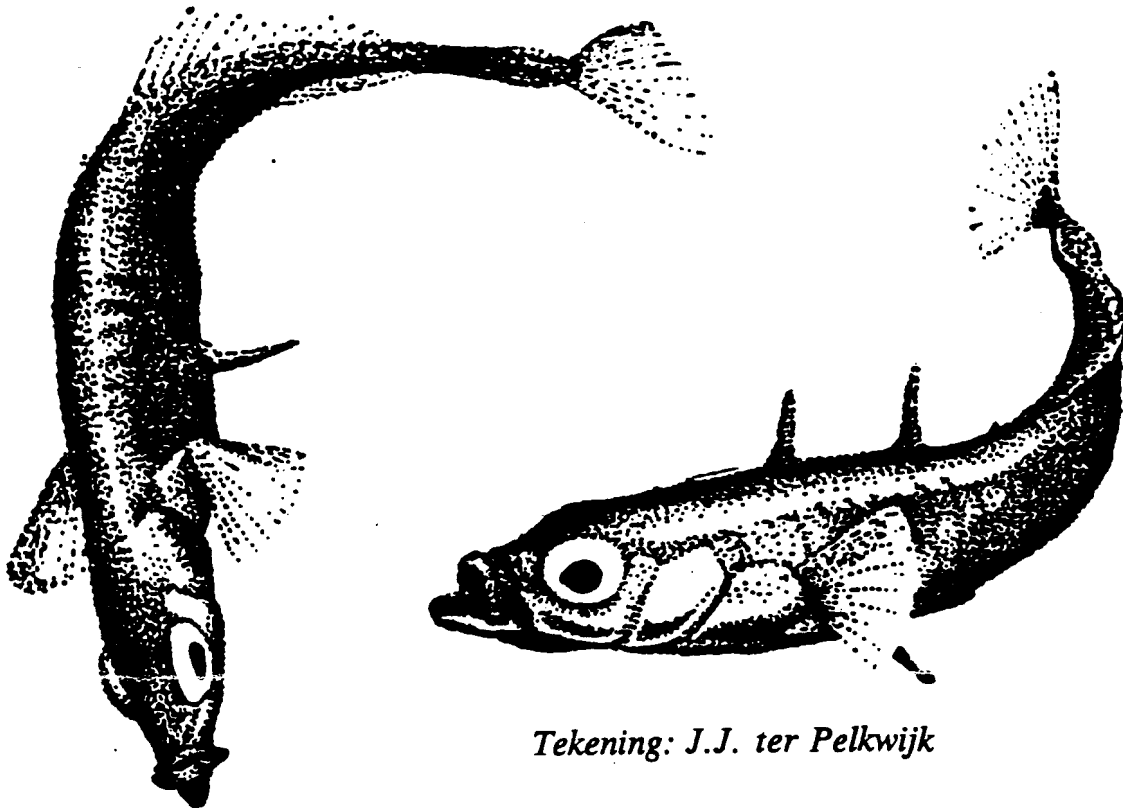


# NVVG

P. Koene  
De Hoef 29  
6708 DC Wageningen



*Tekening: J.J. ter Pelkwijk*

## Mededelingenblad van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie

opgericht december 1991.

### **Algemeen**

De Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie stelt zich ten doel de gedragsbiologie in Nederland te bevorderen. Daartoe organiseert zij symposia en discussies, en geeft zij dit mededelingenblad uit.

### **Bestuur:**

Voorzitter:

Prof Dr J.A.R.A.M. van Hooff

Secretaris: Dr T. Groothuis

Penningmeester: Dr J. de Bruin

- U kunt kopij voor het mededelingenblad bij voorkeur op floppy (wp of ascii) sturen aan J. M. Tinbergen, Vakgroep Gedragsbiologie, Rijksuniversiteit Groningen, postbus 14, 9750 AA Haren.

- Informatie kan ook ingewonnen worden bij de secretaris: dr. T. Groothuis, Vakgroep Gedragsbiologie, Rijksuniversiteit Groningen, postbus 14, 9750 AA Haren, of de voorzitter: prof. dr. J.A.R.A.M. van Hooff, Vakgroep Vergelijkende Fysiologie, Rijksuniversiteit Utrecht, postbus 80.086 3508 TB Utrecht.

- U kunt zich opgeven als lid bij Dr J. de Bruin, Nederlands Instituut voor Herenonderzoek, Meibergdreef 33, 1105 AZ Amsterdam. De contributie bedraagt f25,- per jaar.

Algemeen .....	1
Bestuur: .....	1
Wat is het doel van de vereniging? .....	2
Hoe tracht de vereniging dit te realiseren? .....	2
Wie kan lid worden? .....	2
De bedoeling van het mededelingenblad .....	2
Promoties en uittreksels van dissertaties ...	3
Ens, B.J. 1992. The social prisoner .....	3
Bijeenkomsten .....	4
Verslag eerste bijeenkomst NVG, Utrecht. ....	4
Prof. dr. J.A.R.A.M. van Hooff .....	4
Prof. Dr. G.P. Baerends .....	5
Dr. T.G.G. Groothuis ....	5
Prof. dr. J. Koolhaas ....	6
Dr. S. Daan .....	7
Dr. F. Galis .....	7
Dr. W. Schouten .....	8
Drs. S.H.N. Swinkels .....	8
Verslag van gezamenlijke dag NVG en NVTB .....	9
Agenda: .....	10

### **Waarom een Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie?**

Door de toenemende opsplitsing van onderzoek in verschillende formele kaders en de steeds verdergaande specialisatie dreigt het specifieke karakter van Gedragsbiologisch onderzoek aangetast te worden. Hierdoor lijkt het noodzakelijk de specifieke inbreng van de Gedragsbiologie, een vakgebied waarin Nederland vandaan voorop heeft gelopen, duidelijker te formuleren en naar buiten te brengen. De vereniging krijgt hierdoor een taakstelling die veel breder is dan die van de huidige BION werkgemeenschap Ethologie.

