality*. New York: MacMillan; 1925.
- Malinowski B. *The sexual life of savages in North-Western Melanesia*. London: Kegan, Paul, Trench & Trubner; 1929.
- Malinowski B. An anthropological analysis of war. *American Journal of Sociology*. 1941;46:521-550.
- Malthus TR. *An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society*. London: J. Johnson; 1798.
- Mandeville B. *The fable of the bees*. London: J. Tonson; 1714.
- Mandler G. Origins of the cognitive (r)evolution. *Journal of the History of the Behavioral Sciences*. 2002;38:339-353.
- Mandler JM, Bauer PJ. The cradle of categorization: Is the basic level basic? *Cognitive Development*. 1988;3(3):247-264.
- Mandler JM, Bauer PJ, McDonough L. Separating the sheep from the goats: Differentiating global categories. *Cognitive Psychology*. 1991;23(2):263-298.
- Mandler JM. Perceptual and conceptual processes in infancy. *Journal of Cognition and Development*. 2000;1(1):3-36.
- Manger PR. Questioning the interpretations of behavioral observations of cetaceans: is there really support for a special intellectual status for this mammalian order? *Neuroscience*. 2013;250:664-696.
- Maniglio R. The role of child sexual abuse in the etiology of suicide and non-suicidal self-injury. *Acta Psychiatrica Scandinavica*. 2011;124(1):30-41.
- Mann CC. Chagnon critics overstepped bounds, historian says. *Science*. 2009;326(5959):1466.
- Mann ME. Little Ice Age. In: MacCracken MC, Perry JS, editors. *Encyclopedia of global environmental change*. Vol. 1. The earth system: physical and chemical dimensions of global environmental change. Chichester: John Wiley & Sons; 2002. p. 504-509.
- Mann RD. A review of the relationships between personality and performance in small groups. *Psychological Bulletin*. 1959;56:241-270.
- Mannu M, Ottoni EB. The enhanced tool-kit of two groups of wild bearded capuchin monkeys in the Caatinga: tool making, associative use, and secondary tools. *American Journal of Primatology*. 2009;71(3):242-251.
- Manrique HM, Sabbatini G, Call J, Visalberghi E. Tool choice on the basis of rigidity in capuchin monkeys. *Animal Cognition*. 2011;14:775-786.
- Manson JH, Wrangham RW. Intergroup aggression in chimpanzees and humans. *Current Anthropology*. 1991;32(4):369-390.
- Manson JH, Perry SE. Inbreeding avoidance in rhesus macaques: whose choice? *American Journal of Physical Anthropology*. 1993;90:335-344.
- March JG, Simon HA. *Organizations*. New York: Wiley; 1958.
- March JG. Bounded rationality, ambiguity and the engineering of choice. *Bell Journal of Economics*. 1978;9(2):587-608.
- Marett RR. *The threshold of religion*. London: Methuen & Co; 1909.
- Margo RA, Steckel RH. The heights of American slaves. New evidence on slave nutrition and health. *Social Science History*. 1982;6(4):516-538.
- Margulis L. *Origin of eukaryotic cells*. New York: Yale University Press; 1970.
- Marini MM, Singer B. Causality in the social sciences. *Sociological Methodology*. 1988;18:347-409.
- Mark B. *The scrolls of Auschwitz*. Tel Aviv: Am Oved Publishers Ltd; 1985.
- Markman EM. Constraints children place on word meaning. *Cognitive Science*. 1990;14:57-77.
- Markovits H, Nantel G. The belief-bias effect in the production and evaluation of logical conclusions. *Memory & Cognition*. 1989;17(1):11-17.
- Marks DF. IQ variation across time, race, and nationality: an artifact of differences in literacy skills. *Psychological Reports*. 2010;106:643-664.
- Marks G. Thinking one's abilities are unique and one's opinions are common. *Personality and Social Psychology Bulletin*. 1984;10:203-208.
- Marks I, Boulougis J, Marset P. Flooding versus desensitization in the treatment of phobic patients: A crossover study. *British Journal of Psychiatry*. 1971;119(551):353-375.
- Marks RW. The effect of probability, desirability, and privilege on the stated expectations of children. *Journal of Personality*. 1951;19:431-465.
- Marler P, Peters S. The role of song phonology and syntax in vocal learning preferences in the song sparrow, *Melospiza melodia*. *Ethology*. 1988;77(2):125-149.
- Marler P. Innate learning preferences: signals for communication. *Developmental Psychobiology*. 1990;23:557-568.
- Marler P. The instinct to learn. In: Carey S, Gelman R, editors. *The epigenesis of mind: essays on biology and cognition*. Hillsdale NJ: Lawrence Erlbaum Associates; 1991. p. 37-66.

- Marler P, Evans CS, Hauser MD. Animal signals: Motivational, referential, or both?-. In: Papoušek H, Jürgens U, Papoušek M, editors. Nonverbal vocal communication. Comparative and developmental approaches. Cambridge: Cambridge University Press; 1992. p. 66-86.
- Marler P. Three models of song learning: evidence from behavior. *Journal of Neurobiology*. 1997;33:501-516.
- Marlier L, Schaal B, Soussignan R. Neonatal responsiveness to the odor of amniotic and lacteal fluids: a test of perinatal chemosensory continuity. *Child Development*. 1998;69(3):611-623.
- Marlowe FW. Hunter-gatherers and human evolution. *Evolutionary Anthropology*. 2005;14:54-67.
- Marples NM, Brakefield PM. Genetic variation for the rate of recruitment of novel insect prey into the diet of a bird. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1995;55(1):17-27.
- Marques WJr, Sweeney MG, Wood NW, Wroe SJ, Marques W. Central nervous system involvement in a novel connexin 32 mutation affecting identical twins. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*. 1999;66:803-804.
- Marson J, Meuris S, Cooper RW, Jouannet P. Puberty in the male chimpanzee: Time-related variations in luteinizing hormone, follicle-stimulating hormone, and testosterone. *Biology of Reproduction*. 1991;44:456-460.
- Martin DE, Swenson RB, Collins DC. Correlation of serum testosterone levels with age in male chimpanzees. *Steroids*. 1977;29(4):471-481.
- Martin JL. Formation and stabilization of vertical hierarchies among adolescents: Towards a quantitative ethology of dominance among humans. *Social Psychology Quarterly*. 2009;72(3):241-264.
- Martin NG, Eaves LJ, Heath AC, Jardine R, Feingold LM, Eysenck HJ. Transmission of social attitudes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1986;83:4364-4368.
- Martinez-Abadias N, Esparza M, Sjøvold T, Gonzalez-Jose R, Santos M, Hernandez M. Heritability of human cranial dimensions: comparing the evolvability of different cranial regions. *Journal of Anatomy*. 2009;214(1):19-35.
- Martinho A, III, Kacelnik A. Swapping mallards: monocular imprints in ducklings are unavailable to the opposite eye. *Animal Behaviour*. 2016;122:99-107.
- Martorell R, Habicht JP. Growth in early childhood in developing countries. In: Falkner F, Tanner JM, editors. *Human growth. A comprehensive treatise, second edition. Volume 3. Methodology. Ecological, genetic, and nutritional effects on growth*. New York: Plenum Press; 1986. p. 241-262.
- Marwell G, Ames RE. Experiments on the provision of public goods. I. Resources, interest, group size, and the free-rider problem. *American Journal of Sociology*. 1979;84(6):1335-1360.
- Marx K. *Ökonomisch-philosophische Manuskripte aus dem Jahre 1844* or *Pariser Manuskripte* (unpublished; published; German Moscow 1932; English: Marx and Milligan 1959). Soviet Union; 1844.
- Marx K. Zur Kritik der Hegelschen Rechtsphilosophie. In: Ruge A, Marx K, editors. *Deutsch-Französischer Jahrbücher*. Paris: Au Bureau des Annales; 1844.
- Marx K. *Das Kapital. Kritik der politischen Oekonomie*. Hamburg: Otto Meissner Verlag; 1867.
- Marx K, Milligan M. *Economic and philosophical manuscripts of 1844 (The Paris Manuscripts)*. Moscow: Progress Publishers; 1959.
- Maslow AH. A theory of human motivation. *Psychological Review*. 1943;50(4):370-396.
- Maslow AH. Instinctoid nature of basic needs. *Journal of Personality*. 1954;22:326-347.
- Mason JR, Arzt AH, Reidinger RF. Comparative assessment of food preferences and aversions acquired by blackbirds via observational learning. *Auk*. 1984;101(4):796-803.
- Masserman JH, Wechkin S, Terris W. "Altruistic" behavior in rhesus monkeys. *American Journal of Psychiatry*. 1964;121:584-585.
- Mathis A, Chivers DP, Smith JF. Cultural transmission of predator recognition in fishes: intraspecific and interspecific learning. *Animal Behaviour*. 1996;51:185-201.
- Mathuru AS, Kibat C, Cheong WF, Shui G, Wenk MR, Friedrich RW, et al. Chondroitin fragments are odorants that trigger fear behavior in fish. *Current Biology*. 2012;22 (doi:10.1016/j.cub.2012.01.061).
- Matsuhashi M, Hallett M. The timing of the conscious intention to move. *European Journal of Neuroscience*. 2008;28(11):2344-2351.
- Matsumoto D. Culture and nonverbal behavior. In: Manusov V, Patterson ML, editors. *The Sage handbook of nonverbal communication*. Thousand Oaks, CA: Sage Publications; 2006. p. 219-235.
- Matsumoto D, Willingham B. Spontaneous facial expressions of emotion of congenitally and noncongenitally blind individuals. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2009;96(1):1-10.
- Matthews G, Deary IJ, Whiteman MC. *Personality traits* (third edition). Cambridge: Cambridge University Press; 2009.
- Matute H. Human reactions to uncontrollable outcomes: Further evidence for superstitions rather than helplessness. *Quarterly Journal of experimental Psychology [B]*. 1995;48(2):142-157.
- Matute H, Yarritu I, Vadillo MA. Illusions of causality at the heart of pseudoscience. *British Journal of Psychology*. 2011;102:392-405.
- Matzel LD, Han YR, Grossman H, et al. Individual differences in the expression of a 'general' learning ability in mice. *Journal of Neuroscience*. 2003;23:6423-6433.
- Maundy RA. The paradoxes of Darwinian disorder. Towards an ontological reaffirmation of order and transcendence. The future of creation order. Program book Christian philosophy conference. Amsterdam: Vrije Universiteit Amsterdam; 2011. p. 22.
- Mavrogenis AP, Robinson OW. Factors affecting puberty in swine. *Journal of Animal Science*. 1976;42(5):1251-1255.
- May RM. *Theoretical ecology: principles and applications*. Oxford: Blackwell; 1976.
- May RM. When to be incestuous. *Nature*. 1979;279:192-194.
- Mayberry RI, Eichen EB. The long-lasting advantage of learning sign language in childhood: Another look at the critical period for language acquisition. *Journal of Memory and Language*. 1991;30(4):486-512.
- Mayden RL. A hierarchy of species concepts: the denouement in the sage of the species problem. In: Claridge MF, Dawah HA, Wilson MR, editors. *Species: the units of biodiversity*. London: Chapman & Hall; 1997. p. 381-424.
- Maynard-Smith J, Harper D. *Animal signals*. Oxford: Oxford University Press; 2003.
- Maynard Smith J. Group selection and kin selection. *Nature*. 1964;201:1145-1147.
- Maynard Smith J, Price GR. The logic of animal conflicts. *Nature*. 1973;246:15-18.
- Maynard Smith J, Smith NH, O'Rourke M, Spratt BG. How clonal are bacteria? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1993;90:4384-4388.
- Mayr E. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press; 1942.
- Mayr E. *Animal species and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1963.
- Mayr E. *Toward a new philosophy of biology. Observations of an evolutionist*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1988.
- Mayr E. The idea of teleology. *Journal of the History of Ideas*. 1992;53:117-135.
- Mayr E. Does it pay to acquire high intelligence? Perspectives in *Biology & Medicine*. 1994;37(3):337-338.

- Mayr E. The multiple meanings of 'teleological'. *History and Philosophy of the Life Sciences*. 1998;20(1):35-40.
- Mays HL, Jr., Albrecht T, Liu M, Hill GE. Female choice for genetic complementarity in birds: a review. *Genetica*. 2008;134(1):147-158.
- Maziarz M. A review of the Granger-causality fallacy. *Journal of Philosophical Economics*. 2015;8(2):86-105.
- McAuliffe K. Group bias in cooperative norm enforcement. [Review]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2016;371(1686).
- McCabe KA, Rassenti SJ, Smith VL. Reciprocity, trust, and payoff privacy in extensive form bargaining. *Games and Economic Behavior*. 1998;24:10-24.
- McCarthy D. Language development in children. In: Carmichael L, editor. *Manual of child psychology*. New York: Wiley; 1946. p. 476-581.
- McClintock CG. Social motivation: A set of propositions. *Behavioral Science*. 1972;17(5):438-455.
- McClintock CG. Social values: Their definition, measurement and development. *Journal of Research & Development in Education*. 1978;12(1):121-137.
- McComb K, Packer C, Pusey A. Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*. *Animal Behaviour*. 1994;47:379-387.
- McComb K, Baker L, Moss C. African elephants show high levels of interest in the skulls and ivory of their own species. *Biology Letters*. 2006;2:26-28.
- McConkey EH. Orthologous numbering of great ape and human chromosomes is essential for comparative genomics. *Cytogenetics and Genome Research*. 2004;195:157-158.
- McCormick EJ, Ilgen DR. *Industrial psychology*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall; 1980.
- McCrae RR, Costa PT Jr, Ostendorf F, et al. Nature over nurture: Temperament, personality, and life span development. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2000;78(1):173-186.
- McCrae RR, Yamagata S, Jang KL, et al. Substance and artifact in the higher-order factors of the Big Five. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2008;95(2):442-456.
- McCullough JM, O'Rourke DH. Geographical distribution of consanguinity in Europe. *Annals of Human Biology*. 1986;13:359-368.
- McCune L, Vihman MM, Roug-Hellichius L, Delery DB, Gogate L. Grunt communication in human infants (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*. 1996;110(1):27-37.
- McDougall KD, McDougall W. Insight and foresight in various animals - monkey, raccoons, rat and wasp. *Journal of Comparative Psychology*. 1931;11(3):237-273.
- McDougall W. *An introduction to social psychology*. London: Methuen; 1908.
- McDowell J, Hostetler B. *The new tolerance*. Carol Stream IL: Tyndale House; 1998.
- McElreath R. Reputation and the evolution of conflict. *Journal of Theoretical Biology*. 2003;220:345-357.
- McEvoy BP, Visscher PM. Genetics of human height. *Economics & Human Biology*. 2009;7:294-306.
- McEvoy BP, Lind JM, Wang ET, et al. Whole-genome genetic diversity in a sample of Australians with deep Aboriginal ancestry. *American Journal of Human Genetics*. 2010;87:297-305.
- McEvoy CJ. A consideration of human xenophobia and ethnocentrism from a sociobiological perspective. *Human Rights Review*. 2002;3(3):39-49.
- McEwen F, Happé F, Bolton P, et al. Origins in individual differences in imitation: links with language, pretend play, and socially insightful behavior in two-year-old twins. *Child Development*. 2007;78(2):474-492.
- McGee MG. Intrafamilial correlations and heritability estimates for spatial ability in a Minnesota sample. *Behavior Genetics*. 1978;8:77-80.
- McGee MG. Human spatial abilities: Psychometric studies and environmental, genetic, hormonal, and neurological influences. *Psychological Bulletin*. 1979;86(5):889-918.
- McGinn C. *The problem of consciousness. Essays towards a resolution*. Oxford: Basil Blackwell; 1991.
- McGraw WS, Plavcan JM, Adachi-Kanazawa K. Adult female *Cercopithecus diana* employ canine teeth to kill adult *C. diana*. *International Journal of Primatology*. 2002;23:1301-1308.
- McGrew WC. *Chimpanzee material culture: Implications for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press; 1992.
- McGue M, Lykken DT. Genetic influence on risk of divorce. *Psychological Science*. 1992;3(6):368-373.
- McKeown T. *The modern rise of population*. London: Edward Arnold; 1976.
- McKeown T. *The role of medicine: dream, mirage or nemesis?* London: The Nuffield Provincial Hospital Trust; 1976.
- McKim VR, Turner SP. Causality in crisis? Statistical methods and the search for causal knowledge in the social sciences. University of Notre Dame press; 1997.
- McLennan JF. The worship of animals and plants: Totems and totemism. *Fortnightly Review*. 1869;6-7.
- McLuhan M. *Understanding media: the extensions of man*. New York: Signet; 1964.
- McPherson M, Smith-Lovin L, Cook JM. Birds of a feather: Homophily in social networks. *Annual Review of Sociology*. 2001;27:415-444.
- McQuillan R, Eklund N, Pirastu N, et al. Evidence for inbreeding depression on human height. *Plos Genetics*. 2012;8(7):e1002655.
- McVeigh B. *How religion evolved. Explaining the living dead, talking idols, and mesmerizing monuments*. New York: Routledge; 2016.
- Meaburn E, Dale PS, Craig IW, Plomin R. Language-impaired children: no sign of the FOXP2 mutation. *Neuroreport*. 2002;13(8):1075-1077.
- Mead M. *Coming of age in Samoa. A psychological study of primitive youth for Western civilization*. New York: William Morrow & Company; 1928.
- Mech LD, Boitani L. Wolf social ecology. In: Mech LD, Boitani L, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Chicago: University of Chicago Press; 2003. p. 1-34.
- Meck WH, Church RM. A mode control model of counting and timing processes. *Journal of experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1983;9:320-334.
- Medawar PB. *The art of the soluble*. Oxford: Oxford University Press; 1967.
- Medin DL, Smith EE. Concepts and concept formation. *Annual Review of Psychology*. 1984;35:113-138.
- Meerbote R. Kant's functionalism. In: Smith JC, editor. *Historical foundations of cognitive science*. Dordrecht, Holland: Reidel; 1989.
- Meester M. VU voor schut met namaakartikel. *Filosofie Magazine*. 2012;(Oktober 4).
- Meier GW. *The re-establishment of a rhesus social group*. New York: Karger; 1969 p. 66-71.
- Meiners C. *Grundriss der Geschichte der Menschheit (The outline of history of mankind)*. Lemgo: Verlag der Menerschen Buchhandlung; 1785.
- Meisenberg G, Woodley MA. Are cognitive differences between countries diminishing? Evidence from TIMSS and PISA. *Intelligence*. 2013;41:808-816.
- Meissner CA, Brigham JC. Thirty years of investigating the own-race bias in memory of faces: A meta-analytic review. *Psychology, Public Policy, and Law*. 2001;7:3-35.
- Meldrum ML. A brief history of the randomized controlled trial. From oranges and lemons to the golden standard. *Hematology & Oncology Clinics of North America*. 2000;14(4):745-760.
- Mele AR, Moser PK. *Intentional action*. *Nous*. 1994;28:39-68.

- Mele AR. The philosophy of action. Oxford: Oxford University Press; 1997.
- Melina V, Craig W, Levin S. Position of the Academy of Nutrition and Dietetics: vegetarian diets. *Journal of the Academy of Nutrition and Dietetics*. 2016;116(12):1970-1980.
- Mellet PT. The lie of 1652. A decolonised history of land. Cape Town: Tafelberg, NB Publishers; 2020.
- Mellin GW, Katzenstein M. The saga of thalidomide - neuropathy to embryopathy with case reports of congenital anomalies. *New England Journal of Medicine*. 1962;267:1184-1193.
- Melnick DJ, Pearl MC. Cercopithecines in multemale groups: genetic diversity and population structure. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 121-134.
- Melotti U. In-group/out-group relations and the issue of group selection. In: Reynolds V, Falger V, Vine I, editors. *The sociobiology of ethnocentrism*. London: Croom Helm; 1987. p. 94-111.
- Meltzoff AN, Moore MK. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*. 1977;198:75-78.
- Meltzoff AN, Moore MK. Newborn infants imitate adult facial gestures. *Child Development*. 1983;54:707-709.
- Meltzoff AN. Infant imitation and memory: Nine-month-olds in immediate and deferred tests. *Child Development*. 1988;59:217-225.
- Mendel G. Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandlungen naturforschenden Vereins Brünn*. 1866;4:3-44.
- Mendel R, Traut-Mattausch E, Jonas E, Leucht S, Kane JM, Maino K, et al. Confirmation bias: why psychiatrists stick to wrong preliminary diagnoses. *Psychological Medicine*. 2011;41(12):2651-2659.
- Mendes K, Ringrose J, Keller J. #Me Too and the promise and pitfalls of challenging rape culture through digital feminist activism. *European journal of Women's Studies*. 2018;25(2):236-246.
- Mendez FL, Krahn T, Schrack B, et al. An African American paternal lineage adds an extremely ancient root to the human Y chromosome phylogenetic tree. *American Journal of Human Genetics*. 2013;92(3):454-459.
- Mendez MF. Prominent echolalia from isolation of the speech area. *Journal of Neuropsychiatry & Clinical Neurosciences*. 2002;14(3):356-357.
- Menotti-Raymond M, O'Brien SJ. Dating the genetic bottleneck of the African cheetah. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1993;90(8):3172-3176.
- Menzel CR, Savage-Rumbaugh ES, Menzel EW Jr. Bono-bono (*Pan paniscus*) spatial memory and communication in a 20-hectare forest. *International Journal of Primatology*. 2002;23(3):601-619.
- Menzel EW, Davenport RK, Rogers CM. Effects of environmental restriction upon the chimpanzee's responsiveness to objects. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1963;56:78-85.
- Menzel EW. A group of young chimpanzees in a one-acre field. In: Schrier AM, Stollnitz F, editors. *Behavior of non-human primates*, vol 5. New York: Academic Press; 1974. p. 83-153.
- Menzel EW. Cognitive mapping in chimpanzees. In: Hulse SH, Fowler H, Honig WK, editors. *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates; 1978. p. 375-422.
- Menzel EW Jr. How can you tell if an animal is intelligent? In: Schusterman RJ, Thomas JA, Wood FG, editors. *Dolphin cognition and behavior: a comparative approach*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates; 1986. p. 168-181.
- Mercier H, Sperber D. Why do humans reason? Arguments for an argumentative theory. *Behavioral & Brain Sciences*. 2011;34(2):57-74.
- Meredith RW, Janecka JE, Gatesy J, et al. Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and kpg extinction on mammalian diversification. *Science*. 2011;334:521-524.
- Merrill MA. The significance of IQ's on the revised Stanford-Binet scales. *Journal of Educational Psychology*. 1938;29(9):641-651.
- Mershon B, Gorsuch RL. Number of factors in the personality sphere: does increase in factors increase predictability of real-life criteria? *Journal of Personality & Social Psychology*. 1988;55(4):675-680.
- Mervis CB, Crisafi MA. Order of acquisition of subordinate-, basic-, and superordinate-level categories. *Child Development*. 1982;53(1):258-266.
- Mesibov R, Ordal GW, Adler J. The range of attractant concentrations for bacterial chemotaxis and the threshold and size of response over this range. Weber law related phenomena. *Journal of General Physiology*. 1973;62:203-223.
- Messick DM, McClintock CG. Motivational basis of choice in experimental games. *Journal of Experimental Social Psychology*. 1968;4(1):1-25.
- Messinger D, Dondi M, Nelson-Goens GC, Beghi A, Fogel A, Simion F. How sleeping neonates smile. *Developmental Science*. 2002;5:48-54.
- Messinger D, Fogel A. The interactive development of social smiling. In: Kail RV, editor. *Advances in child development and behavior*. Amsterdam: Elsevier; 2007. p. 327-366.
- Messinger DS, Fogel A, Dickson KL. What's in a smile? *Developmental Psychology*. 1999;35(3):701-708.
- Metcalfe JS. Competition, Fisher's principle and increasing returns in the selection process. *Journal of Evolutionary Economics*. 1994;4:327-346.
- Metcalfe NB, Thomson BC. Fish recognize and prefer to shoal with poor competitors. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1995;259(1355):207-210.
- Metz JAJ, Nisbet RM, Geritz SAH. How should we define 'fitness' for general ecological scenarios? *Trends in Ecology & Evolution*. 1992;7(6):198-202.
- Meunier M, Monfardini E, Boussaoud D. Learning by observation in rhesus monkey. *Neurobiology of Learning and Memory*. 2007;88(2):243-248.
- Meyer C. The massacre mass grave of Schoneck-Kiliansteden reveals new insights into collective violence in Early Neolithic Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015;112(36):11217-11222.
- Meyer DE, Schvaneveldt RW. Facilitation in recognizing pairs of words: Evidence of a dependence between retrieval operations. *Journal of experimental psychology*. 1971;90:227-234.
- Meyer MR, Haeusler M. Spinal cord evolution in early Homo. *Journal of Human Evolution*. 2015;88:43-53.
- Mezulis AH, Abramson LY, Hyde JS, Hankin BL. Is there universal positivity bias in attribution? A meta-analytic review of individual, developmental, and cultural differences in the self-serving attributional bias. *Psychological Bulletin*. 2004;130(5):711-747.
- Miah MMR. Factors influencing infant/child mortality in Bangladesh: Implication for family planning programs and policies. *International Journal of the Sociology of the Family*. 1993;23(autumn):21-34.
- Michotte A. La perception de la causalité (Eng. translation Michotte et al. 1963). Louvain: Ed. de l'Institut Supérieur de Philosophie, VIII, 1946.
- Michotte A, Miles T, Miles E. The perception of causality. London: Methuen & Co; 1963.
- Middleton J, Tait D. Tribes without rulers: Studies in African segmentary systems. London: Routledge and Kegan Paul; 1958.
- Middleton W, Harris P, Surman M. Give 'em enough rope: perception of health and safety risks in bungee jumpers. *Journal of Social and Clinical Psychology*. 1996;15(1):68-79.

- Migliano AB, Romero IG, Metspalu M, Leavesley M, Pagan L, Antao T, et al. Evolution of the Pygmy Phenotype: Evidence of Positive Selection from Genome-wide Scans in African, Asian, and Melanesian Pygmies. *Human Biology*. 2013;85(1-3):251-284.
- Mikkelsen TS, Hillier LW, Eichler EE, et al. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature*. 2005;437:69-87.
- Mikkola IK. On the selective forces acting in the industrial melanism of Biston and *Oligia* moths (Lepidoptera: Geometridae and Noctuidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 1984;21(4):409-421.
- Miles HL. Language and the orang-utan: the 'Old person of the forest'. In: Cavalieri P, Singer P, editors. *The great ape project*. New York: St. Martin's Griffin; 1993. p. 42-57.
- Miles J. *God. A biography*. New York: Alfred A. Knopf; 1995.
- Miletski H. Understanding bestiality and zoophilia. 2002.
- Milgram S. Behavioral study of obedience. *Journal of Abnormal and Social Psychology*. 1963;67:371-378.
- Mill JS. *A system of logic, ratiocinative and inductive*. London: J.W. Parker; 1843.
- Miller AKH, Corsellis JAN. Evidence for a secular increase in human brain weight during the past century. *Annals of Human Biology*. 1977;4:253-257.
- Miller DT, Ross M. Self-serving biases in the attribution of causality: fact or fiction? *Psychological Bulletin*. 1975;82(2):213-225.
- Miller G. Mating intelligence: Frequently asked questions. In: Geher G, Miller G, editors. *Mating intelligence. Sex, relationships, and the mind's reproductive system*. New York: Lawrence Erlbaum Associates; 2008. p. 367-393.
- Miller GA. The magical number seven, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*. 1956;63(2):81-97.
- Miller GA. *Spontaneous apprentices. Children and language*. New York: Seaburn Press; 1977.
- Miller GF. *The mating mind: How sexual choice shaped the evolution of human nature*. New York: Doubleday; 2000.
- Miller GF. Sexual selection for moral virtues. *Quarterly Review of Biology*. 2007;82(2):97-125.
- Miller JD, Lynam D. Structural models of personality and their relation to antisocial behavior: a meta-analytic review. *Criminology*. 2001;39(4):765-795.
- Miller NE, Dollard J. *Social learning and imitation*. New Haven: Yale University Press; 1941.
- Millikan RG. *Language, thought, and other biological categories*. Cambridge, MA: MIT Press; 1984.
- Millikan RG. In defense of proper functions. *Philosophy of Science*. 1989;56:288-302.
- Milton K. Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*. 1981;83:534-548.
- Minnis H, Reekie J, Young D, et al. Genetic, environmental and gender influences on attachment disorders behaviours. *British Journal of Psychiatry*. 2007;190:490-495.
- Mirza SN, Provenza FD. Socially induced food avoidance in lambs: direct or indirect maternal influence? *Journal of Animal Science*. 1994;72:899-902.
- Mischel W. *Personality and assessment*. New York: John Wiley; 1968.
- Mischel W. A social learning view of sex differences in behavior. In: Carmichael L, Mussen PH, editors. *Carmichael's manual of child psychology*. New York: Wiley; 1970. p. 56-81.
- Mischel W, Ebbesen EB. Attention in delay of gratification. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1970;16:329-337.
- Mischel W, Ebbesen EB, Raskoff Zeiss A. Cognitive and attentional mechanisms in delay of gratification. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1972;21(2):204-218.
- Mischel W. Convergences and challenges in the search for consistency. *American Psychologist*. 1984;39(4):351-364.
- Mischel W, Shoda Y, Rodriguez MI. Delay of gratification in children. *Science*. 1989;244(4907):933-938.
- Mischel W, Shoda Y. A cognitive-affective system theory of personality: reconceptualizing situations, dispositions, dynamics, and invariance in personality structure. *Psychological Review*. 1995;102(2):246-268.
- Mischel W. *Toward an integrative science of the person. Annual Review of Psychology*. 2004;55:1-22.
- Mischel W, Mendoza-Denton R, Hong PY. *Toward an integrative CAPS approach to racial/ethnic relations. Journal of Personality*. 2009;77(5):1365-1380.
- Mischel W. *From Personality and Assessment (1968) to Personality Science, 2009. Journal of Research in Personality*. 2009;43(2):282-290.
- Mischel W. *The marshmallow test: mastering self-control*. New York: Little, Brown & Company; 2014.
- Mishra S. Decision-making under risk: integrating perspectives from biology, economics, and psychology. *Personality & Social Psychology Review*. 2014;18(3):280-307.
- Missitzi J, Gentner R, Misitzi A, et al. Heritability of motor control and motor learning. *Physiological Reports*. 2013;1(7):e00188.
- Mitani JC. Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*. 2009;77:633-640.
- Mitani JC, Watts DP, Amstler SJ. Lethal intergroup aggression leads to territorial expansion in wild chimpanzees. *Current Biology*. 2010;20(12):R507-R508.
- Mitchell D. Experiments on neophobia in wild and laboratory rats: A reevaluation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1976;90(2):190-197.
- Mitchell RW, Neal M. Children's understanding of their own and other's mental states. Part A. Self-understanding precedes understanding in others of pretence. *British Journal of Developmental Psychology*. 2005;23:175-200.
- Mitman G. From the population to society: The cooperative metaphors of W.C. Allee and A.E. Emerson. *Journal of the History of Biology*. 1988;21(2):173-194.
- Mittler P. Biological and social aspects of language development in twins. *Developmental Medicine & Child Neurology*. 1970;12:741-747.
- Mitton JB. Genetic differentiation of races of man as judged by single-locus and multilocus analyses. *American Naturalist*. 1977;111(978):203-12.
- Mitton JB. Measurement of differentiation: Reply to Lewontin, Powell, and Taylor. *American Naturalist*. 1978;112(988):1142-1144.
- Miyawaki K, Strange W, Verbrugge R, Liberman AM, Jenkins JJ, Fujimura O. An effect of linguistic experience: the discrimination of [r] and [l] by native speakers of Japanese and English. *Perception and Psychophysics*. 1975;18(5):331-340.
- Mizuno Y, Takeshita H, Matsuzawa T. Behavior of infant chimpanzees during the night in the first 4 months of life: smile and suckling in relation to behavior states. *Infancy*. 2006;9(2):221-240.
- Mochida GH, Walsh CA. Molecular genetics of human microcephaly. *Current Opinion in Neurology*. 2001;14:151-156.
- Mock DW. Infanticide, siblicide, and avian nestling mortality. In: Hausfater G, Hrdy SB, editors. *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. New York: Aldine; 1984. p. 3-30.
- Moeller MP, Hoover B, Putman C, et al. Vocalizations in infants with hearing loss compared with infants with normal hearing: Part 2 - Transition to words. *Ear & Hearing*. 2007;28(5):628-642.
- Moerk EL. A behavioral analysis of controversial topics in first language acquisition: Reinforcements, corrections, modeling, input frequencies, and the three-term contingency pattern. *Journal of Psycholinguistic Research*. 1983;12(2):129-155.



- Moerk EL. Three-term contingency patterns in mother-child verbal interactions during first-language acquisition. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*. 1990;54:293-305.
- Moerman DE. Meaningful placebos--controlling the uncontrollable. *New England Journal of Medicine*. 2011;365(2):171-172.
- Moffitt TE, Caspi A, Belsky J, Silva PA. Childhood experience and the onset of menarche: test of a sociobiological model. *Child Development*. 1992;63:47-58.
- Moffitt TE. Adolescence-limited and life-course-persistent antisocial behavior: a developmental taxonomy. *Psychological Review*. 1993;100(4):674-701.
- Moher D, Schulz KF, Altman DG. The CONSORT statement: revised recommendations for improving the quality of reports of parallel-group randomised trials. *Lancet*. 2001;357:1191-1194.
- Moises H, Zoega T, Li L, Hood L. Genes and neurodevelopment in schizophrenia. In: DiLalla LF, editor. *Behavior genetics principles. Perspectives in Development, personality, and psychopathology*. Washington DC: American Psychological Association; 2004. p. 145-157.
- Moldoveanu M, Langer E. When "stupid" is smarter than we are: Mindlessness and the attribution of stupidity. In: Sternberg RJ, editor. *Why smart people can be so stupid*. New Haven: Yale University Press; 2002. p. 212-231.
- Moller AP. False alarm calls as a means of resource usurpation in the great tit *Parus major*. *Ethology*. 1988;79:25-30.
- Mona S, Grunz KE, Brauer S, et al. Genetic admixture history of eastern Indonesia as revealed by Y-chromosome and mitochondrial DNA analysis. *Molecular Biology & Evolution*. 2009;26(1865):1877.
- Mondaini N, Ponchietti R, Gontero P, Muir GH, Natali A, Di Loro F, et al. Penile length is normal in most men seeking penile lengthening procedures. *International Journal of Impotence Research*. 2002;14:283-286.
- Money J. *Love and love sickness: The science of sex, gender difference, and pair bonding*. Baltimore: Johns Hopkins University Press; 1980.
- Montagu A. *Man's most dangerous myth: the fallacy of race*. New York: Harper; 1942.
- Montagu A. *The concept of race*. 1964. New York, Free Press of Glencoe.
- Montagu A. *The nature of human aggression*. Oxford: Oxford University Press; 1976.
- Montagu AFM. *The humanization of man*. New York: World; 1962.
- Montagu AFM. *Culture and the evolution of man*. New York: Oxford University Press; 1962.
- Montalenti G. From Aristotle to Democritus via Darwin: A short survey of a long historical and logical journey. In: Ayala FJ, Dobzhansky T, editors. *Studies in the philosophy of biology*. London: Macmillan Press; 1974. p. 3-19.
- Montello DR, Lovelace KL, Golledge RG, Self CM. Sex-related differences and similarities in geographic and environmental spatial abilities. *Annals of the Association of American Geographers*. 1999;89(3):515-534.
- Montesquieu. *L'Esprit des Lois* (English: Montesquieu and Nugent 1750). Geneva: Barrillot & Fils; 1748.
- Montesquieu, Nugent T. *On the spirit of the laws*. 1750.
- Montgomerie R, Weatherhead PJ. Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology*. 1988;63(2):167-187.
- Montgomery SH, Capellini I, Venditti C, Barton RA, Mundy NI. Adaptive evolution of four microcephaly genes and the evolution of brain size in anthropoid primates. *Molecular Biology & Evolution*. 2011;28(1):625-638.
- Moon RY, Horne RS, Hauck FR. Sudden infant death syndrome. *Lancet*. 2007;370(9598):1578-1587.
- Moor N, Ultee W, Need A. Analogieën, bestaanstechnologieën en oppermachtige goden in voorindustriële samenlevingen. *Sociologie (Nederlands)*. 2007;3(2):225-253.
- Moore BR. The evolution of learning. *Biological Reviews*. 2004;79:301-335.
- Moore DA. Not so above average after all: When people believe they are worse than average and its implications for theories of bias in social comparison. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*. 2007;102(1):42-58.
- Moore J, Ali R. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour*. 1984;32:94-112.
- Moore J. Some historical and conceptual relations among logical positivism, operationism, and behaviorism. *The Behavior Analyst*. 1985;8(1):53-63.
- Moore JA. Incipient intraspecific isolation mechanisms in *Rana pipiens*. *Genetics*. 1946;31:304-326.
- Moore JE. Some psychological aspects of yawning. *Journal of General Psychology*. 1942;27:289-294.
- Moore JH. The reproductive success of Cheyenne war chiefs: A contrary case to Chagnon's Yanomamö. *Current Anthropology*. 1990;31(3):322-330.
- Morgan CL. *Animal behaviour*. London: Edward Arnold; 1900.
- Morgan LH. *Systems of consanguinity and affinity of the human family*. Washington DC: Smithsonian Contributions to Knowledge; 1871.
- Morgan LH. *Ancient society. or: Researches in the lines of human progress from savagery through barbarism to civilization*. Chicago: Charles H. Kerr & Company; 1877.
- Moritz RFA, Southwick EE. *Bees as superorganisms: an evolutionary reality*. Berlin: Springer Verlag; 1992.
- Morris D. *The naked ape*. London: Jonathan Cape; 1967.
- Morrison JA, Menzel EWJr. Adaptation of a free-ranging rhesus monkey group to division and transplantation. *Wildlife Monographs*. 1972;31:3-78.
- Morrison W. Must metaphysical time have a beginning? *Faith and Philosophy*. 2003;20(3):288-306.
- Morrow RS. An analysis of the relations among tests of musical, artistic, and mechanical abilities. *Journal of Psychology: Interdisciplinary and Applied*. 1938;5:253-263.
- Moscovice LR, Di Fiore A, Crockford C, et al. Hedging their bets? Male and female chacma baboons form friendships based on likelihood of paternity. *Animal Behaviour*. 2010;79:1007-1015.
- Mosing MA, Zietsch BP, Shekar SN, Wright MJ, Martin NG. Genetic and environmental influences on optimism and its relationship to mental and self-rated health: a study of aging twins. *Behavioral Genetics*. 2009;39:597-604.
- Moss C. *Elephant memories: Thirteen years in the life of an elephant family*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press; 1988.
- Moss FA, Hunt T, Omwake KT, Ronning MM. *Social intelligence test*. Washington DC: Center for Psychological Service; 1927.
- Motlagh MG, Seddigh A, Dshti B, Leckman JF, Alaghband-Rad J. Consanguineous Iranian kindreds with severe Tourette syndrome. *Movement Disorders*. 2008;23(14):2079-2083.
- Mueller PS, Plevak DJ, Rummans TA, Mueller PS, Plevak DJ, Rummans TA. Religious involvement, spirituality, and medicine: implications for clinical practice. *Mayo Clinic Proceedings*. 2001;76(12):1225-1235.
- Muir GH. Early ontogeny of locomotor behaviour: a comparison between altricial and precocial animals. *Brain Research Bulletin*. 2000;53(15):719-726.
- Mul D, Fredriks M, van Buuren S, Oostdijk W, Verloove-Vanhorick SP, Wit JM. Pubertal development in The Netherlands 1965 - 1997. *Pediatric Research*. 2001;50(4):479-486.
- Mulcahy NJ, Call J. Apes save tools for future use. *Science*. 2006;312:1038-1040.
- Mullen B, Atkins JL, Champion DS, Edwards C, Hardy D, Story JE, et al. The false consensus effect: A meta-analysis of 115 hypothesis tests. *Journal of Experimental Social Psychology*. 1985;21(3):262-283.

