

Geprogrammeerd leren, seksuele identiteit en partnerkeuze

door G. P. Baerends

Aan mij is in dit symposium (over Gender-Identity, mei 1977) de taak toegedacht aan te geven op welke wijze een aantal principes, die tot nu toe bij ethologisch onderzoek aan dieren naar voren zijn gekomen, zouden kunnen bijdragen tot een beter inzicht in de reeks van processen die bij de mens de eigen seksuele identiteit, de seksuele rol en de keuze van de sekspartner bepalen.

Een beschouwing vanuit de ethologie houdt een tweetal methodisch belangrijke uitgangspunten in, die ik eerst kort wil uiteenzetten (zie eventueel ook Baerends, 1973a, b). Een eerste punt vloeit voort uit het feit, dat de ethologie een uit de zoölogie ontsproten tak van de natuurwetenschappen is. Als natuurwetenschap wil zij uitsluitend voor de mens waarneembare, liefst ook meetbare, verschijnselen in haar beschouwingen betrekken. Daar de ethologie voor de bestudering van dierengedrag werd ontwikkeld, impliceert dit, dat in deze discipline een mogelijke rol van subjectieve verschijnselen (gevoelens, gedachten, e.d.) bij het optreden van gedrag noodzakelijkerwijs buiten geding moet blijven.

Het tweede uitgangspunt vloeit voort uit de mogelijkheid voor de ethologie om zich – doordat zij zich niet tot een enkele soort beperkt – tot een vergelijkende wetenschap te ontwikkelen, in dezelfde zin als de vergelijkende anatomie. Het gedrag van een soort wordt dan niet alleen gezien ten aanzien van de wijze waarop het wordt veroorzaakt en funktioneert, maar ook ten aanzien van de vraag hoe het zich in de loop van de fylogenese, dus van de ontwikkelingshistorie van de soort, heeft ontwikkeld.

Beide uitgangspunten maken dat de ethologische benaderingswijze essentieel verschilt van de reeds lang gebruikelijke wijze van bestudering van menselijk gedrag. Het daarbij overheersende axiomatische uitgangspunt om subjectieve verschijnselen te beschouwen als belangrijke, zo niet de voornaamste, veroorzakende factoren van gedrag, is in de ethologie uitgesloten omdat introspectie bij dieren niet mogelijk is. De ethologie heeft daarom andere, eigen methoden moeten ontwikkelen en deze zijn in recente tijd

* Hoogleraar in capita van de ethologie en oecologie aan de Rijksuniversiteit Groningen. Hoofdweg 265, 9765 CH Paterswolde.

ook voor de toepassing op menselijk gedrag veelbelovend gebleken. Het in de problematiek betrekken van de evolutievraag is noodzakelijk wanneer men kennis over gedrag van mensen en van dieren op zinvolle wijze met elkaar wil vergelijken. Zo'n vergelijking kan om twee redenen belangrijk zijn. Ten eerste zal het in veel gevallen ethisch ontoelaatbaar zijn om hypothesen met betrekking tot gedrag bij mensen aan de zo noodzakelijke experimentele toetsing te onderwerpen; dierproeven achten de meeste van ons wel aanvaardbaar, mits ook daar de ethiek niet uit het oog wordt verloren. Ten tweede zullen door het vergelijkend onderzoek bij verschillende dieren van elk der principiële aspecten van gedrag (het descriptieve, het causale, het ontogenetische, het functionele en het fylogenetische) basisprincipes naar voren kunnen komen, die bij de beschouwing van een enkele soort gemakkelijk versluierd blijven. De vergelijkende ethologie heeft reeds overtuigend aangetoond, dat aan de vorm en het optreden van gedrag bepaalde principes ten grondslag liggen, evenals men door vergelijking van anatomische structuren bepaalde bouwprincipes heeft kunnen onderscheiden, die bij verschillende diersoorten met een soorteigen uitvoering zijn toegepast (zoals die van een extremititeit of van het bloedvaatstelsel) – of ook fysiologische principes, zoals zuurstofbinding en prikkelgeleiding. In deze voordracht nu wil ik trachten na te gaan welke der in de ethologie naar voren gebrachte, aan partnerkeuze ten grondslag liggende, principes bij een beschouwing van seksuele identiteit en seksuele preferentie bij de mens de aandacht verdienen.

Een principe dat reeds lang vóór het ontstaan van de ethologie als van groot belang voor de opbouw van gedrag werd erkend is het leerproces. In navolging van Descartes heeft men dit principe eerst voor de mens willen reserveren en men heeft er in feite het gedragsonderzoek aan de mens op opgebouwd, ook nadat het monopolie niet meer houdbaar was gebleken. Descartes had aan 'de dieren' een ander gedrag-veroorzakend mechanisme toegewezen: 'het instinct'. Dit was een niet nader omschreven mogelijkheid voor de ontplooiing van gedrag, die niet op het opdoen van ervaring zou berusten en die dus moest zijn aangeboren of – zoals later werd gezegd – genetisch gecodeerd. Hiermee was een dichotomie in het denken over veroorzaking en ontwikkeling van gedrag geïntroduceerd, die uitermate belemmerend op de ontwikkeling van het gedragsonderzoek heeft gewerkt en die zo hardnekkig is, dat ik nu nog, circa 300 jaar later, in mijn voordracht ruimte moet maken voor een poging dit obstakel uit de weg te ruimen.

De nadruk op leerprocessen als het overwegend belangrijke mechanisme voor de opbouw van gedrag bereikte het summum van absurditeit in het Amerikaanse 'behaviorisme' – de andere tak van gedragsonderzoek die een beperking tot objectieve natuurwetenschappelijke methoden nastreeft – met de uitspraak van Watson, dat een dier bij de geboorte als een 'zak met reflexen' ter wereld komt en al het overige gedrag door de al naar omstandigheden optredende leerprocessen moet worden opgebouwd. Als gevolg

van dit uitgangspunt legde men zich bij de verdere ontwikkeling van het behaviorisme geheel toe op de factoren die het leerproces tot stand brengen. Genetische factoren voor gedrag werden niet alleen genegeerd maar veelal ook ontkend. Men realiseerde zich blijkbaar niet, dat als men naar principes van leerprocessen zoekt, deze toch via de genen moeten zijn vastgelegd. Evenmin scheen men te beseffen, dat veel gedragseigenschappen voor een soort even karakteristiek zijn als de structuur en dan ook in gelijke mate tot zijn identificatie kunnen bijdragen. Het probleem is daarom niet: of genen *dan wel* leerprocessen tot de vorming van een gedragselement bijdragen, maar in welke mate en vooral op welke wijze zij dat doen. Leerprocessen kunnen niet bestaan zonder uiteindelijk genetisch bepaalde spelregels en de DNA-moleculen die we genen noemen, kunnen slechts tot expressie komen via reeksen van ontwikkelingsprocessen, waartoe verschillende vormen van leren echter ongetwijfeld kunnen behoren. De beste analyse van de ontwikkelingsgang van een voor een soort typisch gedragselement betreft de soorteigen zang van enkele vogelsoorten. Tot dusver verkregen resultaten met vinken en gorsen leiden samengevat tot het volgende beeld (Nottebohm, 1970).

