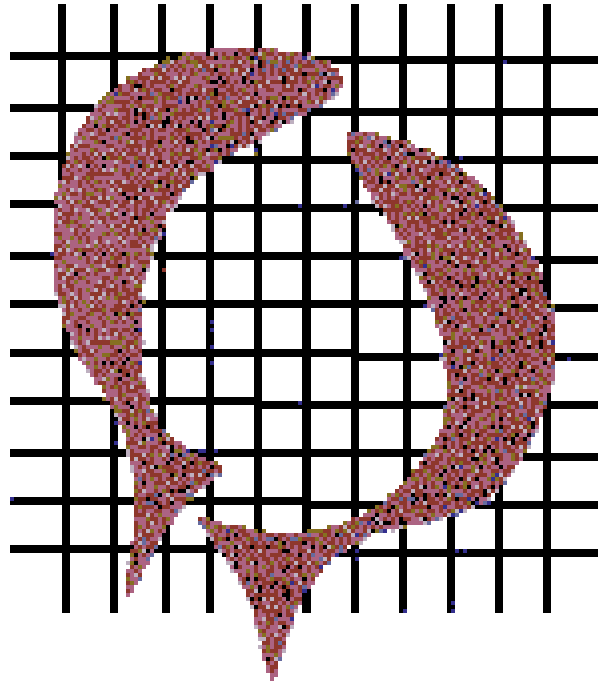


NVG NIEUWSBRIEF

tiende jaargang no. 2, oktober 2001



Nieuwsbrief van de
Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie
opgericht december 1991

In dit nummer:

- Aankondiging winterbijeenkomst in Dalfsen
- 'Vers bloed': Felix Wäckers
- 'Het proefschrift': Bregje Wertheim
- 'Wetenschapper in den vreemde': Charlotte Hemelrijk

DE NEDERLANDSE VERENIGING VOOR GEDRAGSBIOLOGIE

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

Bestuur

Dr Menno Kruk (voorzitter)
Dr Gilles van Luijtelaar (secretaris)
Dr Paul Albers (penningmeester)
Dr Katerina Riebel
(winterbijeenkomst)
Dr Marcel Visser (redactie
nieuwsbrief)
Prof. dr Serge Daan (internationale
contacten)
Dr Paul Koene (webmaster)
Dr Kate Lessells

Informatie

Informatie over de NVG kan gevonden worden op de website:

<http://www.gedragsbiologie.org>

of kan worden ingewonnen bij de voorzitter:

Dr. Menno Kruk, e-mail:
M.Kruk@Lacdr.leidenuniv.nl

Lidmaatschap

U kunt zich opgeven als lid bij:

Dr Paul Albers, Dikbosstraat 56, 7814
XP, Emmen, palbers@xs4all.nl

of via bovengenoemde website.

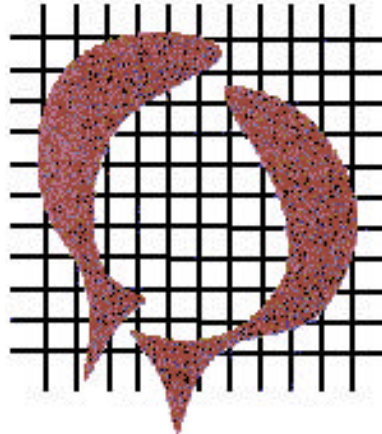
De contributie bedraagt fl 25,- per jaar voor studenten/AIO's/OIO's en werkzoekenden en fl 35,- voor overigen (per 28/01/02: respectievelijk 15 en 20 Euro).

Kopij voor de nieuwsbrief

U kunt kopij voor de nieuwsbrief sturen aan:

Dr Marcel Visser, NIOO, Postbus 40,
6666 ZG Heteren, fax: 026-4723227,
mvisser@cto.nioo.knaw.nl

Met name gewenst zijn persberichten, promoties en priemend proza over gedragsbiologie.



Inhoudsopgave

De NVG

NVG activiteiten

- Bestuurstaken
- Congres in Münster
- Alternatieven voor "Dalfsen"
- Onderwijs
- Agenda jaarvergadering
- Website
- Dalfsen 2001

'Vers bloed': *Felix Wäckers*

'Het proefschrift': *Bregje Wertheim*

'Onderzoeker in den vreemde':

Charlotte Hemelrijk

Bijeenkomsten

NVG ACTIVITEITEN

Bestuursmededelingen

Bestuurstaken

Het bestuur heeft een kandidaat gevonden voor de opvolging van de penningmeester Paul Albers. Maaïke Kempes (Universiteit Utrecht) zal die taak op zich nemen. Er wordt nog een kandidaat gezocht voor de opvolging van de redacteur van het mededelingenblad Marcel Visser. Het licht in de verwachting dat de taak van webmaster in de toekomst steeds belangrijker en zwaarder gaat worden. Het valt te overwegen de functie webmaster/secretaris te splitsen. Daarbij speelt de gedachte mee dat het belangrijk is de vele stromingen in de NVG in het bestuur vertegenwoordigd te hebben, alsmede de verschillende belangrijke onderzoeksgroepen in Nederland. Na het terugtreden van Kate Lessells, het komende terugtreden van Marcel Visser en Serge Daan, verdwijnt een groot deel van het oecologisch gericht Nederlands Gedragsonderzoek uit het bestuur. Voor het eerst sinds de oprichting zullen er dan ook geen Groningse gedragsonderzoekers meer in het bestuur zitten. Dit heeft de speciale aandacht van het bestuur. Suggesties van de kant van de leden zijn zeer welkom.

Congres in Münster

De "European Societies for Behavioural Biology", waaronder de Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB), Ethologische Gesellschaft, Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie, Sociedade Portuguesa de Etologia, Société

Française pour l'Étude du Comportement Animal, Groupement de Recherche en Ecologie Comportementale, Società Italiana di Etologia and the Sociedad Española de Etología, zijn overeengekomen om gezamenlijk tweejaarlijkse bijeenkomsten te organiseren. De eerste bijeenkomst "the First European Conference on Behavioural Biology" zal plaats hebben in Münster Duitsland van 31 juli tot 4 augustus 2002. Het thema van deze door de Universiteit van Münster georganiseerde bijeenkomst is *Conflict en Resolutie*. Dit thema heeft betrekking op alle niveaus van genen tot en met individuen, en soorten, en gebruik makend van functionele, toegepaste, en fundamentele benaderingen. Nadere Inlichtingen kunt u vinden op <http://www.behaviour2002.de>

De NVG steunt dit initiatief, en is uitgenodigd om tenminste één symposium te organiseren. Het bestuur nodigt leden met belangstelling voor dit onderwerp uit om voorstellen voor een dergelijk symposium in te dienen. Goed uitgewerkte voorstellen moeten uiterlijk 30 November 2001 worden ingediend bij Prof. Dr. Serge Daan (s.daan@biol.rug.nl) met een kopie aan Dr. Menno R. Kruk (M.Kruk@Lacdr.leidenuniv.nl).

Alternatieven voor "Dalfsen"

Onze traditionele winter bijeenkomsten in Dalfsen staan onder druk van twee kanten. Ten eerste wordt Dalfsen geleidelijk aan veel duurder. Het dreigt daardoor te kostbaar voor

de vereniging te worden. Ten tweede zijn er de laatste jaren, in de korte periode tussen Sinterklaas en Kerstmis, meer concurrerende bijeenkomsten bijgekomen. Bijeenkomsten die voor een deel van onze leden ook heel aantrekkelijk zijn. De dreiging van minder deelnemers, en de verplichting vroeg kamers te reserveren, en ook te betalen voor niet gebruikte kamers, kan financieel voor onze vereniging verkeerd uitpakken. Een eerdere ledenvergadering heeft het bestuur al gemachtigd om te onderzoeken of de winterbijeenkomst niet verplaatst zou kunnen worden naar eind November. Het bestuur onderzoekt deze mogelijkheid nu voor het jaar 2002. Inmiddels heeft de voorzitter de mondelinge toezegging van ALW gekregen dat de steun van ALW verhoogd kan worden. Deelnemers oordelen over het algemeen heel gunstig over de faciliteiten in Dalfsen. De geïsoleerde ligging heeft ook voordelen. Men komt over het algemeen om er ook de hele tijd te blijven. Het bestuur heeft daarom besloten om te proberen de eerstvolgende bijeenkomst in 2002 toch weer in Dalfsen te houden, maar dan op een eerder tijdstip. Er is een voorlopige reservering voor 27.11-29.11 - 2002. Reserveert u die datum alvast. Een en ander zal op de huishoudelijke vergadering in Dalfsen worden besproken. In afwachting van deze ontwikkelingen zijn suggesties van de leden over andere plaatsen van samenkomst voor onze jaarlijkse bijeenkomst toch heel welkom.