### **Wat is het doel van de vereniging?**

- Bevordering van wetenschappelijk onderzoek en onderwijs in de Gedragsbiologie.
- Verbreiding van kennis omtrent aard en resultaten van Gedragsbiologisch onderzoek in bredere kring.
- Belangenbehartiging van de Gedragsbiologen en haar onderzoekers.

### **Hoe tracht de vereniging dit te realiseren?**

- Het vormen van een Forum voor gedragsonderzoekers in het Nederlandse taalgebied, in samenspraak met andere gedragswetenschappen.
- Het organiseren van Symposia.
- De uitgave van een Mededelingenblad.
- Beïnvloeding van bestuur en beleid.

### **Wie kan lid worden?**

Het lidmaatschap van de vereniging staat open voor iedereen die geïnteresseerd is in de wetenschappelijke biologische benadering van gedrag van dier en mens, alsmede voor instellingen die op dit gebied werkzaam zijn of hierover informatie willen verkrijgen of verspreiden. De contributie bedraagt 25 gulden per jaar. Via het lidmaatschap kan een reductie van de abonnementsprijs van het internationale en Engelstalige tijdschrift "Behaviour" worden verkregen.

### **De bedoeling van het mededelingenblad**

Het doel van het mededelingenblad is om de leden van de vereniging efficiënt en goedkoop te informeren over landelijke en tot op zekere hoogte ook internationale wetenschappelijke en educatieve activiteiten in de gedragsbiologie. We zullen dit doen door een agenda van activiteiten op te nemen en door een korte en zakelijke verslaglegging van de vergaderingen en bijeenkomsten.

Naar onze mening zullen ook samenvattingen van proefschriften op het gebied van de gedragsbiologie een plaats in het mededelingenblad moeten kunnen vinden. Suggesties over verdere inhoud zijn welkom. Bedenk echter dat we niet streven naar een dik tijdschrift, maar naar een efficiënt mededelingenblad.

### **Behaviour**

We hoopten voor de leden van de vereniging behaviour tegen sterk gereduceerde prijs aan te kunnen bieden. Brill heeft echter beloven dat de prijs F250,- per jaar zal zijn en dat daar de portie nog bovenop komen. Voorts moet de vereniging zelf voor de verzending zorgen. Dit gekoppeld aan het feit dat weinig mensen be-

langstelling hebben heeft het bestuur doen besluiten van het verstrekken van goedkope abonnementen af te zien. Wij bieden onze excuses aan voor diegene die daardoor gedupeerd zijn.

## **Promoties en uittreksels van dissertaties**

**Ens, B.J. 1992. The social prisoner, causes of natural variation in reproductive success of the Oystercatcher. Proefschrift RUG. 222 pp.**

The social prisoner is een neerslag van een grote hoeveelheid werk dat door een hele ploeg mensen aan de Scholekster op Schiermonnikoog onder de bezielende leiding van Ens en Kersten werd gedaan. Prachtige foto's van Jan van der Kam helpen de lezers zich in te leven in het sociale leven van de Scholekster, en hier en daar wordt de lezer zelfs een kijkje op het sociale leven van de schrijver gegund. Meerdere auteurs zijn bij de stukken betrokken, een bewijs dat een dergelijke breede aanpak niet door een enkeling kan worden volbracht. Het boeiende proefschrift bevat een weelde aan gegevens en ideeën. De Scholekster blijkt op Schiermonnikoog in een sociaal keurslijf te leven!

Na een inleiding beschrijft Ens in het tweede hoofdstuk dat territoria sterk verschillen in kwaliteit. Dit verschil hangt samen met de afstand tot het wad, waar het meeste voedsel wordt gehaald. Dieren die hun broedterritorium aan de wadrand hebben (hokkers) produceren drie keer zoveel jongen als dieren die een ruimtelijke scheiding tussen hun broed- en voedselterritorium hebben (wippers). Uit metingen van het broedsucces van dieren, die van de ene categorie naar de andere overgaan, concludeert Ens dat dit verschil niet in de kwaliteit van het dier ligt. Er bestaat een grote concurrentie om hokker territoria, maar de ruimte is beperkt. Deze tweedeling in territoriumkwaliteit bleek van groot belang voor het onderzoek, omdat de ligging van het territorium als een directe kwaliteits-indicatie gebruikt kan worden.

In het derde hoofdstuk wordt beschreven hoe een jonge Scholekster zich binnen dit sociale keurslijf een plaatsje probeert te veroveren. De teneur van het hoofdstuk is, dat er verschillende manieren zijn om broedvogel te worden, die elkaar zouden uitsluiten. Als je kiest om vanuit een voedselterritorium op het

wad je tussen de hokkers te dringen dan geeft dat potentieel een hoge opbrengst, maar de kans dat je er tussen komt is klein. Op die manier ontstaat een wachtrij van potentiële broedvogels. Anderen proberen het vanuit de 'soos', een plek tussen de wipperterritoria waar veel nietbroeders komen. Een dier dat niet probeert ergens een lokale dominantie op te bouwen heeft weinig kans ertussen te komen.

