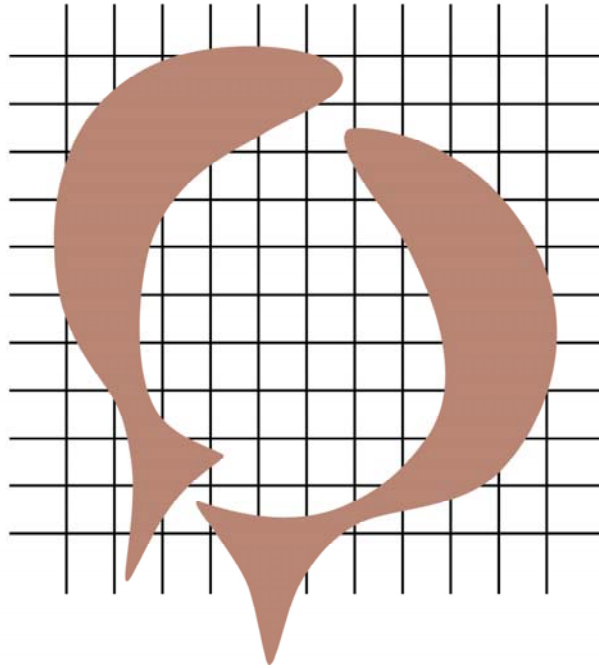


NVG NIEUWSBRIEF

dertiende jaargang no. 2, december 2004



Nieuwsbrief van de
Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie
opgericht december 1991

In dit nummer o.a.:

- **Jaarverslag NVG**
- **NVG subsidie bijeenkomsten**
- **European affairs ECBB**
- **Het Proefschrift: I. Toxopeus**
- **Het proefschrift: N. Terpstra**

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. Marcel Visser (voorzitter)
Dr. Paul Koene (secretaris)
Drs. Maaike Kempes
(penningmeester)
Dr. Christiaan Both
(winterbijeenkomst)
Prof. Dr. Henk Visser (redactie
nieuwsbrief)
Dr. Katharina Riebel

Informatie

Informatie over de NVG kan gevonden worden op de website:

<http://www.gedragsbiologie.org>

of kan worden ingewonnen bij de voorzitter:

Dr. Marcel Visser, e-mail:
m.visser@nioo.knaw.nl

Lidmaatschap

U kunt zich opgeven als lid bij onze secretaris Dr. Paul Koene:

e-mail: paul.koene@chello.nl

of via de bovengenoemde website.

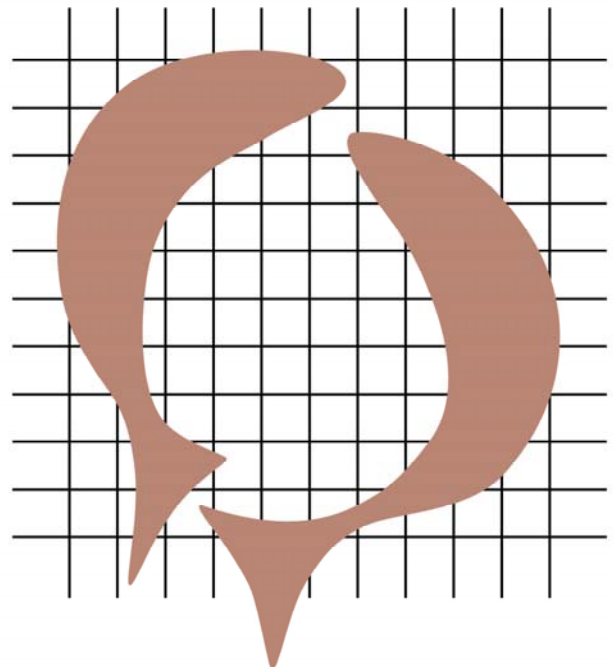
De contributie bedraagt Euro 25,- per jaar voor studenten/AIO's/OIO's en werkzoekenden en Euro 30,- voor overigen leden.

Kopij voor de nieuwsbrief

U kunt kopij voor de nieuwsbrief sturen aan:

Prof. Dr. Henk Visser, Zoologisch
Laboratorium, Postbus 14, 9750 AA
Haren, fax: 050-3635205,
vissergh@phys.rug.nl

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



Inhoudsopgave

- Jaarverslag NVG
- NVG subsidie bijeenkomsten
- ECBB Groningen 2004
- European affairs ECBB
- Measuring Behaviour 2005
- Het Proefschrift: I. Toxopeus
- Promoties
- Benoeming bijzonder hoogleraar in Groningen
- Het proefschrift:: N. Terpstra

Jaarverslag NVG november 2003 – oktober 2004

De NVG najaarsbijeenkomst van 2003 had een uitstekend programma en het aantal deelnemers was hoger dan in de afgelopen jaren. Het was de laatste bijeenkomst die door Katharina Riebel werd georganiseerd, en Christiaan Both nam op de ALV het stokje van haar over. Verder trad Menno Kruk terug als voorzitter en bestuurslid van de NVG en werd Marcel Visser de nieuwe voorzitter. Henk Visser werd de nieuwe redacteur voor de nieuwsbrief, die ook dit jaar weer twee maal verschenen is. Op de ALV werd ook een nieuw NVG instrument geïntroduceerd; de mogelijkheid voor NVG leden om subsidie aan te vragen voor de organisatie van kleine gedragsbiologische bijeenkomsten. Opmerkelijk genoeg heeft het bestuur in het afgelopen jaar geen aanvragen voor deze subsidievorm mogen ontvangen.