Vinken die, opgekweekt in geluidsdichte broedstoven, geen gelegenheid hebben gehad andere vogels te horen zingen, zijn toch in staat geluidstoten met de voor de zang van de soort typische intervallen weer te geven. De tonen zijn echter alle gelijk van hoogte; om dat te kunnen veranderen moet de vogel een voorbeeld horen. Worden hem via een luidspreker in de geluidsdichte ruimte een aantal voorbeelden voorgespeeld, waaronder zich ook de zang van de eigen soort bevindt, dan blijkt de jonge vogel alleen deze te gaan overnemen. Ontbreekt de soorteigen zang, dan zal in vele gevallen het jong later één van de andere, soortvreemde, zangpatronen blijken te hebben overgenomen. De soorteigen zang wordt herkend op grond van enkele karakteristieke onderdelen (lettergrepen).

De gevoeligheid voor het leren van een zangpatroon verdwijnt na de derde maand; de mogelijkheid om zelf te zingen ontwikkelt zich echter pas in de achtste maand. De jonge vogel gaat dan trachten met zijn eigen vocale instrument het patroon te produceren, dat hij in de derde maand nauwkeurig heeft vastgelegd. Hij heeft dus een verwachting van wat de zang zal moeten wezen en deze verwachting heeft hij geleerd. Zodra het geproduceerde resultaat met de verwachting overeenstemt wordt de zang in de jonge vogel gefixeerd. Verdere beïnvloeding en ook doofmaken kunnen dan de zang niet meer veranderen. Het is dus onmogelijk voor het normale resultaat van dit ontwikkelingsproces, de soorteigen zang, een antwoord te geven op de vraag of dit gedragpatroon aangeboren is of aangeleerd. Het is het resultaat van een gecompliceerde interactie tussen genetische en ervaringsinvloeden. Genetisch is een programma vastgelegd volgens welke een aantal gekarakteriseerde ervaringen moeten worden opgenomen en verwerkt. Opvallend in dit proces is de vergelijking met zowel geleerde (melo-

die) als niet-geleerde (de 'lettergrepen') verwachtingswaarden en de rigiede fixatie wanneer overeenstemming tussen de verwachtingswaarde en de eigen prestatie is bereikt.

Op het verschijnsel dat bepaalde leerprocessen in een bepaalde ontwikkelingsfase moeten optreden en het resultaat ervan in hoge mate gefixeerd wordt vastgelegd, was reeds eerder de nadruk gelegd. Lorenz deed dit nadat hij had vastgesteld dat een jonge gans het uiterlijk van zijn moeder – en daarmee ook van zijn soortgenoten en zijn toekomstige sekspartner – leert kennen, door zich te hechten aan het eerste relatief grote bewegende object dat hij waarneemt na uit het ei te zijn gekomen. Lorenz meende hier te maken te hebben met een speciaal – tot dan toe niet onderscheiden – leerproces, gekarakteriseerd door de volgende vijf punten:

- a. het proces zou gebonden zijn aan een gevoelige periode;
- b. het zou alleen plaatsvinden in een specifieke leersituatie;
- c. het zou niet noodzakelijkerwijs moeten worden bekrachtigd door een beloning die rechtstreeks en onmiddellijk met de functie van het gedrag samenhangt (zoals het verkrijgen van voedsel als gevolg van het neerdrukken van een pedaal in een Skinner-box);
- d. het proces zou snel plaatsvinden;
- e. bij uitblijven van een bekrachtiging zou geen extinctie optreden en het proces zou een zeer hoge mate van irreversibiliteit hebben.

Sinds Lorenz deze ideeën naar voren bracht is veel onderzoek over het inprentingsverschijnsel gedaan. De behavioristen gingen het er vooral om na te gaan of het hier werkelijk een speciale vorm van leren betrof; de biologen waren vooral geïnteresseerd in de wijze waarop inprenting tot de ontwikkeling van het normale gedrag bijdraagt. Bij dit onderzoek heeft geen van de karakteristieken, die voor inprenting werden gegeven, volledig stand kunnen houden (Bateson, 1966; Sluckin, 1972). Voor de verschillende gevallen die men als inprenting zou willen aanduiden blijken vaak de verschillende criteria niet alle op te gaan en soms meer in relatieve dan in absolute zin. Een scherpe scheiding tussen de eigenschappen van inprenting en die van eerder bestudeerde leerprocessen is niet te maken, ten dele echter wellicht omdat de wijze van onderzoek van beide soorten verschijnselen nog veel verschilt. In het verband van mijn betoog is het echter vooral belangrijk te constateren, dat het nadere onderzoek niet heeft geleid tot het laten vallen van het principe van inprenting, dus van een programmering van bepaalde vitaal belangrijke leerprocessen. Integendeel, de overtuiging dat dit fenomeen bestaat is toegenomen.

