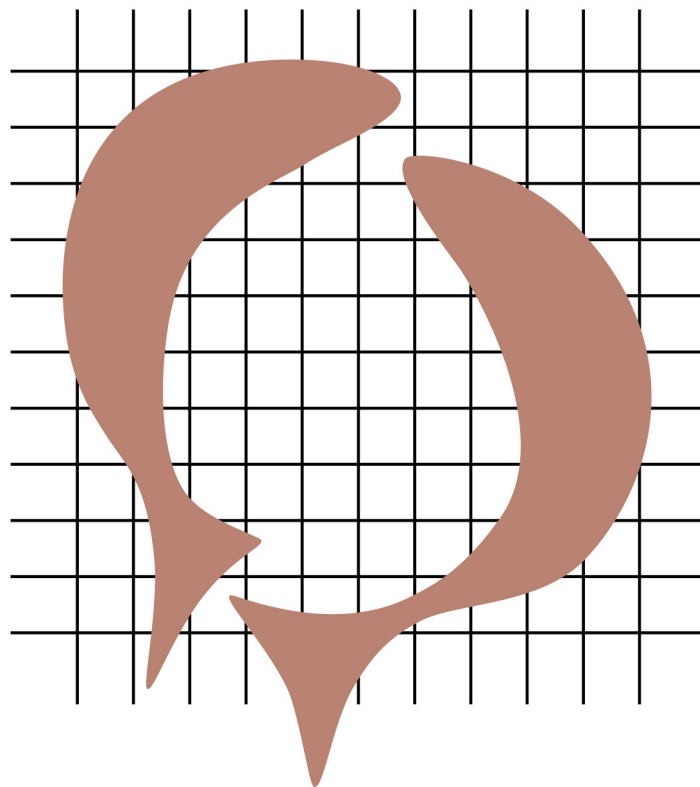


NVG NIEUWSBRIEF

veertiende jaargang no. 1, juli 2005

Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie



Nieuwsbrief van de
Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie
opgericht december 1991

In dit nummer o.a.:

- **NVG standpunt Wet op de Dierproeven (WOD)**
- **Aankondiging Dalfsen 23-25 november 2005**
- **Benoeming Marcel Visser bijzonder hoogleraar
Seizoenstiming van Gedrag in Groningen**
- **Het Proefschrift: M. Kempes**
- **Het proefschrift: K. Bouwman**

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

Prof. Dr. Marcel Visser (voorzitter)
Dr. Paul Koene (secretaris)
Dr. Maaike Kempes (penningmeester)
Dr. Christiaan Both (Dalfsen)
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:

Prof. 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.

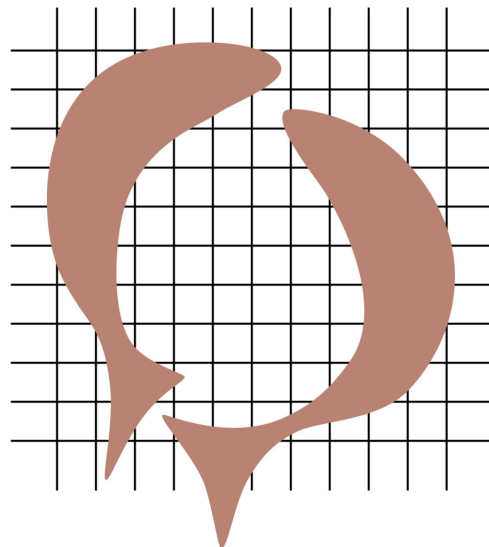
De contributie bedraagt Euro 22,- per jaar voor studenten/AIO's/OIO's en werkzoekenden. Voor anderen Euro 27,- per jaar.

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@rug.nl

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



Inhoudsopgave

- NVG standpunt Wet op de Dierproeven (WOD)
- Dalfsen 23-25 november
- Promoties
- Benoeming Marcel Visser bijzonder hoogleraar Seizoenstiming in Groningen.
- Het Proefschrift: M. Kempes
- Het proefschrift: K. Bouwman

Rapport Noodzakelijk kwaad; evaluatie Wet op de dierproeven

Recent is er een evaluatie uitgevoerd van de Wet op de dierproeven. De afgelopen zomer heeft de NVG hierover een standpunt bepaald, en dit gestuurd naar minister Hoogervorst. Omdat deze evaluatie van groot belang is voor veel NVG leden, volgt hieronder de brief aan de minister van 12 september 2005.