Onderwijs

Onze statuten geven aan dat de NVG zich ook inspant voor het onderwijs in de gedragsbiologie. Dat beperkt zich niet noodzakelijkerwijs tot universitair onderwijs. Wij doen echter weinig aan ander onderwijs

zoals bijvoorbeeld het VWO. De meerderheid van onze leden zit in het academische netwerk. Er bestaat een website van ASAB (www.asab.org) met allerlei aardig materiaal over het geven van onderwijs in de gedragsbiologie. Natuurlijk wel in het Engels. Of er meer van zulke websites bestaan is het betuur niet bekend. Of er onder de leden personen zijn, die belangstelling hebben voor zulk materiaal weten wij ook niet. Of er behoefte bestaat in het niet-universitaire onderwijs weten wij ook niet. Belangstellenden met directe banden met zulk onderwijs die vinden dat de NVG hierin een rol kan spelen, kunnen contact opnemen met de voorzitter Dr. Menno Kruk (M.Kruk@Lacdr.leidenuniv.nl).

Website NVG

De website van de NVG zal de komende tijd drastische veranderingen ondergaan. We zullen in ieder geval naar een hogere updatefrequentie gaan. De eerste kleine veranderingen zijn al aangebracht. Ook het programma van Dalfsen 2001 zal erop te vinden zijn. Een belangrijke verandering zal zijn dat de naam verandert. Nu nog <http://www.biol.rug.nl/nvg/> maar dan <http://www.gedragsbiologie.org/>

Data voor in de agenda

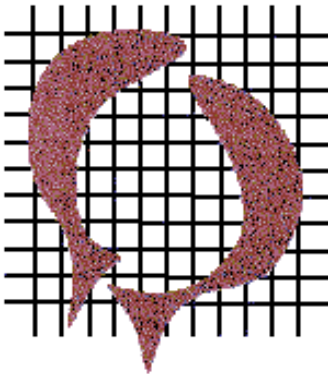
NVG winterbijeenkomst 2001: 12 – 14 december in de Bron, Dalfsen

NVG winterbijeenkomst 2002: 17 – 29 november in de Bron, Dalfsen

First ECBB 2002: 31 juli – 4 augustus in Munster (Duitsland).

Wetenschappelijke bijeenkomst Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie

12, 13 en 14 december 2001



Uitgenodigde sprekers:

Marion Petrie

(Evolution and Behaviour
Research Group, University of
Newcastle, UK)

*Current issues in sexual
selection*

E. Barry Keverne

(Sub-Department of Animal
Behaviour, Madingley,
Cambridge, UK)

*Genomic imprinting, brain
evolution and maternalism*

Beste collega,

Hierbij nodigen wij u uit om aan de traditionele 3-daagse Wetenschappelijke bijeenkomst van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie deel te nemen.

Evenals voorgaande jaren zal deze bijeenkomst in conferentiecentrum 'De Bron' te Dalfsen worden gehouden en wel van woensdag 12 december (aanvang avondmaaltijd 18.00 uur) tot en met vrijdag 14 december, 15.00 uur.

De bijeenkomst van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie wordt dit jaar georganiseerd door Katharina Riebel en Paul Albers. Hij staat open voor alle leden van de NVG en andere belangstellenden. Tijdens de bijeenkomst vindt ook de jaarlijkse ledenvergadering van de NVG plaats (zie agenda op pagina 7).

Wij hopen ook dit jaar weer een subsidie van NWO-Gebiedsraad Aard- en Levens-wetenschappen te verwerven, waardoor een korting op de deelnamekosten kan worden gegeven aan het platform Gedragsbiologie, dat zijn actieve onderzoekers aan (semi)-overheidsinstellingen.

Uiteraard hebben we ook dit jaar weer toponderzoekers uit het buitenland uitgenodigd:

Op woensdagavond zal *Prof. E. Barry Keverne (Sub-department of Animal Behaviour, Madingley, Cambridge, UK)* een lezing houden over '*Genomic imprinting, brain evolution and maternalism*'. Recente ontwikkelingen in de moleculaire genetica, en hier in bijzonder de ontdekkingen van door ouders ingeprinte genen, bieden een nieuw perspectief op de evolutie van zoogdieren. Daarbij dringt zich ook de vraag op waarom vrouwelijke zoogdieren, in vergelijking met mannelijke, zo veel van hun resources in hun nakomelingen steken, ondanks het feit dat beide geslachten even verwant zijn aan hun jongen.

Op donderdagavond zal *Dr Marion Petrie (Evolution and Behaviour Research Group, University of Newcastle, UK)* de Gerard Baerends Lecture houden over '*Current issues in sexual selection*'. Deze voordracht zal een aantal actuele problemen rond het thema seksuele selectie inleiden. Twee vragen zullen speciaal aan bod komen: Hoe wordt genetische variatie van kenmerken die sterke directionele seksuele selectie ondergaan in stand gehouden; en wat is het verband tussen seksuele selectie en soortsvorming?

Tijdens de conferentie zal de onlangs benoemde hoogleraar in de ethologie in Utrecht, *Prof. Johan Bolhuis* een lezing '*Behaviour, Cognition, and the Brain*' houden, die inzicht in zijn toekomstig onderzoek in Utrecht zal geven.

Het verdere programma zal bestaan uit voordrachten van ongeveer 20

minuten, een postersessie, een huishoudelijke vergadering en ruimte voor informele gesprekken o.a. tijdens de 'Noldus' borrel. Noldus zal ook een helpdesk verzorgen waar iedereen met vragen over video-opnames of te digitaliseren videobeelden terecht kan; neem je materiaal mee!

De voertaal van de bijeenkomst is engels. Wij willen iedereen, en met name de AIO's en OIO's, stimuleren om een bijdrage te leveren in de vorm van een verhaal of poster. Sprekers van vorig jaar hebben een iets lagere prioriteit als het niet mogelijk is om alle aanvragen te honoreren. Degene die een poster presenteren hebben de mogelijkheid om in 2 minuten, en met 1 dia of sheet, hun poster toe te lichten. Dit bleek een heel goede manier om mensen enthousiast te maken om naar de poster te komen kijken. Als u een poster meeneemt geef dan op het registratieformulier aan of u een poster praatje wilt houden. Posters kunnen maximaal 1 m breed en 1.5 m hoog zijn en moeten liefst uit één stuk zijn gemaakt.

Sinds vorig jaar brengt de Bron niet gebruikte gereserveerde kamers in rekening. Dat betekent dat we de directie ook dit jaar zo vroeg mogelijk moeten informeren over de het definitieve aantal kamers. Dus stuurt u uw inschrijfformulier zo spoedig mogelijk in, en in elk geval voor 30 oktober.

Het definitieve programma zal eind november worden toegezonden. Voor eventuele inlichtingen kunt u zich richten tot Katharina Riebel tel. 071-527 5149 of per e-mail: Riebel@rulsfb.leidenuniv.nl of (voor financiële zaken) Paul Albers tel. 0591-617026 of per e-mail: albers@xs4all.nl

Agenda Huishoudelijke vergadering Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie NVG – 13 december in Dalfsen.