- Muller MN, Wrangham RW. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the 'challenge hypothesis'. *Animal Behaviour*. 2003;67:113-123.
- Muller MN, Mitani JC. Conflict and cooperation in wild chimpanzees. *Advances in the Study of Behavior*. 2005;35:275-331.
- Muller MN, Thompson ME, Wrangham RW. Male chimpanzees prefer mating with old females. *Current Biology*. 2006;16(22):2234-2238.
- Mumtaz G, Nassar AH, Mahfoud Z, El-Khamra A, Al-Choueiri N, Adra A, et al. Consanguinity: a risk factor for preterm birth at less than 33 weeks' gestation. *American Journal of Epidemiology*. 2010;172(12):1424-1430.
- Mundinger PC. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In: Kroodsma DE, Miller EH, Ouellet H, editors. *Acoustic communication in birds. Vol. 2. Song learning and its consequences*. New York: Academic Press; 1982. p. 147-208.
- Munn C. Birds that "cry wolf". *Nature*. 1986;319:143-145.
- Murai C, Kosugi D, Tomonaga M, Tanaka M, Matsuzawa T, Itakura S. Can chimpanzee infants (*Pan troglodytes*) form categorical representations in the same manner as human infants (*Homo sapiens*)? *Developmental Science*. 2005;8(3):240-254.
- Murdock PM. *Ethnographic atlas*. Pittsburg: University of Pittsburg Press; 1967.
- Murphy LW. The relation between mechanical ability tests and verbal and non-verbal intelligence tests. *Journal of Psychology*. 1936;2:353-366.
- Murray CM, Wroblewski E, Pusey AE. New case of in-tragroup infanticide in the chimpanzees of Gombe National Park. *International Journal of Primatology*. 2007;28(1):23-37.
- Murray EJ, Foote F. The origins of fear of snakes. *Behaviour Research & Therapy*. 1979;17(5):489-493.
- Musante L, Ropers HH. Genetics of recessive cognitive disorders. *Trends in Genetics*. 2014;30(1):32-39.
- Musek J. A general factor of personality: Evidence for the Big One in the five-factor model. *Journal of Research in Personality*. 2007;41:1213-1233.
- Musick MA, House JS, Williams DR. Attendance at religious services and mortality in a national sample. *Journal of Health & Social Behavior*. 2004;45:198-213.
- Must O, Must A, Raudik V. The secular rise in IQs: In Estonia, the Flynn effect is not a Jensen effect. *Intelligence*. 2003;31:461-471.
- Must O, Must A. Changes in test-taking patterns over time. *Intelligence*. 2013;41:780-790.
- Mustanski B, Viken RJ, Kaprio J, Winter T, Rose RJ. Sexual behavior in young adulthood: a population-based twin study. *Health Psychology*. 2007;26:610-617.
- Muysken P. Creole tense/mood/aspect systems: the unmarked case? In: Muysken P, editor. *Generative studies on Creole languages*. Dordrecht (Neth): Foris Publications; 1980. p. 181-200.
- Müller FM. *Lectures on the science of language* (7th edition). London: Longmans, Green, and Co; 1866.
- Müller FM. *Lectures on the origin and growth of religion as illustrated by the religions of India*. London: Longmans, Green & Co; 1878.
- Müller HJ. Isolating mechanisms, evolution, and temperature. *Biological Symposia*. 1942;6:71-25.
- Myers CS. Instinct and intelligence. *British Journal of Psychology*. 1910;3:209-218.
- Myklebust BM, Gottlieb GL, Agarwal GC. Stretch reflexes of the normal infant. *Developmental Medicine & Child Neurology*. 1986;28(4):440-449.
- Myklebust BM, Gottlieb GL. Development of the stretch reflex in the newborn: reciprocal excitation and reflex irradiation. *Child Development*. 1993;64:1036-1045.
- Myowa-Yamakoshi M, Tomonaga M, Tanaka M, Matsuzawa T. Imitation in neonatal chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Developmental Science*. 2004;7(4):437-442.
- Myowa-Yamakoshi M, Yamaguchi MK, Tomonaga M, Tanaka M, Matsuzawa T. Development of face recognition in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Cognitive Development*. 2005;20:49-63.
- Myres NM, Rootsi S, Lin AA, Jarve M, King RJ, Kutuev I, et al. A major Y-chromosome haplogroup R1b Holocene era founder effect in Central and Western Europe. *European Journal of Human Genetics*. 2011;19(1):95-101.
- Myriantopoulos NC, Nichols PL, Roman SH. Intellectual development of twins - comparison with singletons. *Acta Geneticae Medicae et Gemellologiae (Roma)*. 1976;25:376-380.
- Nagel E. *The structure of science*. New York: Harcourt, Brace and World; 1961.
- Nagel E. Teleology revisited. *Journal of Philosophy*. 1977;76:261-301.
- Nagel T. What is it like to be a bat? *Philosophical Review*. 1974;83(4):435-450.
- Najmabadi H, Hu H, Garshasbi M, et al. Deep sequencing reveals 50 novel genes for recessive cognitive disorders. *Nature*. 2011;478:57-63.
- Nam KB, Simeoni M, Sharp SP, Hatchwell BJ. Kinship affects investment by helpers in a cooperatively breeding bird. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2010;277(1698):3299-3306.
- Namavar Y, Barth PG, Poll-The BT, Baas F. Classification, diagnosis and potential mechanisms in pontocerebellar hypoplasia. *Orphanet Journal of Rare Diseases*. 2011; (<http://www.biomedcentral.com/content/pdf/1750-1172-6-50.pdf>).
- Nash J. Non-cooperative games. *Annals of Mathematics*. 1951;54(March):286-295.
- Nasidze I, Stoneking M. Mitochondrial DNA variation and language replacements in the Caucasus. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2001;268(1472):1197-1206.
- Nasidze I, Sarkisian T, Kerimov A, Stoneking M. Testing hypotheses of language replacement in the Caucasus: evidence from the Y-chromosome. *Human Genetics*. 2003;112(3):255-261.
- Neander K. Functions as selected effects: The conceptual analyst's defense. *Philosophy of Science*. 1991;58:168-184.
- Neilson JC, Eckstein RA, Hart BL. Effects of castration on problem behaviors in male dogs with reference to age and duration of behavior. *Journal of the American Veterinary Medical Association*. 1997;211(2):180-182.
- Neisser U, Harsch N. Phantom flashbulbs: False recollections of hearing the news about Challenger. In: Winograd E, Neisser U, editors. *Affect and accuracy in recall: Studies of "flashbulb" memories*. New York: Cambridge University Press; 1992. p. 9-31.
- Neisser U, Booboo G, Bouchard TJJr, et al. Intelligence: Knowns and unknowns. *American Psychologist*. 1996;51(2):77-101.
- Nelson RR, Winter SG. *An evolutionary theory of economic change*. Cambridge MA: Belknap Press of Harvard University; 1982.
- Nelson SM. Diversity of the Upper Paleolithic "Venus" figurines and archeological mythology. *Archeological Papers Anthropological Association*. 2008;2(1):11-22.
- Nemecek S. Who were the first Americans? *Scientific American*. 2000;283(3):62-69.
- Neria Y, Nandi A, Galea S. Post-traumatic stress disorder following disaster: a systematic review. *Psychological Medicine*. 2008;38(4):467-480.
- Nettle D. The evolution of personality variation in humans and other animals. *American Psychologist*. 2006;61(6):622-631.

- Nettle D, Clegg H. Personality, mating strategies, and mating intelligence. In: Geher G, Miller G, editors. *Mating intelligence. Sex, relationships, and the mind's reproductive system*. New York: Lawrence Erlbaum Associates; 2008. p. 121-134.
- Nettle D. Social scale and structural complexity in human languages. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367(1597):1829-1836.
- Neurath O. *Soziologie im Physikalismus*. Erkenntnis. 1931;2(1):393-431.
- Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis, Powell R. Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World. *Journal of Human Evolution*. 2003;45(1):19-42.
- New J, Cosmides L, Tooby J. Category-specific attention for animals reflects ancestral priorities, not expertise. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(42):16598-16603.
- Newcomb TM. Consistency of certain extrovert-introvert behavior patterns in 51 problem boys. New York: Columbia University Teachers College Contributions to Education; 1929.
- Newhall CG, Self S. The volcanic explosivity index (VEI) an estimate of explosive magnitude for historical volcanism. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1982;87(C2):1231-1238.
- Newman HH, Freeman FN, Holzinger KJ. *Twins, a study of heredity and environment*. Chicago: University of Chicago Press; 1937.
- Newman JD, Symmes D. Vocal pathology in socially deprived monkeys. *Developmental Psychobiology*. 1974;7:351-358.
- Newmeyer FJ. On the reconstruction of 'Proto-world' word order. In: Knight C, Studdert-Kennedy M, Hurford JR, editors. *The evolutionary emergence of language. Social function and the origins of linguistic forms*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000. p. 372-388.
- Newport EL, Gleitman H, Gleitman L. Mother, I'd rather do it myself: Some effects and noneffects of maternal speech style. In: Snow CE, Ferguson CA, editors. *Talking to children: Language input and acquisition*. Cambridge UK: Cambridge University Press; 1977. p. 109-150.
- Newton I. *Philosophiae Naturalis Principia Mathematica*. London: 1687.
- Newton I, Cohen IB, Whitman A. *The Principia. Mathematical principles of natural philosophy, a new translation*. Berkeley: University of California Press; 1999.
- Newton P, Reddy V, Bull R. Children's everyday deception and performance on false-belief tests. *British Journal of Developmental Psychology*. 2000;18:297-317.
- Ngure FM, Reid BM, Humphrey JH, Mbuya MN, Pelto G, Stoltzfus RJ. Water, sanitation, and hygiene (WASH), environmental enteropathy, nutrition, and early child development: making the links. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2014;1308(1):118-128.
- Nickerson RS. Confirmation bias: a ubiquitous phenomenon in many guises. *Review of General Psychology*. 1998;2(2):175-220.
- Nielsen M, Dissanayake C. Pretend play, mirror self-recognition and imitation: a longitudinal investigation through the second year. *Infant Behavior and Development*. 2004;27:342-365.
- Nielsen R. Tracing the peopling of the world through genomics. *Nature*. 2017;541(7637):302-310.
- Nietzsche F. *Menschliches, Allzumenschliches. Ein Buch für freie Geister* (English: Nietzsche and Harvey, 1908). Chemnitz: Verlag Ernst Schmeitzner; 1878.
- Nietzsche F, Harvey A. *Human, all too human; a book for free spirits*. Chicago: C.H. Kerr; 1908.
- Nigst PR, Haesaerts P, Dambon F, Frank-Fellner C, Mallol C, Viola B, et al. Early modern human settlement of Europe north of the Alps occurred 43,500 years ago in a cold steppe-type environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(40):14394-14399.
- Niles HE. Correlation, causation and Wright's theory of "path coefficients". *Genetics*. 1922;7:258-273.
- Niles HE. The method of path coefficients. An answer to Wright. *Genetics*. 1923;8:256-260.
- Nisbett RE, Wilson TD. Telling more than we can know: verbal reports on mental processes. *Psychological Review*. 1977;84(3):231-259.
- Nisbett RE, Wilson TD. The halo effect: Evidence for unconscious alteration of judgments. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1977;35(4):250-256.
- Nishida T. The social group of wild chimpanzees in the Mahali Mountains. *Primates*. 1968;9(3):167-224.
- Nishida T, Hiraiwa-Hasegawa M, Hasegawa T, Takahata Y. Group extinction and female transfer in wild chimpanzees in the Mahale mountains. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1985;67:284-301.
- Nishida T, Hiraiwa-Hasegawa M. Chimpanzees and bonobos: cooperative relationships among males. In: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 165-180.
- Nishida T. Social interactions between resident and immigrant female chimpanzees. In: Heltne PG, marquardt LA, editors. *Understanding chimpanzees*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press; 1989. p. 68-89.
- Nishida T, Hosaka K. Coalition strategies among adult male chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. In: McGrew WA, Marchant LA, Nishida T, editors. *Great ape societies*. Cambridge: Cambridge University Press; 1996. p. 114-34.
- Nishie H, Nakamura M. A newborn infant chimpanzee snatched and cannibalized immediately after birth: Implications for "maternity leave" in wild chimpanzee. *American Journal of Physical Anthropology*. 2018;165(1):194-199.
- Nitsch A, Faurie C, Lummaa V. Are elder siblings helpers or competitors? Antagonistic fitness effects of sibling interactions in humans. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2013;280 (doi: 10.1098/rspb.2012.2313).
- Noad MJ, Cato DH, Bryden MM, Jenner MN, Jenner KC. Cultural revolution in whale songs. Humpbacks have picked up a catchy tune sung by immigrants from a distant ocean. *Nature*. 2000;408:537.
- Noble GK. The role of dominance in the life of birds. *Auk*. 1939;56:263-273.
- Nordhaus W. The economic consequences of a war with Iraq. (report). 2003; (<http://www.nthposition.com>).
- Norenzayan A, Shariff AF. The origin and evolution of religious prosociality. *Science*. 2008;322(5898):58-62.
- Norenzayan A. The origins of religion. In: Buss DM, editor. *The handbook of evolutionary psychology*. Hoboken, NJ: Wiley; 2016. p. 848-866.
- Normand E, Boesch C. Sophisticated Euclidean maps in forest chimpanzee. *Animal Behaviour*. 2009;77:1195-1201.
- Norscia I, Palagi E. Yawn contagion and empathy in *Homo sapiens*. *Plos One*. 2011;6(12):e28472.
- Nosek BA, Greenwald AG, Banaji MR. Understanding and using the Implicit Association Test: II. Method variables and construct validity. *Personality and Social Psychology Bulletin*. 2005;31(2):166-180.
- Nottebohm F, Liu WC. The origins of vocal learning: New sounds, new circuits, new cells. *Brain & Language*. 2010;115(1):3-17.
- Nowak M, Sigmund K. A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the prisoner's dilemma game. *Nature*. 1993;364:56-58.
- Nowak MA, Sigmund K. Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature*. 1992;355:250-253.

- Nowak MA, Komarova NL. Towards an evolutionary theory of language. *Trends in Cognitive Sciences*. 2001;5(7):288-295.
- Nowak MA. Five rules for the evolution of cooperation. *Science*. 2006;314:1560-1564.
- Nowak MA, Tarnita CE, Wilson EO. The evolution of eusociality. *Nature*. 2010;466(7310):1057-1062.
- Nyborg H. The decay of Western civilization: double relaxed Darwinian selection. *Personality & Individual Differences*. 2012;53:118-125.
- Nyhan B, Reifler J. When corrections fail: The persistence of political misperceptions. *Political Behavior*. 2010;32:303-330.
- O'Brien SJ, Wildt DE, Goldman D, Merrill C, Bush M. The cheetah is depauperate in genetic variation. *Science*. 1983;221:459-462.
- O'Brien SJ, Roelke ME, Marker L, et al. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science*. 1985;227:1428-1434.
- O'Brien SJ, Wildt DE, Bush M, et al. East African cheetahs: Evidence for two bottlenecks? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1987;84:508-511.
- O'Connell S, Dunbar RIM. The perception of causality in chimpanzees (*Pan spp.*). *Animal Cognition*. 2005;8:60-66.
- O'Connor T, Sandis C. *A companion to the philosophy of action*. Chichester: Wiley-Blackwell; 2013.
- O'Riain MJ, Jarvis JUM. Colony member recognition and xenophobia in the naked mole rat. *Animal Behaviour*. 1997;53(3):487-498.
- O'Steen S, Cullum AJ, Bennett AF. Rapid evolution of escape ability in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*. 2002;56(4):776-784.
- O'Sullivan M, Guilford JP, deMille R. The measurement of social intelligence. University of Southern California; 1965. Report No.: 34.
- O'Sullivan M. Deception and self-deception as strategies in short- and long-term mating. In: Geher G, Miller G, editors. *Mating intelligence. Sex, relationships, and the mind's reproductive system*. New York: Lawrence Erlbaum Associates; 2008. p. 135-157.
- O'Sullivan MC, Eyre JA, Miller S. Radiation of phasic stretch reflex in Biceps brachii to muscles of the arm in man and its restriction during development. *Journal of Physiology*. 1991;439:529-543.
- Ochs E, Schieffelin BB. Language acquisition and socialization: three developmental stories and their implications. In: Blount BG, editor. *Language, culture and society*. Prospect Heights, Illinois: Waveland Press; 1995. p. 470-512.
- Odell NS, Eadie JM. Do wood ducks use the quantity of eggs in a nest as a cue to the nest's quality? *Behavioral Ecology*. 2010;21(4):794-801.
- Oden DL, Thompson RKR, Premack D. Infant chimpanzees spontaneously perceive both concrete and abstract same/different relations. *Child Development*. 1990;61:621-631.
- Ogden CK, Richards IA. *The meaning of meaning*. London: Routledge & Kegan Paul; 1923.
- Okami P, Shackelford TK. Human sex differences in sexual psychology and behavior. *Annual Review of Sex Research*. 2001;12:186-241.
- Okasha S. Biological altruism. In: Zalta EN, editor. *Stanford encyclopedia of philosophy*. 2013.
- Oller DK, Wieman LA, Doyle WJ, Ross C. Infant babbling and speech. *Journal of Child Language*. 1975;3:1-11.
- Oller DK, Eilers RE. Similarity of babbling in Spanish- and English-learning babies. *Journal of Child Language*. 1982;9:565-577.
- Oller DK, Eilers RE. The role of audition in infant babbling. *Child Development*. 1988;59(2):441-449.
- Oller DK, Eilers RE, Steffens ML, Lynch MP, Urbano R. Speech-like vocalizations in infancy: an evaluation of potential risk factors. *Journal of Child Language*. 1994;21:33-58.
- Oller DK, Eilers RE, Neal AR, Schwartz HK. Precursors to speech in infancy: the prediction of speech and language disorders. *Journal of Communication Disorders*. 1999;32:223-245.
- Oller DK. *The emergence of the speech capacity*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates; 2000.
- Oller DK, Buder EH, Ramsdell HL, Warlaumont AS, Chorna L, Bakeman R. Functional flexibility of infant vocalization and the emergence of language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(16):6318-6323.
- Olson JM, Vernon PA, Harris JA, Jang KL. The heritability of attitudes: a study of twins. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2001;80(6):845-860.
- Olsson A, Ebert JP, Banaji MR, Phelps EA. The role of social groups in the persistence of learned fear. *Science*. 2005;309(5735):785-787.
- Olum V. Developmental differences in the perception of causality. *American Journal of Psychology*. 1956;69:417-423.
- Oman D, Thoresen CE. 'Does religion cause health?': Differing interpretations and diverse meanings. *Journal of Health Psychology*. 2002;7(4):365-380.
- Ong KK, Emmett P, Northstone K, et al. Infancy weight gain predicts childhood body fat and age at menarche in girls. *Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*. 2009;94(5):1527-1532.
- Oparil S. Are there meaningful differences in blood pressure control with current antihypertensive agents? [Review] [64 refs]. *American Journal of Hypertension*. 2002;15(1 Pt 2):14S-21S.
- Opie C, Atkinson QD, Dunbar RI, Shultz S. Male infanticide leads to social monogamy in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(33):13328-13332.
- Oppenheimer S. Out-of-Africa, the peopling of continents and islands: tracing uniparental gene trees across the map. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367(1590):770-784.
- Orians GH. Habitat selection: General theory and applications to human behavior. In: Lockard JS, editor. *The evolution of human social behavior*. New York: Elsevier; 1980. p. 49-66.
- Orr HA. Dobzhansky, Bateson, and the genetics of speciation. *Genetics*. 1996;144:1331-1335.
- Orr HA. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics*. 2009;10(8):531-539.
- Osborne RT, Gregor AJ. The heritability of visualization, perceptual speed and spatial orientation. *Perceptual & Motor Skills*. 1966;23:379-390.
- Osborne RT, Gregor AJ. Racial differences in heritability estimates for tests of spatial ability. *Perceptual & Motor Skills*. 1968;27:735-739.
- Ostner J, Nunn CL, Schülke O. Female reproductive synchrony predicts skewed paternity across primates. *Behavioral Ecology*. 2008;19(6):1150-1158.
- Osvath M, Osvath H. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) and orang-utan (*Pongo abelli*) forethought: self-control and pre-experience in the face of future tool use. *Animal Cognition*. 2008;11:661-674.
- Otani H, Tanaka O, Kasai K, Yoshioka T. Development of mitochondrial helical sheath in the middle piece of the mouse spermatid tail: regular dispositions and synchronized changes. *Anatomical Record*. 1988;222:26-33.
- Otsuki H, Yano S. Predation risk increases dispersal distance in prey. *Naturwissenschaften*. 2014;101(6):513-516.
- Otterbein K. *The evolution of war: A cross-cultural study*. New Haven, Conn.: HRAF Press; 1970.

- Ottoni EB, Mannu M. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*. 2001;22(3):347-358.
- Ottoni EB, de Resende BD, Izar P. Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. *Animal Cognition*. 2005;8:215-219.
- Ottoni EB, Izar P. Capuchin monkeys tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology*. 2008;17:171-178.
- Ouattara K, Lemasson A, Zuberbuhler K. Campbell's monkeys concatenate vocalizations into context-specific call sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(51):22026-22031.
- Ounsted M, Moar VA, Scott A. Head circumference charts updated. *Archives of Disease in Childhood*. 1985;60:936-939.
- Owen R. A new view of society. Or, essays on the principle of the formation of the human character, and the application of the principle to practice. London: Cadell and Davies; 1816.
- Owren MJ, Dieter JA, Seyfarth RM, Cheney DL. Vocalizations of rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. fuscata*) macaques cross-fostered between species show evidence of only limited modification. *Developmental Psychobiology*. 1993;26(7):389-406.
- Öhman A, Flykt A, Esteves F. Emotion drives attention: Detecting the snake in the grass. *Journal of Experimental Psychology: General*. 2001;130(3):466-478.
- Öhman A, Mineka S. The malicious serpent: snakes as a prototypical stimulus for an evolved module of fear. *Current Directions in Psychological Science*. 2003;20(1):5-9.
- Packer C. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*. 1979;27:1-36.
- Padilla SG. Further studies on the delayed pecking of chicks. *Journal of Comparative Psychology*. 1935;20:413-443.
- Pagel M, Atkinson QD, Calude AS, Meade A. Ultraconserved words point to deep language ancestry across Eurasia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(21):8471-8476.
- Pagel M. The deep history of the number words. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2018;373(1740).
- Pagliari F, Focardi V, Bramlett J, et al. The hybrid delay task: Can capuchin monkeys (*Cebus apella*) sustain a delay after an initial choice to do so? *Behavioral Processes*. 2013;94:45-54.
- Pak S. The biological standard of living in the two Koreas. *Economics & Human Biology*. 2004;2(3):511-521.
- Palencia-Madrid L, Cardoso S, Keyser C, et al. Ancient mitochondrial lineages support the prehistoric maternal root of Basques in Northern Iberian Peninsula. *European Journal of Human Genetics*. 2017;25(5):631-636.
- Palha T, Ribeiro-Rodrigues EM, Ribeiro-Dos-Santos A, Guerreiro JF, de Moura LS, Santos S. Male ancestry structure and interethnic admixture in African-descent communities from the Amazon as revealed by Y-chromosome Strs. *American Journal of Physical Anthropology*. 2011;144(3):471-478.
- Palmer CT, Ellsworth RM, Steadman LB. Talk and tradition: Why the least interesting components of religion may be the most evolutionary important. In: Voland E, Schiefelhövel W, editors. *The biological evolution of religious mind and behavior*. Berlin: Springer; 2009. p. 105-116.
- Palombit RA, Seyfarth RM, Cheney DL. The adaptive value of "friendships" to female baboons. *Experimental and Observational Evidence*. *Animal Behaviour*. 1997;54:599-614.
- Palombit RA. Conflict and bonding between the sexes. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 53-83.
- Pandit SA, Pradhan GR, Balashov H, van Schaik CP. The conditions favoring between-community raiding in chimpanzees, bonobos, and human foragers. *Human Nature*. 2016;27(2):141-159.
- Papousek M, Papousek H. Forms and functions of vocal matching in interactions between mothers and their precanonical infants. *First Language*. 1989;9:137-158.
- Parchami A. *Hegemonic peace and empire: the Pax Romana, Britannica and Americana*. New York: Routledge; 2009.
- Park O. Nocturnalism: The development of a problem. *Ecological Monographs*. 1940;10:486-536.
- Parker GA. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. 1974;47:223-243.
- Parker HG. Genomic analyses of modern dog breeds. *Mammalian Genome*. 2012;23(1-2):19-27.
- Parker ST, Baars B. How scientific usages reflect implicit theories: Adaptation, development, instinct, learning, cognition, and intelligence. In: Parker ST, Gibson KR, editors. "Language" and intelligence in monkeys and apes. *Comparative developmental perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press; 1990. p. 65-96.
- Pascal B. *De l'esprit géométrique* (English Pascal and Wright 1918). Paris: Librairie de L. Hachette; 1657.
- Pascal B. *Pensées* (English: Pascal and Krailsheimer 1966). Paris: Éditions de Port-Royal; 1669.
- Pascal B, Wright OW. *Of the geometrical spirit*. 1918.
- Pascal B, Krailsheimer AJ. *Pensées* (English translation). Harmondsworth, England: Penguin Books; 1966.
- Pascal B, de Graaff F. *Gedachten*. Amsterdam: Boom; 1997.
- Pascalis O, de Schonen S, Morton J, Deruelle C, Fabre-Grenet M. Mother's face recognition by neonates: A replication and an extension. *Infant Behavior and Development*. 1995;18:79-85.
- Pascalis O, Bachevalier J. Face recognition in primates: a cross-species study. *Behavioural Processes*. 1998;43:87-96.
- Paslawskyj L, Ivinskis A. Dominance, agonistic and territorial behaviour in institutionalized mentally retarded patients. *Journal of Intellectual Developmental Disability*. 1980;6(1):17-24.
- Pastore N. *The nature-nurture controversy*. New York: King's Crown; 1949.
- Patterson F. Conversations with a gorilla. *National Geographic Magazine*. 1978;154(4):438-465.
- Patterson N, Moorjani P, Luo Y, Mallick S, Rohland N, Zhan Y, et al. Ancient admixture in human history. *Genetics*. 2012;192(3):1065-1093.
- Paul A, Kuester J, Arnemann J. Maternal rank affects reproductive success of male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): evidence from DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 1992;30(5):337-341.
- Paul A, Kuester J, Timme A, Arnemann J. The association between rank, mating effort, and reproductive success in male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates*. 1993;34(4):491-502.
- Paul GS. Cross-national correlations of quantifiable societal health with popular religiosity and secularism in the prosperous democracies. *Journal of Religion & Society*. 2005;7 (<https://dspace2.creighton.edu/xmlui/bitstream/handle/10504/64409/2005-11.pdf>).
- Paulus. Brief aan de Romeinen. 55 A.D.
- Paulus. Eerste brief aan de Korinthiërs. 57 A.D.
- Paunonen SV, Jackson DN. What is beyond the Big Five? *Plenty! Journal of Personality*. 2000;68(5):821-835.
- Paunonen SV, Ashton MC. Big Five factors and facets in the prediction of behavior. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2001;81(3):524-539.

- Pavlov IP. Experimental psychology and psychopathology in animals (in Russian, English Pavlov and Belsky 1955). Proceedings of the Military Medical Academy. 1903;103.
- Pavlov IP. Nobel speech delivered in Stockholm on December 12, 1904 (English: Pavlov and Gantt 1928, p. 76-80). Les prix Nobel en 1904. Stockholm: P.A. Norstedt; 1904.
- Pavlov IP. Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren (English: Pavlov and Anrep 1927). München: 1926.
- Pavlov IP, Anrep GV. Conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex. London: Oxford University Press; 1927.
- Pavlov IP, Gantt WH. Lectures on conditioned reflexes. Twenty-five years of objective study of the higher nervous activity (behaviour) of animals. New York: International Publishers; 1928.
- Payne AC. Factors controlling the acquisition of the Philadelphia dialect by out-of-state children. In: Labov W, editor. Locating language in time and space. New York: Academic Press; 1980. p. 143-178.
- Payne RS, McVay S. Songs of humpback whales. *Science*. 1971;173:585-597.
- Pearse M. The gods of war. Downers Grove, IL: InterVarsity Press; 2007.
- Pearson K. The grammar of science (3rd edition 1911). London: Adam and Charles Black; 1892.
- Peckham GW, Peckham EG. On the instincts and habits of the solitary wasps. Madison, Wisconsin: 1898.
- Pedersen EJ, Kurzban R, McCullough ME. Do humans really punish altruistically? A closer look. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2013;280(1758):20122723.
- Pedersen MW, Beaudoin AB, Orlando L. Postglacial viability and colonization in North America's ice-free corridor. *Nature*. 2016;537(7618):45-49.
- Pedersen PE, Blass EM. Prenatal and postnatal determinants of the first suckling episode in albino rats. *Developmental Psychobiology*. 1982;15:349-355.
- Pederson AK, King JE, Landau VI. Chimpanzee (Pan troglodytes) personality predicts behavior. *Journal of Research in Personality*. 2005;39(5):534-549.
- Peirce CS. The fixation of belief. *Popular Science Monthly*. 1877;12(November):1-15.
- Pelchat ML, Rozin P. The special role of nausea in the acquisition of food dislikes by humans. *Appetite*. 1982;3(4):341-351.
- Pellegrini AD, Roseth CJ, Mliner S, Bohn CM, Van Ryzin M, Vance N, et al. Social dominance in preschool classrooms. *Journal of Comparative Psychology*. 2007;121(1):54-65.
- Pemberton TJ, Absher D, Feldman MW, Myers RM, Rosenberg NA, Li JZ. Genomic patterns of homozygosity in worldwide human populations. *American Journal of Human Genetics*. 2012;91:275-292.
- Penfield W. Conditioning the uncommitted cortex for language learning. *Brain*. 1965;88(4):787-798.
- Penn DC, Povinelli DJ. Causal cognition in human and nonhuman animals: a comparative, critical review. *Annual Review of Psychology*. 2007;58:97-118.
- Pennington BF, Filipek PA, Lefly D, et al. A twin MRI study of size variations in the human brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2000;12(1):223-232.
- Pennisi E. Drafting a tree. *Science*. 2003;300(5626):1694.
- Pennisi E. Shaking up the Tree of Life. *Science*. 2016;354(6314):817-821.
- Pennycook G, Cheyne JA, Koehler DJ, Fugelsang JA. Belief bias during reasoning among believers and skeptics. *Psychonomic Bulletin & Review*. 2013;20:806-811.
- Pepperberg IM. "Insightful" string-pulling in Grey parrots (*Psittacus erithacus*) is affected by vocal competence. *Animal Cognition*. 2004;7:263-266.
- Perego UA, Achilli A, Angerhofer N, Accetturo M, Pala M, Olivieri A, et al. Distinctive Paleo-Indian migration routes from Beringia marked by two rare mtDNA haplogroups. *Current Biology*. 2009;19(1):1-8.
- Perego UA, Angerhofer N, Pala M, et al. The initial peopling of the Americas: A growing number of founding mitochondrial genomes from Beringia. *Genome Research*. 2010;20:1174-1179.
- Perola M, Sarmalisto S, Hiekkalinna T, et al. Combined genome scans for body stature in 6,602 European twins: evidence for common Caucasian loci. *Plos Genetics*. 2009;3(6):e97.
- Perrigo G, Bryant WC, vom Saal FS. A unique neural timing system prevents male mice from harming their offspring. *Animal Behaviour*. 1990;39(3):535-539.
- Perrigo G, Belvin L, Quindry P, Kadir T, Becker J, van Look C, et al. Genetic mediation of infanticide and parental behavior in male and female domestic and wild stock house mice. *Behavior Genetics*. 1993;23(6):525-531.
- Perry GH, Dominy NJ. Evolution of the human pygmy phenotype. *Trends in Ecology & Evolution*. 2009;24(4):218-225.
- Perry JR, Corre T, Esko T, Chasman DI, Fischer K, Franceschini N, et al. A genome-wide association study of early menopause and the combined impact of identified variants. *Human Molecular Genetics*. 2013;22(7):1465-1472.
- Perry S, Manson JH, Muniz L, Gros-Louis J, Vigilant L. Kin-biased social behaviour in wild adult female white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. *Animal Behaviour*. 2008;76:187-199.
- Peterson CR, Beach LR. Man as an intuitive statistician. *Psychological Bulletin*. 1967;68(1):29-46.
- Petitto LA, Marentette PF. Babbling in the manual mode: evidence for the ontogeny of language. *Science*. 1991;251:1493-1496.
- Petrinovich L, O'Neill P. Influence of wording and framing effects on moral intuitions. *Ethology and Sociobiology*. 1996;17(3):145-171.
- Pérez-Barbería FJ, Shultz S, Dunbar RI. Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. *Evolution*. 2007;61(12):2811-2821.
- Péruze D. Cultural and reproductive success in industrial societies: testing the relationship at the proximate and ultimate levels. *Behavioral & Brain Sciences*. 1993;16:267-322.
- Pfeffer W. Über chemotaktische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten, und Volvocineen. Untersuchungen aus dem Botanischen Institut in Tübingen. 1888;2:582-661.
- Phillips DP, Ruth TE, Wagner LM. Psychology and survival. *Lancet*. 1993;342(8880):1142-1145.
- Piaget J. Le jugement et le raisonnement chez l'enfant (English: Piaget et al. 1928). Paris: Delachaux et Niestlé; 1924.
- Piaget J. La représentation du monde chez l'enfant (English: Piaget 1928). Paris: Presses Universitaires de France; 1926.
- Piaget J. La causalité physique chez l'enfant (English: Piaget and Gabain 1930). Paris: Alcan; 1927.
- Piaget J, Cartalis ME, Escher S, Hanhart A, Hahnloser L, Matthes O, et al. Judgment and reasoning in the child. New York: Routledge & Kegan Paul; 1928.
- Piaget J. The child's conception of the world. London: Routledge and Kegan Paul; 1928.
- Piaget J, Gabain M. The child's conception of physical causality. San Diego, Cal.: Harcourt Brace & Company; 1930.
- Piaget J. La construction du réel chez l'enfant (English: Piaget and Cook 1955). Paris: Delachaux & Niestlé; 1937.
- Piaget J. La formation du symbole chez l'enfant: imitation, jeu et rêve, image et représentation (English Piaget 1951). Paris: Delachaux et Niestlé; 1945.