Het onderzoek over inprenting dat sinds en dank zij de ganzenproeven van Lorenz tot stand kwam, werd eveneens meestal met vogels uitgevoerd. Lorenz' leerling Schutz (1965a, b, 1968, 1971) toetste met eenden de veronderstelling van Lorenz, dat tijdens het volgen van de moeder door de jongen niet alleen het beeld van de individuele moeder, maar ook een gegeneraliseerd beeld van de soort en van de geslachtspartner zou worden ingeprent. Hij vond

inderdaad, dat als mannelijke kuikens van soort A door een moeder van soort B werden opgevoed, zij later een zeer duidelijke preferentie voor wijfjes van soort B als sekspartner vertoonden. De jongen werden daarbij alleen gedurende de eerste levensmaand – gezamenlijk met nestgenoten en pleegmoeder – in uitsluiting van soortgenoten gehouden. Contact met deze laatsten na die maand had op de inprenting geen invloed. Wijfjeskuikens, die gedurende de eerste maand met een mannetje van een ander soort tezamen werden gehouden, bleken zich in de proeven van Schutz niet het beeld van dat soortvreemde mannetje in te prenten, tenzij het om een eendesoot ging waarbij het kleed van mannetje en wijfje niet verschilde; bij de meeste eendesooten is dit in winter en voorjaar juist zeer sterk het geval. Schutz concludeerde, dat bij de wijfjes het bonte prachtkleed van de mannetjes zonder voorafgaand leerproces bekend moet zijn, maar het camouflagekleed van het broedende en jongen verzorgende wijfje, dat van soort tot soort alleen in details verschilt, door inprenting zou moeten worden geleerd. Immelmann (1969) verkreeg overeenkomstige resultaten met eveneens seksueel dimorfe weervogels. Bij deze proeven werd door op een vreemde soort geprente vogels wel met de eigen soort gepaard wanneer de pleegoudersoort niet aanwezig was. Hier lijken dus bij de partnerkeuze niet-geleerde én ingeprente kenmerken een rol te kunnen spelen, de laatste domineerden echter.

Schutz kon bij zijn proeven vaststellen dat de processen voor inprenting op de moeder en voor het leren van de geslachtspartner niet identiek waren. Voor de eerste inprenting vond hij namelijk een gevoelige periode bij een leeftijd van de kuikens tussen 0 en 30 uur, terwijl de gevoelige periode voor seksuele inprenting aanmerkelijk groter is (1-3 weken). De gang van zaken is dus ingewikkelder dan Lorenz aanvankelijk veronderstelde. De vogels volharden in hun inadequate partnerkeuze, ook al hebben zij nooit succes. Dit bewijst echter nog niet dat de inprenting werkelijk geheel irreversibel is. Door Kruijt (1977) is erop gewezen, dat tot nog toe bij het toetsen van inprentingsproeven het gedrag van de potentiële partner (van de eigen zowel als van de ingeprente soort) buiten beschouwing is gebleven. Het zou de moeite waard zijn om na te gaan of bijvoorbeeld een positieve actie door een potentiële partner van de eigen soort, zoals het uitvoeren van handelingen van de paringsinleiding, de verkeerde inprenting meer of minder ongedaan zou maken.

Bij zoogdieren is nog zeer weinig systematisch onderzoek over inprenting verricht. Incidentele ervaringen met landbouwhuisdieren en dieren, die in diertuinen kunstmatig werden opgevoed, wijzen erop dat het verschijnsel ook bij zoogdieren veelvuldig moet voorkomen. Zoals te verwachten, betreft het daar niet alleen inprenting op visuele beelden, maar ook op geur. Mainardi stelde vast dat jonge muizen zich de geur van de eigen ondersoort inprenten als ze tijdens de eerste twintig dagen in het nest met de geur van die ondersoort in contact zijn geweest, en dat zij deze kennis later bij de keuze van de seksuele partner toepassen.

Voor het geprogrammeerd optreden van leren in het ontwikkelingsproces van het individu zijn dus karakteristiek de grotere gevoeligheid in bepaalde perioden en de binding van het leerproces aan specifieke leersituaties. Voor verschillende van deze situaties is aangetoond, dat zij niet door ervaring met het adequate object (in dit geval dus de soortgenoot van de juiste sekse) verworven behoeven te worden. Men zou kunnen zeggen dat deze kennis aangeboren is, dus in de genen gecodeerd, maar deze uitspraak draagt niet bij tot de beantwoording van het interessante probleem langs welke weg een dergelijke genetische codering tot expressie wordt gebracht. Lorenz voerde voor het verschijnsel, dat een dier zonder voorafgaande ervaring op een bepaalde situatie met een bepaalde reactie antwoordt, de term 'Angeborener Auslösemechanismus' (AAM) in. Volgens hem zou zo'n AAM steeds weinig, maar wel zeer markante kenmerken omvatten. Wordt de inhoud van het 'Auslösemechanismus' echter alleen of mede door een leerproces bepaald, dan zou het veel meer detailkenmerken inhouden. Dat lijkt inderdaad het geval te zijn bij de verenklenden van de seksueel dimorfe eenden, die trouwens Lorenz tot deze conclusie hebben geïnspireerd. Het lijkt ook op te gaan voor de bovengenoemde 'herkenning' van de soorteigen zang door een jonge vink of gors in zijn eerste drie levensmaanden. En hoewel een nadere verificatie van Lorenz' voorspelling wenselijk is en waarschijnlijk een breder spectrum van verschillende mogelijkheden zal opleveren, lijkt het mij van grote heuristische waarde om bij het probleem van een bepaling van de seksuele identiteit en de keuze van de partner ervan uit te gaan dat de geprogrammeerde leersituaties zowel van het simpele AAM-type kunnen zijn als ook een door leren beïnvloed detailkarakter kunnen hebben. Te verwachten is bovendien, dat de eerstgenoemden zullen dienen om het leren te sturen en de laatstgenoemden kenmerken van inprenting zullen vertonen.

Met uitzondering van de uitvoering van de vogelzang gaat het in de bovengenoemde voorbeelden van inprenten steeds over het vastleggen van een sensorisch patroon. Ook bij de vogelzang echter werd primair het sensorische patroon geleerd; de jonge vogel wist dit voorbeeld later door trial and error te evenaren en als gevolg hiervan werden door hem zelf ontwikkelde motorische patronen vastgelegd. Het motorische patroon wordt dus niet rechtstreeks van de leermeester overgenomen. Waarschijnlijk zal men mogen zeggen dat nooit een motorisch patroon nauwkeurig wordt geïmiteerd; in alle tot nu toe onderzochte gevallen beperkt imitatie zich tot globaal nadoen en daarbij door trial and error een doelmatige eigen uitvoering bereiken. Die uitvoering is meestal in de loop der tijd nog voor beperkte verandering vatbaar; ook een zangvogel kan op den duur zijn zang modificeren, zonder echter het basiskarakter ervan te verliezen.