In het volgende hoofdstuk, dat als de kern van het proefschrift mag worden gezien, is doorgerekend wat de evolutionaire consequenties in termen van nakomelingen van de verschillende strategieën zouden zijn. Dit alles is mogelijk op basis van het plaatje van de transitiekansen, dat mij altijd doet denken aan de expo in Brussel. De conclusie is dat evolutionair gezien het beschreven scholekster systeem stabiel zou kunnen zijn. Het is begrijpelijk dat sommige dieren toch voor een wipperterritorium kiezen omdat er veel langere wachttijden voor een hokkerterritorium zouden zijn. Door de enorme concurrentie acht Ens het ook voorstelbaar, dat het voor de Scholekster gunstig is pas laat in het leven met broeden beginnen.

Het volgende hoofdstuk behandelt de scheiding bij de Scholeksters, waarbij met name het idee dat dieren ervan zouden kunnen profiteren om te scheiden de schrijvers bezig houdt. In dit stuk heeft Ens samengewerkt met Safriel en Harris waardoor ook de gegevens die op Skokholm verzameld werden op dezelfde manier geanalyseerd konden worden. Scheidingen komen niet veel voor, zijn soms gedwongen, of kunnen in enkele gevallen toegeschreven worden aan een actieve keus van het vrouwtje. Ens presenteert metingen over het broedsucces van dieren met oude en nieuwe partners. Hoe uniek dit materiaal ook is, de conclusies over het voordeel van scheiding blijven vaag omdat ze niet los gezien kunnen worden van mogelijke andere effecten op het reproductief succes.

In het volgende hoofdstuk gaan de auteurs na wat het voordeel van buitenechtelijke copulaties kan zijn. Na een gedetailleerde beschrijving van de frequentie van normale copulaties in de tijd, blijkt het voorkomen van buitenechtelijke copulaties klein te zijn. Dit wordt bevestigd met DNA fingerprints van 20 jongen en hun ouders. Het idee dat buitenechtelijke copulaties samenhangen met een poging om van partner te veranderen is het kernidee van dit hoofdstuk. Een test van dit idee zou welkom zijn.

Het laatste hoofdstuk behandelt de vraag of het

paar als een eenheid een betere uitgangspositie bij de competitie om territoria heeft. Mannen en vrouwen spenderen evenveel tijd aan agressie wat in de periode voor de leg op kan lopen tot 8 procent van de tijd. Mannen vertonen wel ander agressief gedrag als vrouwen, zoals bleek uit de waarneming dat mannen meer vlindervluchten laten zien. Ook dit aspect van het leven van Scholekster wordt in het perspectief van de evolutietheorie bekeken, en de schrijvers achten het palausibel dat de sterke concurrentie om goede territoria een selectiedruk is geweest in de richting van een meer gelijke verdeling tussen de sexen in de verdediging van het territorium.

Samenvattend lijkt het mij dat de ontdekking van het territoriale systeem bij de Scholeksters een belangrijke is geweest, en aanleiding heeft gegeven tot een serie zeer interessante onderzoeken. Daarvan heeft Ens in dit proefschrift de sociale aspecten boeiend beschreven. Hij heeft zich ingespannen om de lezer deelgenoot van de theoretische achtergronden te maken, en in vele gevallen zullen de lezers van zijn visie overtuigd zijn. Daar kritische toetsen van de ideeën niet altijd voorhanden zijn, hoop ik dat dit proefschrift geen afsluiting is, maar een aanleiding tot verregaand experimenteel werk aan de Scholekster zal zijn. De technische uitvoering van het proefschrift is goed, de tekeningen van Dick Visser helder en goed als altijd, en nogmaals de foto's van Jan van de Kam prachtig.

Joost M. Tinbergen

## **Bi jeenkomsten**

### **Verslag eerste bijeenkomst NVG, Utrecht.**

**GEDRAGS BIOLOGIE:** samenhang in diversiteit, 28 maart 1992, aanvang 10:00 uur in de Aula van de Universiteit te Utrecht. Het doel van de bijeenkomst was om een overzicht van de huidige stand van zaken in de Nederlandse Gedragsbiologie weer te geven. In hoeverre dit gelukt is zult U na lezing van de volgende samenvattingen zelf kunnen beoordelen.

### **Prof. dr. J.A.R.A.M. van Hooff - De eigenheid van gedragsbiologie.**

Zo'n vijftien jaar geleden presenteerde Wilson in zijn befaamde boek "Sociobiology" een balonnenmodel, waarin de ontwikkeling werd geschetst van de disciplines, die zich met de studie van gedrag bezig houden. In het begin