- Piaget J. Play, dreams and imitation in childhood. London: William Heinemann Ltd; 1951.
- Piaget J, Cook M. The construction of reality in the child. New York: Routledge & Kegan Paul; 1955.
- Piattelli-Palmarini M. An ideological battle over modals and quantifiers. *Behavioral & Brain Sciences*. 1990;13:752-754.
- Pierron D, Heiske M, Razafindrazaka H, et al. Genomic landscape of human diversity across Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(32):E6498-E6506.
- Pietschnig J, Tran US, Voracek M. Item-response theory modeling IQ gains (the Flynn effect) on crystallized intelligence: Rodgers' hypothesis yes, Brand's hypothesis no. *Intelligence*. 2013;41(6):791-801.
- Pignatelli D, Xiao F, Gouveia AM, Ferreira JG, Vinson GP. Adrenarche in the rat. *Journal of Endocrinology*. 2006;191:301-308.
- Piko L, Matsumoto L. Number of mitochondria and some properties of mitochondrial DNA in the mouse egg. *Developmental Biology*. 1976;49(1):1-10.
- Pinhasi R, Thomas MG, Hofreiter M, Currat M, Burger J. The genetic history of Europeans. *Trends in Genetics*. 2012;28(10):496-505.
- Pinker S, Bloom P. Natural language and natural selection. *Behavioral & Brain Sciences*. 1990;13:707-784.
- Pinker S. The language instinct. How the mind creates language. New York: William Morrow and Company; 1994.
- Pinker S. The blank slate: the modern denial of human nature. New York: Viking; 2002.
- Pinker S, van Huizen P. Het onbeschreven blad: de moderne ontkenning van de menselijke natuur. Amsterdam: Contact; 2003.
- Pinker S, Jackendoff R. The faculty of language: what's special about it? *Cognition*. 2005;95:201-236.
- Pinker S. The brain: The mystery of consciousness. *Time Magazine*. 2007;jan. 29.
- Pinker S. The better angels of our nature: Why violence has declined. New York: Viking; 2011.
- Pinker S. Enlightenment now. The case for reason, science, humanism, and progress. New York: Penguin Books, Viking; 2018.
- Piper WH, Palmer MW, Banfield N, Meyer MW. Can settlement in natal-like habitat explain maladaptive habitat selection? *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2013;280(1765):20130979.
- Pitcher TJ, Parrish JK. Functions of shoaling behaviour in Teleosts. In: Pitcher TJ, editor. *Behaviour of Teleost fishes*. London: Croom Helm; 1993.
- Pitman RL, Ballance LT, Mesnick SL, Chivers SJ. Killer whale predation on sperm whales: observations and implications. *Marine Mammal Science*. 2001;17(3):494-507.
- Pittendrigh CS. Adaptation, natural selection, and behavior. In: Roe A, Simpson GG, editors. *Behavior and evolution*. New haven: Yale University Press; 1958. p. 390-416.
- Pizzari T, Løvlie H, Cornwallis CK. Sex-specific, counteracting responses to inbreeding in a bird. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2004;271:2115-2121.
- Place UT. In consciousness a brain process? *British Journal of Psychology*. 1956;47:44-50.
- Plasterk R. Column (ietsisme). *Intermediair*. 1997;(20 november).
- Plato. *Timaeus*. 360 B.C.
- Plato. *Leges* (English: Plato en Bury1968). 360 B.C.
- Plato. *Phaedrus*. 370 B.C.
- Plato. *Symposium* (English: Plato and Lamb 1955). 385 B.C.
- Plato. *Gorgias*. 386 B.C.
- Plato. *Politeia* (English: Plato and Cornford 1973). 380 B.C.
- Plato, Lamb WRM. *Symposium*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1955.
- Plato, Bury RG. *Laws*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1968.
- Plato, Cornford EM. *The republic of Plato*. London: Oxford University Press; 1973.
- Platt JR, Johnson DM. Localization of position within a homogenous behavior chain: effects of error contingencies. *Learning & Motivation*. 1971;2:386-414.
- Plomin R, Scheier MF, Bergeman CS, Pedersen NL, Nesselrode JR, McClearn GE. Optimism, pessimism and mental health: A twin/adoption analysis. *Personality & Individual Differences*. 1992;13(8):921-930.
- Plomin R, Deary IJ. Genetics and intelligence differences: five special findings. *Molecular Psychiatry*. 2015;20(1):98-108.
- Pocock SJ, Smith M, Baghurst P. Environmental lead and children's intelligence: A systematic review of the epidemiological evidence. *British Medical Journal*. 1994;309(6963):1189-1197.
- Polkinghorne J. Religion explained - The evolutionary origins of religious thought. *Science*. 2001;293(5539):2400.
- Pollick AS, De Waal FB. Ape gestures and language evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(19):8184-8189.
- Polonioli A. Adaptive rationality, biases, and the heterogeneity hypothesis. *Review of Philosophy and Psychology*. 2016;7(4):787-803.
- Polubriaginof FCG, Vanguri R, Quinnes K, et al. Disease heritability inferred from familial relationships reported in medical records. *Cell*. 2018;173(7):1692-1704. (<https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.04.032>).
- Poole JH, Tyack PL, Stoeger-Horwath AS, Watwood S. Animal behaviour: elephants are capable of vocal learning. *Nature*. 2005;434:455-456.
- Popper K. *Logik der Forschung* (English: Popper 1959). Wien: 1934.
- Popper K. *The logic of scientific discovery*. London: Routledge; 1959.
- Popper K, Eccles JC. *The self and its brain*. Berlin: Springer; 1977.
- Popper KR. The demarcation between science and metaphysics. In: Schilpp PA, editor. *The philosophy of Rudolf Carnap*. La Salle, Ill.: Open Court; 1963. p. 877-881.
- Porter JH, Hodson BW. Collaborating to obtain phonological acquisition data for local schools. *Language, Speech, and Hearing Services in Schools*. 2001;32:165-171.
- Posthuma D, De Geus EJC, Boomsma DI. Genetic contributions to anatomical, behavioral, and neurophysiological indices of cognition. In: Plomin R, DeFries JC, Craig IW, McGuffin P, editors. *Behavioral genetics in the postgenomic era*. Washington DC: American Psychological Association; 2003. p. 141-161.
- Posthuma D. Intelligentieonderzoek bij tweelingen. In: Boomsma DI, editor. *Tweelingonderzoek. Wat meerlingen vertellen over de mens*. Amsterdam: VU Uitgeverij; 2008. p. 217-228.
- Potier B. Making case for the concept of 'implicit prejudice'. *Harvard University Gazette*. 2004;december 16.
- Poundstone W. *Prisoner's dilemma*. New York: Doubleday; 1992.
- Povinelli DJ, Rulf AB, Landau KR, Bierschwale DT. Self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*) - distribution, ontogeny, and patterns of emergence. *Journal of Comparative Psychology*. 1993;107(4):347-372.
- Poznik GD, Ayub Q, Rodriguez-Flores JL, DeSalle R, Marcketta A, Abecasis GR, et al. Punctuated bursts in human male demography inferred from 1,244 worldwide Y-chromosome sequences. *Nature Genetics*. 2016;48(6):593-599.

- Pöppel E, Held R, Frost D. Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man. *Nature*. 1973;243:295-296.
- Prado-Martinez J, Sudmant PH, Kidd JM, Li H, Kelley JL, Lorente-Galdos B, et al. Great ape genetic diversity and population history. *Nature*. 2013;499(7459):471-475.
- Pravosudov VV, Smulders TV. Integrating ecology, psychology and neurobiology within a food-hoarding paradigm. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2010;365:859-867.
- Prechtl HFR. The directed head turning response and allied movements of the human baby. *Behaviour*. 1958;13:212-242.
- Premack D. Language in chimpanzees? *Science*. 1971;172:808-822.
- Premack D. *Intelligence in ape and man*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum; 1976.
- Premack D, Premack AJ. Levels of causal understanding in chimpanzees and children. *Cognition*. 1994;50(1-3):347-362.
- Premack D, Premack AJ. Intuition as psychological cause. In: Sperber D, Premack D, Premack AJ, editors. *Causal cognition. A multidisciplinary debate*. Oxford: Clarendon press; 1995. p. 185-199.
- Premack D. Human and animal cognition: continuity and discontinuity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(35):13861-13867.
- Presgraves DC. The molecular evolutionary basis of species formation. *Nature Reviews Genetics*. 2010;11(3):175-180.
- Pressler JL, Hepworth JT. Newborn neurologic screening using NBAS reflexes. *Neonatal Network*. 1997;16(6):33-46.
- Pressman SD, Cohen S. Does positive affect influence health? *Psychological Bulletin*. 2005;131(6):925-971.
- Preston SD, Jacobs LF. Conspecific pilferage but not presence affects Merriam's kangaroo rat cache strategy. *Behavioral Ecology*. 2001;12:517-523.
- Preston SD, de Waal FBM. Empathy: its ultimate and proximate bases. *Behavioral & Brain Sciences*. 2002;25:1-72.
- Pringle H. The 1st Americans. *Scientific American*. 2011;305(5):36-41.
- Prior H, Schwarz A, Güntürkün O. Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): Evidence of self-recognition. *Plos Biology*. 2008;6(8):1642-1649.
- Prochazka A, Clarac F, Loeb GE, Rothwell JC, Wolpaw JR. What do reflex and voluntary mean? Modern views on an ancient problem. *Experimental Brain Research*. 2000;130(4):417-432.
- Proctor D, Williamson RA, De Waal FB, Brosnan SF. Chimpanzees play the ultimatum game. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(6):2070-2075.
- Proudhon PJ. *La Guerre et la Paix, recherches sur le principe et la constitution du droit des gens* (English: Proudhon and Wilbur). Paris: Rivière; 1861.
- Proudhon PJ, Wilbur SP. *War and peace: Researches on the Principle and Constitution of the Law of Nations*. 2018.
- Provine RR. Contagious yawning and infant imitation. *Bulletin of the Psychonomic Society*. 1989;27(2):125-126.
- Pucciarelli HM, Perez SI, Politis GG. Early Holocene human remains from the Argentinean Pampas: Additional evidence for distinctive cranial morphology of early South Americans. *American Journal of Physical Anthropology*. 2010;143(2):298-305.
- Pulido F. The genetics and evolution of avian migration. *Bioscience*. 2007;57(2):165-174.
- Pulit SL, Leusink M, Menelaou A, de Bakker PIW. Association claims in the sequencing era. *Genes*. 2014;5:196-213.
- Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, et al. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *American Journal of Human Genetics*. 2007;81:559-575.
- Purzycki BG, Xygalatas D. Moralistic gods, supernatural punishment and the expansion of human sociality. *Nature*. 2016;530(7590):327-330.
- Pusey A. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*. 1987;2:295-299.
- Pusey A, Wolf M. Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology & Evolution*. 1996;11:201-206.
- Pusey A, Williams J, Goodall J. The influence of dominance rank on the reproductive success of female chimpanzees. *Science*. 1997;277(5327):828-831.
- Pusey A, Murray C, Wallauer W, Wilson M, Wroblewski E, Goodall J. Severe aggression among female Pan troglodytes schweinfurthii at Gombe National Park, Tanzania. *International Journal of Primatology*. 2008;29(4):949-973.
- Pusey AE. Inbreeding avoidance in chimpanzees. *Animal Behaviour*. 1980;28:543-552.
- Pusey AE, Packer C. Dispersal and philopatry. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 250-266.
- Pusey AE. Behavioral changes at adolescence in chimpanzees. *Behaviour*. 1990;115(3-4):203-246.
- Pusey AE. Inbreeding avoidance in primates. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 61-75.
- Putnam H. Is logic empirical? In: Cohen RS, Wartofsky MW, editors. *Boston studies in the philosophy of science*. Dordrecht (NL): D. Reidel; 1968. p. 216-241.
- Putnam H. The meaning of meaning. In: Gunderson K, editor. *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, 7. Minneapolis: University of Minnesota Press; 1975. p. 125-48.
- Putnam SP, Ellis LK, Rothbart MK. The structure of temperament from infancy through adolescence. Lengerich (Germany): Pabst Science Publishers; 2001. p. 165-182.
- Pye C. Quiché Mayan speech to children. *Journal of Child Language*. 1986;13:85-100.
- Pynte J, Besson M, Robichon FH, Poli J. The time-course of metaphor comprehension: an event-related potential study. *Brain & Language*. 1996;55:293-316.
- Pyysiäinen I. On the 'innateness' of religion: A comment to Bering. *Journal of Cognition and Culture*. 2003;3(3):218-225.
- Pyysiäinen I, Hauser M. The origins of religion: evolved adaptation of by-product? *Trends in Cognitive Sciences*. 2009;14(3):104-109.
- Qi XG, RT, Garber PA, Li BG. Male cooperation for breeding opportunities contributes to the evolution of multi-level societies. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1863):20171480. (doi:10.1098/rspb.2017.1480).
- Qi Y, Adler J. Salt taxis in *Escherichia coli* bacteria and its lack in mutants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1989;86:8358-8362.
- Qin P. Denisovan Ancestry in East Eurasian and Native American Populations. *Molecular Biology & Evolution*. 2015;32(10):2665-2674.
- Quiatt D. Language and evolution in the Middle Stone Age. In: Györi G, editor. *Language evolution. Biological, linguistic and philosophical perspectives*. Frankfurt am Main: Peter Lang; 2001. p. 25-42.
- Quine WV. *Ontological relativity and other essays*. New York: Columbia University Press; 1969.



- Quine WVO. Two dogmas of empiricism. *Philosophical Review*. 1951;60:30-43.
- Quine WVO. *Word and object*. Cambridge, MA: MIT Press; 1960.
- Rabbie JM. The effects of intragroup cooperation and intergroup competition on in-group cohesion and out-group hostility. In: Harcourt AH, de Waal FBM, editors. *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford: Oxford University Press; 1992. p. 175-205.
- Radcliffe-Brown A. *Structure and function in primitive society*. London: Cohen & West; 1952.
- Rader N, Bausano M, Richards JE. On the nature of the visual-cliff-avoidance response in human infants. *Child Development*. 1980;51:61-68.
- Raffaële P. Speaking bonobo. *Smithsonian Magazine*. 2006;(Nov).
- Raghavan M, DeGiorgio M, Albrechtsen A, Moltke I, Skoglund P, Korneliusen TS, et al. The genetic pre-history of the New World Arctic. *Science*. 2014;345(6200):1020-+p.
- Rakitin BC, Hinton SC, Penney TB, Malapani C, Gibbon J, Meck WH. Scalar expectancy theory and peak-interval timing in humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1998;24:15-33.
- Ralls K, Ballou J. Effects of inbreeding on infant mortality in captive primates. *International Journal of Primatology*. 1982;3(4):491-505.
- Ralls K, Ballou JD, Templeton A. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology*. 1988;2:185-193.
- Rampino MR, Self S. Climate-volcanism feedback and the Toba eruption of ~ 74,000 years ago. *Quaternary Research*. 1993;40:269-280.
- Rampino MR, Self S. Bottleneck in human evolution and the Toba eruption. *Science*. 1993;262(5142):1955.
- Ramsey W. Eliminative materialism. In: Zalta EN, editor. *Stanford encyclopedia of philosophy*. 2013.
- Rand A. *Atlas shrugged*. New York: Random House; 1957.
- Randall JH Jr. *Aristotle*. New York: Columbia University Press; 1960.
- Rankin CH, Abrams T, Barry RJ, et al. Habituation revisited: An updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. *Neurobiology of Learning and Memory*. 2009;92(2):135-138.
- Rapoport A, Chammah AM. *Prisoner's dilemma. A study in conflict and cooperation*. Ann Arbor: University of Michigan Press; 1965.
- Rasmussen M, Li Y, Lindgreen S, Pedersen JS, Albrechtsen A, Moltke I, et al. Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. *Nature*. 2010;463(7282):757-762.
- Rasmussen M, Guo X, Wang Y, Lohmueller KE, Rasmussen S, Albrechtsen, et al. An Aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia. *Science*. 2011;334(6052):94-98.
- Rataj K, Przekoracka-Krawczyk A, van de Lubbe RHJ. On understanding creative language: The late positive complex and novel metaphor comprehension. *Brain Research*. 2018;1678:231-244.
- Ratcliffe JM, Fenton MB, Gales BG Jr. An exception to the rule: common vampire bats do not learn taste aversions. *Animal Behaviour*. 2003;65:385-389.
- Ratner NB. Patterns of vowel modification in mother-child speech. *Journal of Child Language*. 1984;11:557-578.
- Ratner NB, Pye C. Higher pitch in BT is not universal: acoustic evidence from Quiche Mayan. *Journal of Child Language*. 1984;11:515-522.
- Raven J. The Raven's progressive Matrices: Change and stability over culture and time. *Cognitive Psychology*. 2000;41:1-48.
- Raven JC. Standardization of progressive matrices, 1938. *British Journal of Medical Psychology*. 1941;19:137-150.
- Rawlinson HG. *Concise history of the Indian people*. Oxford: Oxford University Press; 1950.
- Ray E, Heyes C. Imitation in infancy: the wealth of the stimulus. *Developmental Science*. 2011;14(1):92-105.
- Reader SM, Hager Y, Laland KN. The evolution of primate general and cultural intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2011;366(1567):1017-1027.
- Real L, Caraco T. Risk and foraging in stochastic environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1986;17:371-390.
- Record RG, McKeown T, Edwards JH. An investigation of the difference in measures intelligence between twins and single births. *Annals of Human Genetics*. 1970;34:11-20.
- Reddy V. Getting back to the rough ground: deception and 'social living'. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 2007;362:621-637.
- Redhead G, Dunbar RIM. The functions of language: an experimental study. *Evolutionary Psychology*. 2013;11(4):845-854.
- Redmond EM. *Tribal and chiefly warfare in South America*. Ann Arbor: University of Michigan; 1994.
- Redshaw ME. A comparison of neonatal behaviour and reflexes in the great apes. *Journal of Human Evolution*. 1989;18:191-200.
- Reed DR, Bachmanov AA, Beauchamp GK, Tordorff MG, Price RA. Heritable variation in food preferences and their contribution to obesity. *Behavior Genetics*. 1997;27(4):373-387.
- Reed DR, Knaapila A. Genetics of taste and smell: poisons and pleasures. *Progress in Molecular Biology and Translational Science*. 2010;94:213-240.
- Rees L. *Auschwitz: the Nazis & the 'final solution'*. London: BBC Books; 2005.
- Reeve HK, Westneat DF, Noon WA, Sherman PW, Aquadro CF. DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1990;87:2496-2500.
- Regolin L, Vallortigara G, Zanforlin M. Detour behaviour in the domestic chick: searching for a disappearing prey or a disappearing social partner. *Animal Behaviour*. 1995;50(1):203-211.
- Reich D, Patterson N, Campbell D, Tandon A, Mazieres S, Ray N, et al. Reconstructing Native American population history. *Nature*. 2012;488(7411):370-374.
- Reichard UH. Social monogamy in gibbons: the male perspective. In: Reichard UH, Boesch C, editors. *Monogamy. Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. Cambridge: Cambridge University Press; 2003. p. 190-213.
- Reimann M. Trust is heritable, whereas distrust is not. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(27):7007-7012.
- Reis HT, Aron A, Love. What it is, Why does it matter, and how does it operate? *Perspectives on Psychological Science*. 2008;3(1):80-86.
- Rek P. Deceptive vocal duets and multimodal display in a songbird.[Erratum appears in *Proc Biol Sci*. 2017 Nov 29;284(1867); PMID: 29167369]. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1864).
- Rekers Y, Haun DB, Tomasello M. Children, but not chimpanzees, prefer to collaborate. *Current Biology*. 2011;21(20):1756-1758.
- Renfrew C. The social archeology of megalithic monuments. *Scientific American*. 1983;249(5):128-136.
- Renfrew C. The origins of Indo-European languages. *Scientific American*. 1989;261(4):106-114.
- Rensink RA, O'Regan JK, Clark JJ. On the failure to detect changes in scenes across brief interruptions. *Visual Cognition*. 2000;7(1-3):127-145.
- Rensink RA. Change detection. *Annual Review of Psychology*. 2002;53:245-277.
- Reppert SM, Weaver DR. Coordination of circadian timing in mammals. *Nature*. 2002;418(6901):935-941.

- Rescorla LA. Overextension in early language development. *Journal of Child Language*. 1980;7:321-335.
- Retzius A. Om formen av nordboernes cranier. Stockholm: P.A. Norstedt et Söner; 1843.
- Revlín R, Leirer V, Yopp H, Yopp R. The belief bias effect in formal reasoning: The influence of knowledge on logic. *Memory & Cognition*. 1980;8(6):584-592.
- Revusky SH, Bedarf EW. Association of illness with prior ingestion of novel foods. *Science*. 1967;155(759):219-220.
- Revusky SH. Learning as a general process with an emphasis on data from feeding experiments. In: Milgram NW, Krames L, Alloway TM, editors. *Food aversion learning*. New York: Plenum Press; 1977. p. 1-51.
- Rey G. A reason for doubting the existence of consciousness. In: Davidson RJ, Schwartz GE, Shapiro D, editors. *Consciousness and self-regulation: advances in research and theory*. Vol 3. New York: Plenum; 1983. p. 1-39.
- Reznikova Z, Ryabko B. Numerical competence in animals, with an insight from ants. *Behaviour*. 2011;148:405-434.
- Rice GEJ, Gainer P. "Altruism" in the albino rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1962;55:123-125.
- Richards AB, Morris RW, Ward S, et al. Gonadectomy negatively impacts social behavior of adolescent male primates. *Hormones & Behavior*. 2009;56(1):140-148.
- Richter D, Grün R, Joannes-Boyau R, et al. The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. *Nature*. 2017;546(7657):293-296.
- Richter E, Blum R, Bertram T, Stanton G. Malthusian pressures: do they explain genocide? *Epidemiology*. 2006;17(6):S119.
- Riddell WI, Corl KG. Comparative investigation of the relationship between cerebral indices and learning abilities. *Brain, Behavior & Evolution*. 1977;14(6):385-398.
- Ridley M. *The red queen: Sex and the evolution of human nature*. Penguin Books: Harlow, Essex, UK; 1993.
- Ridley M. *The origins of virtue. Human instincts and the evolution of cooperation*. New York: Penguin Books; 1996.
- Riedman ML. The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Quarterly Review of Biology*. 1982;57(4):405-435.
- Rielly RJ. Confronting the tiger: small unit cohesion in battle. *Military Review*. 2000;80(6):61-65.
- Riemann GFB. Über die Hypothesen welche der Geometrie zu Grunde liegen. *Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen*. 1867;13.
- Rijsdijk FV, Vernon PA, Boomsma DI. Application of hierarchical genetic models to Raven and WAIS subtests: A Dutch twin study. *Behavior Genetics*. 2002;32:99-210.
- Rilling JK, Glasser MF, Preuss TM, et al. The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nature Neuroscience*. 2008;11:426-428.
- Rimfeld K, Shakeshaft NG, Malanchini M, et al. Phenotypic and genetic evidence for a unifactorial structure of spatial abilities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(10):2777-2782.
- Riordan JR, Rommens JM, Kerem B, Alon N, Rozmahel R, Grzelczak Z. Identification of the cystic fibrosis gene: cloning and characterization of complementary DNA. *Science*. 1989;245(4922):1066-1073.
- Ripley WZ. *The races of Europe: a sociological study*. New York: Appleton & Co; 1899.
- Ripley WZ. [Review of] the races of man. *American Historical Review*. 1900;6(1):110-111.
- Risch N, Burchard E, Ziv E, Tang H. Categorization of humans in biomedical research: genes, race and disease. *Genome Biology*. 2002;3(7) (<http://www.biomedcentral.com/content/pdf/gb-2002-3-7-comment2007.pdf>).
- Ristau CA. Aspects of the cognitive ethology of an injury-feigning bird, the piping plover. In: Ristau CA, editor. *Cognitive ethology. The minds of other animals*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates; 1991. p. 91-126.
- Ritchie DG. Social evolution. *International Journal of Ethics*. 1896;6(2):165-181.
- Robbins JM, Krueger JI. Social projection to ingroups and outgroups: a review and meta-analysis. *Personality & Social Psychology Review*. 2005;9(1):32-47.
- Robbins MM. Gorillas. Diversity in ecology and behavior. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press; 2007. p. 305-321.
- Roberts BW, DelVecchio WF. The rank-order consistency of personality traits from childhood to old age: A quantitative review of longitudinal studies. *Psychological Bulletin*. 2000;126(1):3-25.
- Roberts BW, Robins RW, Trzesniewski KH, Caspi A. Personality trait development in adulthood. In: Mortimer JT, Shanahan MJ, editors. *Handbook of the life course*. New York: Springer; 2004. p. 579-595.
- Roberts DF, Bonné B. Reproduction and inbreeding among the Samaritans. *Social Biology*. 1973;20(1):64-70.
- Roberts DJ, Tabin C. The genetics of human limb development. *American Journal of Human Genetics*. 1994;55:1-6.
- Roberts SC. Complexity and context of MHC-correlated mating preferences in wild populations. *Molecular Ecology*. 2009;18(15):3121-3123.
- Roberts WA. Are animals stuck in time? *Psychological Bulletin*. 2002;128(3):473-489.
- Robins RW, Caspi A, Moffitt TE. Two personalities, one relationship: Both partners' personality traits shape the quality of their relationship. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2000;79(2):251-259.
- Robins RW, Beer JS. Positive illusions about the self: short-term benefits and long-term costs. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2001;80(2):340-352.
- Robinson J, Fielder AR. Pupillary diameter and reaction to light in preterm neonates. *Archives of Disease in Childhood*. 1990;65:35-38.
- Robinson JG. An analysis of the organization of vocal communication in the titi monkey *Callicebus moloch*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1979;49:381-405.
- Robinson JG. Syntactic structures in the vocalizations of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivaceus*. *Behaviour*. 1984;90(1-3):46-79.
- Robinson JG, Wright PC, Kinzey WG. Monogamous Cebids and their relatives: Intergroup calls and spacing. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 44-53.
- Robinson JL, Kagan J, Reznick JS, Corley R. The heritability of inhibited and uninhibited behavior: a twin study. *Developmental Psychology*. 1992;28(6):1030-1037.
- Roche AF. Secular trends in stature, weight and maturation. *Monographs of the Society for Research in Child Development*. 1979;44:3-27.
- Roes FL, Raymond M. Belief in moralizing gods. *Evolution & Human Behavior*. 2003;24:126-135.
- Roese NJ, Vohs KD. Hindsight bias. *Perspectives on Psychological Science*. 2012;7(5):411-426.
- Roff DA. Defining fitness in evolutionary models. *Journal of Genetics*. 2008;87(4):339-348.
- Rogers C. *Freedom to learn: A view of what education might become*. Columbus, Ohio: Charles Merrill; 1969.
- Rogers CR. *Client-centered therapy*. New York: Houghton Mifflin; 1951.

- Rogers CR. The necessary and sufficient conditions of therapeutic personality change. *Journal of Consulting Psychology*. 1957;21:95-103.
- Rogers H. *Writing systems. A linguistic approach*. Oxford: Blackwell; 2005.
- Romanes GJ. *Instinct and acquisition*. Nature. 1875;12(313):553-554.
- Romanes GJ. *Animal intelligence*. London: Kegan, Paul, Trench & Co.; 1882.
- Romanes GJ. *Mental evolution in animals*. London: Keagan, Paul, Trench & co; 1883.
- Romano A, Balliet D, Yamagishi T, Liu JH. Parochial trust and cooperation across 17 societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(48):12702-12707.
- Romeo RD, Richardson HN, Sisk CL. Puberty and the maturation of the male brain and sexual behavior: recasting a behavioral potential. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2002;26:381-391.
- Roots S, Zhivotovsky LA, Baldovic M, et al. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from southeast Asia towards Europe. *European Journal of Human Genetics*. 2007;15:204-211.
- Rorty R. Mind-body identity, privacy, and categories. *Review of Metaphysics*. 1965;19:24-54.
- Rose S. Should scientists study race and IQ? NO: Science and society do not benefit. *Nature*. 2009;457(7231):786-788.
- Rosenberg A. *Darwinism in philosophy, social science and policy*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000.
- Rosenberg M. Birth weights in three Norwegian cities, 1860-1984: secular trends and influencing factors. *Annals of Human Biology*. 1988;15:275-288.
- Rosenberg S, Abbeduto L. Indicators of linguistic competence in the peer group conversational behavior of mildly retarded adults. *Applied Psycholinguistics*. 1987;8:19-32.
- Rosengren KS, Kalish CW, Hickling AK, Gelman SA. Exploring the relation between preschool children's magical beliefs and causal thinking. *British Journal of Developmental Psychology*. 1994;12:69-82.
- Roskies AL. How does neuroscience affect our conception of volition? *Annual Review of Neuroscience*. 2010;33:109-130.
- Ross EA. *Social control: A survey of the foundations of order*. New York: Macmillan; 1901.
- Ross GS. Language functioning and speech development of six children receiving tracheotomy in infancy. *Journal of Communication Disorders*. 1982;15:95-111.
- Ross L, Greene D, House P. The "false consensus effect": An egocentric bias in social perception and attribution processes. *Journal of Experimental Social Psychology*. 1977;13(3):279-301.
- Ross L, Nisbett RE. *The person and the situation. Perspectives of social psychology*. Philadelphia: Temple University Press; 1991.
- Ross M. Political decision making and conflict: Additional cross-cultural codes and scales. *Ethnology*. 1983;22:169-192. (<http://www.jstor.org/pss/3773578>).
- Ross MD, Menzler S, Zimmermann E. Rapid facial mimicry in orangutan play. *Biology Letters*. 2008;4:27-30.
- Rothbart MK, Ahadi SA, Evans DE. Temperament and personality: Origins and outcomes. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2000;78(1):122-135.
- Rothbart MK, Ellis LK, Posner MI. Temperament and self-regulation. In: Baumeister RF, Vohs KD, editors. *Handbook of self-regulation: research, theory, and applications*. New York: Guilford Press; 2004. p. 357-370.
- Rothbart MK. Temperament, development, and personality. *Current Directions in Psychological Science*. 2007;16(4):207-212.
- Rothenhuebler WC. Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F1 and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist*. 1964;4:111-123.
- Rothstein SI. Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *American Naturalist*. 1975;109:161-176.
- Rottman J, Kelemen D. Is there such a thing as a Christian child? Evidence of religious beliefs in early childhood (in press). In: McNamara P, Wildman W, editors. *Science and the world's religions: persons and selves*. Santa Barbara, CA: Praeger Press; 2012. p. 205-238.
- Roulin A. Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypotheses and empirical evidence. *Animal Behaviour*. 2002;63(2):201-208.
- Rousseau JJ. *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes* (English: *Rousseau en Cress* 1992). Amsterdam: Marc Michel Rey; 1755.
- Rousseau JJ, Uitterhoeve W. *Vertoog over de ongelijkheid*. Amsterdam: Boom; 1983.
- Rousseau JJ, Cress DA. *Discourse on the origin and basis of inequality among men*. Indianapolis: Hackett Pub.Co; 1992.
- Rozin P. Adaptive food sampling patterns in vitamin deficient rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1969;69(1):126-132.
- Rozin P, Zellner D. The role of Pavlovian conditioning in the acquisition of food likes and dislikes. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1985;443:189-202.
- Rubin DB. Bayesian inference for causal effects: the role of randomization. *Annals of Statistics*. 1978;6(1):34-58.
- Rubinstein A, Salant Y. "Isn't everyone like me?": On the presence of self-similarity in strategic interactions. *Judgment and Decision Making*. 2016;11(2):68-173.
- Rugani R. Animal cognition. Number-space mapping in the newborn chick resembles humans' mental number line. *Science*. 2015;347(6221):534-536.
- Ruhlen M. *On the origin of languages: Studies in linguistic taxonomy*. Stanford, CA: Stanford University Press; 1994.
- Runquist EA. Intelligence test scores and school marks in 1928 and 1933. *School & Society*. 1936;43:301-304.
- Rusch H, Leunissen JM, van Vugt M. Historical and experimental evidence of sexual selection for war heroism. *Evolution & Human Behavior*. 2015;36(5):367-373.
- Ruse M. The Darwinian revolution: rethinking its meaning and significance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106 Suppl 1:10040-10047.
- Rushton JP, Fulker DW, Neale MC, Nias DKB, Eysenck HJ. Altruism and aggression: The heritability of individual differences. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1986;50(6):1192-1198. ([http://www.subjectpool.com/ed\\_teach/y3project/rushton\\_1986JPSP.pdf](http://www.subjectpool.com/ed_teach/y3project/rushton_1986JPSP.pdf)).
- Rushton JP. Race differences in behavior: A review and evolutionary analysis. *Personality & Individual Differences*. 1988;9:1009-1024.
- Rushton JP. Race, brain size, and intelligence: A rejoinder to Cain and Vanderwolf. *Personality & Individual Differences*. 1990;11:785-794.
- Rushton JP. Cranial capacity related to sex, rank, and race in a stratified random sample of 6,325 U.S. military personnel. *Intelligence*. 1992;16:401-413.
- Rushton JP, Ankney CD. Brain size and cognitive ability: Correlations with age, sex, social class and race. *Psychonomic Bulletin & Review*. 1996;3:21-36.
- Rushton JP. Secular gains in IQ not related to the g factor and inbreeding depression - unlike Black-White differences: a reply to Flynn. *Personality & Individual Differences*. 1999;26:381-389.
- Rushton JP, Jensen AR. African - white IQ differences from Zimbabwe on the Wechsler Intelligence Scale for Children-revised are mainly on the g factor. *Personality & Individual Differences*. 2003;34:177-183.

- Rushton JP. Genetic and environmental contributions to pro-social attitudes: a twin study of social responsibility. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2004;271:2583-2585. (<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/271/1557/2583.full.pdf>).
- Rushton JP, Jensen AR. Thirty years of research on race differences in cognitive ability. *Psychology, Public Policy, and Law*. 2005;11(2):235-294.
- Rushton JP, Bons TA, Vernon PA, Cvorovic J. Genetic and environmental contributions to population group differences on the Raven's Progressive Matrices estimated from twins reared apart and together. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2007;274:1773-1777.
- Rushton JP, Ankney CD. Whole brain size and general mental ability: a review. *International Journal of Neuroscience*. 2009;119(5):691-731.
- Rushton JP. Inclusive fitness in human relationships. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009;96:8-12.
- Rushton JP. Brain size as explanation of national differences in IQ, longevity, and other life-history variables. *Personality & Individual Differences*. 2010;48:97-9.
- Russell B. *Mysticism and Logic* (version from 1953). London: Longmans, Green; 1918.
- Russell DEH. Intrafamilial and extrafamilial sexual abuse of female children. *Child Abuse Neglect*. 1983;7:133-146.
- Russon AE, Waite BE. Patterns of dominance and imitation in an infant peer group. *Ethology and Sociobiology*. 1991;13:55-73.
- Russon AE, Galdikas BMF. Constraints on great apes' imitation: Model and action selectivity in rehabilitant orang-utan (*Pongo pygmaeus*) imitation. *Journal of Comparative Psychology*. 1995;109:5-17.
- Rutz C, Sugasawa S, Morrissey MB, James, BM. Discovery of species-wide tool use in the Hawaiian crow. *Nature*. 2016;537(7620):403-407.
- Ruxton GD, Hansell MH. Fishing with a bait or lure: A brief review of the cognitive issues. *Ethology*. 2011;117(1):1-9.
- Ryle G. *The concept of mind*. London: Hutchinson; 1994.
- Rymer R. *Genie: escape from a silent childhood*. London: Prentice-Hall; 1993.
- Rys K. Secundaire verwerving van fonologische elementen van een dialect. *Taal en Tongval*. 2003;55:68-108.
- Rzóska J. Bait shyness, a study in rat behaviour. *British Journal of Animal Behaviour*. 1953;1(4):128-135.
- Sachts K, Perez O, Pe'er D, Lauffenburger DA, Nolan GP. Causal protein-signaling networks derived from multiparameter single-cell data. *Science*. 2005;308:523-529.
- Sackeim HA. Self-deception, self-esteem, and depression: The adaptive value of lying to oneself. In: Masling J, editor. *Empirical studies of psychoanalytical theories*. Hillsdale, NJ.: Analytic Press; 1983. p. 101-157.
- Sacks O. *The man who mistook his wife for a hat*. London: Picador; 1986.
- Sacks O. *The island of the colour-blind*. New York: A.A. Knopf; 1997.
- Sade DS. Inhibition of son-mother mating among free ranging rhesus monkeys. 12. *Animal and human*. New York: Grune and Stratton; 1968. p. 18-38.
- Sade DS. Sociometrics of *Macaca mulatta*: I. Linkage and cliques in grooming matrices. *Folia Primatologica*. 1972;18:196-223.
- Sadier B, Delannoy JJ, Benedetti L, et al. Further constraints on the Chauvet cave artwork elaboration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(21):8002-8006.
- Saetre P, Strandberg E, Sundgren PE, Pettersson U, Jazin E, Bergstrom TF. The genetic contribution to canine personality. *Genes Brain & Behavior*. 2006;5:240-248.
- Saffiotti A, Ruspini EH, Konolige K. Blending reactivity and goal-directedness in a fuzzy controller. *Second IEEE International Conference on Fuzzy Systems*, 1993. 1993;1:134.
- Sahlins M. *Social stratification in Polynesia*. AES Monographs. Seattle: University of Washington Press; 1958.
- Sahlins M. *What kinship is ... And is not*. Chicago: University of Chicago Press; 2012.
- Saksena DN, Srivastava JN. Biosocial correlates of perinatal mortality: Experiences of an Indian hospital. *Journal of Biosocial Science*. 1980;12:69-81.
- Salazar LF, Camp CM, DiClemente RJ, Wingood GM. Sibling incest offenders. In: Gulotta TP, Adams GR, editors. *Handbook of adolescent behavioral problems. Evidence-based approaches to prevention and treatment*. New York: Springer; 2005. p. 503-518.
- Salomon M, Schneider J, Lubin Y. Maternal investment in a spider with suicidal maternal care, *Stegodyphus lineatus* (Araneae, Eresidae). *Oikos*. 2005;109:614-622.
- Sampietro ML, Lao O, Caramelli D, et al. Palaeogenetic evidence supports a dual model of Neolithic spreading into Europe. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2007;274:2161-2167.
- Sanchez-Roige S, Fontanillas P, Elson SL, et al. Genome-wide association study of delay discounting in 23,217 adult research participants of European ancestry. *Nature Neuroscience*. 2017;(dec).
- Sanders TAB, Manning J. The growth and development of vegan children. *Journal of Human Nutrition and Diet*. 1992;5:11-21.
- Sandler W, Meir I, Padden C, Aronoff M. The emergence of grammar: systematic structure in a new language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2005;102(7):2661-2665.
- Sanghvi LD. Inbreeding in India. *Biodemography and Social Biology*. 1966;13(4):291-301.
- Sanna S, Li B, Mulas A, et al. Fine mapping of five loci associated with low-density lipoprotein cholesterol detects variants that double the explained heritability. *Plos Genetics*. 2011;7(7):e1002198. (<http://www.plosgenetics.org/article/doi/10.1371/journal.pgen.1002198&representation=PDF>).
- Sapolsky RM, Share LJ. A pacific culture among wild baboons: its emergence and transmission. *Plos Biology*. 2004;2(4):e106. (doi:10.1371/journal.pbio.0020106).
- Sargent TD. The role of experience in the nest building of the zebra finch. *Auk*. 1965;82(1):48-61.
- Sartre JP. *L'existentialisme est un humanisme* (English: Sartre and Mairret 1956). Paris: Edition Nagel; 1946.
- Sartre JP, Mairret P. *Existentialism is a humanism*. New York: World Publishing Company; 1956.
- Saucier G, Goldberg LR. What is beyond the big five? *Journal of Personality*. 1998;66:496-524.
- Saucier G. Orthogonal markers for orthogonal factors: the case of the Big Five. *Journal of Research in Personality*. 2002;36(1):1-31.
- Saucier G. Measures of the personality factors found recurrently in human lexicons. In: Boyle GJ, Matthews G, Saklofske DH, editors. *The SAGE Handbook of personality theory and assessment. Vol 2. Personality measurement and testing*. Los Angeles: Sage; 2008. p. 29-54.
- Sauer NJ. Forensic anthropology and the concept of race: if races do not exist, why are forensic anthropologists so good at identifying them? *Social Science & Medicine*. 1992;34:107-111.
- Savage-Rumbaugh ES, Sevcik RA, Rumbaugh DM, Rupert E. The capacity of animals to acquire language: do species differences have anything to say about us? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1985;308:177-185.