1. Notulen jaarvergadering 07-12 2001
2. Verslag over jaar 2001
3. Financieel jaarverslag 2001 & verslag kaskommissie
4. Bestuursamenstelling. Het komende jaar treden drie bestuursleden af. Dr. Gilles Luijtelaar (secretaris), Dr. Paul Albers (penningmeester) en Dr. Kate Lessells (tot 2000 organisatie winterbijeenkomst). Luijtelaar wordt per 01-11-2001 opgevolgd door Paul Koene (besluit vergadering 2000). Het bestuur nomineert als penning-

- meester drs. Maaïke Kempes (Universiteit Utrecht). Het bestuur zoekt nog kandidaten voor de post nieuwsbrief redacteur. Daarbij probeert het bestuur rekening te houden met de een evenredige geografische spreiding en een goede vertegenwoordiging van de verschillende disciplines binnen het bestuur.
5. Plannen voor 2002 w.o. mogelijke verandering plaats en tijd winterbijeenkomst NVG
 6. Begroting 2002
 7. Benoeming nieuwe Kascommissie
 8. Internationale ontwikkelingen en bijeenkomsten
 9. Wetenschappelijke Raad & Ontwikkelingen bij NWO
 10. Sluiting

VERS BLOED

Felix Wäckers

Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek
Postbus 40, 6666 ZG Heteren

Mijn onderzoek aan sluipwespen gaat terug tot mijn studietijd in Wageningen, waar mijn interesse gewekt werd door het werk aldaar van Louise Vet en Joop van Lenteren. Gedragsonderzoek aan parasitoiden trok mij vooral aan, omdat het fundamenteel biologisch onderzoek betreft, met de inherente mogelijkheid de resultaten te vertalen naar een toepassing in de biologische bestrijding. Bovendien zit je met dit onderwerp in Nederland, met verdere uitstekende groepen in Leiden en Amsterdam, en een vooraanstaande biologische bestrijdingsindustrie, absoluut in een hotspot. Deze grote belangstelling heeft, naast vele voor de hand liggende voordelen, ook als beperking dat het niet makkelijker wordt een eigen niche te vinden.

Toen ik na mijn afstuderen de mogelijkheid kreeg een onderzoeksproject in de groep van Joe Lewis in Georgia, VS, te doen, bood zich echter een nieuw thema aan. Voordat ik arriveerde had namelijk Wilant van Giessen de observatie gedaan dat de sluipwesp *Microplitis croceipes* reeds bezochte locaties vermijdt. Interessant hieraan was dat dit gedrag ook leek op te treden wanneer de mogelijkheid van chemische markering werd uitgesloten. Dit leidde tot het vermoeden dat visuele herkenning hieraan ten grondslag zou kunnen liggen. Het onderzoek aan sensorische oriëntatie van sluipwespen had zich tot dat moment grotendeels gericht op de rol van chemische stimuli. Ik greep de

gelegenheid aan om dit uit te breiden met studies naar de rol van visuele en mechanosensorische stimuli.

Sluipwespen kijken verder dan hun antennes lang zijn

Om zich voort te kunnen planten moeten sluipwespen hun kleine en goed verborgen gastheren zien te vinden. Tijdens mijn promotie-onderzoek heb ik onderzocht hoe *M. croceipes* d.m.v. leergedrag de efficiëntie van dit zoekproces kan verhogen. Daarbij bleek dat sluipwespen naast geur ook de kleur en vorm van het substraat waarop zij gastheren tegenkomen kunnen associëren met een ovipositie. De combinatie van meerdere stimuli (geur en kleur) verhoogde de efficiëntie van dit associatief leerproces, t.o.v. conditionering met individuele stimuli. Met name de goede prestatie van *M. croceipes* in het vormleren was verrassend, aangezien de honingbij, die bekend staat om haar leervermogen, de gebruikte vormen niet uit elkaar kan houden. Mogelijk is juist het vormleren in parasitoiden specifiek ontwikkeld, omdat zij dit kunnen inzetten bij het herkennen van bladschade.

Sluipwespen-sonar

Na mijn promotie, vertrok ik naar Zürich op een 'Habitations'positie aan de ETH. Naast het geven van het nodige onderwijs, kon ik hier mijn werk aan de sensorische ecologie van parasitoiden voortzetten. Met behulp van een laser-Doppler vibrometer onderzochten we de rol van vibraties in het zoekgedrag van parasitoiden. Het was reeds bekend dat parasitoiden van mobiele gastheren deze aan de hand van geproduceerde vibraties kunnen lokaliseren. Deze vorm van

orientatie gaat echter niet op voor parasitoiden van popstadia. Aangezien het verpoppte insect zich niet beweegt of vreet en bovendien vaak goed verscholen zit, bv in holle stengels, levert dit weinig of geen bruikbare vibratiesignalen op. Sommige sluipwespen hebben dit probleem opgelost doordat ze het gebrek aan signalen van de zijde van de gastheer compenseren door zelf signalen te produceren. Als de popparasitoid *Pimpla turionellae* een stengel afzoekt produceert zij regelmatig trillingen die via specifieke structuren op de antennen op de stengel worden overgebracht. De resonantie van de stengel wordt vervolgens via een vibratiereceptor in de poten weer opgevangen en geeft de sluipwesp uitsluitend over waar zich in de stengel holle plekken bevinden. Deze vorm van echolocatie is uniek binnen het insectenrijk en is vergelijkbaar met het gebruik van sonar door vleermuizen.

Sluipwespen als bio-sensoren

De toepassing van gedrags-ecologisch onderzoek kan soms uit een onvoorziene hoek komen. In 1997 werd er in de VS een groot onderzoeksproject opgestart om het gebruik van verschillende organismen als biologische detectoren te onderzoeken. Aangezien *Microplitis croceipes* haar leervermogen inmiddels uitgebreid bewezen had, wist ook Joe Lewis onderzoeksgelden in de wacht te slepen. Hiermee werd een project opgestart, waar ik vanuit Zwitserland nauw bij betrokken was. We konden aantonen dat *M. croceipes* niet alleen geconditioneerd kan worden op plantengeuren te reageren, maar ook op volledig 'onnatuurlijke' vluchtige stoffen die bv uit explosieven vrijkomen. Daarnaast

hebben we een (inmiddels gepatenteerd) mobiel apparaat ontwikkeld waarmee een geconditioneerde gedragsrespons betrouwbaar 'gelezen' kan worden. Hiermee bleek het mogelijk om de uitzonderlijke brede olfactorische leercapaciteit van *M. croceipes* in te zetten bij bv het localiseren van landmijnen. Ook voor het vroeg detecteren van ziekten in gewassen of opslag bleek de methode succesvol. Daarnaast zijn er legio verdere mogelijkheden, waaronder medische en forensische toepassingen.

Geraffineerde suikers

Naast het feit dat een parasitoid gastheren dient te vinden voor reproductie, moeten zij tevens suikerbronnen zien te vinden om in hun energievoorziening te voorzien. Hoewel het foerageren naar voedsel een belangrijke mate fitness van de parasitoid bepaalt, heeft dit onderwerp lange tijd in de schaduw gestaan van de parasitoid-gastheer interacties. Het foerageren naar voedsel levert een extra dimensie aan de ecologie van parasitoiden, die wezenlijk kan bijdragen tot inzicht in meer complexe ecologische interacties.

Maar ook voor de biologische bestrijding is dit onderwerp bijzonder relevant. Door het gebrek aan suikerbronnen (zoals bv bloeiende kruiden) staan biologische bestrijders in de hedendaagse teeltsystemen vaak onder voedselstress. Het nijpende voedseltekort kan de efficiëntie van de biologische bestrijding sterk ondermijnen. Dit probleem kan in feite simpel uit de weg geruimd worden, wanneer we agrarische teeltsystemen aanpassen aan de voedselbehoeftes van natuurlijke vijanden, bv door het

inbrengen van kruidachtigen (akkerranden, mengteelt, ondergroei) waar natuurlijke vijanden nectar en honingdauw kunnen vinden. Hoewel deze aanpak een toenemende populariteit geniet, en men in Nederland en andere Europese landen honderden miljoenen aan subsidies voor dit soort programma's uitgeeft, is nog amper bekend in hoeverre de verschillende potentiële voedselbronnen geschikt zijn voor het bevorderen van de biologische bestrijding.

