

**De Evolutie
van de
Gedragsbiologie**

**De Evolutie
van de
Gedragsbiologie**

Johan J. Bolhuis

Oratie uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van
hoogleraar gedragsbiologie, in de Aula van de
Universiteit Utrecht, op 16 oktober 2002

Mijnheer de Rector, Dames en Heren,

Charles Darwin heeft behartenswaardige dingen geschreven over het gedrag van mens en dier. Darwin is dan ook een soort gedragsbioloog *avant la lettre*. Nu heeft het weinig zin om te strijden over de vraag wie de eerste gedragsbioloog was. De moderne gedragsbiologie is heel iets anders dan waar Darwin zich mee bezig hield, en over de huidige gedragsbiologie wil ik het voornamelijk vandaag met U hebben. Laat ik meteen zeggen dat ik de term 'gedragsbiologie' verkies boven 'ethologie', eenvoudigweg omdat 'gedragsbiologie' veelomvattender is en ook moderne vormen van onderzoek naar gedrag omvat, zoals neurobiologie en cognitieve psychologie.

De naam Charles Darwin is natuurlijk onlosmakelijk verbonden met de theorie van evolutie door natuurlijke selectie. Sommigen van U zal het wellicht verbazen dat ik het vandaag over evolutie wil hebben. Weliswaar over de evolutie van het vak gedragsbiologie, maar toch ook met nadruk over de invloed van evolutionaire en functionele benaderingen op de moderne gedragsbiologie. Hoe dan ook, zo verbazingwekkend is het niet, immers - zoals ik niet nalaat bij iedere mogelijke gelegenheid (en dus ook nu) te zeggen -, de evolutietheorie van Darwin vormt het hart van de gedragsbiologie. Zoals de grote evolutiebioloog Theodore Dobzhansky al schreef: "Nothing in biology makes sense except in the light of evolution", en zo is het ook, of toch niet? Wat betekent deze uitspraak van Dobzhansky eigenlijk? Meer concreet: wat betekent het voor de gedragsbiologie? Daartoe moeten we terug naar het ontstaan van het vakgebied, als het ware het gedragsbiologische pleistoceen, dat zich in de jaren '50 en '60 van de vorige eeuw afspeelde.

Niko Tinbergen heeft indertijd namelijk belangrijke dingen geschreven over de vier grote thema's in de gedragsbiologie, die ik zometeen met U wil bespreken. Nu heb ik een bijzondere affectie voor het werk van Tinbergen. Natuurlijk is hij één van de grondleggers van de ethologie, en dus van de gedragsbiologie, en als zodanig heeft hij een belangrijke bijdrage geleverd aan de theorievorming in ons vakgebied. Daarnaast is het boeiend en onderwijzend om te zien hoe Tinbergen vaak neurobiologische terminologie gebruikte in een poging om de onderliggende mechanismen van het door hem geobserveerde gedrag te verklaren. Ook was hij een getalenteerd experimentator die op elegante wijze dieren hun geheimen trachtte te ontfoetselen. Bovendien heb ik me laten vertellen - en het altijd maar al te graag geloofd - dat ik, toen ik aan de Universiteit Leiden werkzaam was, iedere dag mocht plaatsnemen aan het oude bureautje van Niko Tinbergen. Dit gegeven - of deze illusie - heeft mijn motivatie voor het werk nog meer doen toenemen. Helaas kon ik nergens in één van de laden van het bureau een geheime boodschap van de Meester ontdekken, die alles duidelijk zou maken; ik moet het dus met zijn geschriften doen. In het bijzonder wend ik me dan tot zijn veel geciteerde - maar helaas weinig gelezen - artikel uit 1963, 'On aims and methods in ethology'. Overigens is dit artikel opgedragen aan Konrad Lorenz, de andere grondlegger van de ethologie, ter gelegenheid van zijn zestigste verjaardag, maar dat terzijde.

Zoals we onze studenten altijd proberen uit te leggen, maakte Tinbergen onderscheid tussen vier belangrijke vragen die je kunt stellen in de gedragsbiologie, namelijk betreffende de veroorzaking (causatie), de ontwikkeling, de functie ('survival value') en de evolutie van gedrag. Hierbij zou je de eerste twee vragen (veroorzaking en ontwikkeling) 'causaal' en de laatste twee (functie en evolutie) 'functioneel' kunnen noemen. Prima, daar zijn we het allemaal mee eens; althans, gedragsbiologen zeggen altijd dat zij dit ook vinden. Ze

voegen er vaak aan toe dat bij een juiste bestudering van gedrag alle vier aspecten aan bod moeten komen. Het is zelfs een beetje modieus geworden om te zeggen dat een goede analyse van gedrag een integratie van de vier vragen van Tinbergen vereist. Welnu, hier ben ik het niet mee eens. Sterker nog, ik vind dat pogingen tot integratie van deze causale en functionele vragen vaak hebben geleid tot misvattingen en ons dikwijls zelfs volledig op het verkeerde spoor hebben gezet. Mijn collega Jerry Hogan, die hier vandaag aanwezig is, heeft er altijd voor gepleit dat causale vragen niet moeten worden verward met functionele vragen; dat dat logisch gescheiden concepten zijn. Ik wil nog een stap verder gaan en beweren dat een gedragsbioloog om te beginnen duidelijk moet maken welke van Tinbergen's vier vragen hij/zij wil beantwoorden. Vervolgens doet deze gedragsbioloog er goed aan om bij de beantwoording van die vraag te blijven binnen het domein waarin deze vraag zich bevindt. Met andere woorden, een causale vraag kan alleen worden beantwoord met een causale analyse, en een functionele vraag moet worden bestudeerd met functionele concepten - of deze functionele concepten ook leiden tot een afdoende antwoord is een andere zaak, die later aan de orde komt.

We kunnen concluderen dat sinds Tinbergen's analyse de uitspraak van Dobzhansky moet worden bijgesteld, waarmee deze meteen alle betekenis (zo die er al was) verliest. Immers, wie kan het oneens zijn met de uitspraak 'Nothing in biology makes sense except in the light of evolution, function, development or causation'.