De gedragingen die bij dieren tijdens de paringsinleiding een rol spelen, zowel voor de selectie van een partner van de juiste soort, van de juiste sekse en van de juiste interne toestand, als voor het stimuleren en synchroniseren van de partners wederzijds, zijn

soortspecifiek in hun vorm. Deze vorm komt in het individu waarschijnlijk meer door ervaringsonafhankelijke rijping dan door leren tot stand. Wel kan echter worden afgeleid, dat vormen van deze handeling in de evolutie moeten zijn ontstaan uit activatie van de gedragsystemen voor aanval en vlucht, die telkens optreedt als twee dieren elkaar ontmoeten (conflict-hypothese van N. Tinbergen, voor een kritische bespreking hiervan zie Baerends, 1975). In hoeverre de systemen voor agressie en vlucht ook nu nog bij de veroorzaking van deze handelingen telkens weer een rol spelen en in hoeverre zij van deze systemen zijn 'geëmancipeerd' (dat wil zeggen aan andere systemen ondergeschikt zijn geworden of zich tot een zelfstandig systeem hebben ontwikkeld), is nog niet duidelijk. Er zijn echter tal van aanwijzingen, dat interactie tussen neigingen tot agressie en vlucht tijdens de paringsinleiding een belangrijke rol spelen. Wanneer aan Bankivahanen in hun eerste levensjaar de gelegenheid tot sociale interactie (waarbij veel vechtdrag optreedt) werd ontnomen (Kruijt, 1964, 1971, 1977) bleek het seksuele gedrag later gestoord te zijn en wel des te erger naarmate de periode van isolatie langer had geduurd. Hoewel de hanen wel in staat waren verschillende handelingen van de paringsinleiding uit te voeren, inclusief de copulatie, kwamen zij – vooral als het isolement meer dan negen maanden had geduurd – niet meer toe aan paring met een hen. Deels kwam dit omdat zij zich niet op de juiste wijze ten aanzien van het lichaam van de hen wisten te oriënteren, maar vooral werd het veroorzaakt doordat telkens vlagen van sterke agressie of sterke vlucht voor de hen optraden. Door het gebrek aan sociale ervaring was het kennelijk niet mogelijk de interactie tussen de neigingen tot aanval en vlucht zo te regelen, dat copulatie mogelijk werd. Kruijt veronderstelt dat tijdens de ontogenese bij een normale haan factoren behorende tot wat men het seksuele gedragsstelsel zou kunnen noemen een stabiliserende werking op de systemen voor agressie en vlucht gaan uitoefenen.

De isolatieproeven die Harlow en zijn medewerkers (Harlow, 1959, 1962, 1969; Harlow et al., 1962, 1965, 1971), met rhesusapen uitvoerden en die eveneens tot storingen van seksueel gedrag konden leiden, kunnen mijns inziens op overeenkomstige wijze worden geïnterpreteerd. Ook de waarnemingen van Baerends-van Roon en Baerends (1979) over de ontogenese van sociaal- en prooivanggedrag bij katten pleiten voor de betekenis van door ervaring beïnvloede stabiliserende factoren op de gedragsystemen voor agressie en vlucht. Behalve ervaringsfactoren kunnen ook genetische factoren de gemiddelde drempelwaarde van deze systemen beïnvloeden. Zowel bij muizen als bij stekelbaarzen is men erin geslaagd op agressie te selecteren (van Oortmerssen, 1977).

Eén van de gevolgen van het conflict tussen agressie en vlucht, dat vooral bij ontmoeting van soortgenoten veelvuldig optreedt, is in het verband van mijn voordracht belangrijk. Het is het verschijnsel dat ethologen omrichten noemen en waarvoor zij in het Engels

de term 'redirection' hebben ingevoerd.* Het komt erop neer dat onder invloed van de twee tegenstrijdige krachten de oriëntatie van een 'agonistische' handeling noch rechtstreeks op de tegenstander, noch rechtstreeks van hem af wordt gericht, maar een zijdelingse component krijgt, die als een resultante van de beide tegengestelde krachten kan worden beschouwd. Het dier gaat dan vaak tot een aanval over, maar niet op de tegenstander doch op een vervangingsobject. Zulk gedrag kan tijdens een grensgevecht of tijdens een paringsinleiding optreden en sommige van deze gedragingen horen zelfs regelmatig in het sociale repertoire, waarin zij kennelijk in de loop der evolutie zijn vastgelegd.

Hiermede heb ik een overzicht gegeven van de ethologische gegevens, die mijns inziens gebruikt zouden kunnen worden om een werkhypothese op te bouwen voor verder onderzoek naar de gang van zaken bij de vorming van de seksuele identiteit en de preferentie voor de sekspartner bij de mens. In deze ontwikkelingsgang worden tegenwoordig een aantal schakels algemeen geaccepteerd (Diamond, 1976).

Het zijn de volgende:

- 1) de aanwezige geslachtschromosomen (XX, XY, abnormale triaden van X en Y);
- 2) de invloed van de hormonale circulatie omstreeks de geboorte op een seksuele (mannelijke) differentiatie in het centrale zenuwstelsel;
- 3) de bepaling van de eigen seksuele identiteit en het verkrijgen van de kennis omtrent de andere sekse;
- 4) het bepalen van de keuze van het seksuele object;
- 5) bepaling van de motorische seksuele gedragspatronen.

Enerzijds pleiten correlaties van abnormale chromosoompatronen met abnormaliteiten in seksueel gedrag voor een betekenis van een genetische invloed; anderzijds bleken abnormaliteiten (transsexualiteit) tengevolge van deze factoren ten aanzien van het gedrag door leerprocessen bij te sturen te zijn (Money & Ehrhardt, 1972).

Dit behoeft na het bovenstaande niet te verbazen. Ook hier moet het begrip voor de ontwikkelingsgang niet komen uit het plaatsen van 'nature' en 'nurture' als alternatieven tegenover elkaar, maar uit het ontsluiten van het eraan ten grondslag liggende programma en het geven van een preciese beschrijving ervan.