van de vijftiger jaren zag hij een "klassieke ethologie", die nog duidelijk apart stond van de "comparative psychology". Beide hadden zwakke verbindingsbanen met de neurofysiologie. De ethologie had via een bescheiden "knopje" van "gedragsoecologisch onderzoek" een dunne verbinding met de "populatie biologie". Toen hij zijn boek schreef was de integratie van "ethologie" en "comparative physiology" ver gevorderd en waren de "Integratieve neurofysiologie" enerzijds en de "Gedragsoecologie" en "Sociobiologie" anderzijds uitgegroeid tot belangrijke richtingen. Hun verbanden met de geïntegreerde ethologie werden zienderogen belangrijker. De ethologie als wetenschap, die de wetmatigheden van het gedrag grotendeels bestudeert in een black-boxbenadering vanuit de vier hoofdvragen van Tinbergen, zou - zo voorspelt Wilson - rond de eeuwwisseling zijn opgegaan in twee hoofddisciplines: de "neuro- en gedragswetenschappen" en de "gedragsoecologie". Die ontwikkeling lijkt zich inderdaad te voltrekken, als men ziet hoe de ethologie bij de concentratie van disciplines in onderzoeksnetwerken en -scholen verkaveld raakt. Het is niet toevallig dat juist op zo een moment het al lang gekoesterde idee om te komen tot een vereniging voor het vakgebied verwezenlijkt wordt. Het weerspiegelt de overtuiging, dat het behoud van samenhang in de biologische gedragswetenschappen van wezenlijke betekenis is, en dat er behoefte is aan een autonome theorievorming over de organisatie van gedrag, die een intrinsieke betekenis heeft en die tevens inspiratie moet blijven leveren aan de aanpalende disciplines. Bij een toenemende verscheidenheid en subspecialisatie is het dan ook van belang een toegankelijk forum te hebben voor behoud van het zicht op de unificerende kern van het vakgebied.

De voordrachten die ter gelegenheid van de eerste vergadering van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie worden gegeven, proberen zichtbaar te maken wat het gemeenschappelijke van de biologische invalshoek in de gedragswetenschap is. Duidelijk is dat de ethologische inbreng fundamenteel is geweest en meer dan ooit is, door haar nadruk op gedrag als een stelsel van in onderlinge wisselwerking, opererende aanpassingsfuncties, een aspect dat met name in het werk van Baerends aandacht heeft gekregen. Wezenlijk biologisch is ook de vergelijkende en evolutionaire invalshoek. Vergelijkende studies richten de aandacht op variatie in

gedragsprocessen en roepen vragen op naar de ontstaansgeschiedenis en ontstaansdynamiek ervan. Het onderzoek hiernaar heeft de laatste tijd zijn theoretische en empirische basis belangrijk versterkt. Vaak is benadrukt dat proximaat en ultimaat gerichte vraagstellingen niet met elkaar verward moeten worden. Dit betekent niet dat ze elkaar geen stof tot overweging zouden geven. Integendeel. Het onderzoek betreffende sexverhoudingen in populaties vormt een fraai voorbeeld. Vooral op grond van deductief evolutionaire overwegingen heeft het verschijnsel van de afwijkende sex-ratios een grote betekenis gekregen. Op grond daarvan is men naar het voorkomen van afwijkingen gaan speuren. Dit op zijn beurt stimuleert tot onderzoek naar de proximate mechanismen, die aan dit mogelijk aanpassingsfenomeen ten grondslag liggen. Op velerlei terreinen lijkt een verbinding van de interesse voor gedragsmechanismen en voor gedragsoecologische dynamiek geweldig inspirerend en vruchtbaar. Dat de Vereniging aan die verbinding haar steentje maar mag bijdragen.

#### **Prof. Dr. G.P. Baerends - De functie van de causale ethologische analyse**

De causale ethologische analyse beoogt om met behulp van natuurwetenschappelijke methoden bij te dragen aan onze kennis over de mechanismen waardoor gedrag tot stand komt. Vanouds hoort dit tot het gebied van de fysiologie. Valt daarnaast nu ook voor de ethologie een taak te vervullen?

Spreker bepleit dat dit het geval is. De beide disciplines gaan in zekere zin van tegenoverliggende gezichtspunten uit: de fysiologie van de orgaanstelsels (de 'hardware') en de ethologie van het gedrag zoals dit optreedt t.a.v. natuurlijke omgeving. Fysiologie en causale ethologie zijn complementair. De andere richting van natuurwetenschappelijk (objectief) gedragsonderzoek, het 'behaviorisme', neemt ten opzichte van de fysiologie een met de ethologie overeenkomstige plaats in. Dat zich twee richtingen ontwikkelden vindt zijn oorsprong in het Cartesiaanse dualisme. Het 'behaviorisme' is zich door zijn ontstaan binnen de humane psychologie op leerprocessen ('verstand, rede') gaan richten, terwijl de uit de zoölogie voortgekomen ethologie zich op soort-karakteristiek gedrag ('instinct') concentreerde.

De causale ethologische analyse werkt vooral met de black box methode. Uitgaande van liefst kwantitatieve waarneming van het ver-

toonde gedrag van een dier en van de omgevingsfactoren, die daarmee gepaard gingen, worden hypothesen gepostuleerd aangaande de aard van informatie-verwerkende processen die daarbij moeten zijn opgetreden. Door experimentele manipulatie van die prikkelsituaties tracht men de gemaakte veronderstellingen te verifiëren en verder uit te bouwen. Deze aanpak begon in de dertiger jaren toen Lorenz de begrippen 'Instinkthandlung' of 'Erbkoordination' en 'Auslösendes Schema' postuleerde en leidde voorts tot het besef, dat aan het optreden van gedrag een organisatie ten grondslag ligt, waarin verschillende causale systemen te onderscheiden zijn, vaak met specifieke functies en een karakteristieke onderlinge samenhang. Men zou hier van de 'software' van het gedrag kunnen spreken, dus van de regels, die bij de programmering van gedrag gelden en waarvan de uitvoering door de 'hardware' wordt mogelijk gemaakt. Kennis van die regels mag als een essentiële leidraad bij het onderzoek van die 'hardware' worden beschouwd.