Nu heb ik gemerkt dat het aan de orde stellen van deze problematiek snel kan leiden tot misvattingen. Met name een tweetal publicaties over deze kwestie, samen met mijn Britse collega Euan Macphail, bleek voor sommige lezers moeilijk te interpreteren. Een Engelse collega vroeg mij eerder dit jaar in

Leiden waarom ik toch een evolutionair symposium aldaar bezocht, daar ik immers 'niet in evolutie geloofde'. Meer recent vroeg een Amerikaanse collega zich af, op pagina 8 van een 11 pagina's tellende brief, of ik misschien een creationist was? Ik moet bekennen dat ik verbaasd was over het niveau van de oppositie. Nu kan ik van mijn Engelse collega nog accepteren dat het een geval van typisch Britse humor betrof, maar mijn Amerikaanse criticus gaf niet de indruk dat ironie één van zijn sterkste retorische wapens is. Daarom is het zaak dat ik zo duidelijk mogelijk ben.

Allereerst wil ik zeggen dat alle vier de vragen van Tinbergen even belangrijk zijn. Aan het begin van mijn uiteenzetting zei ik al iets met betrekking tot *evolutie*, waarbij ik refereerde naar Darwin en Dobzhansky. Daarnaast is de vraag naar de *functie* van gedrag ook van enorm belang; zozeer zelfs dat de gedragsbiologie vanaf de jaren zeventig van de vorige eeuw zo'n beetje beheerst is door functionele vragen, en dat daaruit uiteindelijk een geheel nieuw vakgebied is ontstaan: de gedragsoecologie. De vraag naar functie is meestal ook de eerste vraag die leken of studenten stellen: 'Waarom doet dat beest dat'? Tien tegen één dat er dan niet wordt gevraagd naar het complex van causale factoren die het gedrag hebben veroorzaakt! De vraag naar de *veroorzaking* van gedrag hield met name de eerste ethologen enorm bezig. Tegenwoordig hebben we het als het over deze vraagstelling gaat vaak over de *mechanismen* van gedrag. Ik ken mensen die vinden dat de gedragsbiologie zich eigenlijk alleen met vragen over het mechanisme zou moeten bezighouden, maar we moeten wel reëel blijven. Het onderzoek naar de mechanismen van gedrag kan zich echter in een hernieuwde belangstelling verheugen, vooral door de vooruitgang in theorievorming en methodologie in de neurobiologie en, meer recent, genomics - waarover later meer. Tenslotte de *ontwikkeling* van gedrag. Tinbergen zelf vond dit een dermate belangrijke vraag dat hij deze toevoegde aan het lijstje van drie dat hem door Julian Huxley was aangereikt.

Mijn eigen onderzoek houdt zich meestal ook bezig met gedragsontwikkeling, waarbij ik overigens leerprocessen als een vorm van ontwikkeling beschouw. Ik zal in het vervolg van mijn betoog het ook gaan hebben over het onderzoek naar leerprocessen en de ontwikkeling van gedrag, en mijn rol daarin.

Cognitieve ecologie, evolutionaire psychologie en de mechanismen van gedrag

Pogingen om te komen tot een integratie van de vier vragen van Tinbergen zijn expliciet aanwezig in de nieuwe disciplines cognitieve ecologie en evolutionaire psychologie. Evolutionaire psychologen proberen het gedrag van mensen (en dus impliciet ook van andere dieren) te verklaren middels evolutionaire principes. De vooraanstaande evolutionaire psychologen Cosmides en Tooby suggereren dat de werking van de menselijke hersenen en cognitie alleen kan worden begrepen vanuit een evolutionair perspectief. Zij zullen het dus hartgrondig eens zijn met Dobzhansky's befaamde uitspraak betreffende het primaat van de evolutie. Cosmides en Tooby beweren dat cognitieve en neurale mechanismen van de moderne mens het resultaat zijn van de werking van selectiedrukken in de steentijd. Met andere woorden, deze mechanismen kunnen alleen worden begrepen als we weten wat de functie was van het gedrag in het pleistoceen.

Cognitieve ecologie is een vergelijkbare poging om de mechanismen van het gedrag van dieren te verklaren, al doen cognitieve ecologen geen uitspraak over de periode in de evolutie waar we naar selectiedrukken moeten zoeken die het gedrag zouden kunnen verklaren. Sterker nog, het lijkt er vaak op dat deze onderzoekers denken dat de functie die gedrag op dit moment heeft, de sleutel is tot het begrijpen van de mechanismen van dat gedrag.

Voor beide disciplines is het zéér de vraag of dit een wetenschappelijk verantwoorde wijze is om de mechanismen van gedrag te bestuderen. Ik vind van niet. Wat deze onderzoekers proberen te doen is het paard achter de wagen spannen. Ondanks verwoede pogingen van Aristoteles, is het nu eenmaal zo dat de oorzaak van iets niet verklaard wordt door het gevolg. Met andere woorden, de functie van gedrag kan niet een verklaring zijn voor het mechanisme van het gedrag.

Laat ik een voorbeeld geven. Een paradepaardje van de cognitieve ecologie is het indrukwekkende verstoppertje spelen dat sommige vogelsoorten ten toon spreiden met betrekking tot hun voedsel. In Europa kennen we de vlaamse gaai en ook een aantal mezensoorten die vele verschillende zaden kunnen verstoppen, en ze geruime tijd later ook weer kunnen terugvinden. Dit terugvinden is niet altijd feilloos, maar toch aanzienlijk beter dan *random*, en het is duidelijk aangetoond dat deze dieren de locatie van veel van deze zaden in het geheugen hebben opgeslagen. Ook in Noord Amerika zijn er voedselverstoppende vogelsoorten, waarbij *Clark's nutcracker* de kampioen is die meer dan 7000 zaden kan verstoppen en vele daarvan ook weer terugvinden met behulp van zijn ruimtelijk geheugen. Welnu, in een cognitieve ecologische verklaring is dit gedrag een zogenaamde *adaptieve specialisatie*. Sommige soorten hebben zich aangepast aan de barre winterse omgeving en zich in de loop van de evolutie gespecialiseerd tot voedselverstoppers. Dit was natuurlijk geen bewuste keuze van deze soorten, maar een gevolg van natuurlijke selectie die mutanten die voedsel verstopten bevoordeelde. Deze dieren hadden een grotere kans om te overleven en zich voort te planten, en zo zou ook dit gedrag worden bewaard in de loop van de evolutionaire geschiedenis. De hypothese van de cognitieve ecologen die aan dit probleem hebben gewerkt is nu dat er adaptieve specialisatie is met betrekking tot het onderliggende cognitieve systeem van ruimtelijk leren. Met andere woorden, in de loop van de evolutie zijn