Bij het onderzoek van dieren trachten we dit doel te bereiken door een zo goed mogelijke beschrijving van de ontwikkelingsverschijnselen in de tijd te laten volgen door experimenten voortvloeiend uit de werkhypothese die op de beschrijving is gebaseerd. In het

* Het Engelstalig woordgebruik in psychoanalyse en ethologie is hier zeer verwarrend. Voor 'omrichten' wordt namelijk in de psychoanalyse niet 'redirection' maar 'displacement' gebruikt. In de ethologie is 'displacement' daarentegen de gebruikelijke vertaling van 'versprong'. Dit is een andersoortig gevolg van een item conflict, namelijk het als gevolg van interactie tussen twee systemen plotseling kort tot actie komen van een derde systeem (bijvoorbeeld toilettegedrag in een conflict tussen naderen en uitwijken).

geval van de mens missen we – vooral met betrekking tot dit onderwerp – de preciese beschrijving. Opzettelijke experimenten zijn uiteraard om ethische redenen uitgesloten, maar wel zijn beschikbaar een aantal resultaten van 'natuurlijke' experimenten, namelijk afwijkend seksueel gedrag, waarvan de experimentele omstandigheden alleen via reconstructie kenbaar zijn en waarbij replica's en controles ontbreken. Een mate van reconstructie is echter mogelijk via de anamnese en ik wil trachten met behulp hiervan, en met bovengenoemde kennis van eventueel werkzame principes uit de ethologie, een beeld te ontwerpen hoe mogelijk het proces van de bepaling van de seksuele identiteit en de keuze van de geslachtspartner bij de mens verloopt. Deze poging moet worden gezien als een prikkel voor onderzoekers gespecialiseerd op het seksuele gedrag van de mens, om vanuit deze gezichtshoek de problematiek te bekijken.

Het gaat mij bij het afwijkend seksueel gedrag alleen om de vormen waarbij de afwijking zo gefixeerd is, dat er blijvend voorkeur aan wordt gegeven, ook wanneer er vrije keuze voor andere mogelijkheden bestaat. In verband met 2) noem ik dan eerst het verschijnsel van transseksualiteit, dus van de vaste overtuiging de sekse te bezitten, welke aan die van de geslachtsorganen tegengesteld is. We zouden kunnen zeggen dat er bij deze personen een discrepantie bestaat tussen wat zij verwachten te zijn en wat zij waarnemen, zowel aan hun eigen anatomie als aan de wijze waarop zij door andere mensen worden behandeld. Die verwachting moet dus onafhankelijk van deze laatste twee factoren zijn opgewekt. Dit roept de vraag op naar hypothesen over de wijze waarop dit kan zijn geschied. Er zijn verschillende anamnesen gepubliceerd (Money & Ehrhardt, 1972; Green, 1974) van personen, die vertelden dat zij reeds op vierjarige leeftijd – en sommige ook eerder – deze overtuiging hadden. De verwachtingswaarde moet dus vroeg in de ontwikkeling zijn vastgelegd en mij lijkt op dit moment de meest waarschijnlijke hypothese, dat dit moet zijn gebeurd in samenhang met, of als gevolg van, de neurologische fixatie van de sekse omstreeks de geboorte. Hiervoor pleiten bijvoorbeeld een aantal gevallen van meisjes die zich als 'tomboys' gedroegen en waarvan de moeders in de betreffende periode met androgenen waren behandeld. Eveneens in deze richting wijzen dergelijke gedragsafwijkingen die gepaard gingen met de aanwezigheid van een extra Y-chromosoom. Stel dat deze gedachte juist is, dan rijst de vraag op welke wijze de differentiatie in het zenuwstelsel tot een bepaalde verwachtingswaarde kan leiden. De gedachte aan de mogelijkheid dat bij die differentiatie een schematisch beeld van de betreffende sekse zou kunnen ontstaan of zou kunnen worden vrijgegeven, zou door het ethologische begrip 'Auslöseschema' kunnen worden gesuggereerd. Bij dieren zijn zeer veel gevallen bekend, waar althans het herkennen van de andere sekse zonder voorafgaande ervaring met die sekse mogelijk is. Afhankelijk van de soort kunnen daarbij verschillende zintuigmodaliteiten een rol spelen. Duidelijk is dat bij verschillende soorten reeds lang voor

het optreden van seksueel gedrag de seksen worden onderscheiden. Of en hoe deze mogelijkheid aan de bepaling van de eigen identiteit gebonden is valt uit de bekende gegevens niet af te leiden. Wel lijken mij deze er duidelijk voor te pleiten dat geen seksueel gedrag voor het ontwikkelen van deze kennis noodzakelijk is. Suomi, Sackett en Harlow (1970) hebben gevonden dat in individuele afzondering opgekweekte rhesusapen beneden 7 maanden geen voorkeur voor individuen van een bepaalde sekse vertonen, daarna eerst voor individuen van de eigen sekse (wijfje tot 25, mannetje tot 40 maanden, dat wil zeggen tot aan seksuele rijpheid) om vervolgens aan individuen van de andere sekse als partner de voorkeur te geven. Waarop de identificatie van de sekse berust werd niet nader onderzocht; de proeven maken waarschijnlijk dat de kennis van identificatiekenmerken althans ten dele niet door leren is verkregen. Money & Ehrhardt (1971) en Money (1976) geven sterke argumenten, dat bij de mens leerprocessen in de post-natale en pre-pubertale periode een zeer belangrijke rol moeten spelen bij de 'gender' identificatie. Zo zijn hermafrodieten bekend, die chromosomaal, anatomisch en diagnostisch identiek zijn, maar als tegenovergestelde sekse zijn opgegroeid en als zodanig sociaal adequaat functioneren. Zeer belangrijk bij deze leerprocessen is volgens Money dat het kind ten aanzien van de sekse waarin hij wordt opgevoed volkomen consequent wordt behandeld. Hij vergelijkt dit leerproces met het leren van een taal, waarvoor ook een programma lijkt te bestaan dat voor alle talen gelijk is en op basis waarvan zich een specifieke taal ontwikkelt die correspondeert met wat er in de omgeving van het kind wordt gesproken.

In vele opzichten lijkt dit beeld veel op dat waartoe de gedachtengangen in de psychoanalyse hebben geleid. Daar bestaat echter wel de mening dat in de oedipale periode ten aanzien van de vader of moeder seksuele gevoelens een rol spelen. De zwakte van de evidentie hiervoor is dat deze eigenlijk alleen met psychoanalytische methoden bij personen met seksuele moeilijkheden is verkregen. Objectieve waarnemingen in de betreffende periode geven daarentegen geen aanwijzingen dat deze leerprocessen gepaard gaan met seksueel gedrag. Voor deze processen geldt dan dus – evenals voor de seksuele inprenting bij eenden – dat zij niet bekrachtigd kunnen worden door de eindhandeling waar zij functioneel op zijn gericht. De waarnemingen wijzen op een relatief geringe reversibiliteit van het geleerde, waardoor zij in de categorie van inprenting lijken te passen.