In het afgelopen jaar werd de bi-annual European Behavioural Biology Conference gehouden, organiseert door Ton Groothuis et al. (RUG) met het thema: 'Changes during life time'. Een uitstekende conferentie waarvoor de NVG financiële ondersteuning ter beschikking had gesteld en waarbij Henk Visser, zowel lid van het BVG bestuur als van het organiserende comité, de verbinding vormde tussen NVG en conferentie. Tijdens de ECBB zijn de voorzitters van alle Europese gedragsbiologische verenigingen een aantal keer bij elkaar geweest, wat heeft geleid tot de oprichting van het Committee of European Societies for Behavioural Biology (CESSB – zie verslag internationale ontwikkelingen).

In het afgelopen jaar heeft het bestuur ook veel aandacht moeten schenken aan de leden-administratie en de contributie-inning. In 2003 was daarvoor een contract afgesloten met het NIBI maar in de loop van het jaar bleek dat het NIBI niet kon leveren wat

het bestuur wenselijk achtte. In september 2004 is het contract beëindigd en zal het bestuur weer zelf de ledenadministratie en contributie-inning gaan verzorgen. Wel blijft de NVG als vereniging lid van het NIBI en ook vertegenwoordigd in de redactieraad van Bionieuws (Paul Koene).

De website is in 2004 verder uitgebouwd en begint voorzichtig het portaal naar de gedragsbiologie in Nederland te vormen. Zowel journalisten als mensen met vragen over gedragsbiologie hebben via de website de NVG weten te vinden.

Internationale Ontwikkelingen

Tijdens de 2de ECBB (2nd European Conference on Behavioural Biology, Groningen 28-31 augustus 2004) hebben vertegenwoordigers van een tiental Europese verenigingen (ASAB, NVG, Deutsche Ethologische Gesellschaft, Hungarian Ethological Society, Italian Society for the Study of Animal Behaviour, Polish Ethological Society, Sociedade Portuguesa de Etologia, Société Française D'Etude du Comportement Animal, Spanish Ethological Society) besloten het Committee of European Societies for Behavioural Biology (CESBB) op te zetten. Doelstelling van dit comité is betere vertegenwoordiging van de verschillende verenigingen op Europees niveau. De nieuwe ASAB European Secretary Marc Théry (thery@mnhn.fr; CNRS GDR 2155 Behavioural Ecology, Brunoy, France) zal de coördinatie en chair van dit comité op zich nemen. De CESBB zal waarborgen dat de Europese conferentie regelmatig plaats vindt, dat de verenigingen samen op Europees niveau voor betere financiering van gedragsbiologisch onderzoek kunnen

lobbyen, dat Europese problemen zoals de nu tegenstrijdige wetgevingen dierproeven gecoördineerd onder de aandacht gebracht kunnen worden, en dat de verenigingen gezamenlijk beter met de verschillende EU departementen kunnen communiceren. Het comité zal bestaan uit of de presidenten of door het bestuur afgevaardigde vertegenwoordigers (voor de NVG: Katharina Riebel) en de voormalige en toekomstige organisator van het ECBB bestaan. Het CESBB zal tijdens het congres en één keer het tussenliggende jaar vergaderen, verder wordt via een mailing lijst. De ECBB 2006 zal in Belfast plaats vinden en wordt door Prof. Robert Elwood georganiseerd.

NVG plannen november 2004 – oktober 2005

In 2005 zal de website verder ontwikkeld worden en we stellen hulp van de leden daarbij bijzonder op prijs: bezoek de website (www.gedragsbiologie.org) en geef verbeteringen en opmerkingen door

aan de webmaster, Paul Koene. Met name willen we graag per bij de NVG aangesloten onderzoeksgroep een link maken naar de homepages van die groepen. Verder zullen ook de internationale ontwikkelingen verder uitgebouwd worden, met name via een vergadering van de Committee of European Societies for Behavioural Biology in Belfast (waar in 2006 de ECBB gehouden zal worden). De KNDV heeft de NVG verzocht of zij in 2005, net als in 2003, tijdens het Benelux Zoologiecongres een symposium wil verzorgen. Leden die namens de NVG een symposium over een gedragsbiologisch onderwerp willen organiseren kunnen zich bij het bestuur aanmelden. In 2005 wil het bestuur de subsidie voor kleine gedragsbiologische bijeenkomsten voor nog minimaal één jaar handhaven en we roepen leden op om van deze subsidiemogelijkheid gebruikt te maken. Tot slot wil het bestuur in 2005 de ledenadministratie op orde krijgen en wil ook daarbij de hulp van de leden inroepen.

Marcel Visser, voorzitter NVG

Opnieuw: NVG subsidie gedragsbiologische bijeenkomsten

De Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie (NVG) wil het gedragsbiologisch onderzoek in Nederland stimuleren. Daartoe is er jaarlijks een bedrag van € 1500 beschikbaar voor het ondersteunen van bijeenkomsten en workshops op het gebied van de gedragsbiologie. Het bestuur nodigt NVG leden uit om voorstellen in te dienen voor ondersteuning van dergelijke bijeenkomsten. In het voorstel moet kort (max. twee pagina's) aangegeven worden wat de doelstelling is van de bijeenkomst, de organisatievorm van de bijeenkomst en het verwachte aantal deelnemers, de data waarop de

bijeenkomst gehouden zal worden, wat het belang van de bijeenkomst is voor de Nederlandse gedragsbiologie en voor welke kosten een bijdrage wordt gevraagd. Per bijeenkomst kan maximaal € 750 aangevraagd worden. Voorwaarden zijn dat de organisatoren een samenvattend artikel schrijven over de bijeenkomst dat opgenomen zal worden in de nieuwsbrief en dat geplaatst zal worden op de website van de NVG. Voorstellen kunnen worden gestuurd aan de secretaris van de NVG.

