

LITERATUUR

- Baan, P. A. H. — *Psychiatrie in de maatschappij*. Oratie, Groningen, 1957.
- Boeke, P. E. — 'De waarde van het archief'. *Voordrachtenreeks* Ned. Ver. v. Psychiaters in dienstverband.
- Boeke, P. E. — *Psychodiagnostische problemen van de epilepsie*. Assen, 1962.
- Boeke, P. E. — *Psychologie in de medische situatie*. Openbare les, Groningen, 1965.
- Defares, J. G. — *Mathematische antropobiologie*. Oratie, Leiden, 1966.
- Grimm, Gebr. J. en W. — *Sprookjes van Grimm*. Vert. Nico Rost, Utrecht, z.j.
- Horvath, W. J. — 'The effect of physician bias in medical diagnosis'. *Behav. Sci.*, 1964, 9, 334.
- Jacobson, A. L. — 'Transfer of learning to naive animals by injection of ribonucleic acid extracted from trained animals'. *Abstracts XVIII Internat. Congress of Psychology I*, Moscow, 1966.
- Scheff, Th. J. — 'Decision rules, types of error and their consequences in medical diagnosis'. *Behav. Sci.*, 1963, 8, 97.
- Walter, W. G. — *Neergang van de fysiologie in Nederland*. Oratie, Groningen, 1961.
- Wibaut, F. — *De methode der geneeskunde*. Haarlem, 1962.

DOELEINDEN VAN DE ETHOLOGIE

door Prof. Dr. J. J. VAN IERSEL, bioloog te Leiden

INLEIDING

Aarzelend heb ik de uitnodiging aanvaard om hier voor U te spreken. De natuurwetenschappelijke gedragsstudie kan immers nog niet veel bieden ter oplossing van psychiatrische problemen. Ook al zou er overeenstemming bestaan over het begrippensysteem waarmee gedrag beschreven moet worden, dan nog is een natuurwetenschappelijke aanpak van het gedrag van de gestoorde mens theoretisch en praktisch gezien moeilijk.

1. Om het gedrag van een gestoorde mens te begrijpen — we zullen niet twisten over de vraag wat gestoord en niet-gestoord genoemd moet worden — lijkt het bijna een voorwaarde te zijn, dat gedrag van een ongestoorde mens goed bekend is. Het gedrag van de mens echter is nog nauwelijks natuurwetenschappelijk beschreven, laat staan geanalyseerd. Het kan overigens niet ontkend worden dat het bestuderen van

de uitzondering dikwijls licht kan werpen op de algemene regel.

2. Het vinden van de algemene regels van menselijk gedrag zal ook om een andere reden niet eenvoudig zijn. Gedrag van de ongestoorde mens is immers extreem variabel. De informatie, die elk individu tijdens zijn leven heeft opgenomen, is zo divers dat algemene wetmatigheden sterk overdekt zullen zijn. Ze zijn er wel, anders zou er geen psychiatrische noch psychologische wetenschap bestaan. Ook binnen een diersoort komt individuele variabiliteit voor; het vormde nog nauwelijks een object voor studie. Het zoeken is vooral gericht op het soortspecifieke, wat ondanks de variabiliteit ook eigen is aan dierlijk gedrag, wegens zijn geringere graad van complexiteit toch gemakkelijker op te sporen zal zijn.

3. Een andere reden voor mijn aarzeling tot U te spreken ligt weer in de angst voor generalisatie. De natuur-wetenschappelijke gedragsleer is nog niet ver. Ze hanteert talrijke begrippen, die een niet homogene lading dekken. Ofschoon we spreken over conditioning, over habituatie (gewenning), of over motivatie bij allerlei diersoorten, is het duidelijk dat met ieder van deze termen niet telkens dezelfde mechanismen worden aangeduid. Tot generalisatie is men nauwelijks in staat; de gedragsstudie opereert nog te veel aan de oppervlakte.

4. Een paar praktische moeilijkheden zijn er ook. Opsporing van algemene wetmatigheden eist veel materiaal, liefst onder standaard-condities gehouden. Naarmate dit minder het geval kan zijn, is het als het ware noodzakelijk om proefmateriaal ad libitum bij de hand te hebben. Zal men daarin nog slagen bij het uitvoeren van psychologische experimenten, moeilijker lijkt me dit te realiseren by psychiatrische studies.

5. Tenslotte de moeilijkheid dat gedragsstudie zo veel tijd kost. De compliciteit van het gebeuren brengt dat met zich mee. Clinici kunnen niet zo lang wachten. Veel therapie zal nog "intuïtief" moeten blijven geschieden. De gestoorde mens is alleen in zich zelve geïnteresseerd; hij kan niet wachten op generaties van onderzoekers.

Na mijn aarzeling om te spreken te hebben toegelicht — voor het gemak sprak ik niet over eventuele morele objecties tegen het verrichten van bepaalde experimenten — wil ik toch gaarne in het kort schetsen wat de natuurwetenschappelijke gedragsleer (ethologie) wil, welke vragen ze stelt en welke methoden ze gebruikt. Dit algemene thema is gekozen, omdat het nuttig is voor uw gezelschap hiervan kennis te nemen.

Mag ik beginnen met twee postulaten van de natuurwetenschap te noemen. Het eerste is wat Linschoten (1964) het materialistisch postulaat noemt. Dit begrip materie is geheel iets anders dan dat wat figureert in het begrippenpaar stof-geest (Descartes); begrippen die alleen aan elkaar te definiëren zijn. De natuurwetenschap is niet materialistisch in filosofische zin; ze stelt alleen dat wat observeerbaar is ana-

lyseerbaar zal zijn. Een natuurwetenschappelijk ingesteld onderzoeker weet dan ook niet wat hij aan moet met begrippen als psychobiologie, psychose, psychosomatisch, Ich-Es-Uber-Ich; met psychologieën, die uitgaan van waarden of betekenissen als verklarende principes, indien deze een niet analyseerbare kern vóóronderstellen. Zelfs niet, als er in een overigens wel volledig analyseerbaar geacht somatisch raderwerk een 'homunculus' wordt gedacht als drijvend agens, of een vis vitalis (Driesch). In principe heeft de natuurwetenschap geen 'boodschap' aan niet observeerbare elementen. Het is een Cartesiaanse opmerking als men zegt dat een mens meer is dan een machine, omdat hij zichzelf bestuurt. Afgezien van het feit, dat een dier dit ook kan, en dat we op het ogenblik in staat zijn machines te construeren, die zich zelf besturen, is zelfbesturing voor de natuurwetenschap een eigenschap van materie, die geanalyseerd moet worden.