Geachte heer Hoogervorst,

Het bestuur van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie (NVG) heeft kennis genomen van het rapport "Noodzakelijk kwaad; evaluatie Wet op de dierproeven". In dit rapport wordt de Wod geëvalueerd en worden er een aantal aanbevelingen gedaan. De NVG vertegenwoordigt het gedragsbiologisch onderzoek in Nederland en dit onderzoek wordt, gezien de definitie in de Wod, verricht aan proefdieren. Om deze reden vragen wij gaarne uw aandacht voor het volgende.

Algemeen

Naast de waardering die de NVG voor het rapport heeft, onderschrijven wij de kritiek, zoals verwoord in de brief van de KNAW van 23 augustus j.l. Naar onze mening functioneert de Wod in de geest van de wet goed, en heeft de wet duidelijk bijgedragen aan een belangrijke cultuuromslag bij onderzoekers. Ook wij vrezen dat een aanzienlijke administratieve verzwaring en een juridisering van de procedure een onevenredig negatief effect zullen hebben op de flexibiliteit van het onderzoek, en daarmee op de internationale concurrentiepositie van het wetenschappelijk onderzoek in Nederland. Daarnaast zijn wij buitengewoon bezorgd over de veiligheid van personen en eigendommen bij het openbaar maken van de dierexperimenten-protocollen. Dit kan leiden tot situaties zoals in het Verenigd Koninkrijk waarbij geweld gebruikt wordt tegen personen die zich, binnen het wettelijk kader, bezig houden met dierexperimenten.

Deze brief spitsen wij toe op een tweetal in het rapport genoemde zaken die het gedragsbiologisch onderzoek direct raken: de rechtvaardiging van dierproeven voor wetenschappelijk onderzoek en het inpassen van veldbiologisch onderzoek binnen de Wod.

Rechtvaardiging gebruik proefdieren voor wetenschappelijk onderzoek

Het rapport stelt dat de belangen met het oog waarop dierproeven voor wetenschappelijk onderzoek zijn toegestaan moeten worden ingekaderd (p. 53, 137).

Wetenschappelijk onderzoek heeft een grote maatschappelijke waarde als de methodiek voor het vermeerderen van onze kennis. Het ontwikkelen van theoretische kaders en het ontrafelen van de wetmatigheden is essentieel in het ontwikkelen van ons begrip van het biologisch functioneren en heeft daardoor grote waarde. Juist gedragsbiologische kennis van dieren heeft geleid tot reflectie op proefdiergebruik en ligt ten grondslag aan de kennis die, uiteindelijk, heeft geresulteerd in de Wod.

Veel gedragsbiologisch onderzoek dat in eerste instantie als puur wetenschappelijk is opgezet heeft in een later stadium in belangrijke mate bijgedragen tot een beter begrip of oplossing van een maatschappelijk probleem. Wij noemen het onderzoek aan het leren van zang bij vogels waaruit bleek dat er een grote plasticiteit van de hersenen is, een

inzicht dat nu van belang is voor het onderzoek naar, bijvoorbeeld, Alzheimer. Ook het fundamenteel wetenschappelijk onderzoek naar de voedsel-ecologie van wadvogels bleek later van essentieel belang bij het onderzoek naar de gevolgen van de kokkelvisserij. Tot slot draagt het, in eerste instantie fundamentele, onderzoek naar micro-evolutie bij zangvogels nu in belangrijke mate bij aan ons begrip van de gevolgen van klimaatsverandering.

Gedragsbiologisch onderzoek is verder essentieel bij het interpreteren van vrijwel al het biomedisch onderzoek waarbij gebruik wordt gemaakt van proefdieren. Zonder begrip van het gedrag van het proefdier zijn uitkomsten van experimenten niet goed te duiden. Tot slot speelt gedragsbiologisch onderzoek een belangrijke rol binnen de natuurbescherming en het dierenwelzijn van landbouwhuisdieren.