Marcel Visser

European Affairs: Report on the two meetings of the European Behavioural Societies during the 2nd European Conference on Behavioural Biology (ECBB) in Groningen

Present: representatives of the European Ethological and Behavioural Biology Societies, for the organisation committee of the 2nd ECBB: Ton Groothuis, for NVG: president Marcel Visser (NIOO, Heteren) and council member Katharina Riebel (Leiden University).

Both the first and 2nd ECCB were agreed to have been a great success and an important step in furthering integration of European Behavioural Biology and there was a general consensus to continue the meeting on a biannual basis. Special emphasis was given on the character of this meeting which for a number of societies will replace some of the single society meetings (or has already replaced in the case of the Ethologische Gesellschaft or the ASAB summer meeting in concurrent years):

- meeting character different from the biannual IEC (International Ethological Society) and ISBE (International Society for Behavioural Ecology) meetings ('not another big international conference')
- as many plenaries (rather than parallel session) as possible and plenty of attention/time to posters
- continuation and further introduction of 'different' formats (science market, more postgraduate talks, master classes, attached workshops)
- space for meetings/activities relating to 'European issues' (funding, legislation on animal welfare, proactive activities regarding EU

legislation/initiatives, research networks etc.).

The societies further agreed to create The Committee of The European Societies for Behavioural Biology co-ordinated by the ASAB-council European secretary (2004-2007 Marc Théry). This committee is constituted by a representative of each of the individual societies for which each society adopts their own procedure (Katharina Riebel has been assigned by the NVG bestuur as the NVG's representative) and the local organiser of the most recent and the next conference. This committee will

- assist the local organisers
- will meet at least once a year in person (every 2nd year during the conference, and the years in between on the future conference location)
- will be in touch via email as well as via a password protected discussion group for the committee members on the ASAB website (will be set up as part of current overhaul of the site).
- This committee can act as a uniform voice of European Behavioural biology towards EU (or national bodies where needed) much faster when needed for current unpreviewed issues but also where expert opinions/advice for regular EU activities etc is needed.
- other matters as arise once the committee is set up working.

The Committee of The European Societies for Behavioural Biology is acting as an umbrella and will not replace the individuals societies, their representatives report back and forth both ways before the committee consisting of the representatives takes

action. Bob Elwood volunteered to organise the 2006 meeting in Belfast, Frank Cécilly the meeting in 2008 in Dijon.

Katharina Riebel



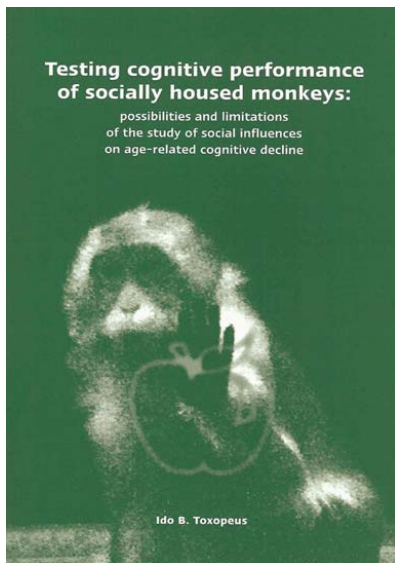
<http://www.noldus.webaxxs.net/mb2005/>

HET PROEFSCHRIFT

Ido B. Toxopeus

*Testing cognitive performance of socially housed monkeys:
possibilities and limitations of the study of social influences
on age-related cognitive decline*

Universiteit Utrecht, Leerstoelgroep Gedragsbiologie, Ethologie Station
Münsterlaan 19, 3584 CP Utrecht



Over het algemeen genomen verslechteren de cognitieve vermogens van volwassen mensen. Deze leeftijdsgerelateerde achteruitgang is echter niet voor iedereen even sterk. De variabiliteit in de resultaten van studies naar de cognitieve vermogens van mensen neemt toe naarmate de gemiddelde leeftijd van de bestudeerde groepen hoger is. Er zijn vele factoren gesuggereerd die deze toename in variabiliteit zouden kunnen verklaren. Een belangrijke factor betreft de langdurige blootstelling aan verhoogde concentraties glucocorticoïden. Deze stoffen, waaronder cortisol, spelen een belangrijke rol in de stressrespons. Echter, langdurige blootstelling aan glucocorticoïden heeft een nadelig effect op cognitieve vermogens van mensen en dieren. Bij dieren is langdurige blootstelling aan glucocorti-

coïden in verband gebracht met sociale factoren. In recent onderzoek bij mensen is een vergelijkbare suggestie gedaan. Mensen die weinig steun uit hun sociale omgeving ondervonden, scoorden relatief slecht op testen van hun cognitieve vermogens, mogelijk als gevolg van langdurige blootstelling aan glucocorticoïden. De sociale structuur van de menselijke samenleving is zeer complex, hetgeen het moeilijk maakt om de levenslange invloed van de sociale omgeving op cognitieve achteruitgang te bestuderen. Primaten bieden wel de mogelijkheid dit te onderzoeken.

Primaten vertonen vergelijkbare leeftijdsgerelateerde neuro-anatomische en cognitieve veranderingen als mensen en zijn derhalve een goed model voor de menselijke cognitieve veroudering. Bovendien vertonen primaten ook een toename in de inter-individuele variatie bij het stijgen van de leeftijd. Bij diverse primatensoorten is langdurige blootstelling aan glucocorticoïden in verband gebracht met een lage sociale positie. Bovendien blijft de sociale rangorde bij sommige soorten erg stabiel. Bijvoorbeeld, de onderlinge rangorde van vrouwelijke Java-ape (*Macaca fascicularis*) blijft jarenlang gelijk. Dit maakt dat bij dergelijke dieren die in stabiele sociale groepen leven, de lange-termijn-invloed van subordinatie op cognitieve vermogens onderzocht kan worden. Oude vrouwelijke Java-ape met een geschiedenis van subordinatie zullen slechter presteren op een test van cognitieve vermogens dan oude vrouwtjes met een geschiedenis

van dominantie. In eerder onderzoek is deze relatie inderdaad aangetoond, nl. bij de sociaal gehuisveste kolonie Java- apen op het Ethologie Station van de Universiteit Utrecht. Deze resultaten vormden de aanleiding voor het huidige project.