Als voorbeelden van een causale ethologische analyse werd onderzoek van de organisatie van het broedgedrag en het eiherkennen bij de zilvermeeuw besproken. Voorts werd de betekenis van kennis van de gedragsorganisatie voor inzicht in de evolutie van gedrag, met name van communicatiegedrag, besproken.

#### **Dr. T.G.G. Groothuis (RUG) - Principes in de ontwikkeling van communicatie-gedrag.**

In de loop van de ontogenese (de ontwikkeling van het opgroeiende individu) wordt de complexiteit van het adulte gedrag geleidelijk aan opgebouwd onder invloed van een continue wisselwerking tussen genetische, andere inwendige en uitwendige factoren. Daarbij kan de causale achtergrond van het gedrag in het opgroeiende dier zich geleidelijk aan wijzigen. Bekend is ook dat vroege jeugdervaringen belangrijke en moeilijk reversibele effecten kunnen hebben op het ontwikkelingsproces. Daarnaast is het gedrag van jonge dieren veelal op eigen wijze aangepast aan de voor het jong specifieke situatie. Onderzoek naar de ontogenese van gedrag neemt dan ook een eigen plaats in binnen het veld van gedragsonderzoek.

Een aantal principes in de gedragsontogenese werd geïllustreerd met behulp van kennis omtrent de ontogenese van zogenaamde "display"-handelingen: opvallende, stereotiepe en

soortspecifieke balts- en dreighandelingen. Centraal stond hierbij de gedragsontwikkeling van de tropische prachtbaars *Aequidens rivulatus* en de inlandse kokmeeuw *Larus ridibundus*. Deze soorten verschillen van elkaar in de "timing" van de gedragsontwikkeling. Bij de baars komt het display-gedrag laat op gang terwijl bij de kokmeeuw de jonge dieren het display al heel vroeg vertonen maar eerst in slechts incomplete fragmentarische onderdelen. Resultaten van een serie experimenten laten zien dat eenzelfde basaal mechanisme aan de display-ontwikkeling van beide soorten ten grondslag ligt: Het coordinatiemechanisme voor het complete adulte display is al vroeg aanwezig in het jonge dier; het hoeft dus niet eerst te oefenen of gedrag van soortgenoten te imiteren voordat het de soortspecifieke handelingen kan vertonen. Echter, of, wanneer en hoe compleet de communicatiehandelingen tot expressie komen hangt o.a. af van inwendige stimuli zoals de productie van het geslachtshormoon testosteron. Deze is op zijn beurt weer afhankelijk van externe stimuli, met name sociale interacties: ervaring met agressieve interacties in de jeugd stimuleren de hormoonproductie. Deze agressieve interacties komen nauwelijks voor tussen de jonge baarzen, maar wel heel frequent tussen jonge kokmeeuwen. Hierdoor komt alleen bij de laatste soort de testosteronproductie, en daardoor display-gedrag, al vroeg op gang. Dit soortverschil in de timing van het ontwikkelingsproces blijkt functioneel te verklaren, o.a. vanuit verschillen in de sociale organisatie van de soorten.

Sociale ervaring blijkt ook onmisbaar voor het dier om te leren het display in de juiste context te gebruiken. Daarnaast blijkt afwijkende vroege sociale ervaring het soortspecifieke display in vorm te kunnen deformereren. Deze afwijkingen zijn slechts ten dele reversibel. Dit komt omdat de eenmaal ontwikkelde handelingen in het gedragsrepertoire fixeren. Hierbij verandert ook de sturingsmechanisme van het gedrag: de communicatiehandelingen worden onafhankelijker van testosteron.

De ontwikkeling van het soortspecifieke communicatiegedrag blijkt dus de resultante te zijn van een voortdurende wisselwerking tussen vroeg aanwezige predisposities, omgevingsfactoren en de fysiologie van het opgroeiende dier.

**Prof. dr. J. Koolhaas (RUG) - Gedrag en**

### **fysiologie een dynamische interactie.**

Zowel mensen als dieren leven onder natuurlijke omstandigheden in tamelijk complexe sociale structuren waarin individuen kunnen verschillen in hun sociale relaties met andere leden van de sociale groep. Dit betekent dat verschillende individuen geconfronteerd worden met verschillende sociale problemen waarvoor dikwijls ook verschillende oplossingen en aanpassingen nodig zijn. Dergelijke aanpassingen kunnen soms onvoldoende zijn, zoals blijkt uit de relatie tussen de positie van individuen in de sociale structuur en het voorkomen van stress-pathologie. Zowel bij de mens als bij diverse diersoorten is dit verband aangetoond. Bij ratten, muizen en apen is bijvoorbeeld gevonden dat hoge bloeddruk het meest voorkomt bij dominante en subdominante dieren in de groep. Ook blijkt de sociale hiërarchie gerelateerd te zijn aan diverse parameters van het immuunsysteem.