Wij vragen u dan ook met klem de huidige bepaling in de Wod, dat wetenschappelijk onderzoek een grondslag is voor het gebruik van proefdieren, te handhaven en bijzonder terughoudend te zijn bij het inperken van deze grondslag. Binnen de commissie Biotechnologie is deze intrinsieke waarde van de wetenschap overigens ook als grondslag erkend.

Veldbiologisch onderzoek

Het rapport constateert dat de toepasbaarheid van de systematiek van de Wod bij veldbiologische proeven moet worden overwogen (p. 121, 137).

De NVG is het eens met de constatering dat de Wod slecht is toegerust voor veldbiologisch onderzoek. Er zijn naar onze mening een aantal zaken waarvoor het wenselijk is beleid te ontwikkelen. Ten eerste is er behoefte aan een goede en werkbare definitie van een dierproef in veldbiologisch onderzoek. Een tweede

belangrijk aspect is dat om een goede afweging te maken tussen ongerief en wetenschappelijke waarde van veldbiologisch onderzoek er specifieke criteria voor ongerief moeten worden geformuleerd, anders dan de nu door de DEC's gebruikte lijst omdat die op biomedisch onderzoek is gericht. Immers, het referentiekader voor wat ongerief is kan wezenlijk verschillen tussen het veld (waar bijvoorbeeld honger een veel voorkomend verschijnsel is) en het laboratorium.

Wij verzoeken u dan ook dringend om een landelijke verkenningscommissie *Veldbiologisch onderzoek binnen de Wod* te installeren met als expliciete taken (a) voor het veldonderzoek te omschrijven wat een dierproef in de zin van de Wod is, en (b) criteria te ontwikkelen die sturing moeten geven bij de beoordeling van veldbiologische experimenten. Uiteraard is de NVG van harte bereid hierin een rol te spelen, ook omdat het invullen van deze taken onmogelijk is zonder specifiek gedragsbiologische inbreng.

Standpunt t.a.v. registratie ongewervelde dieren

Als organisatie van onderzoekers aan diergedrag weet de NVG als geen ander dat de grens gewervelden-ongewervelden geen absolute is waar het gaat om cognitieve vermogens bij dieren. Echter, ze acht een registratie van ongewervelde proefdieren een onuitvoerbaar aangelegenheid. Het verdient veruit de voorkeur om in voorkomende gevallen specifieke niet-vertebraten onder de Wod te laten vallen, zoals binnen de huidige Wod al mogelijk is.

Toetsing op hoger aggregatie niveau

Tot slot nog een punt dat niet in het rapport genoemd wordt maar waarvan de NVG meent dat ze verbetering behoeft binnen de Wod. Binnen de huidige Wod moet er getoetst worden op het niveau van het experiment. De

NVG pleit ervoor om voor marginale ingrepen aan proefdieren dit op een hoger aggregatie niveau te gaan toetsen. Zo zou een onderzoeksgroep een algemeen protocol voor een standaard experiment moeten kunnen laten toetsen door de DEC met een jaarlijkse verantwoording van het aantal gebruikte dieren. Dit levert een evidente vermindering van administratieve lasten bij DEC en onderzoekers op.

De NVG vraagt u dringend om bovengenoemde punten te betrekken in uw reactie op het rapport. Wij zijn uiteraard van harte bereid onze standpunten nader toe te lichten en willen graag een rol spelen bij een eventuele herziening van de Wod.

Hoogachtend, namens het bestuur van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie, Prof. Dr. M.E. Visser, Voorzitter NVG.

Annual meeting 23-25 November 2005 in Dalfsen

Dear colleagues,

We hereby cordially invite you to the NVG's annual scientific and general meeting 2005. Like the previous years, the meeting will take place at the conference centre *De Bron* in Dalfsen (<http://www.conferentiecentrum.nl/e/contact.html>).

In line with members' feedback, the conference will keep its traditional format and will officially begin with the dinner on Wednesday 23 November, 18.00 h. The scientific program will end on Friday 25 November at 15.00 h, the official end of the conference is after a last tea break at 15.30. Both on Wednesday and Friday, there will be a shuttle from and to the train station. Several highlights of the program are scheduled for Friday afternoon, so better do not plan on leaving early!