voedselverstoppers beter geworden in ruimtelijk leren dan dieren die niet hun voedsel verstoppen. Er zijn vele experimenten uitgevoerd die dit lijken te bevestigen: vogelsoorten die meer afhankelijk zijn van verstopt voedsel doen het vaak ook beter in laboratoriumtaken voor het meten van ruimtelijk geheugen. Echter, dit is niet altijd het geval. Sterker nog, een literatuuronderzoek van Euan Macphail en mijzelf toonde aan dat het ongeveer even vaak niet dan wel het geval is. Er zijn ook voorbeelden waarbij voedselverstoppers het juist significant slechter doen in een ruimtelijke leertaak dan vogels die geen of minder voedsel verstoppen.

Hoe moeten we deze tegenstrijdigheden nu interpreteren? Het is mogelijk dat adaptieve specialisatie bij sommige soorten anders verloopt dan bij anderen. Deze inconsistentie zou dan helaas betekenen dat evolutionaire overwegingen geen goede verklaring kunnen bieden voor de mechanismen van het gedrag, en zelfs geen goede aanwijzingen of 'clues' voor hoe die mechanismen in elkaar zouden kunnen zitten. Een andere mogelijke interpretatie heeft te maken met het concept van *modulariteit*. Volgens veel cognitieve ecologen zijn adaptieve specialisaties zogenaamde 'modules'. De hersenen zouden dan als geheel kunnen worden verdeeld in zulke modules, en een goed ruimtelijk geheugen bij voedselverstoppers zou er dan één van zijn. Het lijkt er nu dus op dat er bij voedselverstoppers niet altijd consequent een module voor ruimtelijk leren te bespeuren valt. De oplossing van dit probleem ligt mijns inziens in de aanname dat centrale cognitieve systemen (zoals voor leren en geheugen) niet modulair zijn, maar dat alleen perifere perceptuele systemen dat zijn. Dit is precies zoals de filosoof Jerry Fodor, die het begrip modulariteit introduceerde, modules definiëert. In het geval van ruimtelijk leren zou het kunnen zijn dat de centrale leerprocessen niet modulair zijn, en niet of nauwelijks verschillen tussen voedselverstoppers en hun niet verstoppende collega's. Daarentegen zouden perifere systemen zoals ruimtelijke navigatie of het ver-

werken van stimuli wel modulair kunnen zijn, en natuurlijke selectie zou kunnen hebben geleid tot een verschil tussen de twee groepen dieren met betrekking tot de mogelijkheid om ruimtelijke stimuli te verwerken of om te navigeren. Samen met mijn Canadese collega Louis Lefebvre heb ik in de literatuur aanwijzingen gevonden die deze interpretatie ondersteunen, maar het zou te ver voeren om daar nu op in te gaan.

Neuroecology en de neurobiologie van vogelzang

Problematische en soms ronduit misleidende pogingen tot integratie van de vier vragen van Tinbergen komen we ook tegen in het onderzoek naar de neurale mechanismen van gedrag. Vooral in het onderzoek naar de hersenmechanismen van leer- en geheugenprocessen gaat het nogal eens mis, met name in een benaderingswijze die Euan Macphail en ikzelf 'neuroecology' (oftewel 'neuroecologie') hebben genoemd. In tegenstelling tot het meer neutrale 'neuroethologie' (waarmee het niet verward moet worden), probeert de neuroecologie vragen over de neurale mechanismen van gedrag te beantwoorden met evolutionaire of functionele overwegingen. Ook hier zijn voorbeelden te noemen uit het onderzoek naar ruimtelijk geheugen, maar ik wil mij vandaag concentreren op het onderzoek naar de neurale mechanismen van vogelzang, omdat wij daar zelf ook onderzoek aan verrichten. Een neuroecologische analyse van de leer- en geheugenprocessen bij vogelzang maakt gebruik van de functionele verschillen die er zijn tussen individuen die zang leren en individuen die dat niet doen, en poogt deze verschillen in verband te brengen met verschillen in de hersenen.

Nu zijn er minstens drie van zulke functionele verschillen, die wonderwel lijken te correleren met verschillen in de hersenen. Ten eerste blijkt dat zangvo-

gels - die hun liedje moeten leren van een zogenaamde 'tutor' of leraar - allerlei hersenkernen hebben die niet-zangvogels - die hun liedje niet hoeven te leren - moeten ontberen. Ten tweede blijkt dat deze hersenkernen (vaak voor het gemak 'song control nuclei' of 'zangkernen' genoemd) bij zangvogel mannetjes aanmerkelijk groter zijn dan bij zangvogel vrouwtjes. Bij de meeste soorten zangvogels zingen alleen de mannetjes. Ten derde zijn bij veel soorten zangvogels de 'zangkernen' groter tijdens het voorjaar dan tijdens de herfst. Deze vogels zingen voornamelijk in de lente, gedurende het broedseizoen, terwijl ze zich in de herfst koest houden. Fernando Nottebohm, de ontdekker van dit fascinerende fenomeen, spreekt van een '*brain for all seasons*'. In alle drie gevallen is er een opvallende analogie tussen de functionele verschillen of veranderingen in het gedrag en de verschillen of veranderingen in de hersenen. Het lijkt dan ook een logische stap om deze functionele verschillen in verband te brengen met de neurale verschillen. Dat wil zeggen, de dieren die zang leren (zangvogel mannetjes) hebben daartoe (grotere) hersenkernen, die nog eens groter worden als ze nieuwe liedjes moeten leren, in de lente. Lang leve de neuroecologie als methode om onderzoek te doen naar de neurale mechanismen van leer- en geheugenprocessen.