Het onderzoek in Groningen richt zich op fundamenteel onderzoek naar de fysiologische en gedragsmatige aanpassing aan het sociale milieu bij ratten en muizen. Daarbij wordt speciaal aandacht besteed aan het feit dat individuele dieren sterk kunnen verschillen in hun reactie op veranderingen in het sociale milieu. Deze verschillen houden verband met de complexe sociale structuur en dynamiek van de populaties waarin deze dieren in de natuur leven. De dominante dieren blijken steeds actief een bepaalde omgevingsverandering ongedaan te maken, terwijl de ondergeschikte dieren meer passief de heersende situatie lijken te accepteren. Er blijkt respectievelijk sprake te zijn van een actieve en een passieve 'coping style'. Beide typen van reageren zijn tevens gekenmerkt door een verschillende fysiologische (hormonaal, cardiovasculair, immunologisch, centraal nerveus) uitgangstoestand en reactiepatroon. De dieren met een actieve 'coping style' zijn gekenmerkt door een hoge sympathische reactiviteit en een hoog niveau van het mannelijke geslachtshormoon testosteron. De dieren met een 'passieve coping' style daarentegen hebben lage plasmaspiegels van testosteron, reageren op een stressor met een parasympathische response en hebben een reactief hypofyse bijnierschorsstelsel.

Gezien de betekenis van deze 'coping styles' voor het vermogen van individuen om zich aan te passen aan veranderingen in het sociale milieu, is het van belang te weten welke factoren betrokken zijn bij het ontstaan van deze individuele differentiatie. Niet alleen

genetische factoren, maar ook het hormonale milieu rond de geboorte en sociale ervaringen op volwassen leeftijd blijken van invloed te zijn op het soort stressreactie dat het dier vertoont. Het onderzoek laat een zeer dynamisch proces zien waarbij de genetische en fysiologische uitgangstoestand bepalend is voor de gedragsmatige en fysiologische respons op de omgeving. Deze respons brengt op zijn beurt weer veranderingen teweeg in de fysiologische toestand van het dier. Uit recent onderzoek bleek bijvoorbeeld dat het eenmalig verliezen van een gevecht gevoeligheidsveranderingen teweeg bracht in receptoren voor de neurotransmitter serotonine en een reductie van de bindingscapaciteit van receptoren voor het hormoon corticosteron in de hippocampus. Deze veranderingen blijken vaak langdurig en mogelijk zelfs permanent zijn. Door dit proces kunnen bepaalde sociale ervaringen langdurig de reactie op daaropvolgende situaties beïnvloeden. Deze dynamische interactie tussen gedrag, omgeving en fysiologie maakt dat elk dier het product is van zijn of haar eigen historie. Het is tevens van belang voor biomedische vragen op het gebied de betekenis van sociale factoren bij het ontstaan van stresspathologieën in gedrag (depressie) en fysiologie (hoge bloeddruk, afwijkingen in het immuunsysteem). Daarbij staat de vraag centraal in hoeverre de individuele 'coping style' in samenhang met de mate waarin de sociale omgeving beheersbaar is, bepalend is voor de individuele vatbaarheid voor diverse vormen van stresspathologie.

**Dr. S. Daan (Vakgroep Gedragsbiologie, R.U.G.) - Timing van gedrag: Een functionele analyse**

De evolutie van levende materie op een roterende planeet heeft geleid tot systematische temporele variaties in gedrag, in aanpassing aan de externe cycli. Zulke variaties lenen zich bij uitstek zowel voor de causale analyse van het sturende motivationele systeem, als van de functie van variaties in gedrag. In de causale analyse zijn grote vorderingen gemaakt met de lokalisatie en werking van betrokken hersenstructuren, hun synchronisatie door licht en donker, hun effect op vigilantiestadia en gedrag, hun genetische en neurochemische basis. Functionele analyse is gericht op het kwantificeren van de bijdrage die temporele gedragspatronen leveren aan individuele fitness. Als voorbeeld van een dergelijke analyse wordt de tuning van reproductieve beslissingen in de jaarlijkse cyclus bij torenvalken besproken. Deze

analyse (Daan et al 1990) is mogelijk dankzij vier promotie-onderzoeken (D.Masman, C.Dijkstra, T.Meijer, C.Deerenberg) die recent aan dit systeem gewijd werden.

Vogels met eenmalige reproductie per jaar nemen telkens twee belangrijke beslissingen: wanneer het eerste ei (legdatum), wanneer het laatste ei (legselgrootte). Latere datum is geassocieerd met geringere overlevingskansen en daardoor lagere "reproductieve waarde" per ei, maar meer voedsel en daardoor minder werk (energieuitgaven) voor de ouders. Grotere legselgrootte blijkt bij de torenvalk te leiden tot meer werk en kleinere lokale overleving van de ouders. Door de relaties tussen geboortedatum, broedselgrootte, energiebehoefte en -uitgaven, en de reproductieve waarde van jongen en ouders te kwantificeren kan een "fitness-landschap" voor de primaire beslissingen worden opgesteld. Dit is gekarakteriseerd door een met afnemend voedselaanbod naar latere legdatum en kleiner legsel verschuivend optimum. Er is een nauwe overeenkomst tussen het voorspelde en het in de natuur waargenomen verband. Voor individuele vrouwtjes blijkt legdatum en aantal eieren voorspelbaar uit het jaagsucces van het mannetje, dat haar van voedsel voorziet. De analyse laat zien dat variatie in timing en intensiteit van reproductie interindividuele variatie in de optimale oplossingen weerspiegelt, en niet stochastische variatie rond een enkel populatie-optimum. Verdere verfijning van de analyse zal de seizoensvariatie in optimale sex ratio van het legsel, en vergelijking daarvan met de waargenomen sex ratio (meer zoons in vroege, meer dochters in late legsel) betreffen.