De cognitieve vermogens van vijftien vrouwelijke Java- apen werden getest in een 'Discrimination-Reversal' (DR) leer- taak, waarbij de dieren moesten leren te discrimineren tussen een aantal stimuli. De subjecten kregen voor elke poging steeds dezelfde vier plaatjes te zien op een aanrakingsgevoelig com- puterscherf. Eén van de stimuli werd consequent beloond. Er gold een criterium van negen goede keuzes uit tien opeenvolgende pogingen ('trials'). Wanneer een dier dit criterium had gehaald, werd de beloningsrelatie gewisseld ('reversal'). Nu werd één van de andere plaatjes beloond, tot dat het criterium opnieuw werd behaald. De subjecten vertegenwoordigden verschil- lende klassen van leeftijd en rang- geschiedenis.

In het huidige onderzoek kon de hy- pothese dat een geschiedenis van sub- ordinatie het cognitieve verouderings- proces versnelt, niet bevestigd worden. Naast theoretische overwegingen, zijn er belangrijke methodologische aspecten die aan dit resultaat ten grondslag kunnen liggen.

Zo werd in het huidige experiment niet alleen een grote inter-individuele variatie gevonden bij de oude dieren, maar ook bij de jonge dieren. Bij onderzoek naar de cognitieve ver- mogens van primaten zijn kleine steek- proeven gebruikelijk. Inter-individuele variatie, zoals die ook hier gevonden is, kan er dan toe bijdragen dat eventuele effecten niet zichtbaar worden. In dit project zijn daarom, naast het lange termijn effect van ranggeschiedenis, een aantal factoren onderzocht die de prestatie van de dieren op een directe manier kunnen beïnvloeden, zoals acute stress, aandacht, huidige domi- nantiestatus, individuele angstigheid en ervaring.

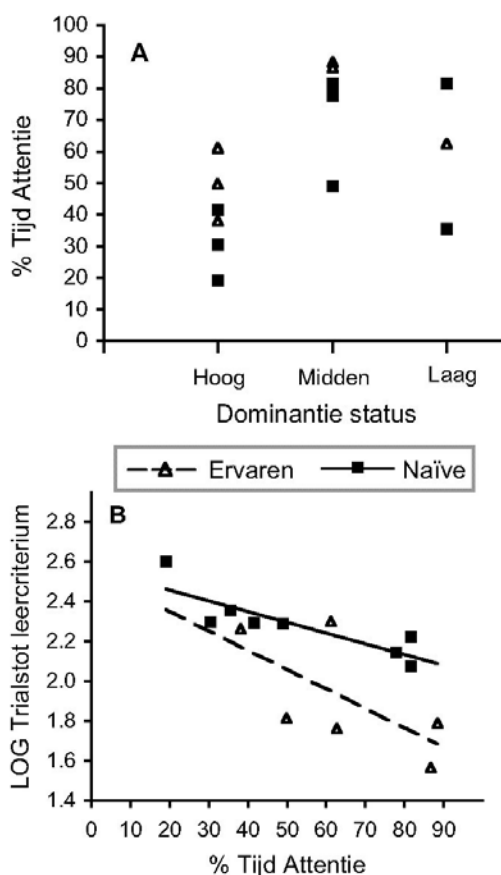
De reactie op de experimentele pro- cedures kan tot verschillende niveau's van acute stress hebben geleid, met een negatief effect op de prestatie. De acute stress die een dier ervaart in reactie op de procedures zal mede afhangen van individuele verschillen in 'angstigheid'. Angstigheid kan worden gezien als een onderdeel van het tem- perament van een dier. Bij zowel mensen als apen zijn individuele verschillen in angstigheid gerelateerd aan verschillen in cognitieve prestaties. Ook zou de sociale positie van een dier een directe invloed kunnen hebben op de prestatie. Zo werd eerder gevonden dat dominante mannelijke Java- apen slechter presteerden op een cognitieve taak dan subordinaten. Dit directe effect van dominantie op de prestatie kan het gevolg zijn van verhoogde acute stress bij de dominante dieren, die ver- oorzaakt kan zijn door verlies van con- trole over de groep. Ook kan een verschil in motivatie een rol hebben gespeeld, bijvoorbeeld omdat domi- nanten minder gemotiveerd waren om beloningen te verdienen.

De relaties tussen acute stress, moti- vatie, huidige dominantiestatus, ang- stigheid en cognitieve prestatie werden onderzocht. Aangezien een aantal dieren reeds ervaring met een vergelijk- bare cognitieve taak had opgedaan, werd de factor 'ervaring' ook betrokken in de analyses.