De bovengenoemde fase 4, de keuze van het seksuele object, gaat wel met objectief waarneembaar seksueel gedrag gepaard en, zoals uit anamnesen blijkt, ook met seksuele emoties. Het is de fase van het 'verliefd worden'. Money & Ehrhardt (1972) menen dat het hier ook om een proces van inprenting gaat, zonder daar echter duidelijke argumenten voor te geven. Dezelfde opvatting wordt echter wel met argumenten onderbouwd door Leonhard (1964, 1966; zie ook Meves, 1967 en Hassenstein, 1973); hij voert daar-

voor anamnesen aan van mannelijke en vrouwelijke homoseksuelen en fetisjistten. In al deze gevallen bestaat een hardnekkige voorkeur voor, respectievelijk, een persoon van de eigen sekse en een bepaald object. Bij de gevallen van fetisjisme was het object soms een bepaald lichaamsdeel en soms een kledingstuk. In het geval van kledingstukken valt op dat zij zich om werkzaam te zijn in een positie moet bevinden, die enigszins overeenkomt met de wijze waarop zij worden gedragen, bijvoorbeeld hangend aan een waslijn en niet opgevouwen op een stoel. In de door Leonhard genoemde gevallen kunnen de personen zich herinneren wanneer en onder welke omstandigheden de fixatie plaatsvond. Hoewel de binding bij confrontatie met een zeer speciaal persoon of object plaatsvond – en deze ook de voorkeur bleven genieten – trad toch generalisatie naar vergelijkbare objecten op. Leonhard meent dat de gevoeligheid voor het leerproces het grootste is bij de eerste heftige seksuele beleving in de puberteit. Deze tijdelijke beperktheid, het eenmalige karakter en het schijnbaar irreversibele van het leerproces zijn allen kenmerken, die we in het bovenstaande voor inprenting zijn tegengekomen. Er lijkt hier een in het programma vastgelegde leersituatie te moeten optreden. We moeten verwachten, dat dit in normale gevallen een persoon van de andere sekse zal zijn en ons dus afvragen hoe het dan mogelijk is dat de fixatie soms inadequaaf kan verlopen. Allereerst zou ik dan aan de mogelijkheid willen denken, dat in een eerdere fase een inadequate verwachtingswaarde werd opgebouwd, bijvoorbeeld die van een partner van de eigen sekse. Ook moet men rekening houden met de mogelijkheid, dat een verwachtingswaarde is opgebouwd die onvoldoende is om de juiste partner te kunnen herkennen, of dat een verwachtingswaarde geheel ontbreekt. In het algemeen geldt, dat een reactie tot stand zal komen als de gezamenlijke inbreng van de uitwendige en inwendige factoren, die voor die reactie belangrijk zijn, voldoende hoogte bereikt. Een tekort aan uitwendige factoren kan daarbij vaak door een grotere sterkte van de inwendige factoren worden gecompenseerd; men zegt dan dat de drempelwaarde voor het optreden van de reactie is verlaagd. Verschillende anamnesen van afwijkende bindingen bevatten mijns inziens aanwijzingen (bijvoorbeeld hoge masturbatiefrequentie), dat de inwendige factor van de persoon kort voor het optreden van de inprenting zeer sterk was en dus de drempel voor het leren van de uitwendige situatie laag. Een mogelijkheid, die men echter ook niet uit het oog mag verliezen is, dat de waarde van de uitwendige factor door bijzondere omstandigheden inadequaaf zou kunnen zijn verhoogd. De situatie zou met enkele kenmerken op de gevoeligheid voor supernormaliteit van de reactor kunnen hebben aangesproken. Het is opvallend dat juist bij het herkennen en waarderen van visuele beelden van man en vrouw overdrijving van bepaalde kenmerken tot preferentie leidt. Deze overdrijving wordt dan in houding, kleding en make-up vaak nagestreefd. De kans is dus groot, dat uiterlijk en gedrag van de partner – vooral bij een intern sterk gemotiveerde reactor – bij

het proces van inprenting een belangrijke rol spelen. Dit aspect is – ook ten aanzien van inprenting bij dieren – nog zeer onvoldoende onderzocht. Het lijkt mij in dit verband van betekenis, dat Leonhard uitdrukkelijk betoogt dat de personen, waarvan hij meent dat hun homoseksualiteit op inprenting berust, een voorkeur hebben voor zeer duidelijke representanten van hun sekse, dus niet voor verwijfde mannen of zich mannelijk gedragende vrouwen. Verschillende anamnesen geven mij de indruk, dat de persoon waarop het proces werd gericht inderdaad getracht had zich aantrekkelijker te maken, dus de ander tot reactie te verleiden. Het behoeft geen betoog, dat dit bij een normale gang van zaken zeker regel is.

Tenslotte wil ik nog één andere omstandigheid naar voren brengen, die tot een afwijkende binding zou kunnen leiden. Dat is het bovengenoemde verschijnsel, dat bij een sterk conflict tussen naderen en vermijden, opgewekt door een bepaalde prikkelsituatie, het gedrag kan worden omgericht op een andere niet adequate situatie; ook hier speelt dus drempelwaardeverlaging een rol. Zoals boven werd vermeld, zijn veel ethologen geneigd de handelingen van de paringsinleiding op te vatten als het gevolg van de simultane opwekking van de neiging tot aanval en tot vlucht, die steeds weer optreedt wanneer twee individuen elkaar naderen. In enkele gevallen waar deze neigingen goed konden worden gemeten (bijvoorbeeld onderzoek van Sevenster-Bol, 1962, met de driedoornige stekelbaars), bleek ejaculatie slechts te kunnen optreden bij een bepaald evenwicht tussen de neigingen tot agressie en vlucht. Wanneer dit ook voor de mens zou opgaan, kan men zich een situatie voorstellen waarbij het adequate object zo sterk imponeert, dat het werkelijk seksuele gedrag pas kan optreden als de reactor zich dusdanig oriënteert dat zijn neiging tot vluchten voldoende is afgenomen om het voor seksueel gedrag noodzakelijke agressievlucht evenwicht mogelijk te maken. De reactie kan dan worden omgericht op een object, dat zich in de nieuwe oriëntatierichting bevindt, zelfs als dit object niet adequaat is, doch de seksuele neiging groot. In verschillende anamnesen valt het nu op, dat de betrokken personen vergeleken met personen met normaal seksueel gedrag een relatief sterke neiging tot vlucht hebben, dus schuw zijn. Ook Leonhard wijst op het verband tussen afwijkend seksueel gedrag en het in extreme mate optreden van bepaalde neigingen. Hij postuleert daarbij een groot aantal instincten (zoals: Darbietingsinstinct, Zuwendungsinstinct, Anregungsinstinct, Hegeinstinct, Beherrschungsinstinct, Unterstellungsinstinct), die hij op bepaalde wijze voor verschillende typen van afwijking verantwoordelijk acht. Hoewel de wijze waarop deze 'instincten' worden gepostuleerd en gebruikt in modern causaal-analytisch ethologisch onderzoek niet meer aanvaardbaar is en ook de verklarende waarde van deze termen nihil is, acht ik de achtergrond ervan – namelijk de bedoeling om bepaalde inwendige toestanden weer te geven – in principe belangrijk. Het 'Beherrschungsinstinct' zou ik willen zien als een bepaalde verhouding tussen de neigingen tot aanval en

vlucht, waarin agressie relatief domineert en het 'Unterstellungsinstinkt' als een toestand waarbij de neiging tot vlucht relatief groot is.