Echter, het verhaal is niet altijd zo mooi. Zoals we hebben gezien leidde een neuroecologische analyse van het verschil tussen zangvogels en niet-zangvogels tot identificatie van de zogenaamde 'zangkernen'. Van deze kernen zou een deel betrokken zijn bij de *productie* van zang (het zingen), en een ander deel bij het *leren* van zang. Zenuwcellen in deze zangkernen zijn inderdaad actief wanneer het dier zingt. Echter, als zangvogels een liedje *horen*, en zelf niet zingen, gebeurt er vrijwel niets in deze 'zangkernen', maar zijn totaal andere delen van de hersenen actief. Wij hebben zelf kunnen aantonen dat deze hersen-activiteit gerelateerd is aan hoe goed het dier het liedje heeft geleerd. Dat wil zeggen, hoe meer elementen van zijn liedje een vogel heeft

geleerd van zijn 'tutor', hoe meer activiteit er is in een bepaald deel van de hersenen. Het is dus waarschijnlijk dat het neurale substraat voor het geheugen van het 'tutor' liedje zich in een deel van de hersenen bevindt dat geheel buiten de traditionele 'zangkernen' ligt.

Bij de verschillen tussen de sexen is er een vergelijkbaar probleem. Er zijn namelijk ook zangvogel-soorten waarbij mannetjes en vrouwtjes duetten zingen. Vrouwtjes en mannetjes zingen ongeveer evenveel, ze hebben een vergelijkbaar repertoire aan liedjes die ze ook beiden geleerd hebben. Er is in muzikaal opzicht dus volledige gelijkheid tussen de sexen. Echter, de zangkernen van het mannetje zijn ook bij deze soort significant groter dan die van vrouwtjes, zoals collega Manfred Gahr en zijn medewerkers overtuigend hebben aangetoond. Tenslotte kent het verschijnsel van de 'brain for all seasons' ook zijn problemen. Men is er namelijk nog steeds niet achter waarom er zulke enorme volumeveranderingen zijn van de zangkernen gedurende een jaar. Deze veranderingen treden op bij vogelsoorten, zoals de kanarie, die ieder voorjaar nieuwe liedjes leren, maar ook bij soorten die dat niet doen. De veranderingen doen zich ook voor bij soorten die een eenvoudig repertoire van maar één liedje kennen. Op dit moment hebben we dus te maken met een mechanisme op zoek naar een functie.

Zoals ik al zei kun je met functionele en evolutionaire overwegingen mechanismen niet verklaren, en dus is neuroecologie in feite onmogelijk. De conclusie die Euan Macphail en ik uit al deze onderzoeken hebben getrokken is dat je, ook als je evolutionaire en functionele overwegingen slechts als 'clues' wilt gebruiken voor de bestudering van mechanismen, uiterst voorzichtig moet zijn, omdat je wellicht door Moeder Natuur de verkeerde kant op gestuurd wordt.

Het primaat van natuurlijke selectie als factor in de evolutie

Zelfs al zou het logisch gezien mogelijk zijn om vanuit de evolutionaire geschiedenis van gedrag het mechanisme van dat gedrag te kunnen verklaren, dan nog zouden we op problemen stuiten die zo'n verklaring zouden bemoeilijken. Zoals bekend stelde Darwin dat evolutie verloopt middels natuurlijke selectie. De idee van natuurlijke selectie als cruciale factor in de evolutie is wellicht de meest geniale gedachte van Darwin geweest. Het is zó simpel en elegant dat het eenvoudigweg wel waar *moet* zijn, ware het niet dat dit een onwetenschappelijke overweging is.

Een probleem dat zich voordoet bij evolutionaire 'verklaringen' van de mechanismen van gedrag is dat het niet duidelijk is op welke fase uit de evolutionaire geschiedenis we ons moeten richten. We hebben al gezien dat evolutionaire psychologen denken dat we voor een goed begrip van het tegenwoordige gedrag van individuen moeten reconstrueren wat de selectiedrukken zijn geweest in de steentijd. Nu doet het probleem zich voor dat we het gedrag van onze pleistocene voorouders niet meer kunnen waarnemen: er zijn geen gedrags-fossielen. Dat gedrag, en de heersende selectiedrukken, zal dus op één of andere wijze gereconstrueerd moeten worden, en dat leidt al gauw tot wat wel '*evolutionary story-telling*' genoemd wordt. Deze uitdrukking verwijst naar een befaamd - of berucht - artikel van Gould en Lewontin, waarin zij spreken over 'just so stories', zoals Kipling die letterlijk heeft geschreven. Vrij vertaald betekent dit dat men bij zo'n evolutionaire reconstructie naar hartelust verklaringen kan verzinnen, die ook altijd kloppen omdat het vaak tautologieën zijn. Dat wil zeggen, 'de functie van dit gedrag is deze, en wel omdat het zo is'.

Een ander probleem voor een evolutionaire 'verklaring' van de mechanismen van gedrag is dat er bij evolutie meer komt kijken dan alleen natuurlijke selectie. Er is bijvoorbeeld culturele evolutie, een proces dat zich voltrekt buiten de - al of niet zelfzuchtige - genen om. We hebben het dan over leerprocessen en tradities die van generatie op generatie kunnen worden doorgegeven. Richard Dawkins spreekt in dit verband voor de mens van 'memes', ideeën, die ook onderhevig zijn aan selectie.