Om te beginnen werd het gedrag van de dieren tijdens de DR-leertaak gekwantificeerd. Voor de mate van acute stress en motivatie werden gedragsmaten gedefinieerd. De frequentie van zogenaamde over- sprong-gedragingen werd gehanteerd als een indicatie van de opwindning van een dier. De procedures van de cognitieve test leiden bij de dieren waarschijnlijk tot acute stress, welke zich kan uiten in dergelijk gedrag. Dit opwindingsgedrag werd daarom als maat genomen voor de acute stress. De aandacht die een dier besteedde aan de cognitieve taak werd als indicatie gezien voor de motivatie van dat dier om de taak te doen. De angstigheid van de dieren werd op twee

manieren bepaald. Ten eerste werd de bereidheid om mee te werken in de DR-leertaak als maat voor angstigheid in de context van de cognitieve testprocedures gebruikt. Ten tweede werd de angstigheid van de dieren in een apart experiment onderzocht. De dieren werden in de 'normale' setting van de sociale groep in de thuishokooi blootgesteld aan een zeer hard geluid. Aan de hand van het gedrag van de dieren in reactie daarop werd de angstigheid van het dier bepaald.

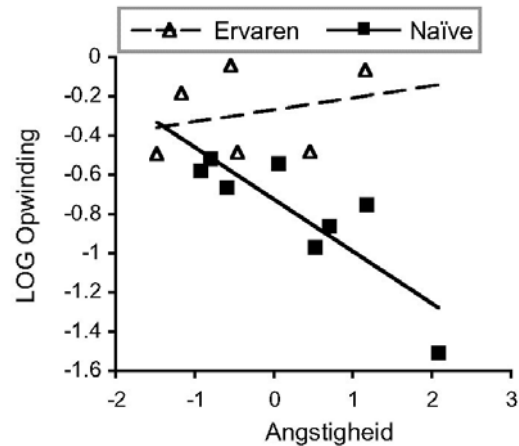
De resultaten geven aan dat: 1) de mate van opwinding niet is gerelateerd aan de prestatie; 2) dieren met meer aandacht voor de DR-leertaak relatief goed presteren (fig. 1); 3) angstige dieren relatief slecht op de DR-leertaak presteren en weinig aandacht tonen;



Figuur 1. Oplettendheid in relatie tot de dominantie status van de subjecten (A) en de leerprestatie (B).

4) angstige dieren minder geneigd zijn om de mee te werken in de DR-leertaak
5) dominante dieren weinig aandacht

tonen voor de DR-leertaak (fig. 1); 6) dominantie niet gerelateerd aan de mate van opwinding; 7) angstige naïeve dieren minder opwinding tonen dan minder angstige naïeve dieren (fig. 2); 8) bij ervaren dieren er geen verschil is in opwinding tussen angstige en minder angstige dieren.



Figuur 2. Opwinding in relatie tot de angstigheid en ervaring van de subjecten.

Deze resultaten benadrukken dat onderzoekers van cognitieve capaciteiten van primaten hun experimentele groepen gelijk zouden moeten maken voor wat betreft dominantieverhoudingen en individuele angstigheid. Dominantieverhoudingen kunnen de aandacht van dieren voor de cognitieve taak beïnvloeden en daarmee de prestatie. Bovendien kunnen de lange-termijn-effecten van subordinatie verzwakt of juist versterkt worden door individuele verschillen in angstigheid. De resultaten laten tevens zien dat de overspronggedragingen in de context van deze cognitieve test een uiting zijn van positieve opwinding gerelateerd aan de leertaak. De experimentele ervaring van sommige dieren in de DR-leertaak had een aanzienlijke invloed op het gedrag en de prestatie van deze dieren. Bij de naïeve dieren nam de opwinding voor de leertaak af als functie van hun angstigheid. Bij de ervaren dieren, daarentegen, had de angstigheid geen effect op de opwinding. Mogelijk heeft dit effect

geleid tot het resultaat dat ervaren dieren beter presteren op de DR-leertaak dan naïeve dieren.

In het eerste deel van het proefschrift werd het primatenmodel van cognitieve veroudering verfijnd met factoren die gerelateerd zijn aan de dieren. In het tweede deel lag de nadruk op de mogelijke effecten van stimulouseigenschappen op de prestatie in discriminatie-leertaken.

Het gebruik van twee-dimensionale stimuli (plaatjes) in testen van cognitieve vermogens heeft een aantal voordelen boven het gebruik van objecten als stimuli. Plaatjes zijn eenvoudig te creëren, te manipuleren en constant te houden binnen en tussen experimenten. Ook kunnen testprocedures geautomatiseerd worden. In toekomstige studies zal het gebruik van plaatjes derhalve belangrijker worden. In eerder werk werden diverse soorten stimuli gebruikt, zoals neutrale geometrische vormen en plaatjes van dagelijkse objecten. Het is bekend dat kleur, in vergelijking met zwart-wit stimuli, een belangrijke eigenschap is die het leren van een discriminatietaken (discriminatieleren) versnelt. Echter over de invloed van andere aspecten, zoals biologische relevantie van de afgebeelde objecten of de mate van contrast in plaatjes zijn slechts enkele studies bekend, waar bovendien geen eenduidige conclusie uit te trekken valt.

In eerste instantie werd de hypothese getoetst dat plaatjes van biologisch relevante objecten zoals voedsel-items makkelijker te discrimineren zijn dan plaatjes van abstracte geometrische vormen. In de hiervoor vermelde DR-leertaak werden steeds vier plaatjes aangeboden: twee voedselplaatjes en twee abstracte plaatjes. De keuzes van de dieren werden geanalyseerd in opeenvolgende wisselingen. Uit deze analyse bleek dat de voedselplaatjes moeilijker te discrimineren waren dan de abstracte plaatjes. Dit zou verklaard kunnen worden doordat de dieren de voedselplaatjes generaliseren als 'voedsel' zonder onderscheid te maken tussen de plaatjes

onderling. Ook is het mogelijk dat de voedselplaatjes leidden tot een slechtere prestatie doordat deze uit minder felle kleuren bestonden, dat wil zeggen minder contrastrijk waren. Eerder onderzoek suggereert dat de omtrek van stimuli belangrijk is voor discriminatieleren. Het feit dat de voedselplaatjes een gelijke omtrek hadden kan daarom mede bepalend zijn geweest voor het gevonden verschil.