De natuurwetenschap gaat verder van het axioma uit — overigens net als alle wetenschap — dat er verbanden te leggen zijn tussen de waargenomen elementen. In zijn meest algemene vorm: indien a, dan b. Doch haar waarnemingen zijn, wederom net zo als in alle wetenschap reeds abstracties van de volle werkelijkheid. 1. Men kan om te beginnen niet alles registreren. 2. Een belangrijker reden: dat wat wel geregistreerd wordt, wordt vastgelegd in een formalisatie.

Als beschrijvingstaal koos de natuurwetenschap de kwantitatieve; ze drukt uit in maat en getal. Dit is een eerste kenmerk waarom we haar objectief noemen; haar begrippen zijn in principe publiekelijk eenzinnig overdraagbaar. Helaas is dat onder natuurwetenschappelijke gedragsonderzoekers nog niet altijd het geval. Het vak is jong en worstelt met haar begripsvorming. Antropomorf als de begrippen van oorsprong zijn, moeten ze antropogeen (*Wenzl*, 1960) gemaakt worden, de weg die de fysica ging. Ze blijven uiteraard aan de mens gebonden.

Een tweede gevolg van de kwantitatieve methode is een mogelijkheid tot preciese voorspelling, die experimenteel verifieerbaar moet zijn. De natuurwetenschap bereikt haar hoogste objectiviteit doordat ze besliskracht aan het experiment toekent. Ze kent een open theorievorming, een modelvorming, niet een hermeneutisch gesloten visie. Dit is de tweede — belangrijkste — reden, waarom we haar objectief noemen. Uit het voorafgaande zal het U duidelijk zijn, dat een natuurwetenschappelijke gedragsleer geen gebruik zal maken van introspectief gewonnen ervaringen; de 'kleur' daarvan is niet meetbaar. Het introspectief ervaren van een conflict, of van een gemengde emotie heeft geen natuurwetenschappelijke waarde. Wel kan de objectieve gedragsstudie gebruik maken van de taal, waarmee introspectieve ervaringen worden aangeduid; taal is gedrag, het is observeerbaar. De taal moet dan overigens wel bij een gegeven input op haar betrouwbaarheid als indicator gecontroleerd worden.

Het zal ook duidelijk zijn, dat een uitspraak als: 'het geheel is meer dan dan de som der delen', door een natuurwetenschappelijk onderzoeker

op een bepaalde wijze geïnterpreteerd zal worden. Het gaat niet om een som, het gaat om de interactie tussen te onderscheiden delen. Deze is analyseerbaar en bezit zijn eigen wetmatigheden. Uit die, eigen aan de aparte delen, valt de interactie niet te voorspellen; wel kan de wetmatigheid van het complex herleid worden tot die der delen. Hier volgt ook uit, dat 'gedragswetten' geen fysiologische wetten zijn, noch de laatste biochemische zoals deze gevonden worden binnen een cel. Het is aan de andere kant ook niet mogelijk een scherpe scheiding te trekken tussen gedragsleer en fysiologie. Waarom zouden we een zenuwfysioloog, bezig de zenuwfysiologische basis te zoeken voor een bepaald gedrag, geen gedragsonderzoeker noemen. Aan de andere kant: een causaal analytisch ingestelde gedragsonderzoeker zal stuiten op fysiologie, morfologie, endocrinologie, systematiek, etc. zonder dat hij het idee krijgt zijn opdracht ontrouw te worden.

Is nu gedragsonderzoek op natuurwetenschappelijke basis geschikt om alle observeerbaar gedrag te begrijpen? De toekomst zal dit wel leren. Niemand weet op welk niveau van analyse of bij welk gedragstype het ontbreken van regelmatigheid limitatief wordt. Een tweede vraag: is zulk een gedragsleer niet fnuikend voor de waardigheid van de mens, in zoverre hij aan zijn bewuste belevingen de hoogste waarde toekent. Nee, daar ze ethisch, esthetisch en religieus neutraal is; bovendien met haar relevante gegevens misschien tot voorspelling kan komen van gedrag, dat men nu juist nodig acht om ethisch goed te leven (*Broadbent, 1965*).

Genoeg over de standpuntbepaling. De Europese school van de ethologie, zo'n 35 jaar geleden ontstaan, is niet de enige die gedragsleer objectief tracht te funderen. Het woord 'school' is overigens misplaatst. De ethologie wil geen 'isme' worden, zoals het Behaviourism, dat van Amerikaanse oorsprong is. Ook *Watson, (1924)* verwierp het introspectieve als bron van gegevens. Amerikaanse leertheorieën, nadien ontstaan, gaan eveneens uit van een objectieve aanpak. Wel is het zo, dat de ideeën van Watson, beïnvloed door Pavlov's experimenten, over de opbouw van gedrag al te simpel zijn gebleken. Hij meende, dat praktisch alle gedrag, afgezien van wat eenvoudige ongeconditioneerde reflexen (ooglid b.v.), berustte op gewoontevorming en wel op basis van het mechanisme van de geconditioneerde reflex. Dit dacht hij zich simpel als een schakeling van de ongeconditioneerde handeling aan een nieuwe prikkel, die in tijd nauw gelieerd was aan de, de handeling oorspronkelijk opwekkende, stimulus. Zowel uit Amerikaanse als Europese bron kwam kritiek. Niet altijd was de aan de nieuwe prikkel gekoppelde handeling die, welke tijdens de vorming van de 'habitu' het meest ermee in tijdsverband was opgetreden. Ook bleek, dat bepaalde conditionering alleen mogelijk was, als het dier in een bepaalde toestand verkeerde. Honger is nodig voor voedselconditionering. De notie van 'beloning' als noodzakelijk voor leren deed haar intrede; een notie, die als alleenzalmakend principe zeker op het ogenblik ook weer ver-