Belangrijker voor mijn betoog is echter de idee dat er bepaalde eigenschappen ('traits') zijn, bijvoorbeeld gedragingen, die *niet* onderhevig zijn aan natuurlijke selectie. Darwin schreef al in de zesde editie van zijn '*Origin of Species*': "[...] as my conclusions have lately been much misrepresented, and it has been stated that I attribute the modification of species exclusively to natural selection, I may be permitted to remark that in the first edition of this work, and subsequently, I placed in a most conspicuous position--namely, at the close of the Introduction--the following words: "I am convinced that natural selection has been the main but not the exclusive means of modification." This has been of no avail. Great is the power of steady misrepresentation; but the history of science shows that fortunately this power does not long endure." De onlangs overleden paleontoloog en denker over evolutie Stephen Jay Gould heeft veel over dit onderwerp geschreven. Gould werd in een *in memoriam* door collega Plasterk de 'Pim Fortuyn van de evolutiebiologie' genoemd. Een treffende vergelijking, omdat Gould, net als Fortuyn, zijn kritische mening niet onder stoelen of banken stak, vaak radicale (waaronder af en toe ook goede) ideeën had, en ook vrij stevig gedemoniseerd werd door zijn wetenschappelijke tegenstanders (en trouwens zelf ook behoorlijk kon uitdelen). Gould introduceerde de begrippen 'spandrels' en 'exaptation', die betrekking hebben op evolutionair 'neutrale' eigenschappen. *Spandrels* zijn eigenschappen die ontstaan zijn, niet als gevolg van natuurlijke selectie, maar

als een bijproduct van selectie op andere eigenschappen. Gould noemt als voorbeeld het feit dat wij mensen nog maar vrij kort - in het licht van de evolutionaire geschiedenis - kunnen lezen en schrijven. De cognitieve mechanismen die daartoe nodig zijn, zijn waarschijnlijk al veel eerder ontstaan, als bijproducten van selectie op andere eigenschappen.

Het begrip 'spandrels' komt uit het reeds genoemde artikel van Gould en Lewontin, waarin bepaalde eigenschappen worden vergeleken met de 'spandrels' onder het dak van de San Marco basiliek te Venetië. Ik heb het even opgezocht: een spandrel is in het Nederlands, nogal prozaïsch, een "hoekvulling boven boog". Het belangrijke hier is dat een spandrel niet bewust door de architect is ontworpen als een onmisbaar onderdeel dat ter ondersteuning van de daklijst dient. Je zou kunnen zeggen dat het niet functioneel is. Overigens is er later wel een functionele, esthetische, invulling aan gegeven door in de ruimten van de spandrels heiligenbeelden te plaatsen. Welnu, volgens Gould bevinden zich onder de verschillende biologische eigenschappen die er zijn ook vele spandrels. Deze eigenschappen kunnen best nuttig zijn voor het organisme (we spreken dan van exaptatie), maar er is in het verleden geen selectiedruk op die eigenschap geweest en die hoeft er ook nu niet *per se* te zijn. Het is niet noodzakelijk dat deze eigenschap nu wel functioneel is. Gould zegt letterlijk "[...] spandrels [...] arise nonadaptively as architectural byproducts but may regulate, and even dominate, the later history of a lineage [...]"-gevolgd door, tussen haakjes, een belangrijke zin: - "(Or they may continue as nonadaptive spandrels and still remain important as features central to our understanding and analysis of organic form in evolution.)". Laten we een *spandrel* voor het gemak een neutrale eigenschap noemen. Welnu, als we een bepaald gedrag of een bepaald cognitief proces bestuderen en het blijkt dat dat gedrag of proces neutraal is (of is geweest) met betrekking tot natuurlijke selectie, dan kunnen we logischerwijs dus niet de selectiedrukken bestuderen of reconstrueren die

dat gedrag of dat proces zouden kunnen 'verklaren'. Als nu blijkt dat er erg veel selectie-neutrale eigenschappen zijn - en zelfs Gould's evolutionair-psychologische tegenstanders Tooby en Cosmides geven toe dat dat waarschijnlijk het geval is - dan is dat een enorm probleem voor evolutionaire psychologie en neuroecologie.

Er woedt op dit moment een discussie in de gedragsbiologische literatuur die als voorbeeld kan dienen. Deze discussie betreft de rol van vogelzang in seksuele selectie. Seksuele selectie is alweer een briljant idee van Darwin. Het verwijst naar de evolutie van bepaalde eigenschappen (meestal van mannetjes) als gevolg van de keuze van seksuele partners (meestal door vrouwtjes) met deze eigenschappen, of als gevolg van concurrentie tussen individuen met behulp van deze eigenschappen. U moet daarbij denken aan bijvoorbeeld de enorme staart van een pauw of het grote gewei van een hert.

Hoe dan ook, de hypothese werd geopperd in de literatuur dat het repertoire aan liedjes van een zangvogel ook zo'n eigenschap is die onderhevig is aan seksuele selectie. Zoals we hebben gezien zijn het bij de meeste soorten zangvogels alleen de mannetjes die zingen. Vrouwtjes zouden dan een voorkeur hebben voor mannetjes met een groot zangrepertoire. Als ze dan ook bij voorkeur paren met zulke mannetjes, en repertoiregrootte en voorkeur zijn beide overerfbaar, dan zou dit een manier kunnen zijn waarop deze eigenschappen geëvolueerd zijn. Het verhaal wordt nog interessanter als blijkt dat de grootte van het zangrepertoire correleert met de grootte van sommige zangkernen in de hersenen. Althans, vaak is er zo'n correlatie, maar helaas niet in alle gevallen. Opnieuw een voorbeeld van hoe een neuroecologische voorspelling niet altijd uitkomt, waardoor de waarde van evolutionaire en functionele verklaringen van hersenmechanismen betwijfeld kan worden. Het aardige is nu dat deze inconsistenties hebben geleid tot een herinterpretatie van de rol van zang

in seksuele selectie. Volgens sommige onderzoekers is niet repertoire-grootte de essentiële factor in seksuele selectie (*'size isn't everything'* zou je kunnen zeggen), maar is dat wellicht de stabiliteit van het liedje, of zijn er bepaalde elementen in een liedje die van doorslaggevend belang zijn, de z.g.n. 'sexy syllables'. Ik ben benieuwd of deze factoren ook correleren met de grootte van zangkernen. Hoe dan ook, het is goed om te zien dat niet alleen functionele overwegingen het onderzoek naar mechanismen kunnen inspireren maar dat het andersom ook kan.