Vervolgens werd het effect van stimulouseigenschappen op discriminatieleren nader onderzocht. Acht vrouwelijke Java-apen kregen een serie voorgelegd van 21 discriminatietaken. In elke taak werden twee stimuli met dezelfde combinatie van eigenschappen aangeboden. De taken verschilden onderling in de volgende eigenschappen van de afgebeelde objecten: bekendheid, biologische relevantie of de mate van contrast. In deze studie werd geen effect van de stimulouseigenschappen op discriminatieleren gevonden. Ook werd in deze laatste studie geen van de suggesties bevestigd die de moeilijkere discriminatie van de voedselplaatjes in de DR-leertaak zou kunnen verklaren.

In combinatie laten de resultaten zien dat in simpele twee-keuze discriminatietaken stimulouseigenschappen, zoals bekendheid, relevantie en contrast geen effect hebben op de prestatie. Echter in moeilijkere taken, zoals de vier-keuze DR-leertaak, hebben felle kleuren en veel contrast een positieve invloed op het discriminatieleren. Biologische relevantie lijkt geen additioneel effect te hebben.

Concluderend bieden de studies van dit project een eerste systematische evaluatie van de psychosociale risicofactoren voor cognitieve prestaties van primaten. Zij benadrukken het belang van de sociale omgeving voor cognitieve prestatie van primaten en geven inzicht in de complexe relaties tussen het individu en de sociale omgeving. Van bijzonder belang en nog niet eerder beschreven, is de centrale rol van beperkte aandacht voor de leer-

taak, die enerzijds gerelateerd is aan een hoge dominantiepositie en anderzijds aan verminderde prestatie. De eigenschappen van stimuli vormen een

belangrijk methodologisch aspect waarmee bij het ontwerpen van cognitieve taken rekening gehouden moet worden.

Promoties

Jan van Gils: *Foraging decisions in a digestively constrained long-distance migrant, the Red Knot (Calidris canutus)*, op 22 oktober 2004 in Groningen

Maaïke Kempes: *The distinction between reactive and proactive aggression in children with disruptive behaviour disorders*, op 1 april 2005.

Coen Elemans: *How do birds sing: Sound analysis, mechanical modelling, and muscular control*, op 12 november 2004 in Wageningen.

Karen Bouwman: *The illusion of monogamy – Patterns of extra-pair paternity in the reed bunting (Emberiza schoeniclus)*, op 22 april 2005.

Ido Toxopeus: *Testing cognitive performance of socially housed monkeys: possibilities and limitations of the study of social influences on age-related cognitive decline*, op 15 november 2004 in Utrecht.

Nienke Terpstra: *The neural substrate for auditory perception and memory in birds*, op 2 juni 2005 in Leiden.

Domien Beersma benoemd als bijzonder hoogleraar Chronobiologie in Groningen

Per 1 juni 2004 is Prof. Dr. Domien Beersma door de stichting Leonardo da Vinci aan de Rijks Universiteit van Groningen benoemd als bijzonder hoogleraar Chronobiologie. Deze benoeming is mogelijk geworden dankzij het nieuwe “*tenure-track*”

beleid dat aan de Faculteit der Wiskunde en Natuurwetenschappen van de RUG is ingevoerd. Meer over de relatie chronobiologie en gedragsbiologie in het volgende nummer. Op 31 mei 2005 houdt Prof. Beersma zijn oratie.

Het Proefschrift

Nienke Terpstra

Het neurale substraat voor perceptie en geheugen van zang in vogels

Leer- en geheugenprocessen in zangvogels

Zangvogels leren hun zang en slaan in hun geheugen een representatie op van liedjes die ze op jonge leeftijd horen. In mijn proefschrift gebruik ik zangvogels als modelorganisme om leer- en geheugenprocessen te bestuderen. Er is al veel bekend over de organisatie van de hersenen van mannelijke zangvogels. We weten op grond van studies waarbij kleine gelokaliseerde letsels in hersenen werden gemaakt dat deze dieren beschikken over een 'zangsysteem', bestaande uit twee met elkaar verbonden hersencircuits, die betrokken zijn bij de productie en acquisitie van zang. Het toepassen van een modernere techniek die gebruik maakt van de activatie van 'immediate early genes (IEGs)' heeft meer inzicht gegeven in hersengebieden die betrokken zijn bij de perceptie van zang en bij het opslaan van eerder geleerde auditieve informatie.

Geheugenopslag en immediate early genes

Geheugen kan grofweg worden ingedeeld in het korte en het lange-termijn geheugen. Informatie wordt in eerste instantie opgeslagen op een manier die nog verstoord kan worden in het korte termijn geheugen. Deze informatie wordt vervolgens geconsolideerd in een periode die uren of zelfs dagen kan duren en hierbij vindt waarschijnlijk een overdracht plaats van opgeslagen informatie naar andere delen van de hersenen. In een wat subtielere indeling van geheugen kan

onderscheid worden gemaakt tussen verschillende stadia, zoals de acquisitie (het verwerven van een geheugenspoor), de consolidatie (opslag), de retentie (handhaving) en het oproepen van de herinnering. In de afgelopen jaren is steeds duidelijker geworden dat ook de informatie opgeslagen in het lange termijn geheugen weer gevoelig wordt voor verstoring wanneer dit geheugen opnieuw wordt geactiveerd. Het proces van het opnieuw opslaan van het geactiveerde geheugen heet reconsolidatie. Bij de geheugenstadia zijn verschillende moleculaire processen betrokken.