The scientific program will start after dinner on Wednesday night with the Gerard Baerends lecture, this year given by **Alex Kacelnik** (University of Oxford, <http://users.ox.ac.uk/~kgroup/alex.html>) on the topic: ***Tool-oriented behaviour in New Caledonian Crows.*** On Thursday, **Simon Reader** (University of Utrecht) will be speaking on ***Comparative studies of social learning and innovation.*** Thursday evening, **Rui Oliveira** (University of Lisbon, <http://www.ispa.pt/ui/uie/ibbg/>)

will talk on ***Androgens, social context and behaviour.***

The subject will be continued Friday with the talk by **Ton Groothuis** (University of Groningen) on ***'Maternal hormones'***.

One of the intriguing aspects of behaviour is that it is often flexible, giving individuals the opportunity to cope with new challenges of their environment. One of the prominent innovative behaviours is the use of tools by a series of animal species. Alex Kacelnik is one of the leaders in this field of research and he will tell about his intriguing work on tool use and innovations in New Caledonian Crows.

The other special theme is on how hormones affect behaviour, giving insights in the causal aspects underlying behaviour. We are most grateful to have Rui Oliveira to talk about his very interesting experiments on fish behaviour and hormones. Each of these subjects will be represented by one foreign and a matched Dutch keynote speaker and possibly a session of contributed papers for each of these two topics. As usual, the remainder of the sessions are open for contributions from all fields of Behavioural Biology!

Confirmed speakers (preliminary titles):

GERARD BAERENDS LECTURE

Dr. Alex Kacelnik (University of Oxford)

Tool-oriented behaviour in New Caledonian Crows

Dr. Simon Reader (University of Utrecht)

Comparative studies of social learning and innovation

Dr. Rui Oliveira (University of Lisbon)

Androgens, social context and behaviour

Prof. Dr. Ton Groothuis (University of Groningen)

Hormone mediated maternal effects.

Some recent titles of work by Alex Kacelnik and Rui Oliveira are given below:

Kenward, B., Weir, A. A. S., Rutz, C., & **Kacelnik, A.** (2005) Tool manufacture by naive juvenile crows. *Nature*, **433**, 121-121.

Schuck-Paim, C., Pompilio, L., & **Kacelnik, A.** (2004) State-dependent decisions cause apparent violations of rationality in animal choice. *Plos Biology*, **2**, 2305-2315.

Weir, A. A. S., Chappell, J., & **Kacelnik, A.** (2002) Shaping of hooks in new Caledonian crows. *Science*, **297**, 981-981.

Oliveira, R. F., Carneiro, L. A., & Canario, A. V. M. (2005) Behavioural endocrinology: No hormonal response in tied fights. *Nature*, **437**, 207-208.

Oliveira R.F. 2005. Hormones, social context and animal communication. In: P.K. McGregor (Ed), *Animal Communication Networks*, pp. 481-520. Cambridge University Press, Cambridge.

Oliveira R.F. 2004. Social modulation of androgens in vertebrates:

mechanisms and function. In: P.J.B. Slater, J.S. Rosenblatt, C.T. Snowdon and T.J. Roper (Eds), *Advances in the Study of Behavior - Vol. 34*, pp165-239. Academic Press, New York.

On Friday afternoon we aim for a mini-symposium on the **Mega-projects in behavioural research**, giving summaries on three large scale projects that are running in the Netherlands. Serge Daan (Groningen), Lucas Noldus (Wageningen) and Hans Spooler (Lelystad) have agreed to speak on the projects they are involved in.

The remainder of the program will consist of contributed spoken papers (approx 20 min), a poster session, the annual general meeting (Thursday evening) as well as informal discussions, for example during the borrel on Thursday night sponsored by *Noldus Information Technology*, who will also be present with various presentations and a helpdesk.

English will be the *lingua franca* of the meeting, and we encourage everybody, especially PhD-students to contribute with a talk or a poster. Our president Marcel Visser will announce the **prize for the best poster and the best student/Aio talk**.

Contributed talks: As every year, there are plenty of slots for contributed talks. Anyone interested in contributing a talk should send a brief abstract together with the registration form before October 20, 2005. Should the number of proposed talks exceed the number of available slots, a selection based on the submitted abstracts will be made and in this case last year's speakers will be given slightly lower priority.