S.Daan, C.Dijkstra & J.M.Tinbergen: Family planning in the kestrel. The ultimate control of covariation in laying date and clutch size. *Behaviour* 114:83-116 (1990).

**Dr. F. Galis - Het belang van morfologische beperkingen voor gedrag.**

Een belangrijke vraag is of organismen zo aangepast zijn aan de eisen die aan hen gesteld worden dat zij ongeveer evenveel kunnen als doorgaans nodig is (symmorphosis) of dat er een belangrijke reservecapaciteit is, dat wil zeggen: ze kunnen meer dan meestal nodig is.

In dit laatste geval is de beperkende rol van de morfologie kleiner dan in het eerste geval. Het lijkt onwaarschijnlijk dat tijdens de ontogenie de reservecapaciteit op alle momen-

ten even groot is. Met name tijdens plotselinge ingrijpende veranderingen zijn organismen kwetsbaarder dan op andere momenten en lijkt er met betrekking tot sommige functies eerder een te lage capaciteit aanwezig te zijn dan dat er sprake zou zijn van een reservecapaciteit.

In mijn eigen onderzoek heb ik functioneel morfologisch onderzoek en oecologisch onderzoek aan de voedselopname van de zoöplanktivore cichlide 'Haplochromis piceatus' gecombineerd. Daarbij heb ik het natuurlijke dieet van dit dier vastgesteld door maaginhouden te analyseren.

De resultaten van gedragsexperimenten bleken de geconstateerde veranderingen in het dieet van 'H. piceatus' gedurende de groei en ontwikkeling voor een groot deel te kunnen verklaren op grond van een optimale voedselkeuze.

Echter het ontbreken van één type voedsel, 'Chaoborus'-poppen, in het dieet van jonge 'H. piceatus' viel niet te verklaren uit alleen gedragsproeven.

Door een model te maken van het bijten van prooien met de keelkaken was het mogelijk dit ontbreken te verklaren als een morfologische "constraint". De grootte van de dwarsdoorsnede van sommige spieren is namelijk beperkend voor het leveren van de benodigde bijtkracht. Zowel de volwassen vissen als de juvenielen kunnen de in de natuur veel gegeten 'Chaoborus'-larven doorbijten. Vissen van 2.5 cm lang hebben daarvoor net voldoende bijtkracht, terwijl volwassen vissen veel meer kracht kunnen leveren dan nodig is.

Wat betreft deze functie hebben zulke kleine vissen dus geen reservecapaciteit en grote vissen wel.

Een belangrijk resultaat van het model is dat flexibele spieractivatie patronen een voorwaarde zijn voor de vis om prooien van verschillende grootte te kunnen behandelen. Ook gedurende de groei is flexibiliteit nodig om het hoofd te kunnen bieden aan de veranderingen. Ik denk dat flexibele spieractivatie evenals de aanwezigheid van reservecapaciteit de ruimte schept voor ontogenetische en evolutionaire veranderingen.

#### **Dr. W. Schouten (LHW) - Gedragsproblemen bij landbouwhuisdieren.**

De toegepaste ethologie houdt zich onder andere bezig met het gedrag van landbouwhuisdieren. De omstandigheden waaronder onze landbouwhuisdieren worden

gehouden geven aanleiding tot allerlei gedragsafwijkingen. Deze afwijkingen worden veroorzaakt door beperking van de ruimte, de hoge dichtheden en de monotone omgeving.

Één van de duidelijkste gedragsafwijkingen is het beschadigende gedrag, bijvoorbeeld het staart- en oorbijten bij varkens en het veren pikken bij kippen. Vaak blijkt een deel van de veroorzaking van dit gedrag te liggen in de vroege jeugd van de dieren. De opgroei-conditie kan een normale ontwikkeling van met name het sociale gedrag in de weg staan. Hierdoor wordt het gedrag van nest- of hokgenoten vaak onvoorspelbaar en worden de sociale spelregels deels niet geleerd. Dit kan zich op volwassen leeftijd uiten in gestoord sociaal gedrag, zoals overmatige agressie en gestoord moederzorggedrag.

Andere gedragsafwijkingen zijn biologisch gezien minder duidelijk. Een voorbeeld hiervan zijn de zogenaamde stereotypieën. Met name bij kistkalveren en aangebonden zeugen ontwikkelen zich vaak bizarre gedragspatronen die eindeloos worden herhaald en zinloos ogen.

Toch lijken deze stereotypieën een functie te hebben. Kistkalveren die veel tongspelen, een stereotypie, blijken bij de slacht minder maagzweren te hebben dan dieren die dit weinig of niet doen. Zeugen die veel stereotiep gedrag vertonen weten een sterke sympathische reactie van het cardiovasculaire systeem te onderdrukken. Echter bij langdurig aangebonden staan verdwijnt dit effect. Langdurig aanbinden van zeugen leidt tot chronische stress die gekenmerkt wordt door fysiologische overactiviteit en een verminderde activiteit van het afweersysteem. Veel van deze dieren blijken bij de slacht bovendien orgaanbeschadigingen te hebben.

Conclusies: de opgroei-conditie en huisvesting van landbouwhuisdieren verdient meer aandacht en zal grondig gewijzigd moeten worden. Huisvestingssystemen die leiden tot chronische stress zijn uit het oogpunt van gezondheid en welzijn van de dieren niet aanvaardbaar.