Ultimate en proximate causatie

Ik heb gemerkt dat in de gedragsbiologie, en niet in het minst in Utrecht, de begrippen 'ultimaat' en 'proximaat' nog veel worden gehanteerd, als een soort alternatief voor functioneel/evolutionair *versus* causaal. Nu vind ik dat nogal ongelukkige uitdrukkingen, omdat 'ultimaat' een zekere superioriteit impliceert ten opzichte van het meer alledaagse 'proximaat'. Het klinkt alsof proximate factoren wel aardig zijn, maar dat het ultieme antwoord op onze vragen toch elders gezocht moet worden, namelijk in functie en evolutie. Als we werkelijk vinden dat alle vier de vragen van Tinbergen even belangrijk zijn, dan zijn deze twee termen niet erg nuttig. Nog erger is het met de uitdrukkingen ultimate en proximate causatie: die zijn ronduit verkeerd. Als we wat ik vandaag heb gezegd over het onderscheid tussen de vier vragen van Tinbergen serieus nemen, zullen we deze terminologie zeker moeten laten varen, omdat ze haar betekenis heeft verloren. Immers, 'proximate causatie' is een pleonasme, omdat causatie altijd 'proximaat' is. Tevens is 'ultimate causatie' betekenisloos, omdat de oorzaken van gedrag nu eenmaal niet te vinden zijn in de functie of de evolutionaire geschiedenis van dat gedrag. Gebruik van de term 'ultimate causatie' leidt tot pseudowetenschappelijke uitspraken over de 'veroorza-

king' van gedrag, waarbij een mogelijke functie van gedrag wordt aangezien voor de oorzaak. Laat ik een voorbeeld noemen waar we het eergisteren in ditzelfde gebouw nog over gehad hebben. Migratie van primaten vrouwtjes naar een andere groep kan tot gevolg hebben dat bijvoorbeeld, infanticide (het doden van jongen door een nieuw gearriveerd mannetje) wordt vermeden. We moeten dan duidelijk zijn dat vermindering van infanticide geen *oorzaak* (of 'ultimate cause') is van migratie, het is een mogelijk *gevolg* (of functie) van dat gedrag. Identificatie van zo'n factor (vermindering van infanticide) is dus geen causale verklaring van migratie, het is het benoemen van een mogelijke functie ervan (en er zijn er nog meer).

Conclusie

Resumerend kunnen we constateren dat gedurende de evolutie van de gedragsbiologie er een verschuiving in wetenschappelijke belangstelling is opgetreden van causatie naar functie. We zien eigenlijk nog steeds dat de functionele benadering overheerst, hoewel moderne ontwikkelingen in de neurobiologie en cognitieve psychologie wellicht een hernieuwde belangstelling voor de bestudering van mechanismen zullen stimuleren. Een recente trend om causale en functionele benaderingen volledig te integreren is mijns inziens een zorgwekkende ontwikkeling. De mechanismen van gedrag kunnen nu eenmaal niet verklaard worden met evolutionaire of functionele overwegingen. Het is wel mogelijk - en ook volstrekt legitiem - dat deze overwegingen bepaalde aanwijzingen of 'clues' opleveren voor de bestudering van mechanismen. Tinbergen zegt letterlijk: "Zoophysiology [...] derives much of its inspiration and guidance from knowledge or hunches about survival value". Echter, we moeten ons goed realiseren dat dit slechts aanwijzingen zijn, en niet meer. Uit mijn voorbeelden blijkt dat deze aanwijzingen soms ook ver-

keerd kunnen uitpakken. De moraal van mijn verhaal is dat causale en functionele vragen bij de bestudering van gedrag duidelijk onderscheiden en gescheiden moeten worden. Als de evolutie van de gedragsbiologie uitmondt in een ongebreidelde integratie van causatie en functie lopen we groot gevaar dat het vakgebied verwordt tot een pseudo-wetenschap, waarin mechanismen zogenaamd 'verklaard' kunnen worden met functionele 'just so stories'. Niet alleen is dit eenvoudigweg fout, maar kan het de evolutie van de gedragsbiologie de verkeerde kant op sturen, en blijven we zitten met resultaten die weliswaar naadloos in een functionele interpretatie passen, maar die ons niets leren over de mechanismen van gedrag.

PRIMATEN EN INNOVATIES

Onder de bezielende leiding van mijn voorganger Jan van Hooff heeft onze groep een belangrijke positie verworven in het onderzoek naar het gedrag van niet-humane primaten - apen en mensapen in gewoon Nederlands. Nu ben ik geen primatoloog, maar dat is ook helemaal niet erg. Ik bestudeer onder meer het gedrag van vogels, maar dat maakt mij nog geen ornitholoog. Ornithologie en primatologie zijn geen wetenschappelijke disciplines, maar duiden slechts aan dat we te maken hebben met de bestudering van een beperkt aantal soorten. 'Gedragsbiologie' is een veel betere term die alle soorten omvat, en die bovendien een wetenschappelijke discipline behelst. Wij *blijven* onderzoek verrichten aan primaten (overigens ook de menselijke variant), maar hebben onze aandacht verplaatst van functie en evolutie naar de mechanismen van sociale cognitie. Liesbeth Sterck heeft haar sporen verdiend in het onderzoek naar de functie en evolutie van sociaal gedrag bij primaten, en richt zich nu met veel inzet op de bestudering van sociale cognitie. Hierbij komen moeilijke vragen aan de orde, bijvoorbeeld of apen bewustzijn hebben, of, of apen inzicht hebben in de intenties en gedachten van andere apen. Bij

dit onderzoek is een kritische benadering op zijn plaats. Ik ben het eens met mijn collega Euan Macphail dat de vraag naar bewustzijn nauw samenhangt met de vraag of apen taal hebben op de manier zoals wij die hebben. Ondanks de vele publiciteit waarin de zogenaamd taalvaardige chimpansees en bono-bo's zich mogen verheugen, vindt zelfs taalwetenschapper Steven Pinker, die toch een *hardcore* evolutionaire psycholoog genoemd mag worden, dat er geen sprake is van taal bij apen. Andere sceptische geluiden kunnen worden vernomen van de primaten-onderzoeker Daniel Povinelli, die concludeert dat chimpansees geen causale verbanden kunnen leggen. Echter, Povinelli laat de mogelijkheid open dat apen wel in staat zijn om causaliteit te onderkennen in een *sociale context*, waarvoor aanwijzingen zijn gevonden o.a. door Klaus Zuberbühler, gisteren nog te gast in onze groep. Dit biedt interessante perspectieven voor ons onderzoek.