worpen moet worden ('perceptual' leren). Het is zelfs de vraag of de geconditioneerde reflex zelf fysiologisch niet te simpel wordt opgevat. Waarneming bij vrij bewegende dieren lijkt erop te wijzen, dat de geconditioneerde prikkel (de bel bij Pavlov's hond) zoekgedrag opwekt naar de ongeconditioneerde prikkel. Met andere woorden: de salivatie, de response, is niet rechtstreeks gekoppeld aan het geluid van de bel, doch aan de 'verwachting' dat de ongeconditioneerde prikkel zal verschijnen. De reactie is 'anticipatory' zoals Thorpe (1956) het noemt. Het is bovendien nog de vraag, zoals ik al zei, of de term conditioning altijd een zelfde mechanisme dekt.

Gedrag is dus veel complexer dan dergelijke algemeen geldend geachte theorieën willen doen geloven. Dit brengt ons op het belang van observatie als noodzakelijke eerste stap van elk gedragsonderzoek. We moeten een goede inventaris hebben van wat een dier onder zo natuurlijk mogelijke omstandigheden laat zien aan gedrag. De Amerikaanse leerscholen hebben een uitstekende experimenteel zuivere methode van aanpak, maar door de daarvoor noodzakelijke sterke reductie in omgevingsfactoren en door reductie in het type van vraagstellingen, zijn ze misleid. Ook gingen ze soms teveel uit van een deductief soort van denken, vanuit een vooropgestelde theorie. De Europese ontwikkeling, vooral gestimuleerd door zoölogen, was breder. Zoölogen waren meer geïnteresseerd in observatie als zodanig, zij kenden de enorme verscheidenheid van diersoorten, hadden weet van de evolutie en konden zich bijgevolg niet voorstellen, dat alle gedrag gelijk te stellen was aan 'habit'. Zoölogen waren ook meer doordrongen van de noodzaak te vragen naar de fysiologische oorzaken van gedrag. Het louter beschrijven van wetmatigheden tussen een input (via het zintuig) en een output (het gedrag) bevredigde hen niet. Zowel Hull als Skinner, twee grote Amerikaanse psychologen, wilden niet 'fysiologiseren'. Eensdeels omdat ze meenden, dat een gedragsleer als zodanig alle recht van bestaan had, — een standpunt, dat men strikt logisch gesproken bij kan vallen —, anderdeels omdat ze vast wilden houden aan wat men kan zien aan de buitenkant van het intacte dier. Ethologen waren gedurfd in hun hypothesevorming, soms zelfs te gedurfd, wat wel eens leidde tot schijnfysiologie. Het is zonder meer duidelijk, dat van de buitenkant uit gezien, in principe niets gezegd kan worden omtrent de preciese werking van een mechanisme in het dier. Wel kunnen uit analyses van gedrag suggesties volgen omtrent de functies van dergelijke mechanismen en trachten aan te sluiten aan bepaalde bekende fysiologische processen. Dit bevordert een gerichter zoeken in de fysiologie. Op het ogenblik is er groeiende samenwerking tussen de twee groepen van onderzoekers, omdat de vraagstellingen beter geformuleerd kunnen worden. Natuurlijk zijn er voorlopers geweest. Ik hoef slechts de namen te noemen van Lashley en Sherrington en hun navolgers; de ene groep met aandacht voor het centrale zenuwstelsel in verband met leerproblemen, de andere groep met zijn analyses van reflexen. Doch

gedrag is meer dan reflex en meer dan alleen maar leren.

Nog een ander belangrijk facet is door zoölogen naar voren gebracht en wel de groep van vraagstellingen, die het centreren rond het begrip *survival value* en dit weer in verband met de evolutie van gedrag.

Een gedrag heeft natuurlijk een effect, hetzij in de actor zelve of in de reactor, hetzij in beide; of ook een verandering in het dode milieu. Elk effect kan men weer beschouwen als oorzaak van verdere ontplooiing van gedrag. De studie van de *survival value* spitst zich echter toe op de vraag of en in hoeverre gedrag bijdraagt tot de instandhouding van het individu. Zo ja, dan spreken we van biologische functie. In principe kunnen we een dergelijke vraag experimenteel benaderen; de vraagstelling blijft niet in de sfeer van speculatie hangen. De uiteindelijke maatstok is het voortbestaan, en vergelijkenderwijs kan nagegaan worden of daarin verschillen optreden wanneer kleine deviaties in het gedrag worden aangebracht. Ofschoon los te denken van evolutie als proces, voeren dergelijke gegevens over de *survival value* vanzelf tot het stellen van de evolutionele vraag. Hoe is het gedrag geworden tot wat het in de huidige soorten blijkt te zijn?

Ofschoon we ons realiseren, dat het gebeuren in het organisme een dynamisch gebeuren is, is het de gewoonte de vraagstukken, zowel naar het causale als het functionele aspect te verdelen in drie grote, logisch te onderscheiden groepen: a. de studie van de directe veroorzaking van gedrag en zijn functie; b. de studie van de ontogenie ervan en c. de studie van de evolutie ervan. Een trits van in de tijd steeds teruggaande vraagstellingen, waaraan telkens een causaal en functioneel aspect te onderscheiden zijn. Elke stap moet apart gezet worden. Kennis omtrent de directe causatie van gedrag licht niet in omtrent de weg waarlangs het is ontstaan; kennis van de ontogenie geeft geen directe inlichtingen over de gang van de evolutie binnen de soort. Op het ogenblik is samenwerking tussen Amerika en Europa groeiende. Het boek van R. Hinde (1966) streeft een synthese na tussen ethologische denkbeelden en die van Amerikaanse onderzoekers, de 'comparative psychologists'.