- Savage-Rumbaugh S, Lewin R. *Kanzi: The ape at the brink of the human mind*. New York: Wiley; 1994.
- Savage-Rumbaugh S, Fields WM, Tagliatalata JP. Language, speech, tools and writing. A cultural imperative. *Journal of Consciousness Studies*. 2001;8(5-7):273-292.
- Savin-Williams RC. Dominance hierarchies in groups of early adolescents. *Child Development*. 1979;50:923-935.
- Sawilowsky SS. New effect size rules of thumb. *Journal of Modern Applied Statistical Methods*. 2009;8(2):597-599.
- Saxe R, Carey S. The perception of causality in infancy. *Acta Psychologica*. 2006;123:144-165.
- Sá WC, West RF, Stanovich KE. The domain specificity and generality of belief bias: searching for a generalizable critical thinking skill. *Journal of Educational Psychology*. 1999;91(3):497-510.
- Scarborough HS. Index of productive syntax. *Applied Psycholinguistics*. 1990;11(1):1-22.
- Scarff D, Hayne H, Colombo M. Pigeons on par with primates in numerical competence. *Science*. 2011;334(6063):1664.
- Schaal B, Marlier L, Soussignan R. Human fetuses learn odours from their pregnant mother's diet. *Chemical Senses*. 2000;25:729-737.
- Schaerlaekens AM. *De taalontwikkeling van het kind. Een oriëntatie in het Nederlandstalig onderzoek*. Groningen (Neth): Wolters-Noordhoff; 1977.
- Schaffer HR, Emerson PE. The developments of social attachments in infancy. 1964.
- Schaffer HR. The onset of fear of strangers and the incongruity hypothesis. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*. 1966;7(2):95-106.
- Schaie KW, Labouvie GV, Buech BU. Generational and cohort-specific differences in adult cognitive functioning: A fourteen-year study of independent samples. *Developmental Psychology*. 1973;9:151-166.
- Schaub M. Threat and parochialism in intergroup relations: lab-in-the-field evidence from rural Georgia. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1865).
- Schärer L, Rowe L, Arnqvist G. Anisogamy, chance and the evolution of sex roles. *Trends in Ecology & Evolution*. 2012;27(5):260-264.
- Schefflen AE. The significance of posture in communication systems. *Psychiatry: Journal for the study of Interpersonal Processes*. 1964;27(4):316-331.
- Scheidel W. Brother-sister and parent-child marriage outside royal families in ancient Egypt and Iran: a challenge to the sociobiological view of incest avoidance? *Ethology and Sociobiology*. 1996;17:319-340.
- Scheidel W. Ancient Egyptian sibling marriage and the Westermarck effect. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 93-108.
- Scheinfeldt L, Friedlaender F, Friedlaender J, et al. . Unexpected NRY chromosome variation in Northern Island Melanesia. *Molecular Biology & Evolution*. 2006;23(8):1628-1641.
- Schino G, Aureli F. Reciprocal altruism in primates: partner choice, cognition, and emotions. *Advances in the Study of Behavior*. 2009;39:45-69.
- Schjelderup-Ebbe T. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*. 1922;88(3-5):225-252.
- Schlegel A. Status, property, and the value on virginity. *American Ethnologist*. 1991;18:719-734.
- Schlegel F. *Über die Sprache und Weisheit der Indier. Ein Beitrag zur Begründung der Alterthumskunde*. Heidelberg: Mohr und Zimmer; 1808.
- Schleicher A. *Die Darwinsche Theorie und die Sprachwissenschaft*. Weimar: H. Böhlau; 1863.
- Schleidt W, Shalter MD, Moura-Neto H. The hawk/goose story: The classical ethological experiments of Lorenz and Tinbergen, revisited. *Journal of Comparative Psychology*. 2011;125(2):121-133.
- Schlesinger IM. Production of utterances and language acquisition. In: Slobin DI, editor. *The ontogenesis of grammar*. New York: Academic Press; 1971. p. 63-101.
- Schlick M. Causality in everyday life and in recent science. In: Sprague E, Taylor P, editors. *Knowledge and value*. 1 ed. New York: Harcourt, Brace & World, Inc.; 1932. p. 195.
- Schluessel V, Fricke G, Bleckmann H. Visual discrimination and object categorization in the cichlid *Pseudotropheus* sp. *Animal Cognition*. 2012;15:525-537.
- Schmidt C, Silitiv V, Anghelinu M, et al. First chronometric dates (TL and OSL) for the Aurignacian open-air site of Românești-Dumbravita I, Romania. *Journal of Archaeological Science*. 2013;40(10):3740-3753.
- Schmidt J. *Die Verwandtschaftsverhältnisse der Indogermanische Sprachen*. Weimar: H. Bohlau; 1872.
- Schmidt KL, Cohn JF. Human facial expressions as adaptations: Evolutionary questions in facial expression research. *Yearbook of Physical Anthropology*. 2001;44:2-24.
- Schmitt DP. Patterns and universals of mate poaching across 53 nations: the effects of sex, culture, and personality on romantically attracting another person's partner. *Journal of Personality and Social Psychology*. 2004;86(4):560-584.
- Schmitz PG. On the alternative five-factor model: structure and correlates. In: Stelmack RM, editor. *On the psychobiology of personality: Essays in honor of Marvin Zuckerman*. Amsterdam: Elsevier; 2004. p. 65-87.
- Schneirla TC. The interrelationship of the "innate" and the "acquired" in instinctive behavior (also in Scheirla 1972). In: Grassé PP, editor. *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*. Paris: Masson; 1956. p. 387-452.
- Schneirla TC. The interrelationship of the "innate" and the "acquired" in instinctive behavior. In: Aronson LR, editor. *Selected writing of T.C. Schneirla*. San Francisco: W.H. Freeman; 1972. p. 131-188.
- Schober P. Correlation Coefficients: Appropriate Use and Interpretation. *Anesthesia & Analgesia*. 2018;126(5):1763-1768.
- Scholl BJ, Tremoulet PD. Perceptual causality and animacy. *Trends in Cognitive Sciences*. 2000;4(8):299-309.
- Schroeder L, LR, de Ruiter DJ, Ackermann RR. Skull diversity in the Homo lineage and the relative position of Homo naledi. *Journal of Human Evolution*. 2017;104:124-135.
- Schroeder S, Wittgenstein. In: O'Connor T, Sandis C, editors. *A companion to the philosophy of action*. Chichester: Wiley-Blackwell; 2013. p. 554-561.
- Schrödinger E. *What is life? The physical aspect of the living cell & Mind and matter*. Cambridge: Press Syndicate of the University of Cambridge; 1944.
- Schuck-Paim C, Borsari A, Ottoni E. Means to an end: neotropical parrots manage to pull strings to meet their goals. *Animal Cognition*. 2009;12:287-301.
- Schulberg HC, Saul M, McClelland M, Ganguli M, Christy W, Frank R. Assessing depression in primary medical and psychiatric practices. *Archives of General Psychiatry*. 1985;42:1164-1170.
- Schull J. Are species intelligent? *Behavioral & Brain Sciences*. 1990;13:63-108.
- Schulman P, Keith D, Seligman MEP. Is optimism heritable? A study of twins. *Behaviour Research & Therapy*. 1993;31(6):569-574.
- Schulz LE, Gopnik A. Causal learning across domains. *Developmental Psychology*. 2004;40(2):162-176.
- Schurr TG. The peopling of the New World: Perspectives from molecular anthropology. *Annual Review of Anthropology*. 2004;33:551-583.
- Schuster SC, Miller W, Ratan A, Tomsho LP, Giardine B, Kasson LR, et al. Complete Khoisan and Bantu genomes from Southern Africa. *Nature*. 2010;463(7283):943-947.

- Schutte JE. Growth differences between lower and middle income Black male adolescents. *Human Biology*. 1980;52:193-204.
- Schürmann S, Kersting M, Alexy U. Vegetarian diets in children: a systematic review. *European Journal of Nutrition*. 2017;56(5):1797-1817.
- Schwartz SK, Wagner WE, Jr., Hebets EA. Males can benefit from sexual cannibalism facilitated by self-sacrifice. *Current Biology*. 2016;26:2794-2799.
- Schweizer K. Does impulsivity influence performance in reasoning? *Personality & Individual Differences*. 2002;33(7):1031-1043.
- Scott D, Carmi R, Eldebout K, Duyk G, Stone E, Sheffield V. Nonsyndromic autosomal recessive deafness is linked to the DFNB1 locus in a large inbred Bedouin family from Israel. *American Journal of Human Genetics*. 1995;57:965-968.
- Scottish Council for Research in Education. *The trend of Scottish intelligence*. London: University of London Press; 1949.
- Scourfield J, John B, Martin N, McGuffin P. The development of prosocial behaviour in children and adolescents: a twin study. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*. 2004;45(5):927-935.
- Seager W, Allen-Hermanson S. Panpsychism. In: Zalta EN, editor. *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*. 2015.
- Searle JR. *Minds, brains, and programs*. Behavioral & Brain Sciences. 1980;3:417-457.
- Searle JR. *Intentionality: An essay in the philosophy of mind*. Cambridge: Cambridge University Press; 1983.
- Seed AM, Tebbich S, Emery NJ, Clayton NS. Investigating physical cognition in rooks, *Corvus frugilegus*. *Current Biology*. 2006;16:697-701.
- Segal NL. Opposite-sex twins: when they marry. *Twin Research & Human Genetics*. 2008;11(2):236-239.
- Segerstråle U, Molnar P. *Nonverbal communication: where nature meets culture*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates; 1997.
- Sehon S. Teleological explanation. In: O'Connor T, Sandis C, editors. *A companion to the philosophy of action*. Chichester: Wiley-Blackwell; 2013. p. 121-128.
- Seibt U, Wickler W. Individuality in problem solving: String pulling in two *Carduelis* species (Aves: Passeriformes). *Ethology*. 2006;112:493-502.
- Seidell JC, Doak CM, de Munter JSL, Kuijper LDJ, Zonneveld C. Cross-sectional growth references and implications for the development of an international growth standard for school-aged children and adolescents. *Food and Nutrition Bulletin*. 2006;27(4 (suppl)):S189-S198.
- Seifert CM, Meyer DE, Davidson N, Patalano AL, Yaniv I. Demystification of cognitive insight: opportunistic assimilation and the prepared-mind perspective. In: Sternberg RJ, Davidson JE, editors. *The nature of insight*. Cambridge, MA: MIT Press; 1995. p. 65-124.
- Sejrsen K. Relationships between nutrition, puberty and mammary development in cattle. *Proceedings of the Nutrition Society*. 1994;53:103-111.
- Seligman M. Phobias and preparedness. *Behaviour Therapy*. 1971;2:307-320.
- Seligman M. *Learned optimism: How to change your mind and your life*. New York: Knopf; 1991.
- Seligman MEP. On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*. 1970;77:406-418.
- Seligman MEP, Hager JL. *Biological boundaries of learning*. New York: Appleton-Century-Crofts; 1972.
- Selvin S. On the Monty Hall Problem. *American Statistician*. 1975;29(3):134.
- Selvin S. A problem in probability. *American Statistician*. 1975;29(1):67.
- Semmelweis IP. *Die Aetiologie, der Begriff und die Prophylaxis des Kindbettfebers*. Pest: C.A. Hartleben's Verlag; 1861.
- Senghas A, Coppola M. Children creating language: how Nicaraguan sign language acquired a spatial grammar. *Psychological Science*. 2001;12(4):323-328.
- Senghas A. Language emergence: clues from a new Bedouin sign language. *Current Biology*. 2005;15(21):R463-R465.
- Sesardic N. From genes to incest taboos. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 109-120.
- Setoh P, Wu D, Baillargeon R, Gelman R. Young infants have biological expectations about animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(40):15937-15942.
- Severy LJ, Davis KE. Helping behavior among normal and retarded children. *Child Development*. 1971;42:1017-1031.
- Seyfarth RM. Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*. 1976;24:917-938.
- Seyfarth RM. A model of social grooming among adult female baboons. *Journal of Theoretical Biology*. 1977;65:671-698.
- Seyfarth RM. The distributions of grooming and related behavior among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour*. 1980;28:798-813.
- Seyfarth RM, Cheney DL, Marler P. Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*. 1980;28:1070-1094.
- Seyfarth RM, Cheney DL. The ontogeny of vervet monkey alarm calling behavior: a preliminary report. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1980;54(1):37-56.
- Seyfarth RM, Cheney DL. The acoustic features of vervet monkey grunts. *Journal of the Acoustical Society of America*. 1984;75:1623-1628.
- Seyfarth RM, Cheney DL. Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour*. 1986;34:1640-1658.
- Seyfarth RM, Cheney DL. The evolutionary origins of friendship. *Annual Review of Psychology*. 2012;63:153-177.
- Shah K, Sivapalan G, Gibbons N, Tempest H, Griffin DK. The genetic basis of infertility. *Reproduction*. 2003;126:13-25.
- Shahani BT, Young RR. Human flexor reflexes. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*. 1971;34:616-627.
- Shankman P. The history of Samoan sexual conduct and the Mead-Freeman controversy. *American Anthropologist*. 1996;98(3):555-567.
- Sharman GB, Calaby JH. Reproductive behaviour in the red kangaroo, *Megaleia rufa*, in captivity. *Wildlife Research*. 1964;9(1):58-85.
- Shaw BD. Explaining incest: brother-sister marriage in Graeco-Roman Egypt. *Man*. 1992;27(2):267-299.
- Shaw E. Schooling fishes. *American Scientist*. 1978;66:166-175.
- Shaw RC, Boogert NJ, Clayton NS, Burns KC. Wild psychometrics: evidence for 'general' cognitive performance in wild New Zealand robins, *Petroica longipes*. *Animal Behaviour*. 2015;109:101-111.
- Shea N. New thinking, innateness and inherited representation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367(1599):2234-2244.
- Sheff E. Polyamorous women, sexual subjectivity and power. *Journal of contemporary Ethnography*. 2005;34(3):251-283.
- Shepher J. Mate selection among second generation kibbutz adolescents and adults: incest avoidance and negative imprinting. *Archives of Sexual Behavior*. 1971;1(4):293-307.
- Sheridan E, Wright J, Small N, et al. Risk factors for congenital anomaly in a multiethnic birth cohort: an analysis of the Born in Bradford study. *Lancet*. 2013;382:1350-1359.
- Sherif M, Harvey OJ, White BJ, Hood WR, Sherif CW. Intergroup conflict and cooperation. *The Robbers Cave Experiment*. Norman OK: Institute of Group Relations; 1961.

- Sherman PW. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*. 1977;197:1246-1253.
- Shermer M. When facts backfire. *Scientific American*. 2017;316(1):69.
- Shermer M. For the love of science. *Scientific American*. 2018;318(1):73.
- Shermer M. Factiness. Are we living in a post-truth world? *Scientific American*. 2018;318(3):67.
- Sherrington C. *The integrative action of the nervous system*. New haven: Yale University Press; 1906.
- Sherry DF, Galef BGJr. Cultural transmission without imitation: milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour*. 1984;32(3):937-938.
- Sherry DF, Galef BGJr. Social learning without imitations: more about milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour*. 1990;40(5):987-989.
- Sherwood CC. Comparative anatomy of the facial motor nucleus in mammals, with an analysis of neuron numbers in primates. *Anatomical Record*. 2005;287A:1067-1079.
- Shibasaki H, Hallett M. What is the Bereitschaftspotential? *Clinical Neurophysiology*. 2006;117:2341-2356.
- Shields WM. Philopatry, inbreeding and the evolution of sex. New York: SUNY Press; 1983.
- Shih M, Sanchez DT. Perspectives and research on the positive and negative implications of having multiple racial identities. *Psychological Bulletin*. 2005;131(4):569-591.
- Shipley B. *Cause and correlation in biology. A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000.
- Shipley GP, Taylor DA, Tyagi A, Tiwari G, Redd AJ. Genetic structure among Fijian island populations. *Journal of Human Genetics*. 2015;60(2):69-75.
- Shoda Y, Mischel W, Peake PK. Predicting adolescent cognitive and self-regulatory competencies from preschool delay of gratification: identifying diagnostic conditions. *Developmental Psychology*. 1990;26:978-986.
- Shor E, Simchai D. Incest avoidance, the incest taboo, and social cohesion: Revisiting Westermarck and the case of the Israeli kibbutzim. *American Journal of Sociology*. 2009;114(6):1803-1842.
- Short RV. Sexual selection and its component parts, somatic and genital selection, as illustrated by man and the great apes. 1979.
- Shriberg LD. Four new speech and prosody-voice measures for genetics research and other studies in developmental phonological disorders. *Journal of Speech and Hearing Research*. 1993;36(1):105-140.
- Shull GH. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa pastoris*. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*. 1914;12:97-149.
- Shull GH. What is "heterosis"? *Genetics*. 1948;33:439-446.
- Shultz S, Opie C, Atkinson QD. Stepwise evolution of stable sociality in primates. *Nature*. 2011;479(7372):219-222.
- Shute B, Wheldall K. Fundamental frequency and temporal modifications in the speech of British fathers to their children. *Educational Psychology: An International Journal of Experimental Educational Psychology*. 1999;19(2):221-233.
- Silberberg A, Widholm JJ, Bresler D, Fujita K, Anderson JR. Natural choice in nonhuman primates. *Journal of experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1998;24:215-228.
- Silk JB. Human adoption in evolutionary perspective. *Human Nature*. 1990;1(1):25-52.
- Silk JB, Kaldor E, Boyd R. Cheap talk when interests conflict. *Animal Behaviour*. 2000;59:423-432.
- Silk JB. Grunts, grimeys, and good intentions: the origins of strategic commitment in nonhuman primates. In: Nesse R, editor. *Evolution and the capacity of commitment*. New York: Russell Sage Press; 2001. p. 138-157.
- Silk JB. Using the 'F'-word in primatology. *Behaviour*. 2002;139:421-446.
- Silk JB. Cooperation without counting: The puzzle of friendship. In: Hammerstein P, editor. *Genetic and cultural evolution of cooperation*. Cambridge MA: MIT Press; 2003. p. 37-54.
- Silk JB, Alberts SC, Altmann J. Social bonds of female baboons enhance infant survival. *Science*. 2003;302:1231-1234.
- Silk JB, Altmann J, Alberts S. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2006;61:183-195.
- Silk JB, Alberts S, Altmann J. Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*). II. Variations in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2006;61:197-204.
- Silk JB. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2007;362(1480):539-559.
- Silk JB, Beehner JC, Bergman T, et al. Female chacma baboons form strong, equitable, and enduring social bonds. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2010;64:1733-1747.
- Silventoinen K, Kaprio J, Lahelma E, Koskenvuo M. Relative effect of genetic and environmental factors on body height: differences across birth cohorts among Finnish men and women. *American Journal of Public Health*. 2000;90(4):627-630.
- Silventoinen K, Sarmalisto S, Perola M, et al. Heritability of adult body height: a comparative study of twin cohorts in eight countries. *Twin Research*. 2003;6(5):399-408.
- Simner ML. Newborn's response to the cry of another infant. *Developmental Psychology*. 1971;5:136-150.
- Simon B, Blass RB. The development and vicissitudes of Freud's ideas on the Oedipus complex. In: Neu J, editor. *The Cambridge companion to Freud*. Cambridge: Cambridge University Press; 1991. p. 161-174.
- Simon BM, Fowler SM, Handler SD. Communication development in young children with long term tracheostomies: Preliminary report. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*. 1983;6:37-50.
- Simon D, Pham LB, Le QA, Holyoak KJ. The emergence of coherence over the course of decision making. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. 2001;27(5):1250-1260.
- Simon D. A third view of the black box: Cognitive coherence in legal decision making. *University of Chicago Law Review*. 2004;71:511-586.
- Simon HA. A behavioral model of rational choice. *Quarterly Journal of Economics*. 1955;69:99-118.
- Simons DJ. Current approaches to change blindness. *Visual Cognition*. 2000;7(1-3):1-15.
- Simonson I, Sela A. On the heritability of consumer decision making: An explanatory approach for studying genetic effects on judgment and choice. *Journal of Consumer Research*. 2011;37(6):951-966.
- Simpson GG. *The meaning of evolution*. Newhaven: Yale University Press; 1949.
- Simpson WF. Comparative longevity in a college cohort of Christian scientists. *JAMA*. 1989;262:1657-1658.
- Sinclair EA, Pramuk JB, Bezy RL, Crandall KA, Sites JW, Jr. DNA evidence for nonhybrid origins of parthenogenesis in natural populations of vertebrates. *Evolution*. 2010;64(5):1346-1357.
- Singer JD, Small M. Correlates of War Project: international and civic war data, 1816 - 1992. Ann Arbor, Michigan: Inter-university Consortium for Political and Social Research; 1994.
- Singer P. *A Darwinian Left: Politics, evolution and cooperation*. London: Weidenfeld & Nicolson; 1999.
- Singleton JL, Newport EL. When learners surpass their models: The acquisition of American Sign Language from inconsistent input. *Cognitive Psychology*. 2004;49(4):370-407.

- Sinn DL, Apiolaza LA, Moltschaniwsky NA. Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *Journal of Evolutionary Biology*. 2006;19:1437-1447.
- Sinn DL, Gosling SD, Moltschaniwskyj NA. Development of shy/bod behaviour in squid: context-specific phenotypes associated with developmental plasticity. *Animal Behaviour*. 2008;75:433-442.
- Sisk CL, Foster DL. The neural basis of puberty and adolescence. *Nature Neuroscience*. 2004;7(10):1040-1047.
- Skelton AE, Catchpole G, Abbott JT, Bosten JM, Franklin A. Biological origins of color categorization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(21):5545-5550.
- Skinner BF. *The behavior of organisms*. New York: Appleton-Century-Crofts; 1938.
- Skinner BF. The operational analysis of psychological terms. *Psychological Review*. 1945;52(5):270-277.
- Skinner BF. Superstition in the pigeon. *Journal of experimental psychology*. 1948;38:168-172.
- Skinner BF. *Science and human behavior*. New York: Macmillan Company; 1953.
- Skinner BF. *Verbal behavior*. Acton, MA: Copley Publishing Group; 1957.
- Skinner BF. The force of coincidence. *The Humanist*. 1977;37:10-11.
- Skinner BF. The evolution of verbal behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1986;45(1):115-122.
- Skjaervø PO. Marriage ii. Next of kin marriage in Zoroastrianism. *Encyclopaedia Iranica*; 2011.
- Sklar CA, Kaplan SL, Grumbach MM. Evidence for dissociation between adrenarche and gonadarche: Studies in patients with idiopathic precocious puberty, gonadal dysgenesis, isolated gonadotropin deficiency, and constitutionally delayed growth and adolescence. *Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*. 1980;51(3):548-556.
- Skoglund P, Petzl-Erler ML, Salzano FM, Patterson. Genetic evidence for two founding populations of the Americas. *Nature*. 2015;525(7567):104-108.
- Skoglund P, Posth C, Sirak K, et al. Genomic insights into the peopling of the Southwest Pacific. *Nature*. 2016;538(7626):510-513.
- Skuse D. Extreme deprivation in early childhood. II. Theoretical issues and a comparative review. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*. 1984;25(4):543-2.
- Skuse DH. Extreme deprivation in early childhood. In: Bishop D, Mogford K, editors. *Language development in exceptional circumstances*. Edinburgh: Churchill Livingstone; 1988. p. 29-46.
- Slabbekoorn H, Smith TB. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2002;357:493-503.
- Slagsvold T, Hansen BT, Johannessen LE, Lifjeld JT. Mate choice and imprinting in birds studied by cross-fostering in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2002;269:1449-1455.
- Slobin DI. Universals of grammatical development in children. In: Flores d'Arcais GB, Levelt WJM, editors. *Advances in psycholinguistics*. Amsterdam: North Holland Publishing Company; 1970. p. 174-186.
- Slocombe KE, Zuberbühler K. Functionally referential communication in a chimpanzee. *Current Biology*. 2005;15(19):1779-1784.
- Slocombe KE, Zuberbühler K. Food-associated calls in chimpanzees: responses to food types or food preferences? *Animal Behaviour*. 2006;72(5):989-999.
- Slocombe KE, Waller BM, Liebal K. The language void: the need for multimodality in primate communication research. *Animal Behaviour*. 2011;81(5):919-924.
- Sluckin W. *Imprinting and early learning (1964, sec. ed.)*. London: Methuen & Co; 1972.
- Smale L, Lee T, Nunez AA. Mammalian diurnality: some facts and gaps. *Journal of Biological Rhythms*. 2003;18(5):356-366.
- Small BJ, Herzog C, Hultsch DF, Dixon RA. Stability and change in adult personality over 6 years: findings from the Victoria longitudinal study. *Journal of Gerontology*. 2003;58B(3):P166-P176.
- Small M, Singer JD. *Resort to arms: International and civil wars, 1816 -1980*. Beverly Hills, CA: Sage; 1982.
- Smart JJC. *Sensations and brain processes*. *Philosophical Review*. 1959;68:141-156.
- Smihula D. *The use of force in international relations (in Slovak 2005)*. Bratislava: Veda Publisher; 2013.
- Smirnova A. Crows spontaneously exhibit analogical reasoning. *Current Biology*. 2015;25(2):256-260.
- Smith A. *The theory of moral sentiments*. Glasgow, Scotland: 1759.
- Smith A. *An inquiry into the nature and causes of the wealth of nations*. London: L. Strahan & T. Cadell; 1776.
- Smith BF, Peterson AF. *Heinrich Himmler. Geheimreden 1933 bis 1945*. Frankfurt am Main: Propylän Verlag; 1974.
- Smith CL, Calkins SD, Keane SP, Anastopoulos AD, Shelton TL. Predicting stability and change in toddler behavior problems: contributions of maternal behavior and child gender. *Developmental Psychology*. 2004;40(1):29-42.
- Smith DL. *The most dangerous animal: Human nature and the origin of war*. New York: St. Martin's Press; 2009.
- Smith F. *The book of learning and forgetting*. New York: Teachers College Press; 1998.
- Smith ME. An investigation of the development of the sentence and the extend of vocabulary in young children. *University of Iowa Studies of Child Welfare*. 1926;3(5).
- Smith ME, Marsh JH, Cotton RT, Myer CM3. Voice problems after pediatric laryngotracheal reconstruction: videolaryngostroboscopic, acoustic, and perceptual assessment. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*. 1993;25(1-3):173-181.
- Smith NE. William Graham Sumner as an anti-social Darwinist. *Sociological Perspectives*. 1979;22:332-347.
- Smith R.J.F. Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1992;2(1):33-63.
- Smith WJ. Message, meaning and context in ethology. *American Naturalist*. 1965;99:405-409.
- Smith WJ. *The behavior of communicating. An ethological approach*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1977.
- Smullyan RM. Languages in which self reference is possible. *Journal of Symbolic Logic*. 1957;22(1):55-67.
- Smuts BB. *Sex and friendship in baboons*. New York: Aldine; 1985.
- Snell KDM. *Annals of the labouring poor, social change and agrarian England 1660- 1900*. Cambridge UK: Cambridge University Press; 1985.
- Snow DR. Microchronology and demographic evidence relating to the size of pre-Columbian North American Indian populations. *Science*. 1995;268(5217):1601-1604.
- Snowdon CT. A naturalistic view of categorical perception. In: Harnad S, editor. *Categorical perception. The groundwork of cognition*. Cambridge: Cambridge University Press; 1987. p. 332-354.
- Snowdon CT, Elowson AM. 'Babbling' in pygmy marmosets: development after infancy. *Behaviour*. 2001;138(10):1235-1248.
- Soares PA, Trejaut JA, Rito, Brandao A, Pala M, Oppenheimer S, et al. Resolving the ancestry of Austronesian-speaking populations. *Human Genetics*. 2016;135(3):309-326.
- Soares P, Rito T, Trejaut J, Mormina M, Hill C, Tinkler-Hundal E, et al. Ancient voyaging and polynesian origins. *American Journal of Human Genetics*. 2011;88(2):239-247.



- Sobel JM, Chen GF, Watt LR, Schemske DW. The biology of speciation. *Evolution*. 2010;64(2):295-315.
- Sober E. What is evolutionary altruism? *Canadian Journal of Philosophy*. 1988;14:75-99.
- Sodian B. The development of deception in young children. *British Journal of Developmental Psychology*. 1991;9:173-188.
- Sodian B, Frith U. Deception and sabotage in autistic, retarded and normal children. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*. 1992;33(3):591-605.
- Sokal A. Transgressing the boundaries: Towards a transformative hermeneutics of quantum gravity. *Social Text*. 1996;spring/summer:217-252.
- Sokal A. A physicist experiments with cultural studies ([www.linguaf Franca.com/9605/sokal.html](http://www.linguaf Franca.com/9605/sokal.html)). *Lingua Franca*. 1996;May.
- Solecki RS. Shanidar IV, a Neanderthal flower burial in Northern Iraq. *Science*. 1975;190:880-881.
- Solmi F, Sallis H, Stahl D, Treasure J, Micali N. Low birth weight in the offspring of women with anorexia nervosa. *Epidemiologic Reviews*. 2014;36(1):49-56.
- Soltis J, Boyd R, Richerson PJ. Can group-functional behaviors evolve by cultural group selection? An empirical test. *Current Anthropology*. 1995;36(3):473-494. (<http://www.des.ucdavis.edu/faculty/Richerson/SoltisBoydRichersonCA95.pdf>).
- Soltis J, Thomsen R, Matsubayashi K, Takenaka O. Infanticide by resident males and female counter-strategies in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2000;48(3):195-202.
- Soltis J, Thomsen R, Takenaka O. The interaction of male and female reproductive strategies and paternity in wild Japanese macaques, *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour*. 2001;62(3):485-494.
- Soltis J. The signal functions of early infant crying. *Behavioral & Brain Sciences*. 2004;27(4):443-490.
- Soodyall H, Jenkins T. Mitochondrial DNA polymorphisms in Khoisan populations from Southern Africa. *Annals of Human Genetics*. 1992;56:315-324.
- Soon CS, Brass M, Heinze HJ, Haynes JD. Unconscious determinants of free decisions in the human brain. *Nature Neuroscience*. 2008;11(5):543-545.
- Soong K, Chang YH. Counting circadian cycles to determine the period of a circasemilunar rhythm in a marine insect. *Chronobiology International*. 2012;29(10):1329-1335.
- Sophocles. *Ajax*. 440 B.C.
- Sorce JF, Emde RN, Campos J, Klinnert MD. Maternal emotional signaling: its effect on the visual cliff behavior of 1-year-olds. *Developmental Psychology*. 1985;21(1):195-200.
- Sosis R, Bressler ER. Cooperation and commune longevity: A test of the costly signaling theory of religion. *Cross-Cultural Research*. 2003;37(2):211-239.
- Sosis R. The adaptationist-byproduct debate on the evolution of religion: five misunderstandings of the adaptationist program. *Journal of Cognition and Culture*. 2009;9:315-332.
- Sousa AMM, Meyer KA, Santpere G, Gulden FO, Sestan N. Evolution of the human nervous system: function, structure, and development. *Cell*. 2017;170:226-247.
- Southgate V, Senju A, Csibra G. Action anticipation through attribution of false belief by two-year-olds. *Psychological Science*. 2007;18(7):587-592.
- Spalding DA. Instinct, with original observations on young animals (reprinted 1954, *British Journal of Animal Behaviour*, 2: 2-11). *Macmillan's Magazine*. 1873;27:282-293.
- Spalding DA. Instinct and acquisition. *Nature*. 1875;12(310):507-508.
- Spearman C. 'General intelligence', objectively determined and measured. *American Journal of Psychology*. 1904;15:201-292.
- Spearman C. *The abilities of man: Their nature and measurement*. New York: Macmillan; 1927.
- Speijer D. Sex is a ubiquitous, ancient, and inherent attribute of eukaryotic life. [*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015;112(29):8827-8834.
- Spelke E. Initial knowledge: six suggestions. *Cognition*. 1994;50:431-445.
- Spelke ES, Breinlinger K, Jacobson K, Phillips A. Origins of knowledge. *Psychological Review*. 1992;99:605-632.
- Spelke ES, Newport E. Nativism, empiricism, and the development of knowledge. In: Lerner R, editor. *Handbook of child psychology*, 5th edition. Vol 1: Theoretical models of human development. New York: Wiley; 1998. p. 275-340.
- Spelke ES, Kinzler KD. Core knowledge. *Developmental Science*. 2007;10(1):89-96.
- Spencer H. *The principles of psychology*. London: Brown, Green and Longmans; 1855.
- Spencer H. *Progress: Its law and cause*. Westminster Review. 1857;11:445-485.
- Spencer H. *First principles*. London: Williams and Nordgate; 1862.
- Spencer H. *The principles of biology*. London: Williams & Norgate; 1864.
- Spencer H. *The principles of sociology*. Vol 1 (reprinted edition of 1904). Osnabrück: Otto Zeller; 1876.
- Spencer H. *The principles of ethics*. Vol 1. New York: D. Appleton & Company; 1892.
- Sperber D. The guru effect. *Review of Philosophy and Psychology*. 2010;1:583-592.
- Sperry RW. Perception in the absence of neocortical commissures. *Association for Research in Nervous and Mental Disease*; 1970 p. 123-37.
- Sperry RW. Mind-brain interaction: mentalism, yes; dualism, no. *Neuroscience*. 1980;3:195-206.
- Spinath FM, Price TS, Dale PS, Plomin R. The genetic and environmental origins of language disability and ability. *Child Development*. 2004;75(2):445-454.
- Spinoza B. *Ethica, ordine geometrico demonstrata* (English: *Spinoza en Elwes* 1887). 1678.
- Spinoza B, Elwes RHM. *Ethics*. Washington: M. Walter Dunne; 1887.
- Spinozzi G. Development of spontaneous classificatory behavior in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*. 1993;107(2):193-200.
- Spinozzi G. Categorization in monkeys and chimpanzees. *Behavioural Brain Research*. 1996;74(1-2):17-24.
- Spinozzi G, Natale F, Langer J, Brakke KE. Spontaneous class grouping behavior by bonobos (*Pan paniscus*) and common chimpanzees (*P. troglodytes*). *Animal Cognition*. 1999;2(3):157-170.
- Spinozzi G, Lubrano G, Truppa V. Categorization of above and below spatial relations by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*. 2004;118(4):403-412.
- Spiro ME. *Gender and culture: Kibbutz women revisited*. Duke University Press; 1979.
- Spitz RA, Wolf KM. The smiling response: a contribution to the ontogenesis of social relations. *Genetic Psychology Monographs*. 1946;34:57-125.
- Sprengel C. *Die Lehre von den Urbarmachungen und Grundverbesserungen*. Leipzig: J.U. Baumgärtner Verlag; 1838.
- Stacey J. Unhitching the horse and carriage: love and marriage among the Musuo. *Journal of Law and Family Studies*. 2009;11(2):287-321.
- Stager CL, Werker JF. Infants listen for more phonetic detail in speech perception than in word-learning tasks. *Nature*. 1997;388:381-382.
- Stammach E. Desert, forest, and montane baboons: Multilevel societies. In: Smuts B, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 112-120.
- Stander PE, Albon SD. Hunting success of lions in a semi-arid environment. *Zoological Symposium*. 1993;65:127-143.

- Stanghellini G. The meanings of psychopathology. *Current Opinion in Psychiatry*. 2009;22(6):559-564.
- Stanovich KE. Who is rational? Studies of individual differences in reasoning. New York: Psychology Press; 1999.
- Stanovich KE, West RF. Individual differences in reasoning: Implications for the rationality debate? *Behavioral & Brain Sciences*. 2000;23:645-726.
- Stanovich KE, West RF, Toplak ME. Intelligence and rationality. In: Sternberg R, Kaufman SB, editors. *Cambridge handbook of intelligence* (3rd edition). Cambridge: Cambridge University Press; 2012. p. 784-826.
- Stanovich KE, West RF, Toplak ME. Myside bias, rational thinking, and intelligence. *Current Directions in Psychological Science*. 2013;22(4):259-264.
- Stapp HP. The Copenhagen Interpretation. *American Journal of Physics*. 1972;40:1098-1116.
- Starck JM, Ricklefs RE. Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford: Oxford University Press; 1998.
- Starin EB. Philopatry and affiliation among red colobus. *Behaviour*. 1994;130:253-270.
- Stark RE, Bernstein LE, Demorest ME. Vocal communication in the first 18 months of life. *Journal of Speech, Language & Hearing Research*. 1993;36:548-558.
- Staub E. A child in distress: The influence of age and number of witnesses on children's attempts to help. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1970;14(2):130-140.
- Staub E. The use of role playing and induction in children's learning of helping and sharing behavior. *Child Development*. 1971;42:805-816.
- Staub E. Helping a person in distress: The influence of age and number of witnesses on children's attempts to help. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1971;17:137-144.
- Staub E. The roots of evil: Social conditions, culture, personality and basic human needs. *Personality & Social Psychology Reviews*. 1999;3(3):179-192. (<http://psy2.ucsd.edu/~hflowe/TheRootsofEvil.pdf>).
- Steckel RH. Birth weights and stillbirths in historical perspective. *European Journal of Clinical Nutrition*. 1998;52(Suppl 1):S16-S20.
- Steckel RH, Prince JM. Tallest in the world: native American of the Great Plains in the nineteenth century. *American Economic Review*. 2001;91(1):287-294.
- Steckel RH. New light on the "Dark Ages". The remarkably tall stature of northern European men during the Medieval era. *Social Science History*. 2004;28(2):211-229.
- Steckel RH. Heights and human welfare: Recent developments and new directions. *Explorations in Economic History*. 2009;46(1):1-23.
- Steggmann AT, Jr. 18th Century British military stature: growth cessation, selective recruiting, secular trends, nutrition at birth, cold and occupation. *Human Biology*. 1985;57(1):77-95.
- Steffensmeier D. Age, gender, and crime across three historical periods: 1935, 1960, and 1985. *Social Forces*. 1991;69(3):869-894.
- Stegl M, Baten J. Tall and shrinking Muslims, short and growing Europeans: The long-run welfare development of the Middle East, 1850-1980. *Explorations in Economic History*. 2009;46(1):132-148.
- Stein AA. Conflict and cohesion. A review of the literature. *Journal of Conflict Resolution*. 1976;20(1):143-172.
- Stein MB, Jang KL, Livesley WJ. Heritability of social anxiety-related concerns and personality characteristics: a twin study. *Journal of Nervous & Mental Disease*. 2002;190(4):219-224.
- Stein Z, Susser M, Saenger G, Marolla F. Famine and human development. The Dutch hunger winter of 1944-1945. London: Oxford University Press; 1975.
- Steiner JE. Human facial expressions in response to taste and smell stimulation. *Advances in Child Development and Behavior*. 1979;13:257-295.
- Stella T. *The God instinct*. Notre Dame, Indiana: Sorin Books; 2001.
- Stephan H, Frahm H, Baron G. New and revisited data on volumes of brain structures in insectivores and primates. *Folia Primatologica*. 1981;35:1-29.
- Stephensen CB. Burden of infection on growth failure. *Journal of Nutrition*. 1999;129:534S-538S.
- Sterelny K. Language, gesture, skill: the co-evolutionary foundations of language. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2012;367:2141-2151.
- Sterelny K. Humans as model organisms. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284 (doi: 10.1098/rspb.2017.2115).
- Stern PR, Condon RG. A good spouse is hard to find: Marriage, spouse exchange, and infatuation among the Copper Inuit. In: Jankowiak W, editor. *Romantic passion*. New York: Columbia University Press; 1995. p. 196-218.
- Sternberg RJ. The holy grail of general intelligence. *Science*. 2000;289(5478):399-401.
- Stevens JR, Hauser MD. Why be nice? Psychological constraints on the evolution of competition. *Trends in Cognitive Sciences*. 2004;8:60-65.
- Stevens JR, Cushman FA, Hauser MD. Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2005;36:499-518.
- Stevens JR. Evolutionary pressures on primate intertemporal choice. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2014;281(20140499) (DOI: 10.1098/rspb.2014.0499).
- Stevens SS. The operational definition of psychological concepts. *Psychological Review*. 1935;42:517-552.
- Stewart FA, Piel AK, O'Malley RC. Responses of chimpanzees to a recently dead community member at Gombe National Park, Tanzania. *American Journal of Primatology*. 2012;74:1-7.
- Stewart I. Commandeering time: The ideological status of time in the social Darwinism of Herbert Spencer. *Australian Journal of Politics & History*. 2011;57(3):389-402.
- Stogdill RM. Personal factors associated with leadership: A survey of the literature. *Journal of Psychology*. 1948;25:35-71.
- Stokoe WC. Sign language structure. The first linguistic analysis of American Sign Language. Silver Spring, MD: Linstok Press; 1978.
- Stokoe WC. Sign language structure. *Annual Review of Anthropology*. 1980;9:365-390.
- Stone AC, Stoneking M. Ancient DNA from a pre-Columbian Amerindian population. *American Journal of Physical Anthropology*. 1993;92(4):463-471.
- Stott C, Hutchinson P, Drury J. 'Hooligans' abroad? Inter-group dynamics, social identity and participation in collective disorder at the 1998 world cup finals. *British Journal of Social Psychology*. 2001;40:359-384.
- Stöltzner M. "Das Ignorabimus ist sinnlos." Der Wiener Kreis und die Rückkehr eines alten Problems in der Quantenmechanik. In: Bayertz K, Gerhard M, Jaeschke W, editors. *Weltanschauung, Philosophie und Naturwissenschaft im 19. Jahrhundert*. Band 3. Der Ignorabimus-Streit. Hamburg: Felix Meine Verlag; 2007. p. 132-150.
- Strassmann BI. Social monogamy in a human society: marriage and reproductive success among the Dogon. In: Reichard UH, Boesch C, editors. *Monogamy. Mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals*. Cambridge: Cambridge University Press; 2003. p. 177-189.
- Strawbridge WJ, Cohen RD, Shema SJ, Kaplan GA. Frequent attendance at religious services and mortality over 28 years. *American Journal of Public Health*. 1997;87(6):957-961.
- Strawson PF. On referring. *Mind*. 1950;59(235):320-344.
- Strawson PF. *Individuals: an essay in descriptive metaphysics*. London: Methuen; 1959.