Tevens moeten we ons ervan bewust zijn, dat niet alleen biologische bestrijders van suikerbronnen gebruik kunnen maken. Ook vele plaaginsecten kunnen van het suikeraanbod profiteren. Indien we voedselbronnen blindelings introduceren lopen we derhalve het risico dat de plaagsituatie verergerd in plaats van verbeterd. Door de suikerbehoeftes van zowel natuurlijke vijanden als ook plaaginsecten te onderzoeken, wordt het mogelijk eventuele selectieve voedselbronnen te identificeren, d.w.z. voedselbronnen die door de natuurlijke vijand wel, maar door de plaag niet gebruikt kunnen worden. In het geval van kool konden we aantonen dat een dergelijke selectiviteit inderdaad haalbaar is. Een aantal natuurlijk voorkomende suikers bleken ongeschikt als voedselbron voor het koolwitje (*Pieris brassicae*), terwijl ze uitstekende geschikt zijn voor de sluipwesp (*Cotesia glomerata*) die de rupsen van dit plaaginsect aanvalt.

Multitrofe interacties

Aan het begin van het nieuwe millennium ben ik vanuit Zwitserland de Rijn weer afwaarts gevolgd tot in Heteren, waar ik sindsdien aangesteld ben als onderzoeker bij de nieuw opgerichte werkgroep

'Multitrofe Interacties' (MTI) van het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek in Heteren. Daarnaast ben ik via een KNAW beurs aan het Laboratorium voor Entomologie van de Universiteit Wageningen gelieerd. Mijn onderzoek concentreerd zich, naast bovengenoemde aspecten, op de rol van suikers in multitrofe interacties. Met name betreft dit onderzoek naar de functie van extraflorale nectarien in de indirect verdediging van planten. Binnen MTI wordt aan de katoenplant onderzocht hoe deze vorm van indirect verdediging geïntegreerd is in het totaal spectrum aan beschikbare verdedigingsmechanismen. Daarbij gaan we tevens ondergronds en onderzoeken we hoe wortelbelagers en bovengrondse herbivoren indirect interacteren via verdedigingsmechanismen van de plant.

Giessen, W.A. van; Lewis, W.J.; Vet, L.E.M.; Wäckers, F.L. (1993). The influence of host-site experience on the subsequent flight behaviour in *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Biological control* 3:75-79.

Sheehan, W. ; Wäckers, F.L. and Lewis W.J. (1993). Site discrimination in *Microplitis croceipes*: the role of visual learning and chemical marking. *J. Insect Beh.* 6:323-331.

Wäckers, F.L. and Lewis W.J. (1999). A comparison of color-, shape- and pattern-learning by the hymenopteran parasitoid *Microplitis croceipes*. *J. Comp. Physiol. A.* 184: 387-393.

Wäckers, F.L. and Lewis W.J. (1994). Olfactory and visual learning and their interaction in host site location by *Microplitis croceipes*. *Biological Control* 4:105-112.

Otten, H., Wäckers, F.L. and Dorn, S. (2001). Efficacy of vibrational sounding in the parasitoid *Pimpla turionellae* (Hymenoptera: Ichneumonidae) is affected by female size. *Animal Behaviour* 61: 671-677.

Wäckers, F.L., Mitter, E. and Dorn, S. (1998). Vibrational sounding by the pupal parasitoid *Pimpla (Coccygomimus) turionellae*: an additional solution to the reliability-detectability problem. *Biological Control* 11: 141-146.

Wäckers, F.L. (2001) A comparison of nectar- and honeydew sugars with respect to their utilization by the hymenopteran parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Insect Physiol.* 47:1077-1084.

Wäckers, F.L. (2000) Do oligosaccharides reduce the suitability of honeydew for predators and parasitoids? A further facet to the function of insect-synthesized honeydew sugars. *Oikos* 90: 197-202.

Wäckers, F.L. (1994). The effect of food deprivation on the innate visual and olfactory preferences in *Cotesia rubecula*. *J. Insect Physiol.* 40:641-649.

Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M. Harvey, J.A. and Wäckers, F.L. (2001). Linking above- and belowground multitrophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 547-554.

Wäckers, F.L., Zuber, D., Wunderlin, R. and Keller, F. (2001) The effect of herbivory on the temporal and spatial dynamics of extrafloral nectar production. *Annals of Botany* 87: 365-370.

HET PROEFSCHRIFT

Bregje Wertheim

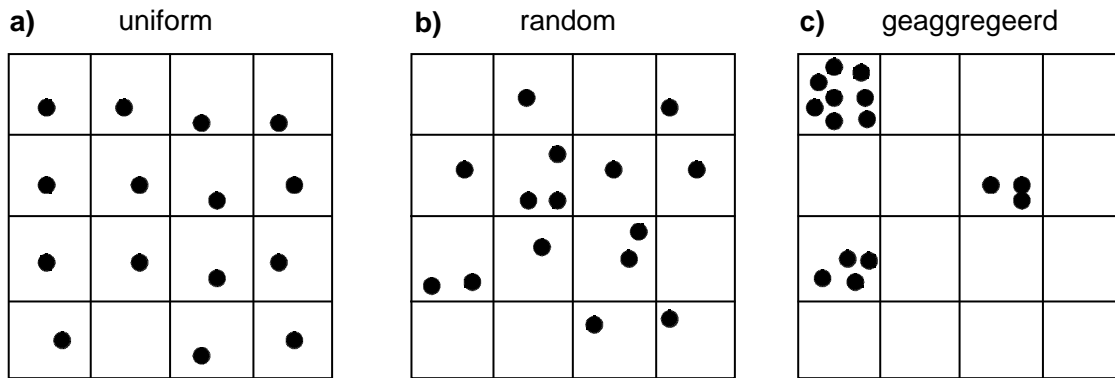
*Ecology of Drosophila aggregation pheromone:
a multitrophic approach*

Laboratorium voor Entomologie, Wageningen Universiteit
Postbus 8031, 6700 EH Wageningen

Veel insectensoorten gebruiken een lokstof, aggregatieferomoon genoemd, om groepen te vormen met soortgenoten in bepaalde locaties in hun leefgebied. Deze feromonen kunnen een intrigerende rol spelen in de ecologie van de organismen. Het gebruik van aggregatieferomoon heeft verstrekkende gevolgen voor ecologische interacties, zowel direct door het effect het feromoon op het gedrag van soortgenoten en niet-soortgenoten, als indirect door de resulterende geaggregeerde verdelingen (zie fig. 1c) die interacties tussen soorten kunnen beïnvloeden. Aggregatieferomonen worden tot op heden hoofdzakelijk onderzocht vanuit een mechanistische of toepassingsgerichte invalshoek, waarbij de chemische samenstelling, organen voor productie of perceptie en applicatiemethoden voor plaagbestrijding centraal staan. Hierbij is de betekenis van aggregatieferomonen binnen de ecologie van insecten onderbelicht gebleven. Dit is een serieus gemis, omdat zowel geaggregeerde verdelingen als feromonen bepalende factoren kunnen zijn voor het gedrag en de interacties van organismen.

Geaggregeerde verdelingen creëren variatie in de intensiteit van de interactie tussen soorten. Op het niveau van de populatie beïnvloedt aggregatie de mate van (voedsel)-

concurrentie tussen soortgenoten en niet-soortgenoten, de verspreiding en de interactie met natuurlijke vijanden. Om de dynamiek in ecologische systemen te begrijpen, te voorspellen en eventueel te sturen is het essentieel om een beter inzicht te krijgen in de rol van aggregatiegedrag van individuen. Feromonen worden door een individu gebruikt om soortgenoten te verleiden tot een bepaald gedrag; in het geval van aggregatieferomonen is dat samenscholingsgedrag. Doordat de individuen feromonen gebruiken, geven zij informatie prijs over hun verblijfplaats en anderen pikken die informatie op en kunnen hun gedrag erop afstemmen. De signalen die worden vrijgegeven door een individu worden echter niet alleen door de bedoelde ontvanger waargenomen, maar kunnen uitgebuit worden door iedereen in het voedselweb. Natuurlijke vijanden bijvoorbeeld, kunnen spioneren en vervolgens afgaan op de signalen om hun slachtoffers te vinden en concurrenten kunnen de communicatie 'afluisteren' en hun strategie aanpassen in reactie op die informatie (bijvoorbeeld de voedselbron ontwijken of overheersen). In essentie wordt het voedselweb vergezeld door een informatienetwerk, waardoor ecologische interacties aanzienlijk beïnvloed kun-