Mag ik aangaande de *directe veroorzaking* iets meer de vraagstukken detailleren en er een enkel woord aan toevoegen aangaande de studie van de ontogenie van gedrag. Gedrag bestaat uit handelingen, units van studie. Daarnaast bestaat er integratie van dergelijke units in gedragsketens, die we functioneel kunnen definiëren ten opzichte van het effect wat ze bereiken, b.v. agressief gedrag, etc. Meestal starten zulke ketens zonder veel als specifiek te onderkennen uitwendige stimulatie met een zoekgedrag, d.w.z. een naar vorm variabel gedrag, dat het dier brengt in de situatie, waarbinnen zich prikkels bevinden, die meer naar vorm stereotype motorcoördinaties opwekken. Deze laatste worden eindhandelingen genoemd. Het is een zeer schematisch beeld, doch het geeft enige leidraad. Causale studie van dergelijke grotere gedrags-

eenheden en de handelingen daarbinnen voert naar studies over de effectoren en receptoren; naar studies over de endocriene, in het algemeen humorale factoren en naar analyses van de neuromusculaire machinerie.

1. Een belangrijke bijdrage aan de analyse was de constatering van het voorkomen van 'fixed action patterns', starre coördinaties, die hoewel opgewekt door uitwendige prikkels in hun verdere verloop niet meer beïnvloedbaar waren door prikkels uit het milieu. Daarop gesuperponeerd komen oriëntatiebewegingen voor, die wel durend onder invloed van uitwendige prikkelingen staan. Ze richten het dier in de ruimte tijdens de afloop van de fixed action patterns. Een groot deel van het onderzoek beweegt zich rond deze oriëntatieproblemen, vanaf het handhaven van een simpele stand in de ruimte tot aan complexe systemen als vogeltrek. Een ander belangrijk veld van onderzoek is de studie van de regulatie van de fixed action patterns. Deze kan een geheel centrale kwestie zijn (hartslag bij kreeft, geluidsproductie bij Cicaden, slikken bij vertebraten), daarnaast kan ook perifere input een rol spelen, b.v. bij locomotie; er bestaat een regulerende feedback invloed via proprioceptoren. Aangeleerde handelingen schijnen onder invloed te staan van feedback via extero- en proprioceptoren, maar ook onder die van regelende systemen in het centrale zenuwstelsel (CZS).

2. Niet alle fysisch potentiële input is in staat bepaald gedrag op te wekken. Er is selectie. Soms is de selectiviteit terug te voeren op de zintuigcapaciteit als zodanig, of op de algemene fysiologische wetten, die inherent zijn aan de perceptieapparatuur (b.v. contrast zien). Maar dit kan (waarschijnlijk) niet alles zijn. Het zoeken is naar specifieke meer centraal gelegen selectieve mechanismen. De karakteristieken voor de feitelijke prikkeling moeten voorts uitgedrukt worden in termen van gradient, van ratios tussen fysische grootheden of in termen van veranderingen in het patroon van stimulatie. Simpele fysische maatstaven voor de sterkte van de uitwendige prikkel geven dus een misleidende indruk omtrent de effectiviteit ervan in het opwekken van gedrag. Ook moeten er mechanismen zijn, die het mogelijk maken, dat het dier b.v. eigen beweging ten opzichte van de buitenwereld kan onderscheiden van beweging van de buitenwereld ten opzichte van hem. Het is noodzakelijk een mechanisme te postuleren, dat het verschijnsel 'verwachting' kan verklaren. (*Von Holst* en *Mittelstaedt*, 1950; *Efferenzkopie*).

3. Er bestaat selectieve reactie op uitwendige prikkeling in verband met bepaalde motivatietoestand. Dit staat los van limitaties gesteld door zintuigcapaciteit en algemene perceptiewetten. Deze selectieve reactie kan ook op aangeleerde basis tot stand komen. Er zijn aanwijzingen, dat er een 'zoekbeeld' gevormd kan worden op grond van ervaring, b.v. als een vogel jaagt op veel voorkomende prooi. Menselijk gesproken: het dier zoekt iets speciaals, wat op gaat treden als de prooidichtheid een bepaalde grens overschrijdt. De fysiologie van de specia-

le attentie is nog onduidelijk, al is het bekend dat er een centrifugale regeling bestaat van dat wat de afferente banen zullen melden (*Hernandez Peon*, 1961; *Galambos*, 1956). Het is echter de vraag of deze mechanismen voldoende zijn om selectieve attentie te verklaren. Studies betreffende perceptuele (grootte) constantie, niet specifiek aangeleerde selectieve mechanismen, zoekbeeld, studies ook over de sensorische kant van het verschijnsel van gewinning maken het duidelijk, dat perceptie niet alleen een selectief filtermechanisme kan zijn, in de zin b.v. van een telefooncentrale, doch dat er vergelijking optreedt tussen de gecodeerde zenuwinput en iets dat er al is, hoe men dit laatste ook noemen wil. Termen als 'neuronal model', 'schema' worden daarvoor gebruikt.