- Streiner DL. Finding our way: An introduction to path analysis. *Research Methods in Psychiatry*. 2005;50(2):115-122.
- Streptomycin in Tuberculosis Trials Committee. Streptomycin treatment in pulmonary tuberculosis. A medical Research Council investigation. *British Medical Journal*. 1948;2(4582):769-782.
- Stromswold K. The heritability of language: a review and metaanalysis of twin, adoption, and linkage studies. *Language*. 2001;77(4):647-723.
- Strong PN Jr. Comparative studies in simple oddity learning: II. Children, adults and seniles. *Psychonomic Science*. 1966;6(10):459-460.
- Strong PN Jr, Hedges M. Comparative studies in simple oddity learning: I. Cats, raccoons, monkeys, and chimpanzees. *Psychonomic Science*. 1966;5(1):13-14.
- Struhsaker TT, Leland L. Colobines: infanticide by adult males. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 83-97.
- Stumpf R. Chimpanzees and bonobos. Diversity within and between species. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press; 2007. p. 321-344.
- Stumpf RM, Boesch C. Does promiscuous mating preclude female choice? Female strategies in chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Tai National Park, Côte d'Ivoire. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 2005;57:511-524.
- Suber P. The great chain of being. This file is an electronic hand-out for the course, *Rationalism & Empiricism*. 1997; (<http://legacy.earlham.edu/~peters/courses/re/chain.htm>).
- Suchak M, Eppley TM, Campbell MW, de Waal FBM. Ape duos and trios: spontaneous cooperation with free partner choice in chimpanzees. *PeerJ*. 2014;2:e417. (DOI 10.7717/peerj.417).
- Suchak M, Eppley TM, Campbell MW, Feldman RA, Quarles LF, de Waal FBM. How chimpanzees cooperate in a competitive world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016;113(36):10215-10220.
- Suddendorf T, Butler DL. The nature of visual self-recognition. *Trends in Cognitive Sciences*. 2013;17(3):121-127.
- Sugasawa S, Klump BC, St Clair JH, Rutz C. Causes and consequences of tool shape variation in New Caledonian crows. *Current Biology*. 2017;27(24):3885-3890.
- Sugihara G, May R, Ye H, et al. Detecting causality in complex ecosystems. *Science*. 2012;338:496-500.
- Sugiyama Y. Behavioral development and social structure in two troops of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Primates*. 1965;6(2):213-247.
- Sumner WG. *Folkways. A study of the sociological importance of usages, manners, customs, and morals*. New York: Ginn; 1906.
- Sundet JM, Barlaug DG, Torjussen TM. The end of the Flynn effect? A study of secular trends in mean intelligence test scores of Norwegian conscripts during half a century. *Intelligence*. 2004;32:349-362.
- Sundin J, Willner S. Social change and health in Sweden: 250 years of politics and practice. Solna (Sweden): Swedish national Institute of Public Health R2007:21; 2007.
- Sunstein CR, Vermeule A. Symposium on conspiracy theories. Conspiracy theories: causes and cures. *Journal of Political Philosophy*. 2009;17:202-227.
- Surbeck M, Langergraber KE, Fruth B, Vigilant L, Hohmann G. Male reproductive skew is higher in bonobos than chimpanzees. *Current Biology*. 2017;27(13):R640-R641.
- Susman EJ, Dorn LD, Schiefelbein VL. Puberty, sexuality, and health. In: Lerner RM, Easterbrooks MA, Mistry J, editors. *Handbook of psychology. Volume 6. Developmental psychology*. New York: John Wiley & Sons; 2003. p. 295-324.
- Sussman RW, Garber PA. Cooperation and competition in primate social interactions. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press; 2007. p. 636-651.
- Sussman RW, Marshack JL. Are humans inherently killing. *Global Nonkilling Working Papers*. 2010;1:7-28.
- Sutovsky P, Moreno RD, Ramalho-Santos J, Dominko T, Simerly C, Schatten G. Ubiquitinated sperm mitochondria, selective proteolysis, and the regulation of mitochondrial inheritance in mammalian embryos. *Biology of Reproduction*. 2000;63:582-590.
- Suzuki TA, Nachman MW. Speciation and reduced hybrid female fertility in house mice. *Evolution*. 2015;69(9):2468-2481.
- Svartberg K, Forkman B. Personality traits in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science*. 2002;79:133-155.
- Svensson O, O. The genetics of mate preferences in hybrids between two young and sympatric Lake Victoria cichlid species. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1849).
- Swaab D. *Wij zijn ons brein* (English: Swaab en Hedley-Prôle 2014). Amsterdam: Uitgeverij Contact; 2010.
- Swaab D, Hedley-Prôle J. *We are our brains*. New York: Spiegel and Grau; 2014.
- Swann WBJr, Chang-Schneider C, McClarty KL. Do people's self-views matter? Self-concept and self-esteem in everyday life. *American Psychologist*. 2007;62(2):84-94.
- Swanson GE. *The birth of the Gods*. Ann Arbor: The University of Michigan Press; 1960.
- Swap WC. Interpersonal attraction and repeated exposure to rewarders en punishers. *Personality and Social Psychology Bulletin*. 1977;3(2):248-251.
- Swindell WR, Bouzat JL. Ancestral inbreeding reduces the magnitude of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*. 2006;60(4):762-767.
- Swire-Thompson B, DeGutis J, Lazer D. Searching for the backfire effect: measurement and design considerations. *Journal of Applied Research in Memory and Cognition*. 2020;9:286-299.
- Symons D. *Précis of The evolution of human sexuality*. *Behavioral & Brain Sciences*. 1980;3:171-214.
- Szalontai A, Csiszar K. Genetic insights into the functional elements of language. *Human Genetics*. 2013;132(9):959-986.
- Szpiech ZA, Xu J, Pemberton TJ, et al. Long runs of homozygosity are enriched for deleterious variation. *American Journal of Human Genetics*. 2013;93:90-102.
- Szyf M. How do environments talk to genes? *Nature Neuroscience*. 2013;16(1):2-4.
- Tabbada KA, Trejaut J, Loo JH, et al. Philippine mitochondrial DNA diversity: a populated viaduct between Taiwan and Indonesia? *Molecular Biology & Evolution*. 2010;27(1):21-31.
- Tacitus PC, Meijer JW. *Historiën*. Haarlem: H.D. Tjeenk Willink & Zoon; 1967.
- Tadmouri GO. Genetic disorders in Arab populations: a 2008 update. *Genetic disorders in the Arab world - Oman*. 2008.
- Tagliatalata JP, Russell JL, Schaeffer JA, Hopkins WD. Chimpanzee vocal signaling points to a multimodal origin of human language. *Plos One*. 2011;6(4):e18852.
- Tajima A, Sun CS, Pan IH, Ishida T, Saitou N, Horai S. Mitochondrial DNA polymorphisms in nine aboriginal groups of Taiwan: implications for the population history of aboriginal Taiwanese. *Human Genetics*. 2003;113(1):24-33.

- Takahashi DY, Liao DA, Ghazanfar AA. Vocal Learning via Social Reinforcement by Infant Marmoset Monkeys. *Current Biology*. 2017;27(12):1844-1852.
- Takahata Y, Huffman MA, Suzuki S, Koyama N, Yamagawa J. Why dominants do not consistently attain high mating and reproductive success: A review of longitudinal Japanese macaque studies. *Primates*. 1999;40(1):143-158.
- Takeo J, Inaba K, Suzuki T. Experiments and examination of mirror image cognition using a small robot.: IEEE; 2005 p. 493-8.
- Talmy L. Force dynamics in language and cognition. *Cognitive Science*. 1988;12:49-100.
- Tan U. Unertan syndrome: Review and report of four new cases. *International Journal of Neuroscience*. 2008;118(2):211-225.
- Tang H, Quertermous T, Rodriguez B, et al. Genetic structure, self-identified race/ethnicity, and confounding in case-control association studies. *American Journal of Human Genetics*. 2005;76:268-275.
- Tang H. Skin color variation in Africa. *Science*. 2017;358(6365):867-868.
- Tanner JM. Foetus into man: physical growth from conception to maturity. London: Open Books; 1978.
- Tanner JM. Growth as a mirror of the condition of society: secular trends and class distinctions. *Acta Paediatrica Japonica*. 1987;29(1):96-103.
- Tanner JM. Growth as a measure of the nutritional and hygienic status of a population. *Hormone Research*. 1992;38(Suppl. 1):106-115.
- Tarde G. Les lois de l'imitation (English: Tarde and Parsons 1903). Paris: Kimé; 1890.
- Tarde G, Parsons EC. The laws of imitation. New York: Henry Holt and Company; 1903.
- Tarkhishvili D, Gavashelishvili A, Murtskhvaladze M, Gabelaia M, Tevzadze G. Human paternal lineages, languages, and environment in the Caucasus. *Human Biology*. 2014;86(2):113-130.
- Tasbihsazan R, Nettlebeck T, Kirby N. Increasing mental development index in Australian children: A comparative study of two versions of the Bayley Mental Scale. *Australian Psychologist*. 1997;32:120-125.
- Tashiro T, Ishida A, Hori M, et al. Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada. *Nature*. 2017;549(7673):516-518.
- Tattersall I. Becoming human: evolution and human uniqueness. Oxford: Oxford University Press; 1998.
- Taukulis HK. Odor aversions produced over long CS-US delays. *Behavioral Biology*. 1974;10(4):505-510.
- Taussig H. The thalidomide syndrome. *Scientific American*. 1962;207(2):29-35.
- Taylor AH, Hunt GR, Medina FS, Gray RD. Do New Caledonian crows solve physical problems through causal reasoning? *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2009;276(1655):247-254.
- Taylor AH, Elliffe D, Hunt GR, Gray RD. Complex cognition and behavioural innovation in New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2010;277(1694):2637-2643.
- Taylor AH, Medina FS, Holzhaider JC, Hearne LJ, Hunt GR, Gray RD. An investigation into the cognition behind spontaneous string pulling in New Caledonian crows. *Plos One*. 2010;5:e9345.
- Taylor AH, Knaebe B, Gray RD. An end to insight? New Caledonian crows can spontaneously solve problems without planning their actions. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;279:4977-4981.
- Taylor AH, Miller R, Gray RD. New Caledonian crows reason about hidden causal agents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(40):16389-16391.
- Taylor D. Language shift or changing relationship? *International Journal of American Linguistics*. 1960;26:155-161.
- Taylor HA, Tversky B. Spatial mental models derived from survey and route descriptions. *Journal of Memory and Language*. 1992;31:261-292.
- Taylor R. Action and purpose. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall; 1966.
- Taylor SE, Brown JD. Illusion and well-being: A social psychological perspective on mental health. *Psychological Bulletin*. 1988;103(2):193-10.
- te Nijenhuis J, van der Flier H. Is the Flynn effect on g? A meta-analysis. *Intelligence*. 2013;41:802-807.
- Teasdale TW, Owen DR. A long-term rise and recent decline in intelligence test performance: The Flynn effect in reverse. *Personality & Individual Differences*. 2005;39:837-843.
- Teasdale TW, Owen DR. Secular declines in cognitive test scores: A reversal of the Flynn effect. *Intelligence*. 2008;36:121-126.
- Tebich S, Taborsky M, Fessl B, Blomqvist D. Do woodpecker finches acquire tool use by social learning? *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2001;268:2189-2193.
- Tebich S, Taborsky M, Fessl B, Dvorak M, Winkler H. Feeding behavior of four arboreal Darwin's finches: adaptations to spatial and seasonal variability. *Condor*. 2004;106:95-106.
- Teicher MH, Blass EM. Suckling in newborn rats: eliminated by nipple lavage, reinstated by pup saliva. *Science*. 1976;193:422-425.
- Teicher MH, Blass EM. First suckling response of the newborn albino rat: the roles of olfaction and amniotic fluid. *Science*. 1977;198:635-636.
- Teilhard de Chardin P. Le phénomène humain (submitted to The Vatican, but publication initially prohibited, eventual publication: Teilhard de Chardin 1955). 1941.
- Teilhard de Chardin P. Le phénomène humain (English: Teilhard de Chardin and Wall 1959). Paris: Éditions du Seuil; 1955.
- Teilhard de Chardin P, Wall B. The phenomenon of man. New York: Harper; 1959.
- Telesi G. Group response to accidental: death of a chimpanzee in Gombe National Park, Tanzania. *Folia Primatologica*. 1973;20:81-94.
- Tellegen A. Structures of mood and personality and their relevance to assessing anxiety on self-report. In: Tuma A, Maser J, editors. *Anxiety and the anxiety disorders*. Hillsdale, NJ.: Erlbaum; 1985.
- Tellegen A, Lykken DT, Bouchard TJ, Wilcox KJ, Segal NL, Rich S. Personality similarity in twins reared apart and together. *Journal of Personality and Social Psychology*. 1988;54:1031-1039.
- Templeton AR. Genetics and recent human evolution. *Evolution*. 2007;61(7):1507-1519.
- ten Cate C, Verzijden MN, Etman E. Sexual imprinting can induce sexual preferences for exaggerated parental traits. *Current Biology*. 2006;16:1128-1132.
- Tennie C, Call J, Tomasello M. Evidence for emulation in chimpanzees in social settings using the floating peanut task. *Plos One*. 2010;5(5):e10544.
- Tennov D. Love and limerence: The experience of being in love. New York: Stein and Day; 1979.
- ter Hark M. Popper, Otto Selz and the rise of evolutionary epistemology. Cambridge (UK): Cambridge University Press; 2004.
- Terrace HS, Pettito LA, Sanders RJ, Bever TG. Can an ape create a sentence? *Science*. 1979;206:891-902.
- Tetlock PE, Mellers BA. The great rationality debate. *Psychological Science*. 2002;13(1):94-99.
- Thaler RH. Misbehaving. The making of behavioral economics. New York: W.W. Norton & Company; 2015.
- Theobald DL. A formal test of the theory of universal common ancestry. *Nature*. 2010;465:219-223.
- Thierry B, Anderson JS. Adoption in anthropoid primates. *International Journal of Primatology*. 1986;7(2):191-216.

- Thierry B. Covariation of conflict management patterns across macaque species. In: Aureli F, de Waal FBM, editors. *Natural conflict resolution*. Berkeley: University of California Press; 2000. p. 106-128.
- Thierry B. The macaques. In: Campbell CJ, Fuentes A, MacKinnon KC, Panger M, Bearder SK, editors. *Primates in perspective*. Oxford: Oxford University Press; 2007. p. 224-239.
- Thiessen ED, Hill EA, Saffran JR. Infant-directed speech facilitates word segmentation. *Infancy*. 2005;7(1):53-71.
- Thomas A, Chess S. *Temperament and development*. New York: Bruner/Mazel; 1977.
- Thomas RJ, King TA, Forshaw HE, Marples NM, Speed MP, Cable J. The response of fish to novel prey: evidence that dietary conservatism is not restricted to birds. *Behavioral Ecology*. 2010;21(4):669-675.
- Thomas W, Thomas DS. *The child in America: Behavior problems and programs*. New York: Knopf; 1928.
- Thompson J. Development of facial expression of emotion in blind and seeing children. *Archives of Psychology*. 1941;264(37):1-47.
- Thompson JJ. Killing, letting die, and the trolley problem. *Monist*. 1976;59:204-217.
- Thompson JJ. The trolley problem. *Yale Law Journal*. 1985;94(6):1395-1415.
- Thompson RF. Habituation: A history. *Neurobiology of Learning and Memory*. 2009;92(2):127-134.
- Thompson RKR, Oden DL. A profound disparity revisited: Perception and judgement of abstract identity relations by chimpanzees, human infants, and monkeys. *Behavioural Processes*. 1996;35:149-161.
- Thorndike EL. *Animal intelligence: an experimental study of the associative processes in animals*. Columbia University, New York; 1898.
- Thorndike EL. *Educational psychology*. New York: Lemke & Buechner; 1903.
- Thorndike EL. *Animal intelligence*. New York: Macmillan; 1911.
- Thorndike EL. Intelligence and its use. *Harper's Magazine*. 1920;140:227-235.
- Thorndike EL. A constant error in psychological ratings. *Journal of Applied Psychology*. 1920;4:25-29.
- Thorndike EL. *The original nature of man*. New York: Teachers College, Columbia University; 1923.
- Thorndike EL. *Human learning*. New York: The Century Co.; 1931.
- Thorndike EL. *The fundamentals of learning*. New York: AMS Press; 1932.
- Thorndike EL. Reward and punishment in animal learning. *Comparative psychology Monographs*. 1932;8(39):1-65.
- Thorndike EL. *Human nature and the social order*. Oxford: Macmillan; 1940.
- Thornhill NW. An evolutionary analysis of rules regulating human inbreeding and marriage. *Behavioral & Brain Sciences*. 1991;14:247-293.
- Thornhill R. Adaptive female-mimicking behavior in a scorpionfly. *Science*. 1979;205:412-414.
- Thornton A, McAuliffe K. Teaching in wild meerkats. *Science*. 2006;313:227-229.
- Thornton A, Raihani NJ. Identifying teaching in wild animals. *Learning & Behavior*. 2010;38(3):297-309.
- Thornton A, Lukas D. Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;367:2773-2783.
- Thorpe K, Greenwood R, Eivers A, Rutter M. Prevalence and developmental course of 'secret language'. *International Journal of Language & Communication Disorders*. 2001;36(1):43-62.
- Thorpe WH. Types of learning in insects and other arthropods. Part II. *British Journal of Psychology General Section*. 1943;34(1):20-31.
- Thorpe WH. Types of learning in insects and other arthropods. Part I. *British Journal of Psychology General Section*. 1943;33(4):220-234.
- Thorpe WH. *Learning and instinct in animals*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1956.
- Thorpe WH. Reductionism in biology. In: Ayala FJ, Dobzhansky T, editors. *Studies in the philosophy of biology*. London: Macmillan Press; 1974. p. 109-138.
- Thouzeau V, Mennecier P, Verdu P, Austerlitz F. Genetic and linguistic histories in Central Asia inferred using approximate Bayesian computations. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2017;284(1861).
- Tiedens LZ, Fragale AR. Power moves: Complementarity in submissive and dominant nonverbal behavior. *Journal of Personality & Social Psychology*. 2003;84:558-568.
- Tierie G. Cornelis Drebbel (1572 - 1633) Universiteit van Leiden; 1932.
- Tiffin J. *Industrial psychology*. New York: Prentice Hall; 1952.
- Tilson RL. Family formation strategies of Kloss's gibbons. *Folia Primatologica*. 1981;35:259-287.
- Tinbergen N. Die Übersprungbewegung. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1940;4:1-40.
- Tinbergen N. *The study of instinct*. Oxford: Oxford University Press; 1951.
- Tinbergen N. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1963;20:410-433.
- Tinbergen N. The evolution of signaling devices. In: Etkin W, editor. *Social behavior and organization among vertebrates*. Chicago: University of Chicago Press; 1964. p. 206-230.
- Tinbergen N. *Animal behaviour*. New York: Time-Life International; 1965.
- Tjio JH, Levan A. The chromosome number of man. *Hereditas*. 1956;42:1-2.
- Tobias PV. The negative secular trend. *Journal of Human Evolution*. 1985;14:347-356.
- Toda K, Platt ML. Animal cognition: monkeys pass the mirror test. *Current Biology*. 2015;25(2):R64-R66.
- Todd PM, Gigerenzer G, ABC Research Group. *Ecological rationality. Intelligence in the world*. Oxford: Oxford University Press; 2012.
- Todd PM, Gigerenzer G. What is ecological rationality? In: Todd PM, Gigerenzer G, ABC Research Group, editors. *Ecological rationality. Intelligence in the world*. Oxford: Oxford University Press; 2012. p. 3-30.
- Tofaneli S, Bertocini S, Castri L, Luiselli D, Calafell F, Donati, et al. On the origins and admixture of Madagascar: new evidence from high-resolution analyses of paternal and maternal lineages. *Molecular Biology & Evolution*. 2009;26(9):2109-2124.
- Tolman EC, Honzik CH. Introduction and removal of reward, and maze performance in rats. *University of California Publications in Psychology*. 1930;4:257-275.
- Tolman EC, Honzik CH. "Insight" in rats. *University of California Publications in Psychology*. 1930;4:215-232.
- Tolman EC. *Purposive behavior in animals and men*. Century Co.; 1932.
- Tolman EC. Instinct, chain appetites and aversions, skills. In: Tolman EC, editor. *Purposive behavior in animals and men*. New York: Appleton-Century-Crofts; 1932. p. 303-318.
- Tolman EC. An operational analysis of "demand". *Erkenntnis*. 1937;6:382-392.
- Tolman EC. *Purposive behavior in animals and men*. Appleton-Century-Crofts; 1967.
- Tomasello M, Mannie S, Kruger AC. Linguistic environment of 1- to 2-year-old twins. *Developmental Psychology*. 1986;22(2):169-176.
- Tomasello M, Savage-Rumbaugh S, Kruger AC. Imitative learning of actions on objects by children, chimpanzees, and enculturated chimpanzees. *Child Development*. 1993;64:1688-1705.

- Tomasello M. *Origins of human communication*. Cambridge, MA: MIT Press; 2008.
- Tomasello M. Universal grammar is dead. *Behavioral & Brain Sciences*. 2009;32:470-471.
- Tommaseo-Ponzetta M, Mona S, Calabrese F, Konrad G, Vacca E, Attimonelli M. Mountain pygmies of Western new Guinea: a morphological and molecular approach. *Human Biology*. 2013;85(1-3):285-308.
- Tomonaga M, Tanaka M, Matsuzawa T, et al. Development of social cognition in infant chimpanzees (*Pan troglodytes*): face recognition, smiling, gaze, and the lack of triadic interactions. *Japanese Psychological Research*. 2004;46(3):227-235.
- Tooby J, Cosmides L. On the universality of human nature and the uniqueness of the individual: the role of genetics and adaptation. *Journal of Personality*. 1990;58:17-67.
- Tooby J, Cosmides L. Toward an adaptationist psycholinguistics. *Behavioral & Brain Sciences*. 1990;13:760-762.
- Tooby J, Cosmides L. Conceptual foundations of evolutionary psychology. In: Buss DM, editor. *The handbook of evolutionary psychology*. New York: John Wiley; 2005. p. 5-67.
- Toplak ME, West RF, Stanovich KE. The cognitive reflection test as a predictor of performance on heuristics-and-biases tasks. *Memory & Cognition*. 2011;39:1275-1289.
- Toplak ME, West RF, Stanovich KE. Assessing miserly information processing: an expansion of the Cognitive Reflection Test. *Thinking & Reasoning*. 2014;20(2):147-168.
- Toro-Moyano I, Martinez-Navarro B, Agusti J, Souday C, Bermudez d, Castro JM, et al. The oldest human fossil in Europe, from Orce (Spain). *Journal of Human Evolution*. 2013;65(1):1-9.
- Torrioni A, Achilli A, Macaulay V, Richards M, Bandelt HJ. Harvesting the fruit of the human mtDNA tree. *Trends in Genetics*. 2006;22(6):339-345.
- Toulmin S. *The philosophy of science*. London: Hutchinson House; 1953.
- Townsend SW, Slocombe KE, Emery TM, Zuberbuhler K. Female-led infanticide in wild chimpanzees. *Current Biology*. 2007;17(10):R355-R356.
- Trampush JW, Yang ML, Yu, Djurovic S, Melle, Lundervold AJ, et al. GWAS meta-analysis reveals novel loci and genetic correlates for general cognitive function: a report from the COGENT consortium. *Molecular Psychiatry*. 2017;22(3):336-345.
- Traulsen A, Rohl T, Milinski M. An economic experiment reveals that humans prefer pool punishment to maintain the commons. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2012;279(1743):3716-3721.
- Trejaut JA, Kivisild T, Loo JH, et al. Traces of archaic mitochondrial lineages persist in Austronesian-speaking Formosan populations. *Plos Biology*. 2005;3(8):e247.
- Trick LM, Pylyshyn ZW. Why are small and large numbers enumerated differently? A limited capacity preattentive stage in vision. *Psychological Review*. 1994;101:80-102.
- Trivers RL. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*. 1971;46(1):35-57.
- Trombetti A. *L'unità d'origine del linguaggio*. Bologna: 1905.
- Trotter W. *Instincts of the herd in peace and war*. London: Unwin; 1916.
- Truett KR, Eaves LJ, Meyer JM, Heath AC, Martin NG. Religion and education as mediators of attitudes. *Behavior Genetics*. 1992;22:43-62.
- Truett KR, Eaves LJ, Walters EE, Heath AC, Hewitt JK, Meyer JM, et al. A model system for analysis of family resemblance in extended kinships of twins. *Behavior Genetics*. 1994;24:35-49.
- Tschirgi JE. Sensible reasoning: A hypothesis about hypotheses. *Child Development*. 1980;51(1):1-10.
- Tseng WS. The Concept of Personality in Confucian Thought. *Psychiatry*. 1973;36(2):191-202.
- Tu XM, Litvak E, Pagano M. On the informativeness and accuracy of pooled testing in estimating prevalence of a rare disease: Application to HIV screening. *Biometrika*. 1995;82(2):287-297.
- Tuddenham RD. Soldier intelligence in world wars I and II. *American Psychologist*. 1948;3:54-56.
- Tupes EC, Cristal RE. Recurrent personality factors based on trait ratings. USAF ASD Technical Report. 1961;61-97.
- Turchin P, Currie TE, Turner EAL, Gavrillets S. War, space, and the evolution of Old World complex societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013;110(41):16384-16389.
- Turing AM. Computing machinery and intelligence. *Mind*. 1950;59:433-460.
- Turke P, Betzig LL. Those who can do: Wealth, status, and reproductive success on Ifaluk. *Ethology and Sociobiology*. 1985;6:79-87.
- Turkheimer E. Spinach and ice cream: Why social science is so difficult. In: DiLalla LF, editor. *Behavior genetics principles. Perspectives in development, personality, and psychopathology*. Washington DC: American Psychological Association; 2004. p. 161-189.
- Turner SP. "Net effects": a short history. In: McKim VR, Turner SP, editors. *Causality in crisis? Statistical methods and the search for causal knowledge in the social sciences*. Notre Dame, Indiana: University of Notre Dame Press; 1997. p. 23-46.
- Turney-High HH. *Primitive war. Its practice and concepts*. Columbia: University of South Columbia Press; 1949.
- Tutt JW. *British moths*. London: Routledge; 1896.
- Tversky A, Kahneman D. The belief in the "law of small numbers". *Psychological Bulletin*. 1971;76:105-110.
- Tversky A, Kahneman D. The framing of decisions and the psychology of choice. *Science*. 1981;211:453-458.
- Tversky A, Kahneman D. Extensional versus intuitive reasoning: the conjunction fallacy in probability judgment. *Psychological Review*. 1983;90(4):293-315.
- Tyack PL. Convergence of calls as animals form social bonds, active compensation for noisy communication channels, and the evolution of social learning in mammals. *Journal of Comparative Psychology*. 2008;122(3):319-331.
- Tylor E. *Primitive culture*. London: Jon Murray; 1871.
- Tylor EB. On the origin of language. *Fortnightly Review*. 1868;1:22.
- Ueno A, Matsuzawa T. Response to novel food in infant chimpanzees. Do infants refer to mothers before ingesting food on their own? *Behavioural Processes*. 2005;68(1):85-90.
- Uher J, Asendorpf JB, Call J. Personality in the behaviour of great apes: temporal stability, cross-situational consistency and coherence in response. *Animal Behaviour*. 2008;75:99-112.
- Ulbaek I. The origin of language and cognition. In: Hurford JR, Studdert-Kennedy M, Knight C, editors. *Approaches to the evolution of language. Social and cognitive bases*. Cambridge: Cambridge University Press; 1998. p. 30-43.
- Ulizzi L, Terrenato L. A comparison between secular trends in stature and of some socioeconomic factors in Italy. *Journal of Human Evolution*. 1982;11:715-720.
- Underhill PA, Shen P, Lin AA, et al. Y chromosome sequence variation and the history of human populations. *Nature Genetics*. 2000;26:258-361.
- Underhill PA, Kivisild T. Use of Y chromosome and mitochondrial DNA population structure in tracing human migrations. *Annual Review of Genetics*. 2007;41:539-564.
- Underhill PA, Passarelli B, Behar DM, Chaubey G, Farjadian S, Bustamante CD. The phylogenetic and geographic structure of Y-chromosome haplogroup R1a.

- European Journal of Human Genetics. 2015;23(1):124-131.
- Unesco Paris. The race concept. Paris: United Nations; 1952.
- Utami SS, Goossens B, Bruford MW, de Ruiter JR, van Hooff JARAM. Male bimaturism and reproductive success in Sumatran orang-utans. *Behavioral Ecology*. 2002;13(5):643-652.
- Vaas R. Gods, gains, and genes. On the natural origin of religiosity by means of bio-cultural selection. In: Volland E, Schiefenhövel W, editors. *The biological evolution of religious mind and behavior*. Berlin: Springer; 2009. p. 25-49.
- Vahed K. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews*. 1998;73:43-78.
- Vaish A, Striano T. Is visual reference necessary? Contributions of facial versus vocal cues in 12-month-olds' social referencing behavior. *Developmental Science*. 2004;7(3):261-269.
- Valentine CW. The psychology of imitation with special reference to early childhood. *British Journal of Psychology*. 1930;21:105-132.
- Valentine CW. The innate basis of fear. *Journal of Genetic Psychology*. 1930;37:394-420.
- Valladas H, Clottes J, Geneste JM, et al. Paleolithic paintings: evolution of prehistoric cave art. *Nature*. 2001;413:479.
- Valortigara G, Regolin L, Rigoni M, Zanfortin M. Delayed search for a concealed imprinted object in the domestic chick. *Animal Cognition*. 1998;1(1):17-24.
- van 't Hof AE, Edmonds N, Dalíková M, Marec F, Saccheri IJ. Industrial melanism in British peppered moths has a singular and recent mutational origin. *Science*. 2011;332:958-960.
- van Baaren RB, Holland RW, Kawakami K, van Knippenberg A. Mimicry and prosocial behavior. *Psychological Science*. 2004;15(1):71-74.
- van Casteren A. Tool Use: Crows Craft the Right Tool for the Job. *Current Biology*. 2017;27(24):R1314-R1316.
- Van Coillie S, Galbusera P, Roeder AD, Schempp W, Stevens JMG, Leus K, et al. Molecular paternity determination in captive bonobos and the impact of inbreeding on infant mortality. *Animal Conservation*. 2008;11(4):306-312.
- van Creveld M. *The culture of war*. New York: Ballantine Books; 2008.
- van den Berghe PL, Mesher GM. Royal incest and inclusive fitness. *American Ethnologist*. 1980;7:300-317.
- van den Berghe PL. Human inbreeding avoidance: culture in nature. *Behavioral & Brain Sciences*. 1983;6:91-123.
- Van der Dennen JMG. Theorieën van oorlogsoorzaken. In: de Vree JK, editor. *Oorlog en vrede: ontstaan, dynamiek en beheersing van geweld*. Alphen a/d Rijn: Samson; 1982. p. 17-43.
- Van der Dennen JMG. Ethnocentrism and in-group/out-group differentiation. A review and interpretation of the literature. In: Reynolds V, Falger V, Vine I, editors. *The sociobiology of ethnocentrism*. London: Croom Helm; 1987. p. 1-47.
- Van der Dennen JMG. The origin of war. The evolution of a male-coalitional reproductive strategy. Groningen (Neth): Origin Press; 1995.
- van der Lely HKJ. Specific language impairment in children: research findings and their therapeutic implications. *European Journal of Disorders of Communication*. 1993;28:247-261.
- Van Dongen PAM. The noradrenergic locus coeruleus. Behavioral effects of intra-cerebral injections, and a survey of its structure, function and pathology Catholic University of Nijmegen, The Netherlands; 1980.
- Van Dongen PAM, Van den Bercken JHL. Structure and function in neurobiology: a conceptual framework and the localization of functions. *International Journal of Neuroscience*. 1981;15:49-68.
- Van Dongen PAM, Vossen JMH. Can the theory of evolution be falsified? *Acta Biotheoretica*. 1984;33:35-50.
- Van Dongen PAM, Theodorsson-Norheim E, Brodin E, Hökfelt T, Grillner S, Peters A, et al. Immunohistochemical and chromatographic studies of peptides with tachykinin-like immunoreactivity in the central nervous system of the lamprey. *Peptides*. 1986;7:297-313.
- Van Dongen PAM, Lewi P. Brein en psyche. *Huidige visies op een oud probleem*. Janssen Medisch-Wetenschappelijk Nieuws. 1987;2:309-318.
- Van Dongen PAM. Ik hou van jou. *Intermediair*. 1988;24(50):59-63.
- Van Dongen PAM. 120.000 jaar Moderne mens. *Eos*. 1990;7(5):41-49.
- Van Dongen PAM. Slapen en waken. Tilburg: Janssen Pharmaceutica B.V.; 1991.
- Van Dongen PAM. Brain size in vertebrates. In: Nieuwenhuys R, Ten Donkelaar HJ, Nicholson C, editors. *The central nervous system of vertebrates*. Berlin: Springer Verlag; 1998. p. 2099-2134.
- van Hooff JARAM. A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. In: Hinde RA, editor. *Non-verbal communication*. Cambridge: Cambridge University Press; 1972. p. 209-241.
- van Hooff JARAM, van Schaik CP. Cooperation in competition: the ecology of primate bonds. In: Harcourt AH, de Waal FBM, editors. *Coalitions and alliances in humans and other animals*. Oxford: Oxford University Press; 1992. p. 357-389.
- van Hooff JARAM, Preuschoft S. Laughter and smiling: the intertwining of nature and culture. In: de Waal FBM, Tyack PL, editors. *Animal social complexity. Intelligence, culture, and individualized societies*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press; 2003. p. 260-287.
- Van Houdenhove E, Gijs L, T'Sjoen G, Enslin P. Aseksualiteit: een kwestie van variatie of pathologie? *Tijdschrift voor Seksuologie*. 2012;36(3):175-182.
- Van Lawick-Goodall J. Tool-using in primates and other vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*. 1970;3:195-249.
- Van Lawick-Goodall J. *In the shadow of man*. London: Collins; 1970.
- Van Lawick-Goodall J, van Lawick B. *In de schaduw van de mens*. Amsterdam: Elsevier; 1971.
- van Noordwijk MA, van Schaik CP. The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates*. 1999;40(1):105-130.
- van Noordwijk MA, van Schaik CP. Reproductive patterns in eutherian mammals: adaptations against infanticide? In: van Schaik CP, Janson CH, editors. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000. p. 322-360.
- van Oers K, de Jong G, van Noordwijk AJ, Kempnaers B, Drent PJ. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour*. 2005;142(9-10):1185-1206.
- van Oven M, Kayser M. Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Human Mutation*. 2009;30(2):E386-E394.
- van Schaik CP, Kappeler PM. Infanticide risk and the evolution of male-female associations in primates. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1997;264:1687-1694.
- van Schaik CP, Aureli F. The natural history of valuable relationships in primates. In: Aureli F, de Waal FBM, editors. *Natural conflict resolution*. Berkeley: University of California Press; 2000. p. 307-333.
- van Schaik CP, Burkart JM. Mind the gap: Cooperative breeding and the evolution of our unique features. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 477-496.
- Van Sertima IG. *They came before Columbus*. New York: Random House; 1976.