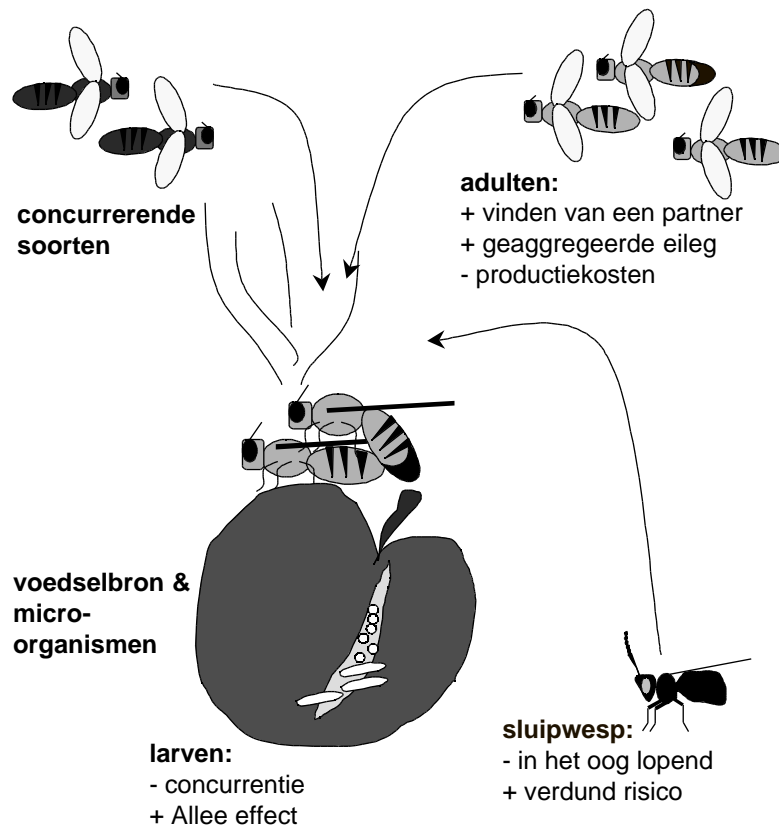
Figuur 1: Schematische weergave van ruimtelijke verdelingen van organismen. Een groot vierkant stelt het hele leefgebied voor, met daarin verschillende locaties (de vakjes) die identiek verondersteld worden in alle kenmerken behalve het aantal individuen (de stippen). a) Als individuen elkaar vermijden ontstaat een ruimtelijke verdeling die uniform of gelijkmatig is. b) Als individuen hun locatie kiezen onafhankelijk van de aanwezigheid van anderen ontstaat een random of willekeurige ruimtelijke verdeling. c) Als individuen elkaar opzoeken en samscholen ontstaat een geaggregeerde of geclusterde verdeling.

nen worden. Zo'n informatienetwerk bestaat voor ieder ecologisch systeem. Het informatienetwerk beïnvloedt de verspreiding van organismen, de ruimtelijke verdeling van hun natuurlijke vijanden en voedselconcurrenten en derhalve de populatiedynamiek van alle soorten in het voedselweb.

Het doel van mijn proefschrift is het bevorderen van het begrip van de ecologische en evolutionaire aspecten van het gebruik van aggregatiefieromoon in insecten. Door het ontleden van ecologische kosten en baten die voortvloeien uit het gebruik van aggregatiefieromoon

in een model organisme, *Drosophila melanogaster*, is getracht te begrijpen waarom zij een aggregatiefieromoon gebruiken en wat de consequenties zijn van het gebruik van een aggregatiefieromoon voor ecologische interacties in een voedselweb context. Het uitgangspunt is dat het vormen van groepen de fitness verhoogt van de afzonderlijke deelnemers, de individuen. Mijn vraagstelling is, welke baten stimuleren groepsvorming en wat zijn de nadelige consequenties die verbonden zijn aan het gebruik van aggregatiefieromoon?

Uit een literatuurstudie blijkt dat aggregatiefieromonen wijdverbreid zijn onder insecten: de 250 soorten waarvan aggregatiefieromonen bekend zijn behoren tot 10 verschillende insectenorden, waaronder kevers, kakkerlakken, bladluizen, wantsen, sprinkhanen, vliegen en muggen. Het overzicht laat een opvallende overeenkomst zien in de mechanismen van het gebruik van aggregatiefieromonen en de resulterende gedragingen en interacties, zowel bij nauwverwante soorten onderling (dit suggereert voorouderlijke aanleg of homologie) en tussen niet-verwante soorten (dit suggereert herhaalde evolutie of convergentie).



Figuur 2: De informatienetwerk- en voedselweb-interacties in het *Drosophila* system, en de mogelijke kosten (-) en baten (+) voor *D. melanogaster* die ontstaan door het gebruik van aggregatiefieromoon. Adulte niet-maagdelijke vrouwtjes en mannetjes geven het feromoon af als ze op een voedsel- en broedsubstraat (vrucht) zijn. Het feromoon trekt soortgenoten aan en de adulte fruitvliegen in de aggregaties eten, paren en leggen eitjes. Hierdoor zijn ook de larven geaggregeerd op de (paar) substraten waar adulte fruitvliegen zich hebben opgehouden (zie ook figuur 1). De larven eten van de micro-organismen die groeien op de vrucht. Als de larvale dichtheden hoog zijn concurreren de larven onderling voor voedsel. Als de larvale dichtheden laag zijn kunnen er problemen ontstaan met het cultiveren van de vrucht voor de groei van micro-organismen (het

Allee effect). Niet alleen soortgenoten worden aangetrokken door het gebruik van aggregatiefieromonen, maar ook concurrerende soorten en sluipwespen. De concurrerende soorten leggen ook eitjes op de vrucht, en hun larven kunnen meewerken aan het exploiteren van de voedselbron (gezamenlijk voordeel), maar ze kunnen ook de voedselconcurrentie verheviggen. De sluipwesp spioneert op de communicatie tussen adulte fruitvliegen en door het feromoon kan ze de larven, haar slachtoffers, makkelijker vinden. Daar staat tegenover dat de aggregatie van larven ook het risico op parasitering kan verdunnen. Als een sluipwesp slechts een beperkt aantal van de aanwezige larven aanvalt, wordt de kans op gegrepen te worden kleiner als het aantal larven toeneemt.



Figuur 3: Een *Drosophila melanogaster*.

Voor het experimenteel bestuderen van de kosten en baten voor het gebruik van aggregatieferomonen met betrekking tot ecologische interacties is een modelsysteem nodig waarin het informatienetwerk gemanipuleerd kan worden en de voedselweb interacties bestudeerd kunnen worden in het laboratorium en in het veld. De fruitvlieg *Drosophila* is een ideaal modelorganisme voor zo'n studie. Veel fruitvliegsoorten bezitten aggregatieferomonen waarvan de chemische samenstelling bekend is en die eenvoudig toegediend kunnen worden in experimentele opstellingen. Deze insecten zijn algemeen voorkomend, makkelijk te kweken en zeer geschikt om mee te werken in het laboratorium en het veld en hun basale voedselwebstructuur is bekend. De mannetjes produceren de feromonen en tijdens de copulatie wordt het feromoon doorgegeven aan de vrouwtjes. De feromonen worden verzonden door niet-maagdelijke vrouwtjes en in beduidend mindere mate door mannetjes; zowel

mannetjes als vrouwtjes reageren op het feromoon en verkiezen substraten met feromoon boven substraten zonder feromoon. De fruitvliegsoort die gebruikt is in deze studie, *Drosophila melanogaster*, vormt aggregaties op gistend fruit met behulp van aggregatieferomonen. Deze vruchten zijn voedsel- en broeds substraten.