4. Van groot belang is voorts de vaststelling, dat ondanks constantie van het uitwendig milieu, de sterkte van het opgewekte gedrag fluctueren kan. Dit verschijnsel gaf aanleiding tot het vormen van een concept als drang (drive). Afgezien van de filosofische belasting die het woord draagt, is de term vaag en is alleen van nut zolang het niveau van analyse niet ver is voortgeschreden. Zolang een grof gemeenschappelijk in sterkte variëren van een groep van handelingen, die functioneel bij elkaar horen, opwekbaar is door een diversiteit van uitwendige prikkels, heeft het zin om tussen input en output een hypothetisch variabele als drang te plaatsen. Als de analyse dieper doordringt en men verschillen vindt in het fluctueren in sterkte van de componenten, wordt het een overbodig begrip. Er is overigens niet veel evidentie voor het concept van een 'general drive', zoals dat door verschillende auteurs wordt voorgestaan. Wel zijn er gegevens, die als steun voor dit idee geïnterpreteerd kunnen worden. Een hongerige rat vertoont een sterkere avoidance reactie op een 'angst' inducerende prikkel, dan een verzadigde. Zo ook loopt een op voedsel getrainde rat sneller wanneer zij in een oestrus is dan buiten die periode. Maar men kan dergelijke gegevens ook begrijpen zonder aan een 'general drive' te geloven. B.v. de honger van de rat in oestrus zou inderdaad wel eens groter kunnen zijn geworden; we weten niet wat de hormonale omzettingen in het organisme in dat opzicht teweeg hebben gebracht. Voor zover dus drang een hanteerbaar begrip is, wordt het gebruikt in termen van specificiteit; agressie, sexuele drang etc. Dit sluit natuurlijk niet uit, dat er niet een zeker niveau van algemene sensorische input moet bestaan wil gedrag, welk dan ook, opwekbaar zijn of of efficiënte wijze aflopen. Het is aan de andere kant weer niet zo dat het fysiologische begrip arousal, zoals het afgelezen wordt aan het EEG na stimulatie van het reticulair systeem, zich dekt met gedragsarousel.

5: De studie van motiverende factoren, die bijdragen aan 'drang' als resulterende variabele, is ook van groot belang. Algemeen bekende factoren zijn b.v. hormonen. Zij kunnen gedrag beïnvloeden op velerlei manier: a. doordat ze veranderingen veroorzaken aan morfologische structuren, die bij gedrag een rol spelen (hanekam); b. doordat ze

veranderingen aanbrengen in perifere organen, die een rol spelen door het terugsturen van sensorische impulsen naar het CZS (*Beach* e.a. 1950), c. doordat ze in directe zin specifieke mechanismen in het CZS beïnvloeden; d. tenslotte doordat ze een algemene invloed kunnen hebben op fysiologische arousal (*Sawyer*, zie *Dell*, 1958: oestron en progesteron injecties geven sterke drempelwaardeverlaging voor stimulatie in het reticulair systeem, nodig om een bepaalde arousal sterkte te krijgen in EEG). Overigens is het optreden van een bepaald gedrag niet uitsluitend afhankelijk van de aanwezigheid van hormonen, maar tevens afhankelijk van externe en andere interne factoren.

Ook uitwendige prikkels kunnen een effect hebben op de motivatietoestand, b.v. door durende aanwezigheid. Een toename in drangbepalende factoren gaat gepaard met een grotere gevoeligheid voor bepaalde uitwendige prikkels. Het is onwaarschijnlijk dat dit komt doordat ze de eigenschappen van het perceptiemechanisme beïnvloeden. Het is veeleer zo, dat onder invloed van motivatie de stimulus-response relatie wordt gesensitiseerd. Hoe sterker de motivatie, des te zwakker kan de uitwendige prikkel zijn om gedrag van gelijke intensiteit op te wekken. Motiverende factoren hebben tenslotte een effect dat beschreven kan worden als 'determinatie' van het doel van bepaald gedrag. Ze wekken ook adequaat zoekgedrag op, vormen niet alleen de basis nodig voor het selectief opwekken van bepaalde 'fixed action patterns'.

6. Er is voorts vrij goede evidentie, zowel vanuit gedragsanalyses als vanuit directere zenuwfysiologische gegevens, dat het CZS z.g. 'central excitatory states' (CET) kent, ook wel genoemd 'centrale motivatietoestanden'. Een toestand, en wel specifiek voor bepaald gedrag, die ontstaat als resultaat van de acties van factoren buiten het zenuwstelsel gelegen (hormonen, stimuli), maar bovendien van acties van andere delen van het CZS. Zulk een centrale excitatietoestand heeft een zekere persistentie, kan fluctueren zonder dat er reden is om aan te nemen dat buiten het zenuwstelsel gelegen factoren in sterkte veranderen. Wederom volgt tengevolge van zulk een toestand determinatie van het doel dat het gedrag zal bereiken.

De hypothalamus is, zoals bekend, een rijk jachtveld, ofschoon het evident is dat de CET's niet scherp gelocaliseerd liggen en velden omvatten ook buiten de hypothalamus. Een zekere vorm van localisatie moet natuurlijk aanwezig zijn. Hoeveel CET's we moeten onderscheiden is weer een andere kwestie: agressie, paring, voedsel zoeken; maar ook reproductie? Het is zeer wel mogelijk dat de laatste categorie alleen maar waarde heeft als eenheid van functionele classificatie.

Een volgende vraag is of er puur endogene activiteit van delen van het CZS bestaat, voldoende van kwaliteit om gedrag mogelijk te maken. Endogeen wordt hier bedoeld als een fluctuerende excitatie toestand ten gevolge van intrinsieke instabiliteit zonder invloed van andere delen van het CZS. Een tonische input met als resultaat een ritmische output

veronderstelt zulk een endogeen proces. Er zijn wel gegevens die hierop wijzen, b.v. de veroorzaking van vliegbewegingen bij insecten (*Wilson*, 1961) of van bewegingen van het paringsgedrag bij de bidsprinkhaan (*Roeder*, 1963). Dit wil natuurlijk niet zeggen dat deze werking van delen van het zenuwstelsel volstrekt autonoom is. Een organisme en elk onderdeel daarvan is een open systeem, doch het betekent wel dat gedurende kortere of langere perioden graden van autonomie bereikt kunnen worden. Analoge onderzoeken zijn verricht over endogeen vastgelegde ritmen van algemene activiteit (de z.g. 'biological clocks'). Door dergelijke studies over variërende motivatiesterkten en de factoren, die deze bepalen wordt een begrip als spontaniteit van een organisme binnen de analyse getrokken. Het is a priori te verwachten dat de motivatiemachinerie van diverse typen van gedrag (eten drinken, agressie, seksueel gedrag) niet identiek zal zijn. De relatieve belangrijkheid van perifere en meer centraal gelegen elementen is wisselend, de preciese constructie van feedback mechanismen moet geval voor geval worden nagegaan.