- van Vugt M. Sex differences in intergroup competition, aggression, and warfare: the male warrior hypothesis. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2009;1167:124-134.
- Vandenberg SG. A twin study of spatial ability. *Multivariate Behavioral Research*. 1969;4:273-294.
- vander Wall SB. Food hoarding in animals. Chicago: University of Chicago Press; 1990.
- vander Wall SB, Jenkins SH. Reciprocal pilferage and the evolution of food-hoarding behavior. *Behavioral Ecology*. 2003;14:656-667.
- Vanderveldt A, Oliviera L, Green L. Delay discounting: pigeon, rat, human - Does it matter? *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*. 2016;42(2):141-162.
- Vanhaeren M, d'Errico F, Stringer C, James SL, Todd JA, Mienis HK. Middle Paleolithic shell beads in Israel and Algeria. *Science*. 2006;312(5781):1785-1788.
- Varendi H, Porter RH, Winberg J. Does the newborn baby find the nipple by smell? *Lancet*. 1994;344(8928):989-990.
- Varjonen M, Santtila P, Höglund M, Jern P, Johansson A, Wager I, et al. Genetic and environmental effects on sexual excitation and sexual inhibition in men. *Journal of Sleep Research*. 2007;44(4):359-369.
- Vazsonyi A. Which door has the Cadillac: Adventures of a real-life mathematician. New York: Writers' Club Press; 2002.
- Veblen TB. The theory of the leisure class: an economic study in the evolution of institutions. New York: Macmillan; 1899.
- Veenstra T. Creole genesis: the impact of the language bioprogram hypothesis. In: Kouwenberg S, Singler JV, editors. *The handbook of pidgin and creole studies*. Oxford: Wiley-Blackwell; 2008. p. 219-241.
- Veiga JP. Infanticide by male birds. In: van Schaik CP, Janson CH, editors. *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press; 2000. p. 198-220.
- Vendler Z. The matter of minds. Oxford: Clarendon Press; 1984.
- Venezia S. *Sonderkommando Auschwitz*. London: Penguin Books; 2007.
- Ventura AK, Worobey J. Early influences on the development of food preferences. *Current Biology*. 2013;23(9):R401-R408.
- Verdu P, Jewett EM, Pemberton TJ, Rosenberg NA, Baptista M. Parallel Trajectories of Genetic and Linguistic Admixture in a Genetically Admixed Creole Population. *Current Biology*. 2017;27(16):2529-2535.
- Verkuijlen A. Column (ietersers). *Filosofie Magazine*. 1996;(november).
- Viding E, Larsson H, Jones AP. Review. Quantitative genetic studies of antisocial behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2008;363(1503):2519-2527. (<http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/363/1503/2519.full.pdf+html>).
- Vigilant L, Stoneking M, Harpending H, Hawkes K, Wilson AC. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science*. 1991;253(5027):1503-1507.
- Vigilant L, Hofreiter M, Siedel H, Boesch C. Paternity and relatedness in wild chimpanzee communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001;98(23):12890-12895.
- Villmoare B. Early Homo and the role of the genus in paleoanthropology. *American Journal of Physical Anthropology*. 2018;165 Suppl 65:72-89.
- Vince MA. "String-pulling" in birds. I. Individual differences in wild adult great tits. *British Journal of Animal Behaviour*. 1956;4:111-116.
- Vince MA. "String-pulling" in birds. II. Differences related to age in greenfinches, chaffinches and canaries. *Animal Behaviour*. 1958;6:53-59.
- Vince MA. "String-pulling" in birds. III. The successful response in greenfinches in canaries. *Behaviour*. 1961;17:103-129.
- Vining DR. Social versus reproductive success: The central theoretical problem of human sociobiology. *Behavioral & Brain Sciences*. 1986;9:167-187.
- Visalberghi E, Frigaszy DM. Do monkeys ape? In: Parker ST, Gibson KR, editors. *'Language' and intelligence in monkeys and apes. Comparative developmental perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press; 1990. p. 247-273.
- Visalberghi E, Tomasello M. Primate causal understanding in the physical and psychological domain. *Behavioural Processes*. 1998;42(2-3):189-203.
- Visalberghi E, Frigaszy D. Do monkeys ape? Ten years later. In: Dautenhahn K, Nehaniv C, editors. *Imitation in animals and artifacts*. Cambridge, Mass: MIT Press; 2002. p. 471-479.
- Visalberghi E, Addessi E, Truppa V, et al. Selection of effective stone tools by wild bearded capuchin monkeys. *Current Biology*. 2009;19:213-217.
- Visser BA, Ashton MC, Vernon PA. Beyond g: Putting multiple intelligences theory to the test. *Intelligence*. 2006;34:487-502.
- Visser BA, Ashton MC, Vernon PA. g and the measurement of Multiple Intelligences: A response to Gardner. *Intelligence*. 2006;34:107-110.
- Voelkl B, Huber L. True imitation in marmosets. *Animal Behaviour*. 2000;60:195-202.
- Voland E, Engel C. Female choice in humans: A conditional mate-choice strategy of the Krummhörn women (Germany). *Ethology*. 1990;84:114-154.
- von Clausewitz C. Vom Kriege (Eng: von Clausewitz et al. 1976). The Military Service Publishing Company; 1831.
- von Clausewitz C, Howard M, Paret P. On war. Princeton, NJ: Princeton University Press; 1976.
- von Elm E, Altman DG, Egger M, Pocock SJ, Gøtzsche JP. The Strengthening of Reporting of Observational Studies in Epidemiology (STROBE) statement: guidelines for reporting observational studies. *Lancet*. 2007;370:1453-1457.
- von Frisch K. Über eine Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1941;29:46-149.
- von Glaserfeld E. The development of language as purposive behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1976;280:212-226.
- von Holst E, Mittelstaedt H. Das Reafferenzprinzip: Wechselwirkung zwischen Zentralnervensystem und Peripherie (English: von Holst 1971). *Naturwissenschaften*. 1950;37:464-476.
- von Holst E, Mittelstaedt H. The principle of reafference: Interactions between the central nervous system and the peripheral organs. In: Dodwell PC, editor. *Perceptual processing: stimulus equivalence and pattern recognition*. New York: Appleton-Century-Crofts; 1971. p. 41-72.
- von Humboldt W. Über die Verschiedenheit des menschlichen Sprachbaues und ihren Einfluss auf die geistige Entwicklung des Menschengeschlechts (English: von Humboldt et al. 1971). Berlin: Druckerei der Königlichen Akademie der Wissenschaften; 1836.
- von Humboldt W, Buck GC, Raven FA. *Linguistic variability and intellectual development*. Baltimore, MD: University of Miami Press; 1971.
- Von Neumann J, Morgenstern O. *Theory of games and economic behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press; 1944.
- von Uexküll J, Kriszat G. *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Bedeutungslehre* (English: von Uexküll and Schiller 1957). Berlin: J. Springer; 1934.
- von Uexküll J, Schiller CH. *A stroll through the worlds of animals and men: A picture book of invisible worlds*. New York: International Universities Press; 1957.



- vos Savant M. The power of logical thinking: easy lessons in the art of reasoning ... and hard facts about its absence in our lives. New York: St. Martin's Press; 1996.
- Vossen A. Die Früherfassung zerebral geschädigter Kinder. *Deutsches Ärzteblatt*. 1971;68:3136-3144.
- Vygotsky LS. Thinking and speaking (in Russian, English: Vygotsky e.a. 1962). 1934.
- Vygotsky LS, Hanfmann E, Vakar G, Minnick N. Thought and language. Cambridge MA: MIT Press; 1962.
- Wachtmeister CA, Enquist M. The evolution of courtship rituals in monogamous species. *Behavioral Ecology*. 2000;11(4):405-410.
- Waddington CH. Genetic assimilation. *Advances in Genetics*. 1961;10:257-293.
- Wade N. The faith instinct. New York: The Penguin Press; 2009.
- Wagner JK, Yu JH, Ifekwunigwe JO, Harrell TM, Bamshad MJ, Royal CD. Anthropologists' views on race, ancestry, and genetics. *American Journal of Physical Anthropology*. 2016;162:318-327.
- Waldinger MD, Quinn P, Dilleen M, Mundayat R, Schweitzer DH, Boolell M. A multinational population survey of intravaginal ejaculation latency time. *Journal of Sexual Medicine*. 2005;2(4):492-497.
- Waldron M, Heath AC, Turkheimer E, et al. Age at first sexual intercourse and teenage pregnancy in Australian female twins. *Twin Research & Human Genetics*. 2007;10:440-449.
- Walker R, Gurven M, Hill K, et al. Growth rates and life histories in twenty-two small-scale societies. *American Journal of Human Biology*. 2006;18:295-311.
- Walker RS, Hill KR, Flinn MV, Ellsworth RM. Evolutionary history of hunter-gatherer marriage practices. *Plos One*. 2011;6(4):e19066.
- Walker RS, Hamilton MJ. Amazonian societies on the brink of extinction. *American Journal of Human Biology*. 2014;26(4):570-572.
- Wall JD, Yang MA, Jay F, Kim SK, Durand EY, Stevison LS, et al. Higher levels of Neanderthal ancestry in East Asians than in Europeans. *Genetics*. 2013;194(1):199-209.
- Wallace AR. The limits of natural selection as applied to man. In: Smith CH, editor. *Contributions to the theory of natural selection*. New York: Macmillan; 1870. p. 332-371.
- Wallace AR. *Darwinism: An exposition of the theory of natural selection, with some of its applications*. London: Macmillan; 1889.
- Wallace AR. Expressiveness of speech, or, mouth gesture as a factor in the origin of language. *Fortnightly Review*. 1895;64:528-543.
- Wallace AR. *The world of life: A manifestation of creative power, directive mind and ultimate purpose*. Cambridge, Ms.: Harvard University Press; 1910.
- Wallace B, Cesarini D, Lichtenstein P, Johannesson M. Heritability of ultimatum game responder behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(40):15631-15634.
- Wallas G. *The art of thought*. New York: Harcourt Brace Jovanovich; 1926.
- Wallen R. Individuals' estimates of group opinion. *Journal of Social Psychology*. 1943;17:269-274.
- Waller J. *Becoming evil: How ordinary people commit genocide and mass killing*. New York: Oxford University Press; 2002.
- Waller NG, Kojetin BJ, Bouchard TJ, Lykken DT, Tellegen A. Genetic and environmental influences on religious interests, attitudes, and values. *Psychological Science*. 1990;1:138-142.
- Walsh E, Kühn S, Brass M, Wenke D, Haggard P. EEG activations during intentional inhibition of voluntary action: An electrophysiological correlate of self-control? *Neuropsychologia*. 2010;48:619-625.
- Walsh ER. From Nü Guo to Nü'er Guo. Negotiating desire in the land of the Musuo. *Modern China*. 2005;31(4):448-486.
- Walsh PT, Hansell M, Borello WD, Healy SD. Repeatability of nest morphology in African weaver birds. *Biology Letters*. 2009;6:149-151.
- Walters JR, Seyfarth RM. Conflict and cooperation. In: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT, editors. *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press; 1987. p. 306-317.
- Waltz KN. *Man, the state, and war. A theoretical analysis*. New York: Columbia University Press; 1959.
- Wang Y. Is obesity associated with early sexual maturation? A comparison of the association in American boys versus girls. *Pediatrics*. 2002;110(5):903-910.
- Washburn SL, Jay PC, Lancaster B. Field studies of Old World monkeys and apes. *Science*. 1965;150:1541-1547.
- Wason PC. On the failure to eliminate hypotheses in a conceptual task. *Quarterly Journal of experimental Psychology [B]*. 1960;12:129-140.
- Wason PC. Reasoning about a rule. *Quarterly Journal of experimental Psychology*. 1968;20(3):273-281.
- Wason PC, Shapiro D. Natural and contrived experience in a reasoning problem. *Quarterly Journal of experimental Psychology*. 1971;23:63-71.
- Wason PC, Evans JStBT. Dual processes in reasoning? *Cognition*. 1975;3:141-154.
- Watanabe S, Ono K. An experimental analysis of "empathic" response: Effects of pain reactions of pigeon upon other pigeon's operant behavior. *Behavioural Processes*. 1986;13:269-277.
- Watson JB. Psychology as the behaviorist views it. *Psychological Review*. 1913;20:158-177.
- Watson JB. *Behaviorism*. New York: People's Institute; 1924.
- Watts DP, Mitani JC. Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees. *Behaviour*. 2001;138:299-327.
- Watts DP, Muller M, Amsler SJ, Mbabazi G, Mitani JC. Lethal intergroup aggression by chimpanzees in Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology*. 2006;68:161-180.
- Watts DP. Dominance, power, and politics in nonhuman and human primates. In: Kappeler PM, Silk JS, editors. *Mind the gap. Tracing the origins of human universals*. Berlin: Springer; 2010. p. 109-138.
- Watts J. Ritual human sacrifice promoted and sustained the evolution of stratified societies. *Nature*. 2016;532(7598):228-231.
- Watzlawick P, Beavin J, Jackson DD. *The pragmatics of human communication*. New York: Norton; 1967.
- Weaver TD. The meaning of Neanderthal skeletal morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(38):16028-16033.
- Weber EH. *Die Lehre von Tastsinne und Gemeingefühle auf Versuche gegründet*. Braunschweig: Vieweg; 1851.
- Weber M. *Die drei reinen Typen der legitimen Herrschaft* (English: Weber and Gerth 1958). *Preussische Jahrbücher*. 1922;187:1-2.
- Weber M, Gerth H. *The three types of legitimate rule*. Berkeley Publications in society and institutions. 1958;4(1):1-11.
- Wechsler D. *Wechsler-Bellevue intelligence scale*. New York: The Psychological Corporation; 1939.
- Wechsler D. *Wechsler intelligence scale for children*. New York: The Psychological Corporation; 1949.
- Weedon MN, Frayling TM. Reaching new heights: insights into the genetics of human stature. *Trends in Genetics*. 2008;24(12):595-603.
- Weenink D. Frenzied attacks. A micro-sociological analysis of the emotional dynamics of extreme youth violence. *British Journal of Sociology*. 2014;65(3):411-433.

- Wegner DM, Wheatley T. Apparent mental causation: Sources of the experience of will. *American Psychologist*. 1999;54:480-492.
- Wegner DM. *The illusion of conscious will*. Cambridge, MA: MIT Press; 2002.
- Weikart R. A recently discovered Darwin letter on social Darwinism. *Isis*. 1995;86:609-611.
- Weinberg SK. *Incest behavior*. New York: Citadel; 1955.
- Weinberg W. Über Vererbungsgesetze beim Menschen. *Molecular and General Genetics*. 1908;1(1):440-460.
- Weinstein ND. Unrealistic optimism about future life events. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1980;39(5):806-820.
- Weinstein ND. Why it won't happen to me: perceptions of risk factors and susceptibility. *Health Psychology*. 1984;3(5):431-457.
- Weir AAS, Chappell J, Kacelnik A. Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*. 2002;297(5583):981.
- Weisfeld GE, Muczenski DM, Weisfeld CC, Omark DR. Stability of boys' social success among peers over an eleven-year period. *Contributions to Human Development*. 1987;18:58-80.
- Weiskrantz L. Introduction: categorization, cleverness and consciousness. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 1985;308:3-19.
- Weismann A. *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen*. Jena: Gustav Fischer Verlag; 1892.
- Weiss A, King JE, Figueredo AJ. The heritability of personality factors in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavior Genetics*. 2000;30(3):213-221.
- Weiss A, King JE, Perkins L. Personality and personal well-being in orangutans (*Pongo pygmaeus* and *Pongo abelli*). *Journal of Personality & Social Psychology*. 2006;90(3):501-511.
- Weiss A, King JE, Hopkins WA. A cross-setting study of chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality structure and development: Zoological parks and Yerkes National Primate Center. *American Journal of Primatology*. 2007;69:1-14.
- Weller M, Tanieri M, Pereira JC, Almeida ES, Kok F, Santos S. Consanguineous unions and the burden of disability: A population-based study in communities of Northeastern Brazil. *American Journal of Human Biology*. 2012;24(6):835-840.
- Wellman HM, Cross D, Watson J. Meta-analysis of theory-of-mind development: The truth about false belief. *Child Development*. 2001;72(3):655-684.
- Wells RA, Wonke B, Thein SL. Prediction of consanguinity using human DNA fingerprints. *Journal of Medical Genetics*. 1988;25:660-662.
- Wells WR. The meaning of "inherited" and "acquired" in reference to instinct. *Journal of Abnormal Psychology and Social Psychology*. 1922;17(2):153-161.
- Welsh MB, Burns NR, Delfabbro PH. The cognitive reflection test: how much more than Numerical Ability? In: Knauff M, Sebanz M, Pauen I, Wachsmuth I, editors. Berlin: Cognitive Science Society; 2013 p. 1587-92.
- Werdenich D, Huber L. A case of quick problem solving in birds: string pulling in keas, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour*. 2006;71:855-863.
- Werker JF, Mcleod PJ. Infant preference for both male and female infant-directed talk: A developmental study of attentional and affective responsiveness. *Canadian Journal of Psychology*. 1989;43(2):230-246.
- West SA, Griffin AS, Gardner A. Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*. 2007;20:415-432.
- West SA, Gardner A. Altruism, spite, and greenbeards. *Science*. 2010;327(5971):1341-1344.
- Westen D, Kilts C, Blagov P, Harenski K, Hamann S. The neural basis of motivated reasoning: An fMRI study of emotional constraints on political judgment during the U.S. Presidential election of 2004. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2006;18:1947-1958.
- Westermarck E. *The history of human marriage*. London: Macmillan; 1891.
- Wever RA. *The circadian system of man: results of experiments under temporal isolation*. New York: Springer Verlag; 1979.
- Whalen J, Gallistel CR, Gelman R. Nonverbal counting in humans: the psychophysics of number representation. *Psychological Science*. 1999;10(2):130-137.
- Wharton T. Interjections, language and the 'showing'/saying' continuum. *Pragmatics & Cognition*. 2003;11(1):39-91.
- White M, Pettitt P. Ancient digs and modern myths: the age and context of the Kent's Cavern 4 maxilla and the earliest *Homo sapiens* specimens in Europe. *European Journal of Archaeology*. 2012;15(3):392-420.
- White MA, Stubbings M, Dumont BL, Payseur BA. Genetics and evolution of hybrid male sterility in house mice. *Genetics*. 2012;191(3):917-934.
- White PA. Visual impressions of force exerted by one object on another when the objects do not come into contact. *Visual Cognition*. 2011;19(3):340-366.
- White TG, Graves MF, Slater WH. Growth or reading vocabulary in diverse elementary schools: Decoding and word meaning. *Journal of Educational Psychology*. 1990;82(2):281-290.
- Whitehead AN. *Process and reality*. New York: Macmillan; 1929.
- Whitehead H, Antunes R, Gero S, Wong SNP, Engelhaupt D, Rendell L. Multilevel societies of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Atlantic and Pacific: Why are they so different? *International Journal of Primatology*. 2012;33(5):1142-1164.
- Whitehead H, Rendell L. *The cultural lives of whales and dolphins*. Chicago: University of Chicago Press; 2014.
- Whitehouse H. Dying for the group: Towards a general theory of extreme self-sacrifice. *Behavioral & Brain Sciences*. 2018;(in press).
- Whiten A, Goodall J, McGrew WC, et al. Charting cultural variation in chimpanzees. *Behaviour*. 2001;138(11-12):1481-1516.
- Whiten A, Horner V, Litchfield CA, Marshall-Pescini S. How do apes ape? *Learning & Behavior*. 2004;32(1):36-52.
- Whiten A. The scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2011;366(1567):997-1007.
- Whiten A. Social Learning and Culture in Child and Chimpanzee. *Annual Review of Psychology*. 2017;68:129-154.
- Whiteside SP, Lynam DR. The Five Factor Model and impulsivity: using a structural model of personality to understand impulsivity. *Personality & Individual Differences*. 2001;30:669-689.
- Whitham JC, Gerald MS, Maestripieri D. Intended receivers and functional significance of grunt and girney vocalizations in free-ranging female rhesus macaques. *Ethology*. 2007;113:862-874.
- Whitman CO. *Animal behaviour*. Woods Hole, Mass: Biological Lectures of the Martine Biological Laboratory; 1899.
- Whitwell G, de Souza C, Nicholas S. Height, health, and economic growth in Australia, 1860-1940. In: Steckel RH, Floud R, editors. *Health and welfare during industrialization*. Chicago: The University of Chicago Press; 1997. p. 379-422.
- Whorf BL. Language, mind, and reality. *The Theosophist (Madras, India)*. 1942;63(1):281-291.
- Wicherts JM, Dolan CV, Hessen DJ, Oosterveld P, van Baal GCM, Boomsma DI, et al. Are intelligence test measurements invariant over time? Investigating the nature of the Flynn effect. *Intelligence*. 2004;32(5):509-537.

- Wicherts JM, Borsboom D, Dolan CV. Evolution, brain size, and the national IQ of peoples around 3000 years B.C. *Personality & Individual Differences*. 2010;48:104-106.
- Wicherts JM, Borsboom D, Dolan CV. Why national IQs do not support evolutionary theories of intelligence. *Personality & Individual Differences*. 2010;48:91-96.
- Widdig A, Nurnberg P, Krawczak M, Streich WJ, Bercovitch F. Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001;98:13768-13773.
- Widdig A, Bercovitch FB, Streich WJ, Saueremann U, Nurnberg P, Krawczak M, et al. A longitudinal analysis of reproductive skew in male rhesus macaques. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2004;271(1541):819-826.
- Wiener N. *Cybernetics, or communication and control in the animal and the machine*. Cambridge, Mass.: MIT Press; 1948.
- Wierzbicka A. *Semantic primitives*. Translated by Anna Wierzbicka and John Besemeres. Frankfurt: Athenäum Verlag; 1972.
- Wilkinson GS. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*. 1984;308:181-184.
- Wilkinson GS. Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behaviour*. 1986;34:1880-1889.
- Williams GC. *Adaptation and natural selection*. New York: Oxford University Press; 1966.
- Williams GC. A defense of reductionism in evolutionary biology. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. 1985;2:1-27.
- Williams GC. *Adaptation and natural selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press; 1996.
- Williams J. Financial analysts and the false consensus effect. *Journal of Accounting Research*. 2013;51(4):855-907.
- Williams JM, Pusey AE, Carlis JV, Farm BP, Goodall J. Female competition and male territorial behaviour influence female chimpanzees' ranging patterns. *Animal Behaviour*. 2002;63(2):347-360.
- Williams K, Parer I, Coman B, Burley J, Braysher M. *Managing vertebrate pests: Rabbits*. Canberra: Australian government Publishing Service; 1995.
- Williams LRT, Gross JB. Heritability of motor skill. *Acta Geneticae Medicae et Gemellologiae (Roma)*. 1980;(2):127-136.
- Williams MAJ, Ambrose SH, van der Kaars S, et al. Environmental impact of the 73 ka Toba super-eruption in South Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2009;284:295-314.
- Williams RL. Overview of the Flynn effect. *Intelligence*. 2013;41:753-764.
- Williams TD. Mate fidelity in penguins. In: Black JM, editor. *Partnerships in birds: the study of monogamy*. Oxford: Oxford University Press; 1996. p. 268-285.
- Wilm EC. *The theories of instinct*. New Haven, CT: Yale University Press; 1925.
- Wilmer JB, Germine L, Chabris CF, et al. Human face recognition ability is specific and highly heritable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010;107(11):5238-5241.
- Wilson B, Mackintosh NJ, Boakes RA. Transfer of relational rules in matching and oddity learning by pigeons and corvids. *Quarterly Journal of experimental Psychology [B] Comparative and Physiological Psychology*. 1985;37(4):313-332.
- Wilson B, Petkov CI. Communication and the primate brain: insights from neuroimaging studies in humans, chimpanzees and macaques. *Human Biology*. 2011;83(2):175-189.
- Wilson DS, Sober E. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral & Brain Sciences*. 1994;17(4):585-608.
- Wilson DS, Wilson EO. Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Quarterly Review of Biology*. 2007;82:327-348.
- Wilson EO, Brown WL, Jr. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology*. 1953;2:97-111.
- Wilson EO. *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University; 1975.
- Wilson EO. The central problems of sociobiology. In: May RM, editor. *Theoretical ecology. Principles and applications*. Oxford: Blackwell Scientific Publications; 1976. p. 205-217.
- Wilson EO. What is sociobiology? *Society*. 1978;15(6):10-14.
- Wilson EO. *On human nature*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press; 1979.
- Wilson EO. *Consilience: The unity of knowledge*. New York: Alfred A. Knopf; 1998.
- Wilson EO, Hölldobler B. Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2005;102(38):13367-13371.
- Wilson EO. One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. *Bioscience*. 2008;58(1):17-25.
- Wilson EO. *The meaning of human existence*. New York: Liveright Publishing Company; 2014.
- Wilson GE. Christian Science and longevity. *Journal of Forensic Sciences*. 1965;1:43-60.
- Wilson ML, Hauser MD, Wrangham RW. Does participation in intergroup conflict depend on numerical assessment, range location, or rank for wild chimpanzees? *Animal Behaviour*. 2001;61(6):1203-1216.
- Wilson ML, Wrangham RW. Intergroup relations in chimpanzees. *Annual Review of Anthropology*. 2003;32:363-392.
- Wilson ML, Boesch C, Fruth B, Furuichi T, Gilby IC, Hashimoto C, et al. Lethal aggression in Pan is better explained by adaptive strategies than human impacts. *Nature*. 2014;513(7518):414-417.
- Wimmer H, Perner J. Beliefs about beliefs: Representation of constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*. 1983;13(1):103-128.
- Wimsatt WC. Teleology and the logical status of function statements. *Studies in the History and Philosophy of Sciences*. 1972;3:1-80.
- Windholz G. Pavlov's conceptualization of unconditional reflexes, or instincts, within the framework of the theory of higher nervous activity. *Pavlovian Journal of Biological Science*. 1987;22(4):123-131.
- Wingfield JC, Hegner RE, Dufty AM Jr, Ball GF. The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. *American Naturalist*. 1990;136(6):829-846.
- Wingfield JC, Lynn S, Soma KK. Avoiding the 'costs' of testosterone: ecological bases of hormone-behavior interactions. *Brain Behavior and Evolution*. 2001;57(5):239-251.
- Winker K. Subspecies represent geographically partitioned variation, a gold mine of evolutionary biology, and a challenge for conservation. *Ornithological Monographs*. 2010;67:6-23.
- Winter SG. Economic 'natural selection' and the theory of the firm. *Yale Economic Essays*. 1964;4:225-272.
- Winter T, Kaprio J, Viken RJ, Karvonen S, Rose RJ. Individual differences in adolescent religiosity in Finland: Familial effects are modified by sex and region of residence. *Twin Research*. 1999;2:108-114.
- Wirsing AJ, Heithaus MR, Frid A, Dill LM. Seascapes of fear: evaluating sublethal predator effects experienced and generated by marine mammals. *Marine Mammal Science*. 2008;24(1):1-15.

- Wiszevska A, Pawlowski B, Boothroyd LG. Father-daughter relationship as a moderator of sexual imprinting: a facialmetric study. *Evolution & Human Behavior*. 2007;28:248-252.
- Witte K, Sawka N. Sexual imprinting on a novel trait in the dimorphic zebra finch: sexes differ. *Animal Behaviour*. 2003;65:195-203.
- Witte K, Caspers B. Sexual imprinting on a novel blue ornament in zebra finches. *Behaviour*. 2006;143:969-991.
- Wittgenstein L. *Tractatus Logico-philosophicus*. London: Kegan, Paul, Trench, Trubner & Co; 1922.
- Wittgenstein L. *Philosophische Untersuchungen* (posthumous, English: Wittgenstein and Anscombe 1953). Frankfurt am Main: Suhrkamp Verlag; 1953.
- Wittgenstein L, Anscombe GEM. *Philosophical investigations*. Oxford: Blackwell; 1953.
- Wittgenstein L. *The blue and brown books*. Oxford: Blackwell; 1958.
- Wittgenstein L, Hermans WF. *Tractatus logico-philosophicus* (in Dutch). Amsterdam: Athenaeum, Polak & Van Gennep; 1975.
- Wittgenstein L, Nyman H. *Vermischte Bemerkungen* (English: Wittgenstein and Nyman 1980). ed. G.H. von Wright; 1978.
- Wittgenstein L, Nyman H. *Culture and value*. Oxford: Blackwell; 1980.
- Wittgenstein L, Derksen M, Terwee S. *Filosofische onderzoekingen*. Amsterdam: Boom; 1992.
- Wittgenstein L, Waisman F, Baker G. *The voices of Wittgenstein. The Vienna Circle*. London: Routledge; 2003.
- Wolf AP. Explaining the Westermarck effect, or, what did natural selection select for? In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 76-92.
- Wolf AP. Introduction. In: Wolf AP, Durham WH, editors. *Inbreeding, incest, and the incest taboo. The status of knowledge at the turn of the century*. Stanford, California: Stanford University Press; 2005. p. 1-23.
- Wolff P, Song G. Models of causation and the semantics of causal verbs. *Cognitive Psychology*. 2003;47(3):276-332.
- Wolff P. Representing causation. *Journal of experimental Psychology: General*. 2007;136:82-111.
- Wolff P, Shepard J. Causation, touch, and the perception of force. In: Ross BH, editor. *The psychology of learning and motivation*. Vol 58. New York: Academic Press; 2013. p. 167-202.
- Wolff PH. Observations on newborn infants. *Psychosomatic Medicine*. 1959;21(2):110-118.
- Wolpoff MH. Interpretations of multiregional evolution. *Science*. 1996;274(5288):704-706.
- Wong-Riley M. What is the meaning of the ATP surge during sleep? *Sleep*. 2011;34(7):833-834.
- Wood T, Porter E. The elusive backfire effect: mass attitudes' steadfast actual adherence. *Political Behavior*. 2019;41:135-163.
- Woodley de Menie MA, Fernandes HBF, Hopkins WD. The more g-loaded, the more heritable, evolvable, and phenotypically variable: Homology with humans in chimpanzee cognitive abilities. *Intelligence*. 2015;50:159-163.
- Woodley MA. A life history model of the Lynn-Flynn effect. *Personality & Individual Differences*. 2012;53:152-156.
- Woodley MA, Meisenberg G. In the Netherlands the anti-Flynn effect is a Jensen effect. *Personality & Individual Differences*. 2013;54(8):871-876.
- Woodrow H. Time perception. In: Stevens SS, editor. *Handbook of experimental psychology*. New York: John Wiley; 1951. p. 1224-1236.
- Woods RP, Freimer NB, De Young JA, Fears SC, Sicotte NL, Service SK, et al. Normal variants of Microcephalin and ASPM do not account for brain size variability. *Human Molecular Genetics*. 2006;15(12):2025-2029.
- Wrangham R, Wilson M, Muller M. Comparative rates of violence in chimpanzees and humans. *Primates*. 2006;47:14-26.
- Wrangham RW. An ecological model of female-bounded primate groups. *Behaviour*. 1980;75:262-300.
- Wrangham RW, Smuts BB. Sex differences in the behavioral ecology of chimpanzees in the Gombe National Park, Tanzania. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1980;Suppl 28:13-31.
- Wrangham RW. Mutualism, kinship, and social evolution. In: King's College Sociobiology Group, editor. *Current problems in sociobiology*. Cambridge: Cambridge University Press; 1982. p. 269-290.
- Wrangham RW, McGrew WC, de Waal FBM, Heltne PG. *Chimpanzee cultures*. London: Harvard University Press; 1994.
- Wrangham RW. Evolution of coalitionary killing. *Yearbook of Physical Anthropology*. 1999;41:1-30.
- Wray A. Protolanguage as a holistic system for social interaction. *Language & Communication*. 1998;18:47-67.
- Wright AA, Shyan MR, Jitsumori M. Auditory same/different concept learning by monkeys. *Animal Learning and Behavior*. 1990;18(3):287-294.
- Wright Q. *A study of war*. Chicago: University of Chicago Press; 1942.
- Wright R. *The evolution of God*. New York: Little, Brown and Company; 2009.
- Wright S. The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea-pigs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1920;6(6):320-332.
- Wright S. Correlation and causation. *Journal of Agricultural Research*. 1921;20:557-585.
- Wright S. Coefficients of inbreeding and relationship. *American Naturalist*. 1922;56:330-338.
- Wright S. The theory of path coefficients. A reply to Niles's criticism. *Genetics*. 1923;8:239-255.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 1931;16:97-59.
- Wright S. Inbreeding and homozygosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1933;19:411-420.
- Wroblewski EE, Murray CM, Keele BF, Schumacher-Stankey JC, Hahn BH, Pusey AE. Male dominance rank and reproductive success in chimpanzees, *Pan troglodytes schweinfurthii*. *Animal Behaviour*. 2009;77(4):873-885.
- Wu Y, Muentener P, Schulz LE. One- to four-year-olds connect diverse positive emotional vocalizations to their probable causes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(45):11896-11901.
- Wundt W. *Grundriss der Psychologie*. Leipzig: Wilhelm Engelmann; 1896.
- Wundt W. *Völkerpsychologie: Eine Untersuchung der Entwicklungsgesetze von Sprache, Mythos, und Stille*. Leipzig: Wilhelm Engelmann; 1912.
- Wurm SA. Linguistic prehistory in the New Guinea area. *Journal of Human Evolution*. 1983;12(1):25-35.
- Wynn K. Addition and subtraction by human infants. *Nature*. 1992;358(6389):749-750.
- Wynne-Edwards VC. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh: Oliver and Boyd; 1962.
- Xu F. Numerosity discrimination in infants: Evidence for two systems of representations. *Cognition*. 2003;89:B15-B25.
- Xue Y, Frandsen P, Hernandez-Rodriguez J, Hvilsom C, Tyler-Smith C. Mountain gorilla genomes reveal the impact of long-term population decline and inbreeding. *Science*. 2015;348(6231):242-245.
- Yamagata S, Suzuki A, Ando J, et al. Is the genetic structure of human personality universal? A cross-cultural twin study from North America, Europe, and Asia.

- Journal of Personality and Social Psychology. 2006;90(6):987-998.
- Yang TI, Chiao CC. Number sense and state-dependent valuation in cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2016;283(1837) (doi: 10.1098/rspb.2016.1379).
- Yarus M. The meaning of a minuscule ribozyme. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences*. 2011;366(1580):2902-2909.
- Yerkes RM, Yerkes AW. Nature and conditions of avoidance (fear) response in chimpanzee. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1936;21:53-66.
- Yoerg SI. Social feeding reverses learned flavor aversions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Comparative Psychology*. 1991;105:185-189.
- York JE, Davies NB. Female cuckoo calls misdirect host defences towards the wrong enemy. *Nature Ecology & Evolution*. 2017;1:1520-1525.
- Yoshikubo S. Species discrimination and concept formation by rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Primates*. 1985;26:285-299.
- Young LJ, Wang Z. The neurobiology of pair bonding. *Nature Neuroscience*. 2004;7(10):1048-1054.
- Young ML, Harlow HF. Solution by rhesus monkeys of a problem involving the Weigl principle using the oddity method. *Journal of Comparative Psychology*. 1943;35(2):205-217.
- Yu C, Smith LB. Rapid word learning under uncertainty via cross-situational statistics. *Psychological Science*. 2007;18(5):414-420.
- Yuhki M, O'Brien SJ. DNA variation of the mammalian major histocompatibility complex reflects genomic diversity and population history. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1990;87:836-840.
- Yule G. *The study of language*. Cambridge: Cambridge University Press; 1996.
- Yunis JJ, Prakash O. The origin of man: A chromosomal pictorial legacy. *Science*. 1982;215:1525-1529.
- Zadeh LA. Outline of a new approach to the analysis of complex systems and decision processes. *IEEE Transactions Systems Man and Cybernetics*. 1973;3:28-44.
- Zadeh LA. From search engines to question answering systems. The problem of world knowledge, relevance, deduction and precision. In: Sanchez E, editor. *Fuzzy logic and the semantic Web*. Amsterdam: Elsevier; 2006. p. 163-219.
- Zahn-Waxler C. Caregiving emotion, and concern for others. *Behavioral & Brain Sciences*. 2002;25:48-49.
- Zaitlen N, Kraft P, Patterson N, et al. Using extended genealogy to estimate components of heritability for 23 quantitative and dichotomous traits. *Plos Genetics*. 2013;9(5):e1003520.
- Zaitlen N, Young T, Blot WJ, Chanock S, Franceschini, Hsing A, et al. Leveraging population admixture to characterize the heritability of complex traits. *Nature Genetics*. 2014;46(12):1356-1362.
- Zajonc RB. Attitudinal effects of mere exposure. *Journal of Personality & Social Psychology*. 1968;9(2 suppl):1-27.
- Zajonc RB. Mere exposure: A gateway to the subliminal. *Current Directions in Psychological Science*. 2001;10:224-228.
- Zeifman DM. An ethological analysis of human infant crying: Answering Tinbergen's four questions. *Developmental Psychobiology*. 2001;39:265-285.
- Zeiger RS. Food allergen avoidance in the prevention of food allergy in infants and children. *Pediatrics*. 2003;111(6):1662-1671.
- Zentall TR. Animal intelligence. In: Sternberg RJ, editor. *Handbook of intelligence*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2000. p. 197-215.
- Zerfas AJ, Jelliffe DB, Jelliffe EFP. Epidemiology and nutrition. In: Falkner F, Tanner JM, editors. *Human growth. A comprehensive treatise, second edition. Volume 3. Methodology. Ecological, genetic, and nutritional effects on growth*. New York: Plenum Press; 1986. p. 475-500.
- Zerjal T, Xue Y, Bertorelle G, et al. The genetic legacy of the Mongols. *American Journal of Human Genetics*. 2003;72:717-721.
- Zhang J, Webb DM, Podlaha O. Accelerated protein evolution and origins of human-specific features: FOXP2 as an example. *Genetics*. 2002;162:1825-1835.
- Zhu B, Chen C, Moyzis RK, Dong Q, Lin C. Educational attainment-related loci identified by GWAS are associated with select personality traits and mathematics and language abilities. *Personality & Individual Differences*. 2015;72:96-100.
- Zhu Q, Song Y, Hu S, et al. Heritability of the specific cognitive ability of face perception. *Current Biology*. 2010;20:1-6.
- Zhu Z, Vliet-Ostapchouk JV, Milani L, Yang J. Dominance genetic variation contributes little to the missing heritability for human complex traits. *American Journal of Human Genetics*. 2015;96(3):377-385.
- Zimbardo PG, Haney C, Banks WC, Jaffe D. The mind is a formidable jailer: A Pirandellian prison. *New York Times Magazine*. 1973;April 8(Section 6):38-60.
- Zimbardo PG, Maslach C, Haney C. Reflections on the Stanford prison experiment: genesis, transformations, consequences. In: Blass T, editor. *Obedience to authority: Current perspectives on the Milgram paradigm*. Mahwah, N.J.: Erlbaum; 2000. p. 193-237.
- Zimbardo PG. The Lucifer effect: Understanding how good people turn evil. New York: Brockman, inc.; 2007.
- Zimmerman C, Cuddington K. Ambiguous, circular and polysemous: students' definitions of the "balance of nature" metaphor. *Public Understanding of Science*. 2007;16:393-406.
- Zimmerman DR, Spies HG, Rigor EM, Self HL, Casida LE. Effect of restricted feeding, crossbreeding and season of birth on age at puberty in swine. *Journal of Animal Science*. 1960;19(3):687-694.
- Zirkle C. *Death of a science in Russia*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press; 1949.
- Zuberbühler K. A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal Behaviour*. 2002;63:293-299.
- Zuberbühler K, Ouattara K, Bitty A, Lemasson A, Noë R. The primate roots of human language. Primate vocal behaviour and cognition in the wild. In: d'Errico F, Hombert JM, editors. *Becoming eloquent. Advances in the emergence of language, human cognition, and modern cultures*. Amsterdam: John Benjamins Publishing Company; 2009. p. 235-264.
- Zuberbühler K, Arnold K, Slocombe K. Living links to human language. In: Vilain A, Schwartz JL, Abry C, Vauclair J, editors. *Primate communication and human language. Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans*. Amsterdam: John Benjamins Publishing Company; 2011. p. 13-38.
- Zuckerman M. Dimensions of sensation seeking. *Journal of Consulting and Clinical Psychology*. 1971;36(1):45-52.
- Zuckerman M. Optimism and pessimism: Biological foundations. In: Chang EC, editor. *Optimism & pessimism. Implications for theory, research, and practice*. Washington, DC: American psychological Association; 2001. p. 169-188.
- Zuk O, Hechter E, Sunyaev SR, Lander ES. The mystery of missing heritability: Genetic interactions create phantom heritability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(4):1193-1198.