Dat een individu gemiddelde waarden of marges van de neigingen tot aanval en vlucht kan vertonen, die afwijken van die welke in doorsnee bij soortgenoten worden gevonden, kan verschillende oorzaken hebben. In de eerste plaats kan er een genetische basis zijn. Het is bij een aantal dieren mogelijk gebleken zowel op verhoging als op verlaging van de relatieve agressiviteit te selecteren. De extremen die dan na een aantal generaties werden verkregen (bij stekelbaarzen en bij muizen) waren niet meer tot paring in staat. In de tweede plaats speelt ervaring tijdens de jeugd een zeer grote rol; het agressiviteitsniveau van dieren die door agressieve pleegouders werden opgevoed was hoger, dan wanneer niet agressieve pleegouders werden gekozen. Boven werd reeds vermeld, dat ervaring in de jeugd met ouders en nestgenoten een invloed heeft op de stabiliteit van de agressie-vluchtbalans.

Als vijfde schakel in het proces van seksuele identificatie en partnerkeuze werd de vorming van seksuele motorische gedragspatronen genoemd. Tot nog toe zijn alleen de sensorische aspecten ter sprake gekomen. Dit gebeurde met opzet omdat uit alle beschrijvingen blijkt dat de motorische patronen veel minder sterk zijn gefixeerd; ze kunnen wel gedurende enige tijd vrij constant blijven, maar dan ook weer in een volgende periode door anderen worden vervangen. Er is dus hier geen sprake van irreversibiliteit en evenmin van een snel leerproces of een gevoelige periode. Het lijkt daarom niet juist ten aanzien van de motorische patronen van inprenting te spreken; men zou hier beter in termen van gewoontevorming (habit formation) kunnen denken. Het lijkt erop dat handelingen van de paringsinleiding en van de copulatie hun basisvorm niet krijgen door leerprocessen, maar door een ervaringsonafhankelijke rijping. De mannelijke en vrouwelijke patronen zijn althans voor een deel bij mannetje en wijfje verschillend en – zoals Beach (1976) heeft uiteengezet – in die zin complementair, dat handelingen van de ene sekse als prikkel optreden voor een handeling van de andere. Het feit, dat een dier tot een bepaalde sekse behoort sluit echter niet uit dat het – zij het onder bepaalde omstandigheden – gedragspatronen van de andere sekse incidenteel kan uitvoeren. Morris (1952) vond dit bij stekelbaarzen, die in een aquarium in niet-natuurlijke dichtheden en 'sex ratios' werden gehouden en hij noemt gevallen uit verschillende andere diergroepen. Men moet dus concluderen, dat bij de seksuele differentiatie van de hersenen niet een monopolie van bepaalde gedragspatronen tot stand komt. Persoonlijk meen ik dat het gebied waarbinnen de verhouding van de neiging tot aanval en de neiging tot vlucht zich beweegt, bepaalt welke motorische patronen voor een dier beschikbaar zijn. Dat gebied loopt voor de mannetjes verder uit in de richting van agressie en voor de wijfjes verder in de richting van vlucht en daardoor zal in het algemeen seksuele dimorfie van gedrag optreden (Baerends, 1975). Het lijkt mij mogelijk, dat

dit verschil wel op enigerlei wijze bij de seksuele differentiatie van de hersenen wordt bepaald.

Leonhard vond, dat in de gevallen van homoseksualiteit die hij aan een afwijkend verlopen inprenting meende te moeten toeschrijven, het gedragspatroon van de eigen biologische sekse werd vertoond. Hij meent dat juist bij de meer geleidelijk tot stand komende (ingeschlichene) homoseksualiteit afwijkingen in het 'Beherrschungsinstinkt' of het 'Unterstellungsinstinkt', dus in de voor de seksen gebruikelijke agressie-vlucht verhouding, voorkomen. Bij deze groep treedt verandering in het seksuele gedragspatroon of de seksuele rol vaker op dan bij de andere.

Het type model dat ik op grond van ethologische vondsten met dieren over het proces van 'gender-identification' en partner-preferentie heb trachten op te bouwen lijkt mij in vele opzichten aan te sluiten bij gedachten die reeds binnen de psychiatrie en psychologie bestonden. De complexiteit en de interactie tussen genetische en geleerde elementen wordt algemeen beseft. Wellicht heb ik wat meer nadruk gelegd op het programma-karakter, op de mogelijke rol van verwachtingswaarden (al of niet door leerprocessen opgebouwd) en op een invloed op sommige deelprocessen van de agressie-vlucht balans. De gecompliceerde interactie van op elkaar gesuperponeerde processen maakt het nodig voorzichtig te zijn met een in categorieën indelen van de uiteindelijke verschijnselen en vooral met het uitgaan van de veronderstelling dat ogenschijnlijk identieke verschijnselen ook een identieke veroorzaking moeten hebben (vgl. neurosemodel Baerends, 1976). Ik maak mij niet de illusie dat mijn model juist is en ik vrees dat ik als een ethologische olifant in de psychiatrische porceleinkast heb rondgelopen. Ik hoop echter dat de slurf van deze olifant U enige bruikbare ideeën heeft kunnen inblazen met betrekking tot punten waarop een meer systematische verzameling van anamnese-gegevens wenselijk is, opdat daarmee onze kennis van het ontwikkelingsprogramma verbeterd kan worden. Die kennis is essentieel, in de eerste plaats wanneer men doelmatig preventief wil optreden, maar zij lijkt mij evenzeer nodig voor het systematisch zoeken naar methoden voor therapie. Men zal zich echter niet alleen tot een analyse van de afwijkende gevallen moeten beperken, maar ook de ontwikkelingsgang van het normale seksuele gedrag op overeenkomstige wijze analytisch moeten onderzoeken.