Posters: Many participants have said that they would like to see more posters, so please bring more posters along. Don't miss this easy opportunity to keep your colleagues updated on your current research! The poster session this year will be given a better

time slot so that it cannot be eaten up by the annual general meeting (invariably running late). Everyone registering with a poster will have the opportunity to give a short postertalk (2 min and with a max of one slide or overhead) just before the poster session.

Registration: Please, please send the registration form on time (ideally immediately after you read this text ☺) but not later than **20 October 2005**. We always have to reserve a fixed number of rooms in advance, the closer to the meeting we cancel them, the more *de Bron* charges us. The program will be finalised early November, it will both be

published on the NVG-webpage and e-mailed to all registered participants.

For further inquiries please contact Christiaan Both (general organisation, program)

☎ 050-3632235, ✉ C.Both@biol.rug.nl
Maaïke Kempes (treasurer NVG, financial issues)

☎ 035-6013753, ✉ kempes_m@hotmail.com

Further information and regular updates at <http://www.gedragsbiologie.org>

Graag tot ziens in Dalfsen!

Christiaan Both and Maaïke Kempes

Promoties

Melanie Rürger: *Lighting up the clock: effects of bright light on physiological and psychological states in humans*, op 16 september 2005 in Groningen

Kamiel Spoelstra: *Dawn and dusk. Behavioural and molecular complexity in circadian entrainment*, op 14 oktober 2005 in Groningen.

Phillip Gienapp: *Breeding in a warming world. Evolution of avian breeding time under climate change*, op 21 oktober in Groningen.

Sophia Engel: *Racing the wind: Water economy and energy expenditure in avian endurance flight*, op 31 oktober 2004 in Groningen.

Marcel Visser benoemd als bijzonder hoogleraar Seizoenstiming van Gedrag in Groningen

Marcel Visser is per 1 juni 2005 benoemd tot hoogleraar in de Seizoenstiming van gedrag bij de Rijksuniversiteit Groningen. Binnen de Faculteit der Wiskunde en Natuurwetenschappen is dit een nieuwe leerstoel, die is gevestigd vanwege de Stichting Leonardo da Vinci. Visser is een expert in de onderzoeksgebieden timing, klimaatsveranderingen en fenologie (de leer van verschijnselen in de natuur die op vaste tijdstippen plaatsvinden). Hij heeft internationaal de aandacht getrokken met zijn onderzoek naar de factoren die de timing van reproductie bij zangvogels bepalen.

Marcel Visser ('s-Gravenhage, 1960) studeerde biologie aan de Universiteit Leiden. Daar promoveerde hij in 1992 op het proefschrift Foraging decisions under patch depletion; an ESS approach to superparasitism in solitary parasitoids. Daarnaast werkte hij een jaar aan het Imperial College in Silwood Park, Groot-Brittannië. Sinds 1993 is Visser verbonden aan het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW) te Heteren, eerst als postdoc, daarna als senior researcher. Sinds 2002 is hij er hoofd van de afdeling Populatiebiologie van dieren.

Het Proefschrift

Maaïke M. Kempes

The distinction between reactive and proactive aggression in children with disruptive behaviour disorders

Aggression may be predictable in cool kids

Maaïke Kempes experimentally measured reactive (e.g., hitting the table out of frustration) and proactive aggression (“When you do not do as I say I will hit you”) in children with disruptive behaviour disorders (DBD). It appeared that she was able to predict both forms of aggression in DBD children from experimental play, but only in those DBD children who did not show elevated levels of the stress hormone, cortisol.

Kempes measured aggression experimentally in DBD and normal children during game-playing sessions with a neutral peer. Quick aggression (<3 sec.) was taken as a measure of reactive aggression and delayed aggression (>3 sec.) was taken as a measure of proactive aggression. To distinguish between the two types of aggression in the home situation Kempes developed a parent questionnaire. Aggression in the 'real life' home situation and during experimental play were related to physiological parameters such as skin conductance, heart rate, and cortisol levels.

In general, reactive and proactive aggression during play in terms of response latency did not correlate with parent-rated reactive and proactive

aggression, neither in normal nor DBD children. In addition, behavioural measures of reactive and proactive aggression were not related to heart rate and skin conductance. However, in DBD children a relation between reactive aggression (in response to neutral behaviour of a peer) and parent-rated reactive aggression was found. Moreover, in DBD children reactive aggression in the experimental play session was found to be related to the difficulty in understanding the peer's intent.