Zuk O, Schaffner SF, Samocha K, Do R, Hechter E, Kathiresan S, et al. Searching for missing heritability: Designing rare variant association studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2014;111(4):E455-E464.

## Zaken register

- 3-deuren dilemma: 260, 277  
 4-kaarten raadsel: 260, 277  
 16 factoren: 107, 449
- A posteriori kennis: 134, 704, 714  
 A priori kennis: 703-713; aantallen 712; causale verbanden 712; dieren 712; logica 704; meetkunde 704; moraal 706; tijd-ruimte 707-709; voorwerpen 709-712
- Aangeboren: 106-107  
 Aangeboren kennis: 703, 711  
 Aangrijpingspunt natuurlijke selectie: 287-298  
 Aantal-vaardigheid: 225-230  
 Aard van de mens: 9-12  
 Aboriginal: 67 (zie Native Australian)  
 Achteraf-voordeel: 270, 277  
 Adaptatie: 34, 112, 134-135, 168, 279  
 Adolescentie: 173-180  
 Adrenarche: 173  
 Afkeer van verlies: 262, 277, 279  
 Afrika: 34, 93  
 Afro-American: 79-80  
 Agape: 421  
 Alarmkretten: 159-165  
 Allel: 290-293  
 Alzheimer, ziekte van: 109, 651  
 Atruiistisch gedrag: 299, 309, 329-330, 335  
 Amerika: 34, 51-53  
 Apartheid: 65  
 Ariër: 54  
 Asian American: 79-80  
 Attitude alignment: 277  
 Australië: 47  
 Australopithecus: 30, 512  
 Autisme: 109  
 Autoriteits-gevoelig: 200
- Backfire effect: 263, 277  
 Bandkeramische cultuur: 58  
 Basale concepten: 138-139, 622  
 Basale dingen: 622  
 Basale kennis: 138  
 Basale natuurwetten: 622  
 Basken: 54, 55  
 Bedrieger: 293  
 Behaviorisme: 132, 560, 688, 697  
 Behoud van de soort: 297-298  
 Behoud van ecosystemen: 298  
 Beleving, zie 'Mentaal proces': 4, 677  
 Belief-bias: 259  
 Beperkende factor: 83  
 Berbers, zie 'Imazighen'  
 Bereidheidspotential: 681-683  
 Bestaan (exist): 5, 61, 448, 709-710  
 Betekenis: 495-503; ander gebruik van 'betekenis' 501; eerste betekenis bij dieren 505; in toetsbare zinnen 502; koppeling aan concept 499; ontstaan 695 Mya 505; oorzaak van signaal 500; van signaal 500
- Betrouwbare signalen: 364  
 Bevestigingsvoordeel: 261, 277, 481, 482  
 Bewustzijn zie 'Mentaal proces': 677-701  
 Bezit: 323  
 Big Five: 191-210  
 Biological Species Concept: 27-28  
 Blank slate, zie 'Onbeschreven blad'  
 Blanke: 67  
 Blindsight: 679  
 Body Mass Index: 93  
 Boeddhisme: 421  
 Bondgenootschappen: 328-329  
 Borstkanker: 651
- Brain/mind-visies: dualisme 684-686, 690, 691; eliminatie materialisme 687, 690, 691; epifenomenalisme 685, 690, 691; functionalisme 688, 690, 691; idealisme 689, 690, 691; identity theory 686-688, 690, 691; interactionisme 684-685, 690, 691; meta-taal 689, 690, 691; psychofysisch parallelisme 685, 690, 691; psychofysisch reductionisme 687
- Broedparasitisme: 315  
 Broedzorg: 315-316  
 Brunner, ziekte van: 651  
 Bruidschap/bruidsprijs: 317
- Cadeautjes: 316  
 Campi Flegrei uitbarsting: 45  
 Castratie, dieren: 174  
 Categorie: 138-166, 223-225, 242-243, 516, 525, 710  
 Categoriefout: 558-561  
 Causaal: attributie, dier 640-641; attributie, mens 640; empirisch vaststellen 676; gedrag 449-450; mechanisch 638-639; misattributie 268; perceptie 639; sociale interacties 639-641; waarnemen 639
- Causaliteit: 632, 637-676; biologie 649-662; erfelijkheid 650-652; ethologie 657-662; evolutie 653-657; doelgericht 648, 653, 654; doelmatig 649, 653, 654; empirisch vaststellen 676; filosofie 641-647; formele wetenschappen 641-643; geneeskunde 662-664; klassieke mechanica 647; kwantummechanica 648; mentaal construct 672; natuurkunde 647-648; psychologie 665-670; relativiteitsleer 647; taal 672; theoretische modellen 670-671; wetenschappen 673-674
- Causaliteitsprincipe: 632, 638, 642  
 Cefalische index, rol omgeving: 486  
 Cerebral Rubicon: 31  
 Challenge hypothese: 173-174  
 Cheater, zie 'Bedrieger'  
 Chieftdom: 367  
 Christendom: 419  
 Circadiaan ritme: 115  
 Cladogram: 24  
 Coalities, zie 'Bondgenootschappen'  
 Cognitieve dissonantie: 482  
 Cognitieve vooroordelen: 280  
 Cohen's d: 15  
 Coherentie-effect: 266, 277  
 Commune: 321, 344; bavianen 351; bonobo 352-353; chimpansee 351-352; makaken 350; mens 420  
 Communicatie: 495-505; binnen lichaam 497-498; buiten lichaam 498-500; dieren 544-545; mensen 545-549; signaal vs teken 495; zoogdieren 508-511  
 Concept: complex 139; koppeling aan signaal 498; simpel 139; vorming in de hersenen 139
- Competitie: 289, 311  
 Competitor: 198  
 Complex idea: 139  
 Complexiteit: 674-676  
 Conformeren aan groepsideeën: 272, 277  
 Conjunctie denkfout: 260, 277  
 Correlatie – oorzaak: 670  
 Correlatiecoëfficiënt: 15  
 Cro-Magnon: 55  
 Crohn, ziekte van: 651  
 Cultuur: 35, 140, 610-611, 687
- Darwinisme, universeel: 12  
 Definitie: 31, 181, 186, 201, 212, 503, 528  
 Demografische transitie: 84  
 Denisova-mens: 34  
 Denkfouten: 272  
 Denkfout van gokkers: 259  
 Deprivatie-experimenten: 144  
 Determinisme: 642, 682-683  
 Diagnostische test: 261  
 Dictator spel: 302, 307  
 Dieren begrijpen gesproken mensentaal: 511  
 Dierenfobie: 162

- DNA: mitochondriaal 26, 37-69; NRY 27, 37-69; nucleair 25
- Doden van kinderen van soortgenoten: 456-458; apen 456; chimpansee 456; evolutionaire verklaring 458, 466; gorilla 457; mens 466; tegenstrategieën 458; zoogdieren 456
- Doden van volwassen soortgenoten: 458-480; chimpansees 459; dianameerkatten 462; eliminatie gemeenschap 459; evolutionair voordeel 462; kapucijnerapen 460-462; leeuwen 462; mens 464-479; normaal gedrag 459; overmacht 459; rode franjeapen 462; wolven 462; Yanomamö 464-466
- Doel: fysiek, zie 'goal' 667-770
- Doel: mentaal, zie 'purpose' 667-770
- Doelgericht: 7, 430, 461, 609, 659-662
- Doelmatig: 7, 110, 429, 609, 658-659
- Doelstelling: 7
- Domesticatie dieren: 436, 461
- Dominantie/leiderschap: 200, 209; chimpansee 324; erfelijkheid 324-325; groene meerkat 319, 323; makaken 325; mens 323, 325; mensenkinderen 325; voortplantingssucces 326-327
- Dualisme: 684-686, 690, 691
- Dubbelzinnigheid: 561
- Echolalie: 182
- Echopraxie: 182
- Economie: 671
- Effectgrootte: 15
- Egalitair: 323, 444
- Egoïstisch gedrag: 299, 309
- Eliminatie materialism: 687, 690, 691
- Empathie: 198 331, 453
- Empirisme: 3, 9, 538
- Endogamie: 390
- Empirische wetenschap: 556
- Epifenomenalisme: 685
- Epigenetica: 122
- Erfelijk: 13, 17, 102; criteria 105; eigenschappen; 106; gedrag 105-135; ziektes 651
- Eskimo's: 53, 67
- Esten: 54
- Ethnocentrisme: 366
- Eugenetica: 82, 491
- Eurazië: 34
- Euro-American: 79-80
- Europa: 53-58
- Eusociaal, zie 'Sociale insecten' en 'Naakte molrat'
- Evolutie: gedrag 113; gericht 656; modellen 294, 299-308; toeval 653
- Evolutionair stabiele strategie: 300
- Exaptatie: 656
- Exogamie: 390
- Exporatie-gedrag: 141
- Facebook: 453
- Factor-analyse: 213, 219-220
- Familie: 345
- Feit: 17, 619, 667
- Feminisme: 420
- Filosofen: zie: Aristoteles, Augustinus van Hippo, Francis Bacon, Maarten Boudry, Rudolf Carnap, David Chalmers, Paul & Patricia Churchland, Democritus, Daniel Dennett, René Descartes, Emile Du Bois-Reymond, Epicurus, Desiderius Erasmus, Euclides, Herbert Feigl, Gottlob Frege, Kurt Gödel, Georg Hegel, Martin Heidegger, Carl Gustav Hempel, David Hilbert, Thomas Hobbes, David Hume, Immanuel Kant, Søren Kierkegaard, Julien Offroy de la Mettrie, Pierre-Simon Laplace, Gottfried Leibniz, John Locke, Lucretia Carus, Ernst Mach, Thomas Nagel, Otto Neurath, Friedrich Nietzsche, Plato, Plutarchus, Karl Popper, Porphyrius, Protagoras, Hillary Putnam, Jean-Jacques Rousseau, Bertrand Russell, Jean-Paul Sartre, Moritz Schlick, Alan Sokal, Herbert Spences, Baruch Spinoza,
- Filosofen (vervolg): Thomas van Aquino, Voltaire, Ludwig Wittgenstein, Zeno van Citium
- Finnen: 54
- Fitness: 289
- Flessenhals (bottleneck): 382
- Flynn-effect: 78-82, 96
- Free-rider, zie 'Klaploper':
- Friedrichshof commune: 420
- Functie: 112; functioneel: 656
- Functionalisme: 685, 690, 691
- Fysiek geweld: 445
- g factor: 212, 254
- Gaia: 298
- Geboortekanaal: 361
- Gedrag: erfelijk 713; doelgericht: Tinbergen, Skinner 661; oorzaken 114-121, 657-658; operant 114; reactief 114; rijping 169-189; spontaan 114; stimulus 116-121; variabel 116; vermijden diepte 171; vliegen 172
- Geeuwen: 182
- Geheugen: 270, 277
- Gehoorzaamheid: 200
- Gelijktijdigheid: 647
- Gemeenschap: 365-369
- Gen, aantallen: 25
- Gen-centrische analyse: 255, 291, 380, 652
- Geneesmiddelen: bijwerkingen 664; homeopathie 664; onderzoek 663; werkzaamheid 663
- Genie ('wolfskind'): 529
- Gereedschap: 234-238
- Germanen: 39
- Gestalt: 149
- Geuzennaam: 68
- Geweld, zie ook 'Dodend': 455-480; grensconflicten 456; rituele veldslagen 456
- Girneys (vocalisaties): 320
- Glimlachen: 152-156
- Goal: 660
- God/goden, antropologie: 298, 582-585;
- Goddelijke wet: 707
- Gonadarche: 173
- Goochelen: 641
- Grammatica: 523, 529; aangeboren grammatica 542; generatieve grammatica 525, 537; grammaticale universals 536; merge 538; morfosyntaxis 515, 524, 526, 533; recursion only 538; tense-mood-aspect 526; woordvolgorde 524, 526, 533
- Gravettien-cultuur: 57
- Greenbeards: 148
- Grenzen aan kennis: 621-624
- Groeicurve: 75
- Groep: 293-297, 342-374
- Groepscohesie: 484
- Groepsdenken: 484; competitie 488; IQ erfelijkheid 487; relevantie erfelijkheid 486-487; samenwerken 488
- Groepsgeweld: battles 467; chimpansee vs mens 476-479; eliminatie van gemeenschap 477; evolutionair voordelig 477; gedragsbesmetting 469; genocide 472; gevolg voor de verliezer 468; gevolg voor de winnaar 468; lynchen 469; massaslachtingen 470; oorlog 467-468; prehistorisch 467; redenen voor geweld 470; rellen 469-470; rooftochten 467; straatgeweld 468
- Groepsgrootte: 365
- Groepsgrenzen: 342
- Groepsoordelen: 262-264, 277
- Groepssamenhang: 277, 278, 366
- Groepsselectie: 295, 296, 653
- Groepsvorming: evolutie 343-345; jagen in groepen 347; keuze 343; primaten 348-356; voortplanting 345; walvissen 347; zoogdieren 347
- Grootgezin: 366
- Grunts (vocalisatie): 320, 509-510
- GWAS: 201, 650, 652
- Habituatie: 140
- Halo-effect: 266, 277



- Handel: 330  
 Hapogroep: 43  
 Haplotype: 43  
 Harde Probleem: 677, 685, 692, 700  
 Harem: 344; gorilla 353; gouden stompneusaap 354; hoelman 353; mantelbaviaan 354; mens 358  
 Hechtingsgedrag: 201; seksuele aantrekking 401  
 Heidelbergse Catechismus: 442  
 Heldhaftigheid: 452  
 Helpen: 198, 330-333  
 Heritabiliteit: 83, 108-109; aantalvaardigheid 229; afkeer van verlies 262; agressie 446, 472; altruïsme 446; ceflisatie-index 486; dominantie 326; empathie 446; gezagsgetrouw 576; gezichtsherkenning 152; hersengrootte 94; imitatie 183; IQ 81, 95-98, 215; lichaamslengte 85; modellen 670-671; motoriek 222; persoonlijkheid 194-197, 200-202; prosociaal gedrag 446; rationeel denken 271; religiositeit 571-574, 577; ruimtelijk 232, 240; schoolprestaties 167; seksueel gedrag 177, 371; sociabiliteit 446; sociale gelijkheid 86; sociale verantwoordelijkheid 446; taalvaardigheid 5451; ultimatum spel 302; vertrouwensspel 303; voortplanting 371; voedseltesten 157-158; vriendelijkheid 446; ziektes 109  
 Hersenen: evolutie: 32-33; hersengewicht 254; historische verandering 76-77; intelligentie 32, 99; primaten 219; sneller dan bewustzijn 681-683; taal 33; vogels 218  
 Hersengewicht: 76-77, 94  
 Hiërarchie: 324  
 Hindoeïsme: 419, 606  
 Hindsight bias: 270  
 Historisch overzicht: 126, 272, 285, 288, 307, 442, 471, 601, 606, 622, 675, 693  
 Historische veranderingen: 71-100  
 Hofmakerij-voeden: 316  
 Hominiden: 21-35  
 Homo:30  
 Homo denisova: 34  
 Homo economicus: 299  
 Homo erectus: 30, 33, 65, 512, 546, 589  
 Homo floresensis: 30, 33  
 Homo habilis: 30, 33, 373, 513, 546, 589  
 Homo naledi: 33  
 Homo neanderthalensis: 30, 33, 546  
 Homo sapiens: 30-35, 65, 589  
 Hongaren: 54  
 Hooglied (bijbel): 363  
 Horizontaal transfer: 24  
 Huidskleur: 47  
 Hulpbehoevende dieren: 330  
 Hulpbehoevende mensen: 330, 332-333  
 Hume's fork: 628  
 Humor: 504  
 Huwelijk: 355  
 Huwelijksregels: 389-398, 414; Christenen 394; Egypte, farao's 390-391; Islam 394; Joden 393-394; koninklijke families 395, 415; Mormonen 395; Nederlandse wet 395; oorsprong; 412; Romeinen 393; Romeins Egypte 391; vermelde redenen 412; Zoroastrisme 392  
 Hygiënisch gedrag: 122  
 Hyperpower: 367, 453  
 Hypothese-testen: 646  
 Idealisme: 689-691  
 Identificeren soortgenoten: 376, 385  
 Identificeren verwanten: 377-383  
 Identity theory: 667, 686-688, 690, 691  
 Ignorabimus (grenzen aan kennis): 621  
 IJstijden: 44  
 Illusie: consensus 263, 277; deskundigheid 267; invloed 268, 277; samenhang 266, 277; superioriteit 264; vaardigheid 277; validiteit 266  
 Imazighen ('Berbers'): 56, 67  
 Imitatie: 180-187; baby 180; chimpansee 183; dieren 183-186; geeuwen 182; orang-oetang 183; resusaap 183; vocalisatie 184; vogels 184  
 Impliciet vooroordeel: 263, 277, 483  
 Impliciete associatie test: 199  
 Impulsiviteit: 200  
 Impunity spel: 302  
 In-groep / out-groep: 311, 366  
 In-groep favoritisme: mens 199, 366; resusaap 368  
 Incest: 376; scheppingsverhalen 394; seksueel misbruik 396  
 Inclusive fitness: 290-291  
 Indiaan: 52, 67 (zie ook: native American)  
 Individualist: 198  
 Indo-europees: 54  
 Indogermanen: 39  
 Inductie: 631-632  
 Industrieel melanisme: 113-114  
 Industriële Revolutie: 74  
 Infectie-ziektes: 898  
 Inprenten: seksueel 149-150; sociaal 148-150  
 Instinct-discussie: 124-135, 491  
 Instinctief gedrag: criteria (oud/nieuw) 134; erfelijkheidsonderzoek 123; positieve/negatieve stimuli 110; soorten 120; vermijding 111  
 Inteelt: 375-416; Amish 406; diersoorten 379; exoten 387; El Sayyid (Palestina) 405; erfelijke afwijkingen 403-407; gevolgen 380-382; gorilla 388; goudhamster 384; intelligentie 406; konijn 387; meeltor 384; muis 384; naakte molrat 379, 386; Pingelap (Oceanië) 406; Unertan (Koerden) 406; Volendam-ziekte 406  
 Inteeltoëfficiënt: 377; volken, DNA 399; volken, stambomen 398  
 Inteeltdepressie: 383; dolfin 387; edelhert 387; jachtlui-paard 386; mens 403-409  
 Inteelstam: 379, 383, 384  
 Inteelvermijding: 383; bavianen 388; berberaap 388; bonobo 389; Canadese gans 385; chimpansee 389; diersoorten 409; erfelijkheid 410; geslachtsverschil 402; gorilla 388; instinctief 411; kibboets 402; mens 389, 402; minor marriages 402; modificatie 411; resusapen 388; sekse-verschil 410; seksuele aantrekking 410; sensitieve periode 411; soortverschil 410; stekelbaarsje 385; verspreiding 383, 410; zebra-visje 385  
 Intelligente keuze: 274, 308  
 Intelligentie: 103, 211-256; aantallen 225-230; abstracte intelligentie 223-231; algemene intelligentie, dieren 215-216; algemene intelligentie, mensen 212; analyseren 230; bewegingsintelligentie 222; categorisatie 223-225; causaliteit 232-234; communicatie 249; dieren 215-256; evolutie 255-256; fluïde intelligentie: 213; fysieke intelligentie 231-234; g factor 212; g-lading 214; gekristalliseerde intelligentie 213; graafwespen 234; habitat-selectie 239; hamsteren 240-241; heritabiliteit 214; hersengrootte 214, 218, 219; hetzelfde/verschillend 223-225; imitatie 187; individuele verschillen 215, 216, 243; intelligent gedrag 212; IQ 213; leren & probleem-oplossen 213; logica 230; meervoudige intelligenties 213, 221-222; misleiding 250-254; natuurgerecht 241-243; natuurlijke vijanden 242; navigatie 240; nestbouw 239; objectpermanentie 231; omgevingsintelligentie 239-241; primaten 216, 219; rotatie-invariantie 231; ruimtelijke visualisatie 231; signaal-intelligentie 249-254; slimme dieren 215-216; sluipwespen 216-218; sociale intelligentie 243-249; sociale intelligentie meten 248; technische intelligentie 234-238; voedsel 242; vogels 216, 218, 232  
 Intelligentietesten: Binet 605; Wechsler (WAIS en WISC) 78, 81; progressive matrices (Raven) 78, 81  
 Intentie: 668, 669, 681  
 Interactionisme: 684-685, 690, 691  
 Interne tegenstelling: 557  
 Intersubjectief: 678  
 Intuïtief handelen: 272  
 Intuïtieve statistiek: 261  
 Inuït: 53, 67  
 Inzicht mens & dier: 220, 697  
 IQ: 71-100; hersengrootte 99; volken 78-79  
 IQ-testen: 71

- Irrationeel gedrag: dieren 275-276; evolutie 277-279; keuze 308; mensen 103, 275-277; voorspelbaar 269
- Irrationele ankers: 268-269, 277
- Islam: 419
- Jagers/verzamelaars: 356
- Jaloezie (seksueel): 5, 364, 372
- Jamna-cultuur: 55
- Jehova's Getuigen: 471
- Jewish American: 79
- Jood: 79
- Just-so stories: 112, 277, 279, 317
- Kaingang (volk): 357, 358
- Kameraadschap: 329
- Karakter, zie 'Persoonlijkheid'
- Katharen: 419
- Kaukasische ras: 54
- Kennis: 4; intersubjectief: 5; subjectief: 5; zie ook: leerinhoud
- Kerngezin: 366
- Khoikhoi: 66
- Kin selection, zie 'Verwanteselectie'
- Kindermoord: 163, 372
- Kindersterfte: 84, 90
- Klaploper: 293
- Kolonisatie: 59
- !Kung: 66
- Kunst: 435
- Kunstmatische intelligentie: 648
- Kwantummechanica: Kopenhagen interpretatie 631, 648; kwantumlogica 634; onbepaaldheid 648; parallele universums 631
- Lachen: 152-156
- Language Bioprogram Hypothesis: 537
- Lappen, zie 'Sami'
- Leefvormen: mens-dier: 610-611
- Leeftijdverschil (man-vrouw): 365
- Leerhoud: 5
- Leersystemen: 145-168, 187; erfelijkheid 145
- Leren: 102, 137-168, 187; conditioneren 141-142; criteria (empirisch) 143-145; dieren 142-143; evolutie 432; evolutionair gevolg 168; herkennen soortgenoten 147-150; herkennen verwanten 150-152; latent leren 141; natuurlijke vijanden 159-165; navigatie 147; oddityleren 224; voedselvoorkeur 156-159
- Lichaamsgewicht: 93
- Lichaamslengte: 71-100; maat voor voorspoed 94
- Liefde: 417-438; Apostel Paulus 418; onderdrukkingsconstruct 420; ontologie 423; seksueel gedrag 426; Symposium (Plato) 418
- Liefdesvarianten: 421; biologische wortels 433; culturele wortels 436; ontstaan 429; ouderdom 430
- Line breeding: 383
- Linda: 260, 277
- Logica: 704
- Logisch redeneren: 258
- Loyaliteitshypothese: 481-492
- Machtige-Voorouder Hypothese: 579-603
- Madagaskar: 50
- Magische zinnen: 4, 298, 556-565
- Marshmallow-test, zie 'Impulsiviteit'
- Matrilokaal: 395
- Meetkunde: 705
- Melkflessen openen: 236
- Mens: aantrekkelijkheid 361, 364; adoptie 333; bondgenootschap 334; bruidsschat/bruidsprijs 317; causale attributie 233-234; dominantie 246, 323; evolutie monogamie 373; gedrag adolescentie 179; geslachtsrijpheid 176-178; intenties toeschrijven 248; leiderschap 246, 323; liefdadigheid 335; liefde 417-438; monogamie 356; ontrouw 359; ontstaan 624; overspel 359; polyandrie 356; polygynie 356; promiscue 356; sociale intelligentie meten 248; sociale structuur 246; Mens (vervolg): testosteron 176; vergelijking met dieren 607-616; verwantschap 313; vijandschap 334; voortplantingssucces 246; voortplantingssysteem 365-365; vreemden 335; vriendschap 321
- Mentaal proces: 4, 7, 560, 560, 677-701; afkeer van incest 401; Bereidheidspotential 681-683; blindsight 679; dieren 697-698; grijpbaar? 700; oorsprong 699; relevantie 700; split brain patient 679-680; taal 699; verklaren 624
- Mere exposure effect: 269
- Metataal: 689-691
- Mindset :268
- Misleiding: 250-254; chimpansees 252; insecten 250; mantelbaviaan 251; mens 253-254; symbolentaal (chimp) 252; vogels 250-251
- Mobbing: 160, 347
- Moederzorg: 432
- Moedig vs. Schuw: 203, 209
- Monogamie: 244, 423; Amerikaanse aapjes 374; diersoorten 369, 374; evolutie 434; gibbon 354, 374; heggenmussen 345; lichamelijke aanpassing 360; mens 356-365; serieel 357; vogels 345, 374
- Monty Hall: 260
- Moraal: 612, 706-707
- Mormonen: 395, 420
- Mortaliteit: 89
- Mosuo (volk): 370, 420
- Multi-male/multi-female groep, zie 'Commune'
- Multipele sclerose: 651
- Multiregionaal: 33
- Mystiek: 202
- Myth of the coy female: 369
- Mythologie; Azteekse mythologie 595; Egyptische mythologie 595; Germaanse mythologie 595; Griekse mythologie 595; Inca mythologie 595; Maya mythologie 595; mythes 590; Olmeekse mythologie 595; Romeinse mythologie 595; sages 590; Scheppingsverhalen: 392-394, 582-585; Soemerische mythologie 595; vooroudermythes 592
- Na-Dené taalgroep: 53
- Naamgeving volken: 65, 68
- Natiestaat: 367
- Native African: 66, 79, 93
- Native American: 52, 67, 79
- Native Australian: 67, 79
- Native European: 79
- Nature/nurture: 14, 447
- Natuurlijke selectie: 276, 283-308
- Natuurwet: 707
- Neef/nicht-huwelijk: 396-397; erfelijke afwijkingen 404-405
- Neger: 66, 93 (zie ook: native African)
- Neofobie vs. Neofilie: 203
- Nepotisme: 277
- Nestblijver: 120
- Nestbouw: 187-189
- Nestvlieder: 120
- Neuraal proces: 677-701
- Nieuw Guinea: 48-50
- Noodzakelijke voorwaarde: 642-643
- Nurture assumption: 193
- Observatie-leren: 141, 184-186, 243-244
- Oceanië: 34, 50
- Oddity-leren: 224
- Oedipus-legende: 375
- Onbeschreven blad: 705
- Oneida commune: 420
- Oneindig: 630-631
- Ontologie: 6, 451, 674, 700
- Ontwikkelingscoëfficiënt: 77, 95
- Oogbewegingen, inzicht 683
- Oorlog: 467-468; definities 473; gevolgen 475; ontstaan staten 475; oorzaken 474; redenen 474; vermijden 473
- Oorspronkelijke bewoner: 65
- Oorzaak, reden: 665-667; verwarring in taal 693

- Oorzaak ziektes: 662-663; blindheid, baby's 662; criteria 662; infecties 662; wiegendood 663
- Openbare-voorzieningsspel: 305, 307
- Operationalisatie: 505, 629, biologie 629; cultuur 611; diagnose 629; erfelijkheid 106-109; fitness 291-293; imitatie 186; instinctief 134; intelligentie 212; inzicht 220; leren 143-145; magische zinnen 564; natuurkunde 629; psychologie 629; raszuiverheid 64; rationeel gedrag 275-276; rijping van gedrag 189; sociabiliteit 319; vrije wil 706; zelfbeheersing 201
- Opoffering: 313,
- Optimale kruisingen: 409
- Optimisme: 202
- Optimisme, niet-realistisch: 265-266, 277
- Oreopithecus: 30
- Orrorin: 30
- Orthogenese: 656
- Ötzi (ijsmummie): 56
- Oude Testament: 396
- Out-of-Africa: 33
- Overextentie: 524
- Overspel: 314, 359
- Ovulatiesignalering: 361
- p-waarde: 15, 634
- Paarband: 346, 355
- Paleo-Eskimo's: 53
- Paleo-indianen: 52
- Paniek-situaties: 333
- Parkinson, ziekte van: 109
- Parochiaal altruïsme: 277, 306
- Passieve omstander: 333
- Path analysis: 97, 670
- Patrilokaal: 395
- Penis, primaten: 360
- Persistentie aan ideeën: 481-492
- Persistentie aan keuzes: 279
- Person vs situation debate: 196, 447
- Persoonlijkheid: 103, 191-210; afgeleid van gedrag 206; Big Five 192; dieren 203-207; dimensies 192; erfelijkheid 194-195; evolutie 208; gedragsvoorspelling 195-196, 204; leeftijd 192-194; seksuele selectie 209; voortplantingssucces 209; wilskracht 197, 201; zelfbeheersing 197, 201
- Pessimisme: 202
- Phenotype matching: 148-151, 381, 400; family-referent 385-386; parent-referent 149-150, 386, 400; self-referent 148, 400; sib-referent 149-150
- Pikgedrag kuikens: 170
- Probleem van inductie: 631-632
- Polyamorie: 424
- Polyandrie: diersoorten 369, 372; mens 344, 357, 424
- Polygynandrie: diersoorten 369, 372; mens 357, 424
- Polygynie: diersoorten 369, 372; mens 357-358, 424
- Pre-adaptatie: 656
- Priming: 107, 268
- Principal Component Analysis: 62-64
- Prisoner's dilemma: 301, 307
- Problem solving set: 269, 277
- Progesteron: 174
- Promiscue: diersoorten 369, 372; mens 357, 359, 424
- Prosociaal: 198
- Prostaatkanker: 651
- Psyche Zie 'Mentaal proces'
- Psychofysisch parallelisme: 685, 690, 691
- Psychofysisch reductionisme: 687
- Psychologie: oorzaak: zie ook 'Reden', 'Gevolg', 'Doel', 'Intentie'
- Pupilreflex: 118
- Purpose: 660
- Putten (door vogels): 235
- Racisme: 491
- Random: 261
- Rangorde: 321-323; belang 322; voortplantingssucces 326-328
- Ras: 58-68
- Rasvermenging: 60-61, 66
- Rationaliteit: 257-281
- Rationeel: 275
- Rationeel eigenbelang: 199
- Rationeel gedrag dieren: 276
- Rationele keuzetheorie: 275
- Rationaliteitsdiscussie: 272
- Rationaliteitstesten: cognitieve reflectie testen 271; syllogisme-testen 271
- Realisme, naïef: 3
- Realisme, natuurwetenschappelijk: 3-4
- Rechttop lopen: 31
- Redeneren: 274
- Reductionisme: 673-674, 687
- Reflex: 115 – 121, 141; baby's 117; erfelijkheid 118; modificatie 119; pupilreflex 118; rekreflex 117; terugtrekreflex 118
- Relatie: 309-337; als neutrale term 318; bondgenootschap 309, 336; concurrentie 336; groepslidmaatschap 310; handelsrelaties 336; machtsrelaties 309, 321-328, 336; seksueel 313-317, 335; verwantschap 309, 312-313, 335; vijandschap 336; vriendschap 309 317-321, 336
- Religie: antropologie 580-585; archeologie 580; bijgeloof 573, 575; bijproduct 579; definitie 569; dieren 575-577; magie 593; mana 593; Karl Marx 587; oorlog 586; Pavlov 597; persoonlijkheid 570; reactie op dood 576-577; regendans 577; reïncarnatie 592; rituelen 591; religieuze genocide 598; sociaal verschijnsel 595; totem 591-592; zelfmoord 574
- Religie, ontstaan; archeologie 580; evolutie 588-591; evolutionair voordelig 599; ghost theory 591, 597; human universal 599; hypothesen over ontstaan 687-593; instinctief 599-600; machthebbers 585-586; Machtige-Voorouder Hypothese 579-603; machtige goden 591; sociale complexiteit 590-591; verklaring natuurverschijnselen 597; vooroudergeesten 588, 591; vooroudermythes 592; voorouderverering 590;
- Religies: 569-603; animisme 592; Boeddhisme 595; Christendom 595; Confucianisme 595; Heilige Boeken 591; Islam 595; Jodendom 595; Taoïsme 595; Tien Geboden 598; Zoroastrisme 595
- Religiositeit: 202, 569-575; devotie 577; erfelijkheid 571-573; gehoorzaamheid 576, 577; heritabiliteit 571-573; levensverwachting 573-575; meetschalen 570; mystiek 571-572, 577; oosters 571, 577; positieve levenshouding 572-573; sociale attitude 574; transcendentie 577; westers 571-572, 577
- Reputatie: 277, 279
- Rijping van gedrag: 102 169-190
- Romantische liefde: 362-364
- Sacade: 119
- Sahelanthropus: 30
- Samenwerken: 198, 294
- Sami ('Lappen'): 54, 365
- Savants: 228S
- Scala naturae: 615
- Scheppingsverhalen: 392-394 582-585
- Schizofrenie: 109
- Scholing: 99
- Schoonheid: 631
- Seculaire verandering: 71-100
- Seksueel dimorfisme: 380
- Seksueel gedrag: 341-374; Japanse makaak 355; paarband 355; sociaal gedrag 355
- Seksueel misbruik: 396
- Seksuele aantrekking door erfelijke overeenkomst: 400
- Seksuele selectie: 209
- Semantic primes: 138
- Self-enhancement: 264-265, 277
- Self-identified race/ethnicity (SIRE): 43, 64
- Selfish gene, zie 'Zelfzuchtig gen'
- Semantic primes: 138
- Sensatie-zoeken: 201
- Sensitieve periode: 148-149, 170, 172, 188,