Literatuur

- Baerends, G. P. (1973a), Nobelprijs voor geneeskunde en fysiologie voor grondleggers van nieuwe gedragswetenschap. *Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde* 117, 1721-1726.
- Baerends, G. P. (ed.) (1973b), *Ethologie: de biologie van gedrag*. Pudoc, Wageningen.
- Baerends, G. P. (1975), An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays. In: *Essays on Function and Evolution in Behaviour* (Eds. G. P. Baerends, C. Beer & A. Manning), pp. 187-227. Oxford: Clarendon Press.

- Baerends, G. P. (1976), A tentative model for the causation of neuroses. *Research in Neurosis*. (Ed. H. M. van Praag) pp. 183-191. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema.
- Baerends-Van Roon, J. M. & G. P. Baerends (1979), On the ontogeny of social and predatorial behaviour in the domestic cat. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet.*
- Bateson, P. P. G. (1966), The characteristics and context of imprinting. *Biol. Rev.* 41, 177-220.
- Beach, F. A. (1976), Cross-species comparisons and the human heritage. In: *Human sexuality in four perspectives*. (Ed. F. A. Beach). pp. 296-316. Baltimore, London: John Hopkins Univ. Press.
- Diamond, M. (1976), Human sexual development: Biological foundation. In: *Human sexuality in four perspectives*. (Ed. F. A. Beach). pp. 22-61. Baltimore, London: John Hopkins Univ. Press.
- Green, R. (1974), *Sexual identity conflict in children and adults*. New York: Basic Books.
- Harlow, H. F. (1959), Love in infant monkeys. *Sc. Amer.* 200, 6, 68-74.
- Harlow, H. F. (1962), The heterosexual affectional system in monkeys. *Amer. Psychologist* 17, 1-9.
- Harlow, H. F. (1969), Age-mate or peer affectional system. In: *Advances in the Study of Behavior* (Eds. D. S. Lehrmann, R. A. Hinde & E. Shaw), Vol. 2, pp. 333-383. London, New York: Academic Press.
- Harlow, H. F. & M. K. Harlow (1962), Social deprivation in monkeys. *Scient. Amer.* 207, 136-146.
- Harlow, H. F. & M. K. Harlow (1965), 'Affectional systems'. In: *Behavior of non-human primates*. Vol. 2 (Eds. A. M. Schrier, H. F. Harlow & F. Stollnitz) pp. 287-334. New York, London: Academic Press.
- Harlow, H. F. & L. A. Rosenblum (1971), Maturational variables influencing sexual posturing in infant monkeys. *Arch. Sexual Behavior* 1, 175-180.
- Hassenstein, B. (1973), *Verhaltensbiologie des Kindes*. München: Piper Verlag.
- Immelmann, K. (1969), Ueber den Einfluss frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlechtliche Objektfixierung bei Estrildiden. *Z. f. Tierpsychol.* 26, 677-691.
- Kruijt, J. P. (1964), Ontogeny of social behaviour in Burmese Red Junglefowl (*Gallus gallus spadiceus*). *Behaviour Suppl.* 12, 201 pp.
- Kruijt, J. P. (1971), Early experience and the development of social behaviour in Jungle fowl. *Psychiatria, Neurologia, Neurochirurgia* 74, 7-20.
- Kruijt, J. P. (1977), Ethologische gezichtspunten. In: *De seksuele ontwikkeling van kind tot volwassene*. Fysiologie en pathologie, deel I. De normale ontwikkeling. Stafleu's Wetenschappelijke Uitgeversmij. B.V. Ned. Bibliotheek der Geneeskunde deel 106, 13-41.
- Leonhard, K. (1964), *Instinkte und Urinstinke in der menschlichen Sexualität*. Stuttgart: F. Emke Verlag.
- Leonhard, K. (1966), Über die Entstehung einer Form von Homosexualität durch ein Prägungserlebnis. *Leopoldina* 12, 144-152.
- Lorenz, K. (1954), *Ik sprak met viervoeters, vogels en vissen*. Amsterdam: Ploegsma.
- Meves, Ch. (1967), Vergleichbare Strukturen von Verhaltensstörungen bei Kindern und Tieren. *Praxis Kinderpsychol. u. Kinderpsychiatr.* 16, 8, 273-281.
- Money, J. (1976), Human hermaphroditism. In: *Human sexuality in four perspectives*. (Ed. F. A. Beach) pp. 62-86. Baltimore, London: John Hopkins Univ. Press.

- Money, J. & A. A. Ehrhardt (1971), Fetal hormones and the brain: effects on sexual dimorphism of behavior - A review. *Arch. Sexual Behavior*, 1, 241-262.
- Money, J. & A. A. Ehrhardt (1972), *Man and Woman, Boy and Girl. The differentiation and dimorphism of gender identity from conception to maturity*. Baltimore, London: John Hopkins Univ. Press.
- Morris, D. (1952), Homosexuality in the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). *Behaviour* 4, 233-261.
- Nottebohm, F. (1970), Ontogeny of bird song. *Science* 167, 950-956.
- Oortmersen, G. A. van (1977), Genetische aspecten van agressief gedrag. In: *Agressief gedrag: Oorzaken en functie*. (Eds. P. R. Wiepkema & J. A. R. A. M. van Hooff), pp. 79-102.
- Schutz, F. (1965a), Sexuelle Prägung bei Anatiden. *Z.f.Tierpsychol.* 22, 50-103.
- Schutz, F. (1965b) Homosexualität und Prägung. *Psychol. Forschung* 28, 439-463.
- Schutz, F. (1968), Sexuelle Prägungserscheinungen bei Tieren. In: Giese: *Die Sexualität des Menschen*. Hb. med. Sexuulforschung, pp. 284-317.
- Schutz, F. (1971), Prägung des Sexualverhaltens von Enten und Gänsen durch Sozialeindrücke während der Jugendphase. *J.neuro-Visceral Rel. Suppl.* 10, 339-357.
- Sevenster-Bol, A. C. A. (1962), On the causation of drive reductions after a consummatory act (in *Gasterosteus aculeatus* L.). *Arch. néerl. Zool.* 15, 175-236.
- Sluckin, W. (1972), *Imprinting and early learning*. 2nd ed. London: Methuen.
- Suomi, S. J., G. P. Sackett & H. F. Harlow (1970), Development of sex preferences in Rhesus Monkeys. *Develop. Psychol.* 3, 326-336.