Bij ons onderzoek naar de mechanismen van sociale cognitie zullen evolutionaire overwegingen natuurlijk nooit echt uit het oog worden verloren, omdat wij als gedragsbiologen nu eenmaal doordrongen zijn van het belang van de evolutietheorie voor de bestudering van gedrag. Dat is ook duidelijk in het werk van Simon Reader, die binnenkort officieel deel zal gaan uitmaken van onze groep. Simon heeft belangwekkende literatuur-analyses verricht aan de evolutie van innovaties, leergedrag en het gebruik van werktuigen in relatie tot de grootte van verschillende hersendelen bij primaten. Daarnaast heeft hij zich ontwikkeld tot een expert op het gebied van sociaal leren bij vogels en vissen, en is hij een pionier in de bestudering van innovaties in gedrag.

BIJEN

U zult van mij geen lange uitweidingen verwachten over het gedrag van de bij. Echter, in sommige opzichten kan dit kleine beestje zich meten met de

meer aansprekende primaten waar ik het net over had. Zo kunnen bijen nogal goed dansen, waarbij ze een choreografie volgen die een belangrijke boodschap bevat, iets waar Rudi van Dantzig en Toer van Schayk, choreografen bij het Nationale Ballet, waarschijnlijk jaloers op zouden zijn. Karl von Frisch was zoals bekend de eerste die dit bijenballet onderzocht, en hij heeft voor dit werk later, samen met Tinbergen en Lorenz, de Nobelprijs ontvangen. Behalve op de dansvloer doen bijen ook cognitief aardig mee: ze kunnen bijvoorbeeld goed leren en onthouden, zoals onder anderen aangetoond door Ralf Menzel en zijn groep in Berlijn. Ook Marinus Sommeijer en zijn medewerkers - dikwijls samen met onze theoretische *wizzkid* Han de Vries - hebben vele staaltjes van het intelligente gedrag van bijen aan het licht gebracht, en aangetoond dat hun gedrag vaak op mathematische wijze kan worden gesimuleerd. Voeg daar aan toe dat je kant-en-klare *microarrays* van het bijen-genoom tegenwoordig via het internet kunt bestellen - en niet eens zo duur -, en er dienen zich fantastische mogelijkheden aan betreffende de *neurogenomics* van leer- en geheugenprocessen bij bijen. Dit is iets waar Marinus en ik zeker nog verder over zullen spreken.

ONDERWIJS

Dames en heren studenten; het woord 'hoogleraar' zegt het al, bij deze functie hoort ook het geven van onderwijs. Onze leerstoelgroep - met Marie José Duchateau nu in een sleutelrol als docent en coördinator - verzorgt verhoudingsgewijs veel onderwijs in de Faculteit Biologie. Wij doen dat met veel plezier en we hopen dat dat plezier tot uiting komt in onze cursussen en colleges. Toen ik zelf student was, las ik met veel plezier het befaamde boek 'The Selfish Gene' van Richard Dawkins. Ergens in zijn boek schrijft hij dat hij niet begrijpt dat niet iedereen zoöloog wil worden. Welnu, ik deel dat onbegrip, en ik hoop dat we dat ook op U kunnen overdragen. Als het ons zal lukken

om de essentie van wat hier vandaag gezegd is aan U duidelijk te maken dan hebben we veel gewonnen.

PERSOONLIJKE WOORDEN

Tenslotte wil ik nog een aantal persoonlijke woorden tot U richten. Ik wil de rector magnificus en het College van Bestuur dezer Universiteit dank zeggen voor deze benoeming, die ik vandaag aanvaard. Tevens wil ik de rector, Professor Gispen, hartelijk danken voor zijn persoonlijke belangstelling voor het werk in onze groep, en zijn daadwerkelijke hulp. Ook wil ik het bestuur van de Faculteit Biologie en de door haar ingestelde benoemingscommissie dank zeggen voor het vertrouwen dat zij ten toon spreidde door mij voor deze leerstoel voor te dragen. Ik heb het als zeer aangenaam ervaren dat de Faculteit bij deze benoeming een duidelijke koers had uitgezet waar zij ook niet van afweek. Ik hoop echter van harte dat we nu - ruim een jaar na mijn aanstelling - ook voortgang kunnen boeken bij de materiële implementatie van deze benoeming, want tussen droom en daad staan toch wel erg veel wetten in de weg, en nogal wat praktische bezwaren. Wij staan te popelen om aan de slag te kunnen. "Give us the tools and we'll finish the job", om nog eens een andere Britse held te citeren.

Ik wil ook mijn nieuwe collega's in de Faculteit Biologie en in wat nu de leerstoelgroep Gedragsbiologie heet danken voor de prettige wijze waarop zij mij hebben verwelkomd in hun midden. Liesbeth, Marinus, Marie-José, Han, Annet, Frouke, het was ook voor jullie een hele verandering, maar ik heb de indruk dat het aantal apen en beren (of moet dat 'bijen' zijn?) dat we op onze weg hebben gevonden erg meevalt. De groep draait binnenkort op volle toeren en ik denk dat we samen de juiste koers hebben uitgezet. In feite zijn jullie de primaten waar ik het meest direct mee te maken zal krijgen, en dan is

het hopelijk niet een al te groot probleem dat ik geen primatoloog ben. Tevens wil ik dank zeggen aan Thijs Zandbergen, mijn zeergeleerde analist, die in de korte tijd dat hij in onze groep werkzaam is zich meteen onmisbaar heeft gemaakt. Dank ook aan mijn promovendi, Nienke en Elske, voor wie het niet eenvoudig was dat ik van Leiden naar Utrecht toog, maar die desondanks energiek met hun werk zijn doorgegaan.