- Sensitisatie: 140  
 Seville Statement on Violence: 285, 442, 471  
 Shakers: 419  
 Signaal: 496-498; afgrenzing 496; betekenis vgl. oorzaak 497; evolutie 499-500; goal ('doel') 500-502; gevolg 497; hormonaal 498; immuun 498; inhoud 497; neuraal 497; omschrijving 496; oorzaak 497; referentieel 500; voorbeelden 496; zender-ontvanger 499-500  
 Simple ideas: 139  
 Situatie: 445  
 Situationisme: 447  
 Slavernij: 60, 93  
 Sociaal gedrag: 341-374  
 Sociaal economische factoren: 90-93  
 Social value orientation, zie 'Verdelingskeuzes'  
 Sociale complexiteit: 365  
 Sociale context: 561-562  
 Sociale gelijkheid: 92  
 Sociale insecten: 295-296  
 Sociale projectie: 263  
 Sociale vaardigheden: 245  
 Softenon: 107, 109  
 Solitair levend: 348; dwergmaki 348; lemur 348; orang-oetang 348; vingerdier 348  
 Soortbegrip: 27-28, 31, 376  
 Soortkruisingen: gedrag 122-123; soortvorming 147-148; vruchtbaarheid 147  
 Soortvorming: 27-28  
 Spelgedrag: 308  
 Spelregels: 308  
 Spermacompetitie: 355, 360  
 Spiegelen: dieren 183; mensen 180  
 Spiegelneuronen: 185  
 Split brain patient: 679-680  
 Spraak: klanken 513-514; klemtoontalen 514-515; spraakorganen 511-513; toontalen 514-515  
 Stalking: 420  
 Stam (= tribe): 366  
 Stambomen: 21-35; biochemisch 37-69  
 Statistiek: 633  
 Stijlen van leiderschap: 323  
 Straffen: dieren 328; mensen 277, 303, 307, 328  
 Strong reciprocity: 304, 307  
 Subitising: 229  
 Subjectief: 678  
 Superorganisme: 296  
 Syllogisme: 258  
 Systeem 1 / systeem2: 273
- Taaismijziekte: 109, 651  
 Taal: 507-553; bonobo 548; causale processen 672; chimpansee 548; evolutie 541, 546; IQ 508; heritabiliteit 541; instinct 551; interjecties 516, 535; intonatie 536; klanken 535; klemtoon 536; mentaal vs. fysisch 693; prosodie 536; spraak 511-515; stamboom 38, 514; taalstoornissen 542; woorden 535  
 Taalevolutie: 541, 546; communicatie vs. denken 552; eerst concepten, later woorden 546; erfelijkheid 552; evolutionair voordelig (adaptief) 552; macromutatie 552; Neanderthaler 512; overgang (dis)continu 552; selectiedrukken 549-552; vocalisaties vs. gebaren 552; woorden 548  
 Taalvaardigheid: erfelijkheid 541; FOXP2 543; genen 543-544  
 Taalverwerving: 2-woordsfase 524; baby's 517; betekenis 521, 523; brabbelen 518; canoniek brabbelen 518; complexe zinnen 527; creooltalen 534; fases 540-541; gebarentaal 531; generatieve grammatica 525, 537; Genie ('wolfskind') 531; grammatica 523, 529; hoorstoornis 531-532; intonatie 519; klanken 519-520, 528, 533; knorgeluiden (grunts) 517; Language Bioprogram Hypothesis 537; morfosyntaxis 524, 526, 533; mothereese 530-531; overextentie 524; pidgin 534; privé-talen 532-534; rijping 539; sensitieve periodes 528-530, 529; taalbegrip 521; taaldeprivatie 531-534; taalproductie 521; tense-mood-aspect 526; tracheotomie 532;
- Taalverwerving (vervolg): tweede taal 534-535; tweelingen 533; wolfskinderen 531; woorden 521, 529, 533; woordvolgorde 524, 526, 533; zinnen 525-528  
 Tabula rasa, zie 'Onbeschreven blad'  
 Taiwan: 49  
 Teleologie: 644-646; teleologische zinnen 654  
 Telos ('doel'): 644  
 Temperament, zie 'Persoonlijkheid'  
 Template: 151, 187  
 Territorium: 432  
 Terugkoppeling: 115, 648  
 Testosteron: 173-180  
 Theory of mind, zie 'Verplaatsingstest'  
 Third party punishment: 277, 303, 307  
 Tit-for-tat: 301, 307  
 Toba-uitbarsting: 45  
 Toeareg: 56  
 Toetsbare uitspraken: 4, 502, 555-565, 621  
 Touwbeker-cultuur: 55  
 Tragedy of the commons: 304  
 Transplantatie probleem: 270  
 Tribe, zie 'Stam'  
 Trobrianders: 397  
 Trolley problem: 270  
 Turing-test: 688
- Uitteelt: 375-416; gevolgen 382, 407-408; luipaardkikker 385; mens 407-409  
 Ultimatum spel: 277, 301, 307; chimpansees 302  
 Universals, human: 16
- Verantwoordelijkheid: 683  
 Verdelingsspelen: 198, 262, 277, 299-308  
 Verklaren (explain): 5, 561  
 Verliefdheid: 362, 370, 423  
 Vermenging Hominiden: 34  
 Vermenging mensenrassen: 59-64  
 Vermijdingsgedrag: 163-165, 172  
 Verplaatsingstest: 246-247  
 Verstand: 608  
 Vertrouwen spel: 302  
 Verwanten bevoordelen: 433  
 Verwantschap: 377; cultureel begrip 390; DNA 379; in-teeltcoëfficiënt: 377, 398, 399; stamboom 378; termen 391; verwantschapscoëfficiënt 377; verwantschapsgraad 377  
 Verwanteselectie: 291  
 Verworven: 106-107  
 Vissen-alarmstoffen: 159  
 Visuele kloof: 171-172  
 Vitalisme: 649  
 Vlooiëgedrag (apen): 318  
 Vocalisaties dieren: 498; aanpassing 508-509; alarmkreten 509; bonobo 509; brulaap 509; bultrug 508; chimpansee 509-511; contactgeluiden 509-510; dwergzijde-aapje 509; gibbon 509; grunts 320, 509-510; kortdurend 509; langdurend 509, 511; olifant 508; onveranderlijk, erfelijk 508; orang-oetang 509; veranderlijk 508-511; vleermuis 508  
 Vocalisaties mens: 499; interjecties 516; koppeling aan concepten 499; protofonen 516; vegetatieve geluiden 516; vóórtaalse geluiden 517  
 voeding: 86-89  
 Voedselopname: 120  
 Volken: Aboriginal: 67; Ariër: 54; Basken: 54, 55; Berbers, zie 'Imazighen'; Blanke: 67; Eskimo's: 53, 67; Esten: 54; Finnen: 54; Germanen: 39; Hongaren: 54; Imazighen ('Berbers'): 56, 67; Indogermanen: 39; Kaingang (volk): 357, 358; Kaukasische ras: 54; !Kung: 66; Lappen, zie 'Sami'; Mosuo (volk): 370, 420; Neger: 66, 93; Sami ('Lappen'): 54, 365; Toeareg: 56; Trobrianders: 397; Yanomamö: 321, 397  
 Voorkeur van mannen: chimpansee 361, 364, 371; mens 361, 364, 371  
 Voortplanting: 356-365; gedrag 345; seksueel, evolutie 431

- Voortplantingsbarrière: 28  
Voortplantingspatronen: erfelijkheid 369-372; evolutie 372-373; feitelijk 357; toegestaan 357  
Voortplantingsruimte: 372  
Voortplantingssucces: apen 326; chimpansee 336; gorilla 336; makaken 336; mantelbaviaan 336; mensen 327, 336, 356-365  
Vooruitzien: 230  
Vreedzame samenlevingen: 467  
Vriendjespolitiek: 277  
Vriendschap, zie onder 'Relaties'  
Vrije wil: 683, 706  
Vulkanen: 45
- Waar ('true'): 635  
Waarde: 255, 430  
Waarheid: 562-563, 635  
Waarom-vragen: 667  
Wapens: 475  
Wasons selectie taak: 250  
Wederzijds altruïsme: 329  
Westermarck effect: 401-402  
Wetenschap: 4-5; formeel/empirisch 627-635  
Wetenschappelijke kennis: 4-5  
Wiegendood: 663  
Wiener Kreis: zie: Rudolf Carnap, Herbert Feigl, Kurt Gödel, Carl Gustav Hempel, Otto Neurath, Moritz Schlick  
Wiskunde: 704  
Wreedheid: 330-331
- Yanomamö: 321, 397; vermelde redenen voor geweld 466
- Zelfbeheersing: dieren 207; mensen 200-201  
Zelfopoffering: 290  
Zelfreferentie: 686  
Zelftranscendentie: 570  
Zelfzuchtig gen: 293, 380  
Zen: 704  
Ziel, antropologie: 581-582;  
Zoroastrisme: 392, 419

## Personen register

- Abubacer: 705  
 Adler, Alfred: 9  
 Alexander de Grote: 471  
 Allee, Warder: 288  
 Allport, Floyd, H.: 288  
 Ardrey, Robert: 7, 126, 442  
 Aristoteles: 61, 124, 125, 138-139, 258, 288, 310, 501, 544, 558, 581-582, 601, 606, 607, 615, 627, 634, 644-645, 653, 675, 693, 705  
 Asch, Solomon: 272, 277  
 Ashoka: 471  
 Attila de Hun: 471  
 Augustinus van Hippo: 412, 442, 503, 601, 606  
 Avicenna: 705  
 Axelrod, Robert: 285, 442, 622
- Bacon, Francis: 481  
 Baerends, Gerard: 216  
 Baillargeon, Renée: 232, 707, 711  
 Bain, Alexander: 126  
 Bandura, Albert: 169  
 Bateson, Patrick: 381, 382  
 Baudin, Louis: 272  
 Bauer, Raymond: 482  
 Bayes, Thomas: 632, 646  
 Berg, Joyce: 307  
 Bergson, Henri: 126, 649, 675  
 Bernard, Claude: 650  
 Bickerton, Derek: 534, 536  
 Binet, Alfred: 605  
 Blavatsky, Helena: 675  
 Bloom, Lois: 522-527, 641  
 Blumenbach, Johann Friedrich: 54, 58, 61  
 Boas, Franz: 131, 486, 491, 607, 610  
 Bodin, Jean: 453  
 Boeddha: 471  
 Boehm, Christopher: 285, 323, 442, 444  
 Boesch, Christophe: 459  
 Boghossian, Paul: 703, 706-708  
 Bolyai, Janos: 705  
 Bolton, Gary: 307  
 Boudry, Maarten: 258, 563  
 Bowlby, John: 201  
 Bowles, Samuel: 277, 285, 442, 471, 622  
 Boyer, Pascal: 597  
 Bridgman, Percy Williams: 629  
 Brouwer, Bertus: 704  
 Bruno, Giordano: 601  
 Bunge, Mario: 6, 451, 628, 634, 665-666, 672, 679, 693  
 Buss, David: 9-10, 362, 364, 369, 418, 562
- Cann, Rebecca: 452  
 Carnap, Rudolf: 4, 6, 500, 502, 503, 505, 601, 620, 628-629, 634, 675, 676, 678  
 Cattell, Raymond Bernard: 192  
 Cavalli-Sforza, Luigi Luca: 38, 57-59, 68  
 Chagnon, Napoleon: 11, 321, 323, 464-466  
 Chalmers, David: 686, 693, 696, 700  
 Cheney, Dorothy: 317-319, 605  
 Choi, Jung-Kyoo: 277, 285, 442, 471, 622  
 Chomsky, Noam: 525, 537-538, 550-551, 605, 675  
 Christus, Jesus: 442, 471  
 Chua, Amy: 453, 596  
 Churchill, Winston: 230  
 Churchland, Paul, Patricia: 689, 689, 693  
 Cinyabuguma, Matthias: 307  
 Columbus, Christoffel: 67  
 Confucius: 10, 421, 471, 583, 606  
 Copernicus, Nicolaas: 601  
 Cortés, Hernán: 471  
 Costa & McCrea: 192  
 Craig, Wallace: 111
- Crick, Francis: 693  
 Cruze, Wendell: 170  
 Cusanus: 704
- Damasio, Antonio: 689, 693, 696  
 Dart, Raymond: 288, 297, 441, 442, 471  
 Darwin, Charles: 21-22, 605, 652; brain/mind 693; classificatie 21; competitie 285, 287, 312, 442; eilandbewoners 163; evolutie 633, 675; geleidelijke overgangen 31, 606; glimlachen 155; hersenen 32; huwelijksregels 412; instinct 126, 128, 189; inteelt 403; ; inteeltvermijding 411; intelligentie 217; intelligentie bij dieren 608; intuïtief handelen 275; mensenras 58-59; mentale termen 695; natuurlijke selectie 288, 622; pikgedrag kuitens 170; religie 601; samenwerken 294, 442; socialisme 489; survival of the fittest 289; taal 513, 551-552; taal: imitatie, zingen 545; taal: selectie 547; soortgebrip 48; tautologisch 633; titel boek 27; vermijden roofdieren 162-163; verschillen mens-dier 613-614; verspreking 297; voorkeur voor vreemde 398  
 Davidson, Donald: 6, 666, 686, 693  
 Dawkins, Richard: 288-291, 295, 335, 442, 550, 601, 622, 675  
 De Broglie, Louis: 673  
 De Groot, Hugo: 471  
 De Waal, Frans: 7, 217, 245, 285, 309, 331, 342, 442, 451, 453, 471, 550, 605-607, 660, 622, 675, 698  
 Democritus: 606, 620, 642, 644, 675, 693  
 Dennett, Daniel: 501, 601, 669, 689, 696, 699  
 Descartes, René: 126, 507, 581, 599, 601, 606, 675, 675, 693, 694, 697, 701  
 Diderot, Denis: 601, 675  
 Djengis Khan: 471  
 Dobzhansky, Theodozius: 17, 100, 110, 288, 379, 380, 622; doelmatig 11; ras 58; stamboom 23  
 Du Bois-Reymond, Emile: 620, 685, 700  
 Duchenne, Guillaume Benjamin 152  
 Dunbar, Robin: 337, 365, 550  
 Dunlap, Knigh: 126, 133, 622  
 Durkheim, Émile: 288, 587, 594, 596, 601
- Eccles, John: 684, 693, 696  
 Eibl-Eibesfeldt, Ireneaus: 112, 146, 154, 605, 622  
 Einstein, Albert: 601, 647-648, 707  
 Ekman, Paul: 152-156  
 Elias, Norbert: 453  
 Elliot-Smith, Grafton: 285, 442  
 Ellis, Henri Havelock: 285, 442, 471  
 Emerson, Alfred: 288  
 Engels, Friedrich: 74, 126, 486  
 Epicurus: 601, 642  
 Erasmus, Desiderius: 471  
 Ericsson, Anders: 126  
 Euclides: 628, 634, 707  
 Eysenck, Hans: 192, 688
- Fabre, Jean-Henri: 129, 216-218, 601  
 Fechner, Gustav: 693, 712  
 Fehr, Ernst: 272, 277, 285, 307, 442  
 Feigl, Herbert: 629, 693  
 Fischhoff, Baruch: 277  
 Fisher, Ronald: 288, 291, 380, 622, 652  
 Flynn, James: 78-82, 96  
 Fodor, Jerry: 689, 693, 699  
 Franklin, Benjamin: 471  
 Frazer, James: 412 587  
 Frege, Gottlob: 503  
 Freud, Sigmund: 10, 130-131, 288, 297, 375, 412, 420, 587, 597, 601, 688  
 Friedman, Milton: 299  
 Fromm, Erich: 285, 442
- Galenus, Claudius: 693  
 Galileo Galilei: 601, 628, 634, 642  
 Galton, Francis: 213  
 Gandhi, Mahatma: 442, 471

- Gardner, Howard: 2134-215, 275, 605  
 Gauss, Carl Friedrich: 705  
 Ghizelin, Michael: 335, 442  
 Gigerenzer, Gerd: 261, 275  
 Gilgamesh: 363  
 Gödel, Kurt: 601  
 Goodall, Jane: 216, 217, 237, 245, 256, 285, 309, 317, 459, 550, 605, 622, 660  
 Goodman, Nelson: 6  
 Gould, Stephen Jay: 288, 601  
 Greenberg, Joseph: 52, 536  
 Greenwald Anthony: 199, 272, 277  
 Griffin, Donald: 698  
 Güth, Werner: 272, 277, 285, 307, 442
- Haeckel, Ernst: 39, 61  
 Haldane, J.B.S.: 288, 313, 622  
 Hamilton, Bill: 285, 288, 290-291, 298, 442, 622  
 Hardin, Garret: 285, 442  
 Hardy, Godfrey Harold: 106  
 Harlow, Harry: 149  
 Harris, Judith Rich: 193  
 Hegel, Georg: 471  
 Heidegger, Martin: 601, 606  
 Heider, Fritz: 272, 277, 639  
 Heinroth, Oskar: 126  
 Hempel, Carl Gustav: 561, 632, 638, 643, 667, 675  
 Hilbert, David: 622, 631  
 Hinde, Robert: 112, 126, 144, 310, 322  
 Hobbes, Thomas: 285, 442, 453, 471, 606, 693-694  
 Homerus: 363  
 Hrdy, Sarah Blaffer: 369  
 Hubbard, Ron: 675  
 Hull, Clark: 131  
 Hume, David: 126, 127, 139, 285, 288, 297, 442, 481, 544, 600, 601, 606, 607, 627, 632, 634, 642, 678, 703, 705, 709  
 Hurford, James: 505, 547  
 Huxley, Julian: 288  
 Huxley, Thomas: 285, 288, 441, 601, 693
- Isaac, Mark: 307
- Jablonka, Eva: 622  
 James, William: 7, 126, 130, 189, 501, 560, 581-582, 601, 606, 622, 665, 675, 693, 695, 708  
 Jensen, Arthur: 78, 81, 212  
 Jerison, Harry: 678, 699  
 Jevons, W. Stanley: 228
- Kagan, Jerome: 176  
 Kahneman, Daniel: 258, 261, 272, 277, 307  
 Kant, Immanuel: 127, 375, 419, 471, 599, 601, 606, 653, 656, 675, 693, 694, 704, 712  
 Kantor, Jacob: 126, 133, 622  
 Keeley, Lawrence: 442, 471  
 Keltner, Dacher: 442  
 Kierkenggaard, Søren: 601  
 King, Maarten-Luther: 442, 471  
 Koch, Robert: 662  
 Koffka, Kurt: 558  
 Köhler, Wolfgang: 216, 217, 237, 256, 605, 659, 697  
 Kornblith, Hilary: 698  
 Kornhuber, Hans Helmut: 681  
 Kortlandt, Adriaan: 120, 605  
 Kroeber, Alfred: 131, 606  
 Kropotkin, Peter: 285, 288, 294-295, 441, 442, 622  
 Kruger, Justin: 272  
 Kuhl, Patricia: 520-521  
 Kuo, Zing Yang: 126, 133
- La Mettrie, Julien Offroy de: 601, 606, 606, 675, 693, 694  
 Lamarck, Jean-Baptiste: 622  
 Lamme, Victor: 675, 680  
 Langer, Ellen: 272, 277  
 Laplace, Pierre-Simon: 259, 272, 601, 632, 642, 693
- Lashley, Karl: 7, 560, 665, 693  
 Latané, Bibb: 285, 333, 442  
 Lee, Richard: 323  
 Leibnitz, Gottfried: 601, 693  
 Lehrman, Daniel: 126, 133-134, 170  
 Lenin: 486  
 Lenneberg, Eric: 225, 550, 710  
 Lévi-Strauss, Claude: 342, 389-390, 412, 597, 606  
 Levine/Campbell: 285, 342-343, 442  
 Lewontin, Richard: 61  
 Libet, Benjamin: 681-683  
 Linnaeus: 31, 606  
 Lobachevsky, Nikolai Ivanovich: 705  
 Locke, John: 110, 125, 126, 139, 544, 601, 606, 607, 635, 693, 705  
 Loftus, Elizabeth: 270, 277  
 Lorenz, Konrad: 112, 119, 120, 126, 131, 133-134, 149, 168, 288, 297, 322, 442, 461, 471, 559, 605, 623, 638, 675, 688, 712  
 Lotka, Alfred: 288, 297  
 Lovelock, James: 298  
 Luchins, Abraham: 272, 277  
 Lucretius Carus: 601, 675, 693  
 Lukasiewicz, Jan: 704  
 Lumumba, Patrice: 65  
 Lysenko, Trofim: 126, 285
- Mach, Ernst: 6  
 Machiavelli, Nicolo: 442, 471  
 Mackie, John Leslie: 642, 643  
 MacLean, Paul: 288, 298  
 Mahavira: 471  
 Mahesh, Maharashi: 675  
 Malinowski, Bronislaw: 288, 342, 397, 412, 441, 442, 587-588, 593, 595  
 Malthus, Thomas: 84, 287, 285, 471  
 Margulis, Lynn: 285, 298, 442  
 Marler, Peter: 126, 146  
 Marwell, Gerald: 307  
 Marx, Karl: 285, 486, 601  
 Maslow, Abraham: 10, 285, 442  
 Maynard Smith, John: 285, 288, 291, 300, 309, 442, 622  
 Mayr, Ernst: 110, 134, 255, 649  
 McClintock, Charles: 198, 272, 277, 300  
 McGinn, Colin: 693  
 Mead, Margaret: 126, 131  
 Mendel, Georg: 106  
 Michotte, Albert: 638-639, 643, 673  
 Milgram, Stanley: 442, 443  
 Mill, John Stewart: 693-695  
 Mischel, Walter: 11, 15, 196, 200, 447, 688  
 Mohammed – Profeet: 471  
 Montagu, Ashley: 61, 126, 132, 285, 441, 442, 471, 622  
 Montesquieu: 471  
 More, Thomas: 285, 442  
 Morris, Desmond: 605
- Nagel, Thomas: 675, 696, 700  
 Napoleon Bonaparte: 471  
 Neurath, Otto: 675  
 Newton, Isaac: 601, 647, 707  
 Nietzsche, Friedrich: 471, 601  
 Nisbett, Richard: 272, 277  
 Nishida, Toshiada: 460  
 Nowak, Martin: 288  
 Nyhan, Brendan: 272, 277
- Offroy de la Mettrie, Julien: zie La Mettrie  
 Oller, D. Kimbrough: 516-518  
 Owen, Robert: 126, 128, 285, 442, 601, 606
- Pascal, Blaise: 274, 503, 601, 628  
 Patton, George: 471  
 Pavlov, Ivan: 119, 126, 132, 141, 599, 606, 649, 693  
 Pearson, Karl.: 646  
 Pelagius: 285, 442

- Penn, Derek: 606  
Pétain, Phiolippe: 471  
Piaget, Jean: 233, 707  
Pinker, Steven: 11, 16, 17, 65, 285, 442, 503, 541, 550-551, 693  
Pizarro, Francisco: 471  
Place, Ullin: 693  
Plato: 61, 310, 401, 412, 419, 421, 581-582, 601, 606, 675  
Plutarchus: 601, 606  
Popper, Karl: 675, 684, 693, 696  
Porphyrius: 606  
Power, Margaret: 285, 442  
Premack, David: 606  
Protagoras: 601  
Proudhon, Pierre: 471  
Putnam, Hilary: 693  
Pythagoras: 606, 631
- Quine, W.V.O.: 505, 523, 674, 675, 686-687, 693; Duheim-Quine problem 628
- Radcliffe-Brown, Alfred: 288  
Ramses II: 471  
Rand, Ayn: 280, 285, 442, 601, 606  
Rapoport, Anatol: 272, 301, 307  
Revlín, Russ: 272  
Rey, George, 693  
Riemann, Bernhard: 705  
Rogers, Carl: 285, 442, 643  
Romanes, George: 126, 129, 217  
Rothbart, Mary: 197  
Rousseau, Jean-Jacques: 285, 311, 312, 441, 442  
Rusbult, Cary: 272, 277  
Ruse, Michael: 675  
Russell, Bertrand: 601, 643  
Ryle, Gilbert: 693
- Sartre, Jean-Paul: 12, 606  
Savage-Rumbaugh, Sue: 216, 529  
Schjelderup-Ebbe, Thorleif: 309, 321-322  
Schleicher, August: 38  
Schleiermacher, Friedrich: 601  
Schlick, Moritz: 646, 674-675  
Schneirla, Theodore: 126, 622  
Schopenhauer, Arthur: 420  
Schrödinger, Erwin: 288, 298, 693  
Searle, John: 669  
Sechenov, Ivan: 675  
Seligman, Martin: 285  
Selvin, Steve: 272, 277  
Seyfarth, Richard: 317-319, 605  
Shaka Zulu: 471  
Sherif, Muzafer: 443  
Sherrington, Charles: 119, 141, 675  
Simon, Dan: 272, 277  
Simon, Herbert: 272  
Singer, Peter, 12  
Siyaj K'ak: 471  
Skinner, Burrhus: 7, 115, 141-142, 495-496, 538, 560, 575, 605, 606, 607, 622, 629, 641, 661, 665, 673, 675, 693  
Smart, John Jamieson: 693  
Smith, Adam: 285, 288, 297  
Sokal, Alan: 563, 690  
Spalding, Douglas: 126, 129, 170  
Spearman, Charles: 212  
Spelke, Elizabeth: 232, 707, 711  
Spencer, Herbert: 126, 128, 170, 288, 367, 471, 587-603, 620  
Sperry, Roger: 679, 696  
Spinoza, Baruch: 601  
Steiner, Rudolf: 675  
Stendhal (pseudoniem): 420  
Strawson, Peter Frederick: 6  
Sumner, William Graham: 134, 285, 367, 442  
Sun Tzu: 471  
Swaab, Dick: 559, 675, 693
- Swammerdam, Jan: 675
- Teilhard de Chardin, Pierre: 601, 606, 675  
Tennov, Dorothy: 362  
Thomas, Alexander: 196  
Thorndike, Edward: 11, 126, 131, 141, 142, 216, 217, 275, 605, 606  
Thorpe, William: 126, 168, 673  
Tinbergen, Nico: 26, 112, 120, 126, 133, 146, 605, 665, 675, 688, 698, 699  
Tolman, Edward: 119, 126, 141, 240  
Tolstoy, Leo: 471  
Tomasello, Michael: 606  
Tooby & Cosmides: 11, 112, 166  
Trivers, Robert: 285, 288, 622, 653  
Turchin, Peter: 471  
Turney-High, Harry Holbert: 442, 471  
Turing, Alan: 688, 693  
Tversky, Amos: 258, 261, 272, 277  
Tylor, Edward Burnett: 412, 587-593, 601, 602
- Valentine, C.W.: 162, 181  
Van Aquino, Thomas: 125, 126, 401, 412, 581, 599, 601, 606, 607  
Van Assisië, Franciscus: 442, 471  
Van Creveld, Martin: 442, 471  
Van der Dennen, Johan: 471, 474  
Van Dongen, Paul: 214, 218, 254, 289, 318, 505, 562, 635, 673, 679, 686  
Van Hooff, Jan: 152  
Van Lommel, Pim: 675  
Van Vugt, Mark: 288, 471  
Vendler, Zeno: 693  
Voltaire: 601  
Von Clausewitz, Carl: 471  
Von Helmholtz, Hermann: 675  
Von Moltke, Helmuth: 471  
Von Neumann & Morgenstern: 199, 299  
Von Uexküll, Jakob: 712  
Von Schlegel, Friedrich: 54  
Vos Savant, Marilyn: 260
- Waddington, Conrad: 622  
Wallace, Alfred Russell: 126, 129, 285, 442, 606, 622, 675  
Watson, Peter: 260, 272, 277, 482  
Watson, John: 7, 111, 126, 132-133, 560, 606, 622, 665, 675, 693, 695  
Watts, David: 459  
Weber, Ernst Heinrich: 712  
Wechsler, David: 78, 81, 605  
Weinberg, Wilhelm: 106  
Weinstein, Richard: 272, 277  
Weismann, August: 293  
Wells, Wesley: 126  
Westermarck, Edvard: 355, 412; instinctieve inteeltvermijding 411  
Whitehead, Alfred North: 6  
Whitman, Charles: 126  
Wiener, Norbert: 648, 653  
Wierzbicka, Anna: 138, 140, 503  
Williams, George: 112, 288, 622  
Wilson, David Sloan: 295, 653  
Wilson, Edward O.: 285, 288, 295, 380, 441, 442, 501, 622, 653  
Wittgenstein, Ludwig: 6, 500, 503, 505, 601, 620, 632, 642, 666, 675, 693, 696  
Wright, Sewall: 100, 288, 290, 379-380, 441, 622, 670  
Wundt, Wilhelm: 126  
Wynne-Edwards, V.C.: 285, 288, 442, 622
- Zajonc, Robert: 272  
Zarathustra: 392  
Zeno van Citium: 285, 442  
Zimbardo, Philip: 285, 442, 443, 447, 452  
Zoroaster: zie Zarathustra  
Zuckerberg, Mark: 285



## Soorten register

- Ardipithecus: 30, 65, 589  
 Australische slijkljister: 250  
 Australopithecus: 30, 33, 361, 589
- Baviaan: 226, 332, 349, 369, 351, 388, 456  
 Beer: 347  
 Beermakaak: 322  
 Beo: 184  
 Berberaap: 388  
 Bijen-eter: 379  
 Bizon: 369  
 Bolpijlinktvis: 204  
 Bonobo: afstamming 30, 589; dominantie 322, 324; geweld 456; inteeltvermijding 389; rangorde 321, vocalisaties 509, 510; voortplanting 34, 352-353, 369, 372; vooruitzien 230  
 Bonte klauwierkraai: 251  
 Bonte vliegenvanger, 160, 379  
 Bruine doornsnavel: 251  
 Bruine rat: 142-143, 175, 171, 185, 207, 226, 232, 240  
 Brulaap: 349, 456, 457  
 Buffel: 331  
 Bultrug: 508, 511
- Canadese gans: 385  
 Carolina-eend: 171, 226  
 Chimpansees: adolescentie 175-176; adoptie 332; afstamming 30, 589; beperkingen 615-161; bondgenootschappen 329; causale kennis 233; dominantie 245, 322, 324; dood 576; geboortekanaal 361, gereedschap 237; geweld 456; glimlachten 156; herkenning 150-151; imitatie 183, 185; intelligentie 216, 219-220, 230; inteeltvermijding 389; 'inzicht' 220, 697; geslachtrijpheid 175-176; hormonen 175-176; koppeltjes (consorts) 351, 357, 372; misleiding 252, oddity-leren 224, persoonlijkheid 207; rangorde 321, regendans 577; ruimtelijke oriëntatie 240; seksuele voorkeur 361, 364; sociale structuur 245; tellen 227, troosten 331; vermijdingsgedrag 163; vermogens 615-616; vertrouwensspel 321; vocalisaties 509, 510; voortplanting 336, 349, 351-352, 369, 372; vooruitzien 230; vriendschap 320  
 Cichlides: 150  
 Cro-Magnon: 55
- Darwinvinken: 163  
 Denisova-mens: 34  
 Dertienstreep-grondeekhoorn: 241  
 Diadeemmeerkat: 326, 456  
 Dikkopelrits: 159  
 Doodshoofdaapje: 349  
 Driedoornig stekelbaarsje: 385  
 Drieteenmeeuw: 150  
 Drongo: 251  
 Duif: 141, 188, 223, 226, 231, 575  
 Dwergmaki: 349  
 Dwergpapegaai: 122, 369, 372  
 Dwergplevier: 251  
 Dwargzijde-aapje: 509
- Edelhert: 372, 387  
 Eend: 143, 149  
 Ekster: 369  
 Elrits: 159, 204  
 Epauwletspreeuw: 158  
 Ezel: 207
- Falklandgans: 163  
 Falklandwolf: 163  
 Fazant: 369, 372  
 Franje-aap: 349
- Galago: 349
- Gambel's mees: 241  
 Gans: 148, 149, 369, 372  
 Geit: 171  
 Gevlekte hyena: 322  
 Gibbon: 123, 322, 349, 354, 369, 372, 388, 456, 511  
 Glanstroepiaal: 158  
 Gnoe: 322  
 Gorilla: 207, 322, 331, 336, 349, 353, 361, 369, 372, 388, 456, 457  
 Gouden stompneusaap: 354  
 Goudhamster: 143, 384  
 Graafwesp: 234  
 Grasparkiet: 184, 226  
 Grauwe gors: 379  
 Grijs roodstaatspapegaai: 219, 235  
 Groene meerkat: 160-162, 207, 318-320, 510  
 Grote lansneusvleermuis: 508  
 Guppy: 204, 207, 225
- Halfmaki: 349  
 Haring: 369  
 Heggenmus: 346, 358, 372  
 Hoelman: 353, 456  
 Hominiden: 21-35, Ardipithecus: 30, Cro-Magnon: 55, Denisova-mens: 34, Oreopithecus: 30, Orrorin: 30, Sahelanthropus: 30  
 Homo: 30  
 Homo denisova: 34  
 Homo erectus: 30, 33, 65, 589  
 Homo floresensis: 30, 33, 589  
 Homo habilis: 30, 33, 373, 589  
 Homo naledi: 33  
 Homo neanderthalensis: 30, 33  
 Homo sapiens: 30-35, 65, 589  
 Hond: 141, 171, 174, 205, 207, 216, 347, 379, 511  
 Honingbij: 122, 229  
 Huismuis: 157, 226, 372, 379, 381-382, 384  
 Huismus: 235, 250, 379  
 Hyena: 207
- IJsduiker: 239  
 Indigo-vink: 147  
 Indri: 349  
 Inktvis: 204, 225
- Jacana: 369, 372  
 Jachtluipaard: 386-387  
 Japanse kwartel: 379  
 Japanse makaak: 244, 355, 388, 510  
 Java-aap: 237
- Kangoeroe: 121  
 Kanzi (bonobo): 529  
 Kapucijneraap: 223, 235, 236, 322, 349, 456  
 Kat: 141, 142, 171, 207, 216, 224, 243, 369, 372, 379  
 Kauw: 219, 223, 226, 322, 369  
 Kea: 219, 235  
 Keizerpinguïn: 369, 372  
 Kip: 143, 170-171, 226, 345, 369, 372  
 Kleine karakiet: 251  
 Knobbelzwaan: 632  
 Koekoek: 149, 251, 372  
 Kolibrievlinder: 121  
 Konijn: 387  
 Koolmees: 159, 204, 219, 235, 250, 369, 385  
 Kwak: 242  
 Kwartel: 157, 185
- Leeuw: 226, 347, 369, 372, 462  
 Lemur: 216, 349, 456  
 Lijster: 186, 235  
 Lori: 349  
 Luipaardkikker: 385
- Maanvis (Pterophyllum): 225  
 Makaken: 322, 336, 349, 35, 372, 387, 456

- Mandril: 349  
 Mangroveeiger: 242  
 Mantelbaviaan: 245, 251, 336, 349, 354, 372  
 Meerkat: 349, 456  
 Mens: aantrekkelijkheid 361, 364; adoptie 333; bondgenootschap 334; bruidsschat/bruidsprijs 317; causale attributie 233-234; dominantie 246, 323; evolutie monogamie 373; gedrag adolescentie 179; geslachtsrijpheid 176-178; intenties toeschrijven 248; leiderschap 246, 323; liefdadigheid 335; liefde 417-438; monogamie 356; ontrouw 359; ontstaan 624; overspel 359; polyandrie 356; polygynie 356; promiscue 356; sociale intelligentie meten 248; sociale structuur 246; testosteron 176; vergelijking met dieren 607-616; verwantschap 313; vijandschap 334; voortplantingssucces 246; voortplantingssysteem 349, 365-365, 369; vreemden 335; vriendschap 321  
 Merriam's Kangarooegoffer: 241  
 Merel: 160, 235  
 Mier: 334, 344  
 Moerasmees; 241  
 Muis, zie huismuis  
  
 Naakte molrat: 372, 369, 379, 386  
 Nachtaap: 349  
 Neusaap: 349  
  
 Octopus: 207  
 Olifant: 322, 508, 511, 576  
 Orang-oetang: 183, 207, 227, 230, 348, 349, 361, 369, 372, 456  
 Oreopithecus: 30  
 Orka: 347  
 Orrorin: 30, 65  
  
 Paard: 174, 379, 511  
 Paranthropus: 33  
 Papegaai: 184, 226  
 Penseelaapje (oeistiti): 186, 349  
 Pimpelmees: 219, 235, 385  
 Plaatje (platy): 122  
 Pluimstaartaap: 349  
 Potvis: 347  
 Primaten: 219, 242, 243, 246, 348-356, 3878-389, 456-464  
 Putter: 219, 235  
  
 Raaf: 188, 219, 226, 235  
 Rat: zie Bruine rat  
 Resus-aap: 143, 149, 151, 183, 185, 207, 224, 226, 322, 388, 509, 510  
 Roek: 219, 223, 236, 379  
 Roetmangabey: 326  
 Roodborst: 235  
 Rund: 174, 379  
  
 Sahelanthropus: 30, 65, 589  
 Schaap: 156, 158, 171, 174 242  
 Schorpioenvlieg: 250  
 Sifaka: 216, 349  
 Sijs: 219  
 Slak: 204  
 Slingeraap: 349  
 Sluipwespen: 216-218, 239  
 Spechtvik: 234  
 Spookdiertje: 349  
 Spotvogel: 184  
 Spinnen: 290  
 Spreeuw: 322  
 Stokstaartyje: 244  
  
 Tamarin: 349  
 Thermometervogel: 149, 173, 372  
 Tijger: 369, 372  
 Tuimelaar: 387, 511  
  
 Vampiervleermuis: 157, 331  
 Varken: 174, 207, 379, 442  
 Vingerdier: 349  
 Vissen: 322, 344, 345, 385  
 Vogels: 218, 230, 232, 239, 242, 243, 250-251, 345-347  
  
 Wasbeer: 224  
 Westelijke struikgaai: 241  
 Weervogel: 188  
 Wintertaling: 149  
 Wipspanelkraai: 219, 232, 235, 236  
 Withasvliegenvanger: 204  
 Wolf: 322, 347, 369, 462  
  
 Zalm: 369  
 Zangvogels: 510  
 Zebrovink: 187-188, 386  
 Zebravis: 385  
 Zeekat: 225, 229  
 Zeeleeuw: 372  
 Zeemuggen: 225  
 Zee-olifant: 369  
 Zilvermeeuw: 150  
 Zuidelijke spinaap: 322  
 Zwaan: 369, 372, 632  
 Zwaarddrager: 122  
 Zwarte kraai: 219  
 Zwarte mees: 235  
 Zwarte weduwe: 110  
 Zwarte zwaan: 632  
 Zwartkop: 122-123, 216

## Afkortingen

ACTH	adrenocorticotroop hormoon
ADHD	<i>attention deficit hyperactive behavior</i>
ADS	<i>adult-directed speech</i>
ASL	<i>American sign language</i>
BCE	<i>before common era</i> (v. Chr.)
BMI	<i>body mass index</i>
BNP	bruto nationaal product
BP	Bereitschapspotential
BSC	<i>biological species concept</i>
CE	<i>common era</i> (n. Chr.)
CRT	cognitieve reflectieve test
DNA	desoxyribonucleïnezuur
DQ	<i>development quotient</i>
DSM	<i>Diagnostic and Statistical Manual</i>
EEG	electro-encefalogram
EMG	electromyogram
ESI	<i>Expressions of Spirituality Inventory</i>
fMRI	<i>functional magnetic resonance imaging</i>
FSH	follikel stimulerend hormoon
GCP	<i>Good Clinical Practice</i>
GnRH	<i>gonadotrofin releasing hormone</i>
GTFT	<i>Generous Tit-fot-Tat</i>
GWAS	<i>genome-wide association study</i>
Gya	<i>gigayears ago</i> (miljarden jaren geleden)
HDI	<i>human development index</i>
IAT	<i>implicit association test</i>
IQ	intelligentie quotiënt
kya	<i>kiloyears ago</i> (duizenden jaren geleden)
LH	luteïniserend hormoon
MRCA	<i>most recent common ancestor</i>
MRI	<i>magnetic resonance imaging</i>
mtDNA	mitochondriaal DNA
Mya	<i>megayears ago</i> (miljoenen jaren geleden)
NRY	niet-recombinerend deel van het Y-chromosoom
OMU	<i>one-male-unit</i>
REM	<i>Rapid Eye Movements</i>
RHP	<i>resource holding potential</i>
RLF	retrolentale fibroplasie
RNA	ribonucleïnezuur
SAT	<i>scholar aptitude test</i>
SEM	<i>standard error of the mean / scanning electron microscopy / structural equation modeling</i>
SES	<i>social economic status</i>
SIRE	<i>self-identified race/ethnicity</i>
SLI	<i>specific language impairment</i>
SNP	<i>single nucleotide polymorphism</i>
SSV	<i>Seville Statement on Violence</i>
TCI	<i>Temperament and Character Inventory</i>
TMA	<i>tense-mood-aspect</i>
TTS	tweeling-transfusie syndroom
UK	<i>United Kingdom</i>
USA	<i>United States of America</i>
WAIS	<i>Wechsler adult intelligence scale</i>
WISC	<i>Wechsler intelligence scale for children</i>