7. Naast deze analyses van bepaalde als unit beschouwde gedragsketens wordt studie gemaakt van conflictgedrag, waarbij aannemelijk gemaakt kan worden dat meerdere motivaties tegelijk aanwezig zijn. Een situatie die natuurlijk zeer veel voorkomt in het leven van een dier. Conflictsituaties kunnen gekarakteriseerd worden, hetzij op basis van elkaar uitsluitende, doch gelijktijdig opgewekte locomotietendenties, hetzij op basis van meer algemene tendenties — zo men wil CET's — die niet tegelijk tot volvoeren van het bijhorende gedrag kunnen leiden. Conflicten kunnen zich uiten in ambivalentie van het gedrag, alternerend of simultaan. In vele gevallen worden ze begeleid door effecten tengevolge van de activering van het autonome zenuwstelsel. Voorts kan er in conflictueuze situaties z.g. 're-direction' gedrag optreden, zodat b.v. de agressie zich richt op een ander object dan waardoor het is opgewekt; een analoge situatie dus als het door Freud beschreven verschijnsel van 'object-displacement'. Ook kan een conflictueuze situatie gepaard gaan met een z.g. oversprong beweging, een niet functioneel in de kontekst passende handeling, verwarrenderwijs in ethologisch jargon 'displacement activity' genoemd. Het zou ons te voeren in te gaan op de stand, die de analyse van dit conflictueuze gedrag bereikt heeft. Zo ook op die van de z.g. experimentele neurosen en de psychosomatische gevolgen (maagzweren), die opgewekt kunnen worden door een durende of repeterende conflicttoestand. Zij het voldoende te melden dat voor de juistheid van sommige hypothesen aangaande de veroorzaking van conflictgedrag enige directe zenuwfysiologische evidentie aanwezig is (v. *Holst* en *S. Paul*, 1960), als ook dat experimentele neurosen zeker ingewikkelder zijn dan verschijnselen met dezelfde naam bij mensen (*Broadbent*, 1965).

8. Rest nog in het kort iets te zeggen over de integratie van handelingen binnen een gedragstype, zodat er een zinvol geheel wordt ge-

vormd, d.w.z. de biologische functie wordt vervuld. (Daarnaast bestaat het integratieprobleem van de grote gedragstypen onderling). Handelingen treden niet ad random op in de tijd. Ze komen in groepen na elkaar voor. Een oorzaak hiervan zou kunnen zijn dat er gemeenschappelijke factoren aan ten grondslag liggen. We denken aan de CET die een integrerende functie heeft. Daar bestaat evidentie voor. Ander experimenteel werk wijst erop dat een ander integratieprincipe wordt gevormd door de z.g. ketenreactie. Het doen van een handeling *a* levert de prikkel, die handeling *b* veroorzaakt (propioceptieve feedback), of heeft deze prikkel tengevolge, hetzij doordat er een verandering in het dode milieu ontstaat, hetzij in de vorm van een alternerend vraag en antwoord spel tussen soortgenoten. De twee individuen reguleren elkaars gedrag. Dit voert naar vraagstukken van diersociologische aard. Het is ook duidelijk geworden dat zulk een keten niet altijd star is, zodanig dat de voortgang van gedrag van het individu uitsluitend afhankelijk is van de reactie van de partner. Gemeenschappelijke causale factoren voor een set van handelingen en het principe van de ketenreactie kunnen samen spelen. Onderdrukkende relaties tussen de diverse handelingen moeten ook bestaan, hetzij doordat selectieve attentie verschuift, hetzij doordat er competitie is om de effectoren, hetzij door directere centraal gelegen fysiologische inhibities. Ook kunnen processen, analoog aan de spinaal niveau gevonden rebound verschijnselen maar gesitueerd in hogere hersenniveaus, een rol spelen bij integratie. De uitvoering van gedragstype *a* bevordert extra het verschijnen van type *b*.

Het is duidelijk, dat er een flinke weg is afgelegd vanaf het simpele reflexmachine idee tot aan het punt waar we nu staan. Aan het verschijnsel gedrag zit een reactieve, maar ook een actieve kant. Vele gedragstypen starten met actief zoekgedrag, van variabele vorm. We weten nog niet veel van de factoren in de buitenwereld, die dit gedrag sturen. In ieder geval wordt de kans groter dat het dier in een situatie geraakt, waarin zich de objecten bevinden: voedsel, een partner, etc. die de functionele eindhandelingen laten aflopen. Andere gedragsunits verschijnen dan. De analyse van dit complexe geheel staat nog in de kinderschoenen. Ik zwijg dan nog van andere verschijnselen, zoals een vermogen tot een zekere graad van abstractie, tot een soort van inzicht. Het ging er slechts om een schets in vogelvlucht te geven van de vraagstukken, die het onderzoek naar de directe veroorzaking van gedrag op het ogenblik beheersen. In ieder geval is de grote rijkdom van dierlijk gedrag, hoe verbijsterend ook en belemmerend voor het maken van generalisaties, hoopvol in die zin, dat we aan hen veel kunnen onderzoeken van wat ook in menselijk gedrag intrigerend is.

Er moge nog een enkele opmerking volgen over de studie van de *ontogenie van gedrag*. De ontogenie van gedrag is een complex probleem. We moeten er altijd op verdacht zijn, dat onderzoek naar het

ontstaan van een bepaald type van gedrag a priori onvolledig zal zijn. Ontwikkeling van andere soorten van gedrag kan er mee interfereren. Praktisch gesproken moeten we wel selecteren, maar het is altijd goed deze beperking in gedachten te houden bij de opbouw van een theorie. Een tweede punt is, dat de vraagstelling adequaat moet zijn, willen we met vrucht gedragsontogenie analyseren. Een niet erg doeltreffende vraagstelling gaat uit van traditionele tweedelingen: gedrag is aangeboren of het is aangeleerd, of van een verwant dualisme: het is instinctief of intelligent. De theoretische mist begint wat deze soort van vraagstellingen betreft op te klaren, Dergelijke tweedelingen kunnen niet functioneren. Om een voorbeeld te geven: de vrouwelijke nakomelingen van met testosteron behandelde zwangere wijfjes van de guinese big, worden geboren met mannelijk uitzienende genitalia. Worden van deze nakomelingen naderhand de ovaria weggenomen, dan vertonen deze veel meer mannelijk gedrag dan controles waarvan de moeders geen testosteron kregen toegediend. Moeten we dit mannelijk gedrag nu aangeleerd noemen? Of identificeren we 'leren' met welke invloed van het milieu dan ook? Ook de temperatuur tijdens een ontwikkeling kan van belang zijn voor de verdere uitbouw van gedrag.