Bij deze gelegenheid wil ik ook mijn vroegere werkgevers en andere collega's bedanken. Het doet me goed sommigen van U hier te zien. Ik betreur het zeer dat mijn promotor Jaap Kruijt hier vandaag niet kan zijn. Jaap heeft mij inder tijd op een hele prettige manier begeleid en mij de vrijheid gegeven om van mijn promotieonderzoek te maken wat ik wilde. Dank ook aan Jerry Hogan die mij zoveel heeft geleerd over gedragsbiologie en die mij nog regelmatig van advies dient. We zijn het lang niet altijd met elkaar eens maar dat is misschien maar goed ook. Carel ten Cate ben ik ook dank verschuldigd voor de bijzonder prettige samenwerking gedurende mijn tijd in Leiden. Wij hadden beiden niet kunnen voorzien dat deze tijd zo kort zou zijn, en ik realiseer me dat het niet makkelijk is om een medewerker na slechts 4 jaar alweer te moeten laten gaan. Thanks also to Mark Johnson, who has been a great friend in science and beyond. I appreciate it very much that you are here with us today, despite your busy schedule as professor at Birkbeck. A special thanks to Sir Gabriel and Lady Horn, who are also here today. Gabriel, it is very nice to see you here, just like 13 years ago in Groningen: annoyingly, unlike me you don't seem to have become a day older. You have been a friend and a mentor to me, and you continue to be a great inspiration.

Ook wil ik dank zeggen aan mijn familie, en dan met name aan mijn ouders, die mij de vrijheid hebben gegeven om te worden wat ik nu ben. Ik hoop dat ze blij zijn met de uitkomst. Dank ook aan mijn tweede moeder, a második

anyámnak: sok szeretettel nagyon szépen köszönök mindent mamikám. Tenslotte wil ik de twee vrouwen bedanken die mij het meeste na staan, en waar ik veel van houd, Zsuzsi en Nora. Zsuzsika, het was voor ons beiden niet eenvoudig toen we uit ons geliefde Cambridge naar Nederland kwamen. Jij hebt vele offers moeten brengen om je door te zetten in de Nederlandse bureaucratie en de vaak xenofobe en vrouwonvriendelijke wereld van de geneeskunde. Door een combinatie van talent en doorzettingsvermogen heb je uiteindelijk je tweede artsdiploma verkregen, deze keer in Leiden. Ik dank je voor alles; en dat brengt me meteen op de laatste persoon die ik niet ongenoemd wil laten, maar die het pas veel later zal begrijpen: Nórika, je bent nog te jong om te beseffen wat er hier aan de hand is, maar ik denk dat je met je 15 maanden oud genoeg bent om te voelen dat je moeder en ik heel veel van je houden.

Ik heb gezegd.

Geraadpleegde literatuur

- Bolhuis, J.J. (Ed.) (2000) *Brain, Perception, Memory. Advances in Cognitive Neuroscience*. Oxford: Oxford University Press.
- Bolhuis, J.J. and Macphail, E.M. (2001) A critique of the neuroecology of learning and memory. *Trends Cogn. Sci.* 5, 426-433.
- Bolhuis, J.J. and Macphail, E.M. (2002) Everything in neuroecology makes sense in the light of evolution. *Trends Cogn. Sci.*, 6, 7-8.
- Bolhuis, J.J., Zijlstra, G.G.O., Den Boer-Visser, A.M. and Van der Zee, E.A. (2000) Localized neuronal activation in the zebra finch brain is related to the strength of song learning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97, 2282-2285.
- Brenowitz, E.A. et al. (1991) Seasonal changes in avian song nuclei without seasonal changes in song repertoire. *J. Neurosci.* 11, 1367-1374.
- Cosmides, L. and Tooby, J. (1995) From function to structure: The role of evolutionary biology and computational theories in cognitive neuroscience. In *The Cognitive Neurosciences* (M. Gazzaniga, ed), pp. 1199-1210, MIT Press.
- Darwin, C. (1859) *The Origin of Species*. Murray, London.
- Darwin, C. (1873) *The Origin of Species*. 6th Ed. Murray, London.
- Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- De Vries, H. and Biesmeijer, J.C. (2002) Self-organization in collective honeybee foraging: emergence of symmetry breaking, cross inhibition and equal harvest rate distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51, 557-569.
- Dobzhansky, T. (1973) Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am. Biol. Teach.*, 35, 125-129.
- Fodor, J.A. (1983) *The modularity of mind: An essay on faculty psychology*. MIT Press
- Gahr, M. et al. (1998) Sex difference in the size of the neural song control regions in a duetting songbird with similar song repertoire size of males and females. *J. Neurosci.* 18, 1124-1131
- Gil, D. and Gahr, M. (2002) The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.*, 17, 133-141.

- Gould, S.J. and Lewontin, R. C. 1979 The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205, 581-598.
- Gould, S.J., and Vrba, E. S. (1982) Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 4-15.
- Healy, S. and Braithwaite, V. (2000) Cognitive ecology: a field of substance? *Trends Ecol. Evol.*, 15, 22-26
- Hogan, J.A. (1994) The concept of cause in the study of behavior. in *Causal Mechanisms of Behavioural Development*. (Hogan, J.A. and Bolhuis, J.J., eds), pp. 3-15, Cambridge University Press
- Lefebvre, L. and Bolhuis, J.J. (2003) Positive and negative correlates of feeding innovations in birds: evidence for limited modularity. In: Reader, S. & Laland, K. (Eds.) *Animal Innovation*. Oxford University Press, in press.
- Macphail, E.M. and Bolhuis, J.J. (2001) The evolution of intelligence: adaptive specialisations versus general process. *Biological Reviews*, 76, 341-364.
- Pinker, S. (1994) *The Language Instinct*. Hammondsworth: Penguin.
- Povinelli, D.J. (2000) *Folk physics for apes: The chimpanzee's theory of how the world works*. Oxford: Oxford University Press.
- Reader, S.M. and Laland, K.N. (2002) Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99, 4436-4441.
- Real, L.A. (1993) Toward a cognitive ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 8, 413-417
- Shettleworth, S.J. (1998) *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press
- Sterck, E.H.M., Watts, D.P. and van Schaik, C.P. (1997) The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41, 291-309.
- Tinbergen, N. (1963) On aims and methods in ethology. *Z. Tierpsychol.*, 20, 410-433
- Tramontin, A.D. and Brenowitz, E. (2000) Seasonal plasticity in the adult brain. *Trends Neurosci.* 23, 251-258