De expressie van IEGs zoals *ZENK* wordt vaak gebruikt als marker voor neuronale activatie. *ZENK* is een acroniem voor *zif/268*, *egr-1*, *NGFI-A* en *krox-24*. Het *ZENK* gen is zeer conservatief binnen fylogenetisch uiteenlopende groepen, variërend van mensen tot vogels en vissen. Zintuiglijke stimulatie leidt tot een snelle en kortstondige expressie van IEGs. De eiwit-producten van het IEG *ZENK* komen ongeveer een uur na het begin het afspelen van een stimulusliedje aan zebra-vinken maximaal tot expressie. Door middel van immunocytochemie (eiwit producten) of *in situ hybridisatie* (mRNA) kunnen IEGs zichtbaar worden gemaakt. Hiermee is het mogelijk om hersenactivatie te visualiseren op neuronaal niveau, wat nog niet mogelijk is bij de meeste andere technieken die hersenactiviteit meten. IEGs induceren waarschijnlijk neuronale plasticiteit door downstream

genen te reguleren die coderen voor eiwitten die de morfologie en/of functie van neuronen veranderen. Onlangs is aangetoond dat het IEG *ZENK* noodzakelijk is voor de reconsolidatie van geheugen, terwijl brain-derived neurotrophic factor (BDNF) nodig is voor de consolidatie van nieuw gevormd geheugen in ratten en muizen in een experiment dat gebruik maakte van 'contextual fear conditioning'.

Uit de resultaten van onderzoeken in vogels met het IEG *ZENK* blijkt dat met name de gebieden caudomediaal nidopallium (NCM) en caudomediaal mesopallium (CMM) worden geactiveerd wanneer deze dieren soortspecifieke zang horen. De hippocampus is mogelijk ook betrokken bij de herkenning van soorteigen vocalisaties. De NCM lijkt belangrijk te zijn voor het leren van liedjes, aangezien in dit hersengebied een significante positieve correlatie bestaat tussen hoeveel dieren hebben geleerd van een voorbeeldliedje (i.e. hoeveel elementen de dieren hebben gekopieerd) en IEG expressie.

Het neurale substraat voor de representatie van liedjes

In de hoofdstukken 2 en 3 van mijn proefschrift onderzoek ik waar in de hersenen van zangvogels het neurale substraat voor de representatie van liedjes zich bevindt. Hiervoor analyseer ik activatiepatronen in de hersenen van zangvogels na het horen van verschillende auditieve stimuli. De NCM is mogelijk zo'n gebied, maar er zijn ook alternatieve verklaringen mogelijk voor de gevonden correlatie tussen het aantal overgenomen elementen van het voorbeeldliedje en IEG activatie. Een aantal van die alternatieven onderzoek ik in mannelijke zebra's, zoals beschreven in hoofdstuk 2 van mijn proefschrift. Een complicerende factor bij het onderzoeken van het leren van een voorbeeldliedje in mannelijke zebra's is, dat deze dieren ook leren om een vergelijkbaar eigen liedje te produceren. Wanneer een vogel

wordt blootgesteld aan zijn eerder geleerde voorbeeldliedje, zouden geactiveerde neuronen kunnen reageren op kenmerken van het eigen liedje. Het is daarom niet duidelijk, wanneer vogels alleen aan het voorbeeldliedje worden blootgesteld, of neuronen reageren omdat ze betrokken zijn bij de herkenning van het voorbeeldliedje of van het eigen liedje. In het onderzoek zoals beschreven in hoofdstuk 2 deel ik vogels die op jonge leeftijd aan een voorbeeldliedje zijn blootgesteld in drie experimentele groepen. De eerste groep vogels wordt opnieuw blootgesteld aan het voorbeeldliedje (het tutorliedje), de tweede groep krijgt het eigen liedje te horen (de 'bird's own song' of BOS), terwijl een derde groep wordt blootgesteld aan een nieuw, nooit eerder gehoord liedje. Uit dit experiment blijkt dat er geen significante verschillen in *ZENK* activatie zijn tussen de experimentele groepen in de NCM of de CMM. In de hippocampus is geen of zeer weinig activatie zichtbaar. Verder blijkt uit analyses van *ZENK*-expressiepatronen dat de positieve correlatie tussen het aantal overgenomen elementen van het voorbeeldliedje en *ZENK* expressie ook consistent is met de mogelijkheid dat de NCM (deel uitmaakt van) de representatie van het eigen liedje van het dier. Verder lijkt de significante positieve correlatie tussen het aantal overgenomen elementen van een voorbeeldliedje en *ZENK* expressie stimulus-specifiek te zijn en wordt deze waarschijnlijk niet veroorzaakt doordat dieren met een predispositie voor het geven van veel aandacht aan stimuli later ook meer elementen overnemen van het voorbeeldliedje. Daarnaast blijken de aan leren gerelateerde effecten robuuster in het laterale deel van de NCM vergeleken met het mediale deel.