Een tweede moeilijkheid van dergelijk dichotomiserend denken is dat we 'aangeboren' alleen maar kunnen definiëren aan 'leren': het is 'niet-leren'. Is dit constateerbaar? En tot welke fase van de ontogenie moeten we teruggaan? Het is altijd moeilijk een nul hypothese te bewijzen. Ik wijs op een onderzoek van *Prechtl* (1965). Babies, die in stuitligging gelegen hebben met gestrekte benen vertonen, in tegenstelling met normale babies, na de partus een strekking van het been op een sterke prikkeling van de voetzool en een terugtrekking op een zwakke prikkel. Dit effect kan zeer wel onder invloed van propioceptie zijn ontstaan; er is ervaring opgedaan in de baarmoeder.

Het is dus de vraag of er ooit één handeling of één component daarvan volledig aangeboren genoemd kan worden. Mocht deze toch te voorschijn komen ondanks experimentele reductie in het milieu (b.v. het volledig onttrekken van een soortgenoot daaraan), dan nog kan men slechts concluderen, dat de weggenomen delen van het milieu niet noodzakelijk zijn ter ontwikkeling van het bestuurd gedragselement, niet dat dit voor zijn ontwikkeling milieu-invloed kan ontberen.

Er wordt natuurlijk niet ontkend, dat gedrag geen aangeboren basis zou bezitten. In zoverre de mogelijkheden tot ontwikkeling beschouwd worden kan men zeggen dat alles aangeboren is. Ook op leercapaciteit valt genetisch te selecteren. Voor een ontogenetische studie is het dualisme 'aangeboren-aangeleerd' echter niet relevant, het brengt ons niet veel verder. Wel is het zinnig binnen een evolutionele theorie, in zoverre men dan geïnteresseerd is in de werking van het genoom, binnen een gegeven constant milieu (zowel exterieur als interieur). Selectie wordt uitgeoefend op het individu als zodanig, doch wat evolutioneel telt is het doorgeven van het betreffende genoom met zijn ontplooiings-

mogelijkheden binnen het gegeven milieu.

De relevante vragen in de ontogenie zijn tweërlei:

a. Is er voor een verschil in gedrag tussen twee soorten een genetische basis aan te wijzen? Een vink zal nooit, ook al is hij opgevoed onder identieke omstandigheden als een mees, b.v. door een mezenmoeder in een mezenest, in staat zijn voedsel met de poot vast te houden, iets dat een mees wel kan. De ontwikkeling van dit gedrag valt buiten de informatie, die de zygote van de vink heeft meegekregen in relatie tot het veranderde milieu. Althans dat is zeer waarschijnlijk. Overigens zegt het resultaat van het experiment niet hoe de prestatie van de mees tot stand is gekomen. En dit brengt ons tot de tweede zinvolle vraag omtrent de ontogenie van het gedrag.

b. Hoe verloopt de ontwikkeling van gedrag? Hoe zijn milieu-factoren, in de ruimste zin, erbij betrokken? Werken ze b.v., doordat ze een gelegenheid tot leren geven, of doordat ze een hormoonbalans verschuiving teweeg brengen, die mededetermineert; of werken ze eventueel nog anderszins, zoals b.v. 'licht' noodzakelijk blijkt te zijn om een morfologisch goed gestructureerd oog tot fysiologische werking te brengen? Dergelijke onderzoeken beginnen pas goed op gang te komen in de laatste jaren. Het kan niet de bedoeling zijn een exposé te geven van resultaten, die dan nog gedetailleerd zouden moeten worden in hoofdstukken als: de ontwikkeling van spiercoördinaties, van receptorwerking, van de formering van de relatie prikkel-antwoord, van de mechanismen voor motivatie, etc. Ik meende dat het toch zinvol was om deze paar opmerkingen over de studie van de ontogenie van het gedrag te maken.

In het voorgaande is een indruk gegeven van wat de 'biologie van gedrag' beoogt te worden. In principe dit: het antwoord te vinden op de vraag 'waarom doet een dier zoals het doet', waarbij het woordje 'waarom' dan gesplitst moet worden in de woorden 'waardoor' en 'waartoe'. Haar methode is natuurwetenschappelijk, startend met nauwkeurige observatie en zoveel mogelijk kwantificering van te onderscheiden elementen. Dit zal ons behoeden voor te simpele hypothesen, wat toch al wel het geval zal blijken te zijn. In vogelvlucht zijn een aantal problemen geschetst, die te maken hebben met de directe veroorzaking van gedrag, en werd een enkel woord toegevoegd aangaande de studie van de ontogenie van gedrag. Uitgebreide gebieden van studie, zoals dat van survival value en evolutie van gedrag zijn slechts met de naam genoemd. Ze moeten echter voortgezet worden, wil de ethologie werkelijk uitgroeien tot een 'Biologie' van gedrag.

Nadenkend over wat de ethologie U op het ogenblik te bieden heeft, kom ik tot de conclusie van nog maar bitter weinig. Generalisaties zijn moeilijk, zowel door de complexiteit en diversiteit van mechanismen als ook door de onjuistheid om te snel van diersoort naar diersoort te deduceren. Veel werk zal er nog verzet moeten worden, de problemen

waarom het draait komen pas goed in zicht; de gedragsunits ,die we als te analyseren elementen kunnen gebruiken worden langzaam geformuleerd; de terminologie is nog in een proces van zuivering. Dit alles, om niet te pessimistisch te eindigen, wil niet zeggen dat er geen vorm van samenwerking mogelijk zou zijn. De problemen zouden eigenlijk door U gesteld moeten worden. Allicht is er iets analoogs in dierlijk gedrag te vinden, zodat analyse vruchtbaar lijkt.