In een veldstudie is onderzocht welke gedragingen en ecologische interacties beïnvloed worden door het gebruik van aggregatieferomoon in *D. melanogaster* en in welke mate dit van belang is binnen het voedselweb. Specifiek is gekeken naar de rol van het aggregatieferomoon in het kiezen van voedsel- en broeds substraten, het eileggedrag, het gedrag op een substraat en de interacties met soortgenoten en niet-soortgenoten. Het feromoon bleek direct van invloed op de ruimtelijke verdeling van adulten, eieren, concurrerende soorten (andere *Drosophila* soorten) en natuurlijke vijanden (sluipwespen). Zowel soortgenoten, de concurrerende soorten en de natuurlijke vijanden werden aangetrokken door het feromoon, en adulten gebruikten het feromoon om gezamenlijk eieren te leggen. Indirect werden de fruitvliegen ook beïnvloed: door de hoge dichtheden ondervonden de adulten meer interferentie en de larven ondervonden meer voedselconcurrentie. De voornaamste interacties die beïnvloed worden door het gebruik van aggregatieferomoon zijn geïdentificeerd (fig. 2) en zijn vervolgens nader onderzocht. In het laboratorium is de flexibiliteit in het gedrag van *D. melanogaster* onderzocht. Flexibiliteit in het gedrag stelt een individu in staat om zich aan te passen aan verschillende omstandigheden en de optimale

strategie te kiezen in reactie op de geldende kosten-baten balans. De flexibiliteit in het gedrag is gebruikt om te verkennen welke kosten en baten verbonden zijn aan het gebruik van aggregatieferomonen. Twee hypothesen werden onderzocht voor de geaggregeerde eileg die in het veld was geconstateerd: Diende die voor de adulte vrouwtjes, waarbij aggregatie kan leiden tot een reductie in ongewenste intimiteiten van mannetjes en daardoor een hogere eilegsnelheid, of diende die voor hun nakomelingen, waarbij groepen larven beter in staat zijn om lastige voedselbronnen te exploiteren. De keuze van adulten voor substraten met aggregatieferomoon was aanzienlijk lager voor hoogwaardige voedselsubstraten dan wanneer getest werd met inferieure voedselsubstraten. Dit is een ondersteuning voor de tweede hypothese die betrekking heeft op de larven. Het kan betekenen dat het aggregeren van de nakomelingen het exploiteren van lastige voedselsubstraten vergemakkelijkt, terwijl voor hoogwaardige voedselsubstraten aggregatie minder nodig is.

Deze hypothese voor een gunstig effect van geaggregeerde eileg op de ontwikkeling van de larven is onderzocht door larven bij verschillende dichtheden op te kweken. Ook is onderzocht of de aanwezigheid van adulten vooraf op het kweeksubstraat een toegevoegde waarde had voor de larven, daarmee het effect van aggregerende adulten imiterend. Bij hogere larvale dichtheden werd slechts een hogere voedselconcurrentie geconstateerd, blijkend uit hogere sterfte en kleinere nakomelingen. Daarentegen verbeterden de overleving en groei van de larven bij hogere adulten dichtheden voorafgaand aan het

opkweken van de larven. Dit ondersteunt de hypothese dat er aanzienlijke baten verbonden zijn aan geaggregeerde eileg in fruitvliegen, via een positief effect op de larvale ontwikkeling. Dit kan toegeschreven worden aan een interactie tussen de adulten, micro-organismen (schimmels en gisten) en de larven. De larven *D. melanogaster* eten van de gisten die op een vrucht groeien, maar schimmels remmen de groei van zowel gisten als larven. Adulte vliegen brengen zelf gisten aan op vruchten en verminderen bovendien de groei van schimmels. Hogere adulte dichtheden op een vrucht verhogen de kwaliteit van het substraat voor de ontwikkeling van de larven. Dit fenomeen, Allee effect genoemd, zou de evolutie van aggregatieferomonen in de fruitvliegen kunnen verklaren. Als een vrouwtje een hogere fitness heeft (uitgedrukt in het aantal en de kwaliteit van haar nakomelingen) ingeval een ander vrouwtje haar broedsubstraat deelt, dan profiteren beide vrouwtjes van het samenscholen.

Zoals eerder genoemd kunnen natuurlijke vijanden de feromonen uitbuiten, en daardoor kunnen zij een kostenpost vormen voor het gebruik van aggregatieferomoon. De sluipwesp *Leptopilina heterotoma* parasiteert de larven van fruitvliegen en zij kan het aggregatieferomoon van de adulten gebruiken voor het lokaliseren van haar larvale gastheren. In laboratorium- en veldexperimenten is onderzocht welke onderdelen van het zoekgedrag van de sluipwesp beïnvloed worden door het aggregatieferomoon. De resultaten laten zien dat de reacties van de sluipwesp op het feromoon zodanig zijn dat ze al

vanaf een afstand kwantitatief onderscheid maakt tussen substraten die voor haar verschillen in kwaliteit. Ze reageert bijvoorbeeld op verschillen in het aantal fruitvliegen dat eitjes heeft gelegd op het substraat. Nadat ze gearriveerd is op een substraat spelen de aggregatieferomonen nauwelijks nog een rol in het vervolg van het zoekgedrag naar de fruitvlieglarven; de sluipwesp schakelt over op andere aanwijzingen om te bepalen waar en hoelang ze zal zoeken op het substraat. In verschillende veldexperimenten werd een groter percentage van de fruitvlieglarven geparasiteerd als die opgroeiden in broedsubstraten met aggregatieferomoon dan in broedsubstraten zonder aggregatieferomoon. Dit toont aan dat er ecologische kosten verbonden zijn aan het gebruik van aggregatieferomoon door fruitvliegen, door een toename van het risico op parasitering van de nakomelingen.

Hoewel sluipwespen dus de aggregatieferomonen uitbuiten, is er mogelijk ook nog een gunstig neveneffect voor de fruitvliegen met betrekking tot de sluipwespen. Individuen kunnen schuilen in een kudde als ieder individu in de groep een lager per capita risico loopt om slachtoffer te worden, bijvoorbeeld doordat de sluipwesp minder efficiënt wordt als gevolg van tijdverspilling aan larven die al geparasiteerd zijn. Het schuilen in een kudde wordt vaak genoemd als functionele verklaring gebruikt voor het samenscholen van dieren. Deze voordelen van samenschooling kunnen echter teniet gedaan worden door flexibiliteit in het gedrag van de sluipwesp in reactie op de dichtheid van de larven. Om het individuele risico voor larven in aggregaties te voorspellen moeten een aantal

zaken gecombineerd worden: de grotere aantallen sluipwespen die afkomen op het aggregatieferomoon, de eventueel verlaagde efficiëntie van de sluipwesp en de flexibiliteit in het gedrag van de sluipwesp. Om te bepalen of en wanneer aggregatie gunstig is voor individuele larven met betrekking tot het risico op parasitering is voor dit onderzoek een wiskundig model ontwikkeld, gebaseerd op het gedrag van de sluipwesp. De voorspelling van het model is dat aggregatie niet gunstig is voor *Drosophila* in de relatie met *Leptopilina* en dat het gebruik van aggregatieferomoon het risico vergroot op parasitering bij alle larvale dichtheden. De resultaten van een veldexperiment waren kwalitatief in overeenstemming met deze voorspelling: het individuele risico op parasitering nam toe met de dichtheid van de larven. Dus, het gebruik van aggregatieferomonen genereert ecologische kosten met betrekking tot het risico op parasitering. De baten voor het samenscholingsgedrag en de functionele verklaring voor aggregeren moeten in andere richtingen gezocht worden dan het schuilen in een kudde.

Het gebruik van aggregatieferomonen is een ruimtelijk proces. Het beïnvloedt de verspreiding van individuen en veroorzaakt variatie in de dichtheden in verschillende locaties. Met een wiskundig simulatiemodel is onderzocht welke gevolgen verschillende verspreidingspatronen, voedsel-concurrentie en een Allee effect hebben op de populatiedynamiek. Het model is een eerste stap op weg naar een model waarin ook de reactie van insecten op de ruimtelijke verdeling van substraten en chemische informatie (bijvoorbeeld die van aggregatieferomonen) wordt opgenomen.