Neuronale activatie na horen van geleerde liedjes in vrouwelijke zebra's

Er is nog niet veel bekend over de organisatie van zangherkenning in de

hersenen van vrouwelijke zebra-vinken. Vrouwelijke zebra-vinken zingen niet en leren dus ook niet om een liedje te produceren. Hierdoor wordt neuronale activatie na het horen van het tutorliedje in de hersenen van vrouwelijk zebra-vinken niet gecompliceerd door de productie van zang en geheugenvorming van de eigen zang. Dit biedt ons potentieel een betere mogelijkheid om de plaats waar het geheugen van het tutorliedje is opgeslagen te bepalen dan wanneer we mannelijke zebra-vinken als modelsysteem gebruiken. In hoofdstuk 3 wordt een experiment beschreven met vrouwelijke zebra-vinken waarin we dezelfde set-up gebruiken als in de studie met mannelijke zebra-vinken, zoals beschreven in hoofdstuk 2 (maar zonder een BOS groep). De vrouwtjes vertoonden, net als de mannetjes, een significante voorkeur voor het liedje dat ze op jonge leeftijd hadden gehoord, wat betekent dat ze de kenmerken van dit liedje hebben geleerd en een representatie van dit liedje hebben opgeslagen in hun geheugen. We deelden de vrouwtjes op in twee experimentele groepen. Eén groep werd opnieuw blootgesteld aan het eerder geleerde tutorliedje, een tweede groep vogels werd blootgesteld aan een nieuw, niet eerder gehoord liedje. Blootstelling aan het eerder geleerde tutorliedje blijkt significant meer *ZENK* activatie op te wekken in de CMM dan wanneer de vogels een nieuw, onbekend liedje horen. In de NCM was een niet-significante trend in dezelfde richting te zien, terwijl er in de hippocampus weinig tot geen activatie zichtbaar was. Dit zou kunnen betekenen dat het neurale substraat voor de representatie van het tutorliedje (deels) in de CMM ligt. Er was echter ook een hoge significante positieve correlatie tussen *ZENK* expressie in de NCM en in de CMM in de dieren die waren blootgesteld aan het tutorliedje, maar niet in de groep die was blootgesteld aan het nieuwe liedje. Dit zou er, samen met de positieve correlatie tussen zangleren en *ZENK* expressie in de NCM van mannetjes, op

kunnen wijzen dat de NCM en de CMM samen een algemeen herkenningcentrum vormen, of dat deze hersengebieden hier deel van uitmaken. Dit laatste is in overeenstemming met resultaten uit onderzoek naar inprenting bij kuikens. In kuikens is het intermediale en mediale mesopallium (IMM), een hersengebied dat overlapt met de CMM, betrokken bij het opslaan van geheugen voor een visueel ingeprinte stimulus. Er zijn aanwijzingen dat de IMM ook betrokken is bij seksuele inprenting.

Evolutie van hersengebieden betrokken bij de perceptie van vocalisaties

Dieren die leren om hun vocalisaties te produceren zijn een uitzondering in het dierenrijk: alleen van mensen, walvisachtigen (cetacea), vinpotigen (pinnipedia), sommige vleermuizen (chiroptera) en drie vogelordes is bekend dat ze deze eigenschap bezitten. De drie vogelordes die het produceren van zang leren zijn de zangvogels (oscines), papegaaiaachtigen (psittaciformes) en de kolibries (trochiliformes). Uit *ZENK* expressie studies blijkt dat bij productie en perceptie van zang vergelijkbare hersengebieden worden geactiveerd in de drie vogelordes die het produceren van zang leren. In tegenstelling tot deze drie vogelordes zijn er andere vogels, zoals duiven, die niet hoeven te leren hoe ze hun vocalisaties moeten produceren. Duiven hebben geen zangstelsel, maar zijn fylogenetisch gezien nauwer verwant aan zangvogels dan zangvogels zijn aan de andere vocale productieve vogelordes. De vraag die ik in hoofdstuk 4 aan de orde stel, is of de hersengebieden die betrokken zijn bij de herkenning van soortspecifiek geluid in zangvogels vergelijkbaar zijn met die in niet-zangvogels. In het experiment dat ik in hoofdstuk 4 beschrijf, deel ik lachduiven in in drie groepen. De eerste groep krijgt soorteigen vocalisaties te horen, de tweede groep wordt blootgesteld aan vocalisaties met een breed

frequentiebereik van een andere soort (zebravinkenzang) en de derde groep krijgt niets te horen. Net als in zangvogels en papegaaiaachtigen is er veel *ZENK* expressie in het nidopallium en het mesopallium van duiven die worden blootgesteld aan soorteigen vocalisaties. En net als in vocaal productie lerende vogels is er geen of weinig expressie in Field L, het ectostriatum en de nucleus basalis. Kwantificering van *ZENK* expressie laat zien dat er een significant verschil in de CMM in *ZENK* expressie is tussen dieren die zijn blootgesteld aan soorteigen zang en dieren die in stilte zaten. In de NCM is geen significant verschil in *ZENK* activatie tussen de experimentele groepen, maar er is een trend die suggereert dat de neuronale activatie in dit gebied hoger is na het horen van vocalisaties ten opzichte van stilte. Deze resultaten suggereren dat de herkenning van soorteigen vocalisaties in niet-vocaal productie lerende vogels wordt verwerkt in vergelijkbare hersengebieden als in vocaal productie lerende vogels.

Wanneer dit zo is, zou perceptie en opslaan van geleerde liedjes in een soort basisplan van de hersenen kunnen worden verwerkt, waar 'bovenop' mogelijk het zangstelsel van vocaal productie lerende vogels is geëvolueerd om productie leren en de integratie van productie en perceptie mogelijk te maken.

Conclusies

Uit de resultaten van de drie studies die ik beschrijf in de hoofdstukken 2, 3 en 4 van mijn proefschrift blijkt dat de hersengebieden NCM en CMM, maar niet de hippocampus, een rol spelen in het herkennen van geluiden bij zowel mannelijke zebravinken, die beschikken over een zangstelsel en die hebben geleerd om een liedje te produceren dat vergelijkbaar is aan hun tutorliedje, als bij vrouwelijke zebravinken, die qua soort tot de vocale productie-leerders worden gerekend, maar die zelf geen zang produceren en bij lachduiven, die tot de niet-vocaal productielerende vogelsoorten behoren.