The correlation between experimentally measured aggression and parent-rated 'real life' aggression was strongly dependent on the stress hormone cortisol. In DBD children, without elevated cortisol levels during play, there were good correlations between quick and delayed experimental aggression versus parent-rated reactive and proactive aggression. In DBD children with elevated cortisol levels, heart rate correlated negatively with delayed aggression, but positively with quick aggression. These correlations between heart rate and aggression were absent in DBD children without elevated cortisol levels. Thus it seems that both types of aggression can be predicted experimentally in 'cool' DBD kids (with low physiological responses to stress).

Het Proefschrift

Karen Bouwman

De illusie van monogamie. Patronen in het vreemdgaan gedrag van de Rietgors (*Emberiza schoeniclus*)

Vreemdgaan gedrag bij vogels

Veel vogelsoorten vormen tijdens het voorjaar paartjes, waarna het mannetje en vrouwtje samen zwoegen om een nest jongen groot te brengen. De hechte band die lijkt te bestaan binnen paartjes -partners lijken elkaar vaak niet uit het oog te verliezen- wordt door veel mensen gezien als het toonbeeld van trouw en saamhorigheid. Dit gedrag blijkt echter minder idyllisch dan het op het eerst gezicht lijkt.

DNA onderzoek heeft aangetoond dat slechts in 14% van de onderzochte vogelsoorten die in paren samenleven (sociale monogamie), de partners werkelijk trouw zijn aan elkaar. Gemiddeld is 11% van de jongen in 19% van de nesten het resultaat van 'vreemdgaan', hoewel de variatie tussen soorten groot is. Dit nieuwe inzicht heeft aanzet gegeven tot een heel scala onderzoeken, die de factoren bestuderen die aan de variatie tussen, maar ook binnen soorten, ten grondslag ligt.

Mijn onderzoek

De hoofdpersoon van mijn onderzoek is de rietgors, een sociaal monogame zangvogel die algemeen voorkomt in Europese rietgebieden, en zo ook in de Nederlandse Biesbosch. Een Engels onderzoek beweert dat de rietgors één van de extreemste soorten is als het gaat om vreemdgaan: meer dan de helft van de jongen is afkomstig van 'buitenechtelijke' mannen. Mijn onderzoek bouwt voort op dit Engelse onderzoek. Mijn doel is ten eerste om te bepalen of deze mate van vreemdgaan algemeen is voor deze soort. Ik wil dus weten of het ook zoveel in Nederland voorkomt, of dat de populatie in Engeland een uitzondering is.

Verder zoek ik een verklaring voor het verschil in het succes in vreemdgaan tussen mannen: heeft de ene man iets wel, wat een andere man niet heeft? Wordt het succes van een man bepaald door zijn eigen vasthoudendheid of overmacht, of is het juist de vrouw die de keuze bepaald? Als de vrouw een actieve rol speelt bij de keuze om wel of niet vreemd te gaan, verwacht je dat ze een afweging moet maken tussen de voor- en nadelen daarvan. Maar wat zijn deze voor- en nadelen dan?

Voor- en nadelen van vreemdgaan voor mannen

Voor mannen zijn de voordelen van vreemdgaan duidelijk. Met elke bevruchting neemt het aantal jongen dat ze produceren toe, zonder dat ze meer ouderlijke zorg hoeven te geven. De nadelen voor mannen lijken over het algemeen klein, zoals kans op represailles van zijn vrouw of een verhoogd risico op seksueel overdraagbare aandoeningen.

Voordelen van vreemdgaan voor vrouwen

Voor vrouwen zijn de voordelen echter minder voor de hand liggend: het aantal jongen dat zij produceert zal niet groter worden doordat ze buitenechtelijk zijn of niet. Wel kiest de vrouw meestal zelf voor wel of niet copuleren met een man. Doordat de meeste vogelsoorten geen orgaan hebben om de sperma in het lichaam van de vrouw te brengen (bv een penis), is de medewerking van de vrouw nodig om inseminatie van sperma succesvol te laten verlopen. Bij sommige vogelsoorten is ook gezien dat vrouwen zelf actief op zoek gaan naar een buitenechtelijke partner. Zodoende wordt algemeen