#### **Drs. S.H.N. Swinkels - Overactiviteit bij aandachtsgestoorde en/of gedragsgestoorde kinderen.**

De werkwijze en resultaten van dit onderzoek werden besproken als voorbeeld van een toepassing van ethologische methoden in de kinderpsychiatrie. Het onderzoek betrof het onderscheid tussen de stoornissen Attention Deficit Hyperactive Disorder (hyperactiviteit)



en Conduct Disorder (agressiviteit).

Vier groepen kinderen, "pure" hyperactieven (n = 12), "pure" agressieve kinderen (n = 13), hyperactieve zowel als agressieve kinderen (n = 15) en controle kinderen (n = 10), werden geobserveerd tijdens een spelkamersessie. Het kind doorliep samen met een spelleider de volgende drie onderdelen: interview, taakgedeelte en vrijspel. Bij de hyperactieve kinderen ("pure" zowel als agressieve) bleek een groot aantal gedragingen, met name wiebelen en manipuleren, hogere frequenties te hebben. De verschillen waren het duidelijkst tijdens het taakgedeelte.

Met betrekking tot de structuur van het gedrag richtte de analyse zich op de temporele samenhang van gedrags-elementen en op informatietheoretische maten. Voor de hyperactieve kinderen ("pure" zowel als agressieve) werden zwakkere associaties tussen gedrags-elementen van het kind en gedrags-elementen van de spelleider gevonden. Het gedrag van hyperactieve kinderen was ook veel minder voorspelbaar, uitgaande van gedragingen van de spelleider. Deze resultaten suggereren dat hyperactieve kinderen zich kenmerken door een verschillende interactie met de spelleider, wijzend in de richting van tekorten in sociale aandacht.

#### **Verslag van gezamenlijke dag NVG en NVTB (Nederlandse Vereniging voor Theoretische Biologie)**

##### **Modelgedrag-Gedrag gemodelleerd?**

Deze dag werd georganiseerd door Patsy Haccou en Mientje Bressers. Zij richtten zich op een wat meer gespecialiseerd publiek. Er waren rond de 60 mensen. De opzet van de dag vond ik bijzonder geslaagd. Vier voordrachten van ieder een half uur, direct gevolgd door enkele opmerkingen van een voorbereide discussiant, waarna iedereen zich in de discussie kon mengen. Het aardige van een dergelijke opzet is dat er voldoende tijd is om de portee van een verhaal op te nemen en zo die niet duidelijk was deze nog eens in de discussie te onderstrepen. Vragen van mensen zijn ook vaak bijzonder verhelderend. Voor mij was het tempo daardoor zeer aantrekkelijk. Verschillende typen modellen passeerden de revue: Eerst een beschrijvend model, dan een mechanistisch model, vervolgens een statistisch model en daarna een functioneel model.

Het eerste verhaal van **Mientje Bressers** over analyse van gedrag met behulp

van Markov-modellen was bijzonder helder. Vragen over criteria voor het onderscheiden van verschillende gedrags-categorieën, alsmede de daaropvolgende analyse en mogelijkheden tot toetsing van de kans op een gedrag en de duur van dat gedrag afzonderlijk tegen een alternatief werden behandeld. De discussiant, Francien de Jong, bediscussieerde vooral de mogelijke nadelen van het vaste stramien waarin het gedrag moet worden ingepast om voor een Markov model in aanmerking te komen.

**Michiel van Boven** vertelde ons over een MIRROR model. Deze modellen zijn erop gericht om met een minimum aan veronderstelde mechanismen een bekend patroon in de biologie te genereren. In dit geval ging het erom leeftijdsafhankelijkheid in de taakverdeling van honingbijen te genereren. Het blijkt dat de ruimtelijke structuur van de raat onder bepaalde voorwaarden een dergelijk patroon reeds zou kunnen verklaren. Katja Hogendoorn, zelf een (hout-) bijenkenner, leidde de discussie, waarbij duidelijk werd dat niet iedereen had begrepen wat er wel en wat er niet in het model zat. Uiteindelijk geloof ik dat toch duidelijk is geworden. Over wederkerigheid en uitwisseling in sociaal gedrag vertelde **Lottie Hemelrijk**, die voor die gelegenheid speciaal over was gekomen uit Zurich. Haar doel was om een model te beschrijven waarmee het mogelijk is om wederkerigheid en uitwisseling te definiëren en te toetsen. Patsy Haccou gaf in de discussie aan hoe belangrijk dit werk is. Uit het publiek was niet veel animo voor discussie.

Het laatste verhaal was van **Joost Tinbergen** en behandelde een functioneel model over legselgrootte. Een dergelijk model is gebaseerd op de evolutie-theorie en voorspelt dat dieren tussen gedrags-alternatieven 'kiezen' met het doel zo veel mogelijk genen in de volgende generatie te krijgen. In het geval van de Koolmees werd een poging gedaan om te toetsen of dat voor de 'keuze' van het aantal eieren in een legsel op gaat. In de discussie legde Maus Sabelis de nadruk op een daarbij gebleken discrepantie tussen uitkomsten op basis van experimentele variatie in legselgrootte ten opzichte van natuurlijke variatie. De discussie kwam uiteindelijk terecht op het verschil tussen functionele en causale modellen, waarbij het duidelijk werd dat dergelijke dagen noodzakelijk zijn.

Voor mij was deze dag een bijzonder geslaagde, en ik hoop dat gecombineerde dagen van de NVTB en de NVG vaak gehouden zullen wor-