Concluderend kunnen we stellen dat aggregatieferomonen een complexe rol spelen in de context van een voedselweb, en een veelheid aan kosten en baten ontstaan door de directe en indirecte effecten die ze hebben op ecologische interacties. De kosten en baten verbonden aan het gebruik van aggregatieferomoon bij *D. melanogaster* verschillen voor mannetjes en vrouwtjes en worden in grote mate bepaald door omgevingsfactoren. Of fruitvliegen het aggregatieferomoon zouden moeten gebruiken hangt af van de aantallen en kwaliteit van voedsel- en broedsubstraten en het risico op het aantrekken van sluipwespen en voedselconcurrenten. Zowel de geaggregeerde verdelingen als de

informatienetwerken kunnen bepalend zijn voor de populatiedynamiek in een voedselweb. Daarom is het essentieel om een beter inzicht te krijgen in de causale mechanismen van samenscholingsgedrag, de functie van dit gedrag voor het individu en de ecologische effecten op voedselweb interacties. Zo'n gedegen integratie zal niet alleen een wezenlijke bijdrage zijn aan ons begrip van de dynamiek in ecologische systemen, maar ook benadrukken dat populatiedynamiek gebaseerd is op spatio-temporele variatie en het gedrag van individuen.

ONDERZOEKER IN DEN VREEMDE

Charlotte Hemelrijk

Onderzoek en Habilitatie in Zwitserland

Afd. Informatie technologie en Anthropologisch Instituut en Museum
Winterthurerstr. 190, CH 8057 Zürich, Zwitserland,
hemelrij@ifi.unizh.ch

Bij het horen van de naam Zwitserland denken we aan het veilige ‚Zwitserleven‘ gevoel, punctualiteit, precisie, perfectionisme, starheid en prachtige natuur. Dat klopt allemaal. Het is nu bijna 10 jaar geleden dat ik naar Zwitserland verhuisde (met man en zoontje van 1.5 jaar oud), dus is het een geschikt moment om eens terug te kijken. We gingen omdat ik een postdoc bij professor Hans Kummer in Zürich kreeg waar ik experimenteel onderzoek mocht doen aan sociaal gedrag van java-aper. Dat aanbod was een reactie op een voordracht

die ik in Zürich gaf tijdens mijn promotie onderzoek. Professoren hebben daar volmacht om direct een aanbod voor een tijdelijk baan doen.

Aan het begin was het wel even wennen in Zwitserland, de koekjes, het geld, het weer, het is niet zoals thuis. Tot opeens aan het begin van een vakantie in Nederland het ook heel even wennen wordt (wat is het vol, wat zijn de kinderen onbeleefd en de mensen luid). Natuurlijk is dat weer snel voorbij.

In Zwitserland is de opleiding iets anders dan in Nederland. Ze kennen nog het fenomeen:

„Habilitation”. Dat heb ik juist gedaan. Momenteel is het in opspraak en misschien willen ze het afschaffen, dus kan het wel zijn dat ik een van de laatsten ben die dat nog in levende lijve even berichten kan. Opeens vond men: „nu moet je maar eens habiliteren” en dat was dan ook voor het eerst dat ik ervan hoorde. Het bleek een soort tweede promotie te zijn, waarvoor je beurzen kon aanvragen. Ik had toen twee deeltijdaanstellingen, een bij professor Rolf Pfeifer in de kunstmatige intelligentie, een bij professor Bob Martin in de antropologie. Beide zeiden dat ik voor de habilitatie kon doen wat ik wilde. Idealer kon het onmogelijk! Dus zocht ik geschikte beurzen en, zowaar, ik kreeg het geld en vervolgens kon ik gewoon lekker aan de gang.

In mijn promotie-onderzoek aan sociaal gedrag bij chimpansees bij professor Jan van Hooff in Utrecht (sociale ethologie), was ik blijven steken. Ik had bestudeerd in hoeverre er onder de chimpansees in Arnhem sprake was van een zogenaamde „ruilhandel”, d.w.z. ik had bekeken of chimpansees bijvoorbeeld vlooi-gedrag ruilen tegen steungedrag in gevechten en tegen voedsel. De onderliggende vraag is eigenlijk of die ruilmarkt er ook is vanuit het gezichtspunt van de apen en niet alleen vanuit dat van de onderzoekers (die eventueel ten onrechte de apen allerlei begrip voor situaties toeschrijven zoals mensen ook aan hun huisdieren doen). Ik heb voor dit onderzoek bepaalde statistische methoden beter toegankelijk gemaakt en veel mensen gebruiken die nog steeds. Het resultaat was teleurstellend, hoewel men gemakkelijk in bepaalde patronen van gedrag opzettelijke bedoelingen van de dieren zou

kunnen zien, waren altijd ook eenvoudiger verklaringen mogelijk (Hemelrijk 1996). In het algemeen lijkt het niet zinvol van zo’n ruilhandel te spreken. Het leek er meestal op dat patronen op het niveau van de groep bij-effecten van andere gebeurtenissen waren en dat de dieren er geen „weet van hadden”. Zelfs het zogenaamde hand-uitsteek gebaar bleek niet aantoonbaar als onderhandelingsgebaar te dienen (Hemelrijk et al. 1991). Het leek meer op een soort wanhoopsgebaar en dat is in overeenkomst met de laatste zeer gedetailleerde experimentele onderzoeken aan chimpansees door Dabiel Povinelli (Povinelli 2000) en door Michael Tomasello en medewerkers (Tomasello et al. 1997) waaruit blijkt dat chimpansees het aanwijs-gebaar van anderen (menselijke onderzoekers) ook niet als zodanig begrijpen. In mijn latere experimentele onderzoek van de uitwisseling van vlooi-gedrag voor steungedrag bij java-apen in Zürich, was er weer geen duidelijke aanwijzing voor een ruilmechanisme (Hemelrijk 1994).

Toen kwam de habilitatie. Op dat moment werkte ik in een informatie-technologie afdeling, en dat maakte het mogelijk dat ik de vraag naar sociale complexiteit en ruilmechanismen nog eens, maar nu heel anders, benaderen kon, namelijk door zogenaamde modellen van „kunstmatig leven” te gebruiken. Dat is het soort computer-modellen waarbij men uitgaat van eenvoudige regels voor de individuen en dan kijkt wat de gevolgen zijn op groepsniveau. En dat blijkt ongelooflijk verrassend te zijn! Ik ging uit van een idee dat ik kreeg naar aanleiding van Paulien Hogeweg’s werk (Hogeweg 1988). Ik maakte een computer-model, DominantieWereld genoemd, waar, in een lege wereld, individuen bewegen,

die maar twee neigingen hebben: 1) om zich te groeperen en 2) om te vechten, bijvoorbeeld, over voedsel. De gevolgen van het winnen en verliezen van zulke dominantie-interacties zijn zelfversterkend, zoals dat ook is vastgesteld bij veel diersoorten en bij mensen. Dus als bijvoorbeeld een voetbalclub net een wedstrijd verloren heeft, is de kans vergroot dat ze de volgende wedstrijd ook verliezen. Ik keek naar twee kunstmatige groepen die alleen in de intensiteit van de agressie van de individuen verschilden. Zwakke agressie (van lage intensiteit) is bijvoorbeeld dreiggedrag en sterke (van hoge intensiteit) bijvoorbeeld bijten. Hoewel de beide groepen alleen in de waarde van deze ene factor verschilden, bleken ze zich volledig anders te ontwikkelen. Bij lage intensiteit ontwikkelt de hiërarchie zich slechts weinig, is agressie vaak symmetrisch (wederzijds), zijn groepen compact en is er geen bijzondere ruimtelijke structuur waar te nemen. Heel anders is dat bij hoge intensiteit van agressie. Dan ontstaat een steile (sterk ontwikkelde) dominantie-hiërarchie, agressie is asymmetrisch (d.w.z. eenzijdig gericht), groepen zijn losser (d.w.z. over een groter oppervlakte verspreid) en vertonen een ruimtelijke ordening met dominante individuen in het midden van de groep en de zwakkeren of ondergeschikten aan de rand. Deze resultaten zijn leuk omdat de ruimtelijk structuur met dominanten in het midden bij veel dieren voorkomt en dan toegeschreven wordt aan een zogenaamd 'centripetaal instinct', volgens de 'zelfzuchtige-groeps-theorie' van Hamilton (1971). Het model DominantieWereld laat zien dat we zo'n structuur ook zonder de drang om in het centrum te zijn, kunnen verwachten als de hiërarchie