SUMMARY

In the introduction some remarks were made about the difficulties in applying the scientific method to the study of behaviour in humans. Especially the great individual variability and objections against types of experimentation seem to prevent a quick progress. On the other hand the branch of zoology, called ethology, is still young, which implies that generalisations are dangerous. Nevertheless it was thought useful to present the theoretical background of ethology and to deal in a sketching way with some general lines of research circling around the causal analysis of animal behaviour and its ontogeny. It was argued that behaviour cannot be described in terms of reflexes or reactions, but has to be considered partly as active (motivated). Information was given about the analysis of motorcoordinations, of the selectivity in perception, of motivational factors, of conflict-behaviour and of integration of behavioral elements. Concerning the study of ontogeny of behaviour it was stated that dichotomies like 'inborn-learned' or 'instinctive-intelligent' are not fruitful to cover the real issue, being how development of behaviour can be understood from a physiological point of view.

LITERATUUR

- | | |
|---|--|
| Beach, F. A. & G.
Levinson (1950) | — 'Effects of androgen on the glans penis and mating behavior of castrated male rats'. — <i>J.exp.Zool.</i> 114, p. 159-168. |
| Broadbent, D. E. (1965) | — <i>Behaviour</i> - University Paperbacks 99, p. 1-212, Methuen, London. |
| Dell, P. C. (1958) | — 'Some basic mechanisms of the translation of bodily needs into behaviour'. - Ciba Foundation Symp. on ' <i>Neurological Basis of Behaviour</i> ', Wolstenholme & O'Connor (Eds), Boston. |
| Galambos, R. (1956) | — 'Suppression of auditory nerve activity by stimulation of efferent fibres to cochlea'. - <i>J.neurophysiol.</i> 19, p. 424-437. |
| Hernandez Péon, R.
(1961) | — 'Reticular mechanisms of sensory control - in: <i>Sensory communication</i> , W. A. Rosenblith (ed.), J. Wiley & Sons, New-York/London. |
| Hinde, R. A. (1966) | — <i>Animal Behaviour</i> - p. 1-534. McGraw-Hill, New-York/London. |
| Holst, E. von & H.
Mittelstaedt (1950) | — 'Das Reafferenzprinzip'. - <i>Naturwissenschaften</i> 37, p. 464-476. |
| Holst, E. von & U v.
Saint Paul (1960) | — 'Vom Wirkungsgefüge der Triebe'. - <i>Naturwissenschaften</i> 47, p. 409-422. |
| Linschoten, J. (1964) | — <i>Idolen van de psycholoog</i> . - Bijleveld, Utrecht. |

- Prechtl, H. F. R. (1965) — 'Problems of behavioral studies in the newborn infant'. - *Advances in the Study of Behavior* vol. 1, p. 75-98.
- Roeder, K. D. (1963) — *Nerve cells and insect Behavior* - Harvard Books in Biology 4, Harvard Univ. Press. Mass., p. 1-178.
- Thorpe, W. H. (1956) — *Learning and Instinct in animals*. - Methuen, London.
- Watson, J. B. (1924) — *Behaviorism* - University of Chicago Press.
- Wenzl, A. (1960) — *Die philosophischen Grenzfragen der modernen Naturwissenschaft*. - Urban Bücher 11 (3 Aufl.), p. 174, Kohlhammer Verlag, Stuttgart.
- Wilson, D. M. (1961) — 'The central nervous control of flight in a locust'. - *J.exp.Biol.* 38, p. 471-490.

MEDEDELING

INTERDISCIPLINAIR GENOOTSCHAP VOOR BIOLOGISCHE PSYCHIATRIE

Wetenschappelijke vergadering vrijdag 6 oktober 1967

Hotel Krasnapolsky Amsterdam.

'Hersensbeschadiging door aangeboren stofwisselingsanomalieën'.

- | | |
|-----------------|---|
| 10.30 uur | Opening door de voorzitter van het Genootschap, Dr. H. M. van Praag. |
| 10.45—11.30 uur | Prof. Dr. J. H. P. Jonxis, kinderarts, Rijks Universiteit Groningen.
'Erfelijke stoornissen in de eiwit- en aminozuurstofwisseling en hun invloed op het centrale zenuwstelsel'. |
| 11.30—12.00 uur | Prof. Dr. W. H. H. Tegelaers, kinderarts, Gemeentelijke Universiteit Amsterdam.
'Inborn errors van de Schildklierstofwisseling'. |
| 12.00—12.30 uur | Dr. S. K. Wadman, biochemicus, Rijks Universiteit Utrecht.
'Aspecten van biochemische diagnostiek en chemische controle voor de behandeling van inborn errors'. |
| 12.30—12.45 uur | Dr. P. Fleury, kinderneuroloog, Gemeentelijke Universiteit Amsterdam.
'De organisatie van het apparaat ter opsporing van aangeboren stofwisselingsstoornissen in Nederland'. |

Middagpauze

- | | |
|-----------------|---|
| 14.30—14.45 uur | Dr. G. E. Gaull, Columbia University New York.
'Theoretische beschouwing over de pathogenese van aangeboren stofwisselingsanomalieën'.
(Definitieve titel nog niet bekend). |
| 14.45—15.15 uur | Dr. H. F. R. Prechtl, ontwikkelingsneuroloog, Rijks Universiteit Groningen.
'De neurologische diagnostiek van de cerebraal beschadigde zuigeling'. |
| 15.15—15.45 uur | Prof. Dr. H. Bickel, kinderarts, Universiteit Heidelberg.
'Early detection and treatment of inborn errors of metabolism associated with brain damage'. |