steil is. De oorzaak is dat bij het ontwikkelen van de dominantie-hiërarchie sommige individuen constante verliezers worden en dus keer op keer voor iedereen vluchten. Zo komen ze aan de rand van de groep terecht en blijven de dominanten automatisch in het centrum. Als we aannemen dat apen vaker diegenen vlooien die ze vaker ontmoeten, verwachten we dus ook in het vlooi gedrag een meer dominantie-georiënteerd patroon naarmate de hiërarchie sterker ontwikkeld is. Verder zorgt het voortdurende vluchten van de verliezers er ook voor dat de groep losser wordt. Deze en andere verschillen tussen kunstmatige gemeenschappen met lage en hoge agressie-intensiteit, en dus zwakke en steile dominantie-hiërarchie, zijn precies zo waargenomen in vergelijkende studies van zogenaamde egalitaire en despotische soorten van Makaken. Bij echte apen wordt aan deze verschillen vaak ieder een aparte evolutionaire (adaptieve) verklaring toegeschreven. Maar het model laat zien dat alle verschillen ook een gevolg van maar één aanpassing (namelijk in intensiteit van agressie) kunnen zijn. Uitgaande van lage intensiteit, kan hogere intensiteit van agressie bijvoorbeeld evolueren omdat er voedsel schaarste is in bepaalde populaties, waarbij alleen degenen met hoog intensieve agressie genoeg te eten krijgen. De verschillen in de andere aspecten zijn dan een gevolg van de interacties tussen de individuen en ontstaan dus als een soort zij-effect. Bovendien laat de DominantieWereld een aantal patronen zien die nog niet bestudeerd zijn bij de vergelijking van egalitaire en despotische Makaken. Die vergelijkingen maken we nu bij de echte dieren. Ook enkele gedragspatronen die op een

uitwisseling lijken, kunnen zo als zij-effect ontstaan. Zo'n model is dus heel nuttig voor de ontwikkeling van nieuwe ideeën die dan weer bij echte dieren getest kunnen worden. Zo publiceerde ik ongeveer 10 artikelen rond dit thema (data-analyses en modellen) en dat was genoeg. De habilitatie ging naar een commissie en werd verzonden naar referenten.

Alles was prima in orde en nu moest ik dan een ‚Probevorlesung‘ geven. Daartoe dient men vooraf drie thema's op te geven en de commissie kiest er één uit en deelt de kandidaat drie weken van te voren het gekozen thema mee. Mijn thema was ‚Partnerkeuze en evolutie van signalen: mogelijke bij-effecten van het neurale systeem‘. De voordracht mocht maar een half uur duren en er waren meer dan twintig grijze koppen van (voornamelijk mannelijke) professoren in de zaal aanwezig. Deze beoordelen of de kandidaat toegelaten wordt tot de groep van zogenaamde ‚Privaatdocenten‘. De voordracht moest in het Duits gegeven worden en dat gaf mij natuurlijk een reuze probleem met de naamvallen. Na precies een half uur werden er een stuk of tien vragen gesteld door de professoren en toen moest ik de zaal verlaten: dat was alles. Geen feest, geen borrel, niks. Na een paar maanden zou ik horen of ik erdoor was en dat was natuurlijk het geval. Er worden niet veel kandidaten afgewezen.

Tenslotte de laatste fase van de Habilitatie, de ‚Antrittsvorlesung‘ en dat is wel een feestelijke gelegenheid. Ik sprak over ‚Zelf-organiserende sociale systemen, verrassende aanknopingspunten voor de studie van echte gemeenschappen.‘ Dit gebeurde in een grote zaal in de centrale Universiteit en heeft wat weg van de plechtigheid bij onze promoties, maar

hierbij kan men niet meer zakken en er worden geen vragen gesteld. Het gehoor was heel erg gevarieerd. Na afloop is er een borrel in een reusachtig mooie hal in het gebouw. Dat was natuurlijk heel gezellig. Merkwaardigerwijs lopen daar ook mensen rond die gewoon van borrel naar borrel gaan. Kennelijk heb je dat overal, zelfs in Zwitserland.

En als je dan privatdocent (PD) bent, dan moet je één college per jaar geven aan de betreffende universiteit, anders verlies je dat recht weer. Je mag alle themas nemen en dat is natuurlijk fantastisch! Niet alle PD's blijven aan de universiteit, sommige gaan in de industrie en blijven toch jaarlijks college geven en organiseren af en toe congressen.

Hiermede hoop ik een inzicht gegeven te hebben in enkele gebruiken en in het verloop van de Habilitatie aan de Universiteit in het traditionele Zwitserland. Voor velen is een Habilitatie een buitenkansje voor een periode van ongestoord onderzoek, en dat was het voor mij ook. Dank U Zwitserland!

Hamilton, W. D. 1971 Geometry for the selfish herd. *Journal of theoretical Biology* **31**, 295-311.

Hemelrijk, C. K. 1994 Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour* **48**, 479-481.

Hemelrijk, C. K. 1996 Reciprocation in apes: from complex cognition to self-structuring. In *Great Ape Societies* (ed. W. C. McGrew, L. F. Marchant & T. Nishida), pp. 185-195. Cambridge: Cambridge University Press.

Hemelrijk, C. K., Klomberg, T. J. M., Nooitgedagt, J. H. & van Hooff, J. A. R. A. M. 1991 Side-directed behaviour and recruitment of support in captive chimpanzees. *Behaviour* **118**, 89-102.

Hogeweg, P. 1988 MIRROR beyond MIRROR, Puddles of LIFE. In *Artificial life, SFI studies in the sciences of complexity* (ed. C. Langton), pp. 297-316. Redwood City, California: Addison-Wesley Publishing Company.

Povinelli, D. J. 2000 *Folk physics for apes: the chimpanzee's theory of*

how the world works. Oxford: Oxford University Press.

Tomasello, M., Call, J. & Gluckman, A. 1997 The comprehension of novel communicative signs by apes and human children. *Child Development* **68**, 1067-1081.

ISAE 2002

Egmond aan Zee

De ISAE, de International Society for Applied Ethology, is een vereniging die zich bezighoudt met onderzoek en onderwijs op het gebied van gedrag en welzijn van landbouwhuisdieren, laboratoriumdieren, gezelschapsdieren en dierentuindieren. Jaarlijks organiseert de ISAE een internationaal congres. In 2001 is dit congres georganiseerd in Davis, Californië van 4 tot en met 8 augustus. Speciale sessies waren er op gebied van gedragsproblemen bij gezelschapsdieren en op het gebied van genetische aspecten van gedrag en welzijn. Naast ongeveer 65 mondelinge presentaties zijn er ook zo'n 200 posters gepresenteerd tijdens de verschillende poster-sessies. Het congres vond plaats op de campus van de Universiteit. Tijdens het congres bleek het moeilijk om het hoofd koel te houden, daar het in Davis op dat moment zo'n 30 graden was. Het plaatselijk zwembad bracht gelukkig verkoeling aan het einde van de dag. Inhoudelijk was het congres zeer interessant. Ook op de verschillende excursies hebben de deelnemers zich uitstekend vermaakt: tijdens de excursie naar Bodega Bay, bijvoorbeeld, sprong er tijdens een overheerlijke zalm-barbeque een Grijs Walvis uit de oceaan! De sfeer tijdens het congres was zeer

ontspannen, mede omdat veel mensen de mogelijkheid hadden aangegrepen om voor of na het congres op vakantie te gaan in Californië. Ik kan u uit betrouwbare bron vertellen dat dit zeer de moeite waard is. Volgend jaar heeft Nederland de eer om de ISAE te organiseren. De 'toegepaste' ethologen van Wageningen Universiteit, ID-Lelystad en Universiteit Utrecht nemen samen de organisatie voor hun rekening. Het congres in 2002 zal plaatsvinden in Egmond aan Zee (meer info: <http://www.isae2002.org>). Hoewel het niet zo'n zomerse locatie is als Davis, Californië (2001) of Florianopolis, Brazilië (2000), hopen we op een zeer geslaagd congres. De speciale thema's gaan over gezondheid en welzijn van vissen, dierenwelzijn en het belang van natuurlijk gedrag, integratie van onderzoek naar mensen- en dierenwelzijn, en het meten van gedrag en dierenwelzijn op het boerenbedrijf. Ook NVG-leden worden van harte uitgenodigd om deel te nemen aan het ISAE 2002 congres.

Bas Rodenburg
Oio Leerstoelgroep Ethologie
Wageningen Universiteit