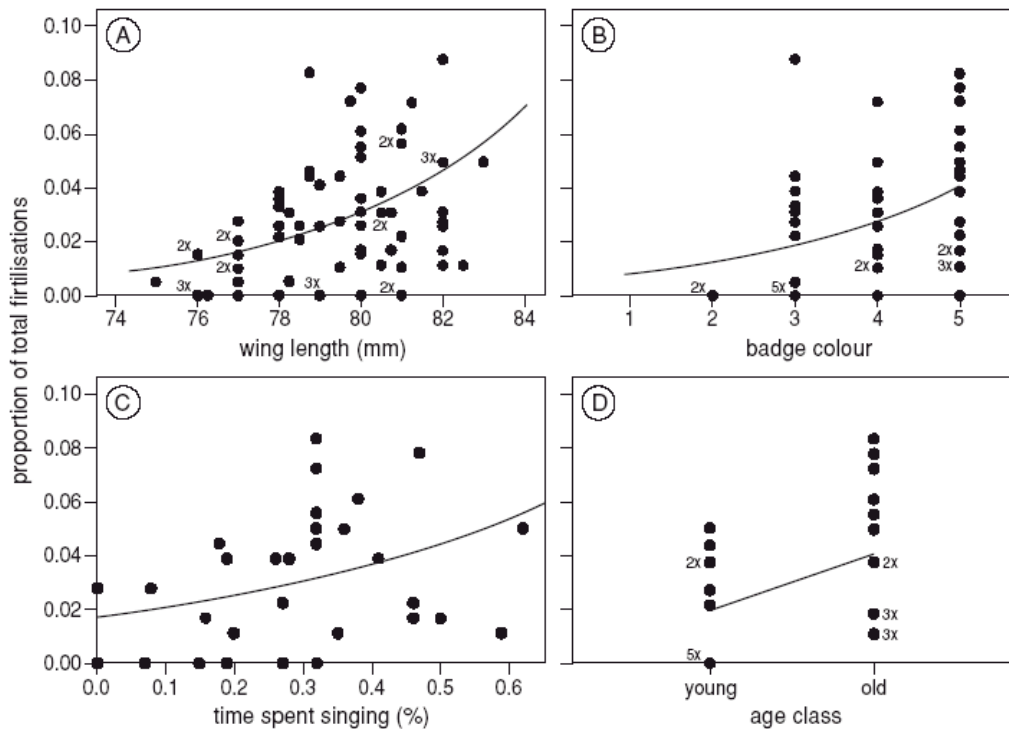
aangenomen dat er aan vreemdgaan wel degelijk voordelen voor vrouwen kunnen zitten.

Er bestaan twee type voordelen: de directe voordelen die goed zijn voor de vrouw zelf, en de genetische voordelen die goed zijn voor de nakomelingen van de vrouw. Tot nu toe zijn er in weinig soorten aanwijzingen gevonden dat vrouwen zelf voordeel krijgen van het vreemdgaan. Voorbeelden hiervan zijn toegang krijgen tot betere foerageer gebieden, hulp krijgen bij de bescherming van het nest tegen predatoren, of de garantie dat alle eieren bevrucht zullen zijn. Meer onderzoeksresultaten wijzen op het verkrijgen van genetisch voordeel voor de nakomelingen, waardoor buitenechtelijke jongen harder groeien of beter overleven dan hun binnenechtelijke halfbroers en -zussen. In het geval dat de sociale man van lage kwaliteit is, kan een vrouw door vreemd te gaan met een een betere kwaliteit man, wel zogenaamde 'goede genen' verkrijgen voor haar jongen. Men spreekt van genetische compatibiliteit, wanneer het uiteindelijke voordeel van de jongen niet afhangt van alleen de genen van de man, maar van de combinatie van genen van de man en de vrouw samen.

In **hoofdstukken 2 en 3** kijken we welk van de bestaande theorieën met betrekking tot voordelen voor de vrouw het meest van toepassing lijken te zijn op rietgorzen. In **hoofdstuk 2** blijkt dat er mogelijk genetische voordelen zijn uit de consistentie in buitenechtelijk vaderschap tussen legsels van

individuen, maar dit kan niet onomstotelijk worden bewezen. Er blijken namelijk meer nesten zonder buitenechtelijke jongen dan dat je zou verwachten op basis van willekeurig vreemdgaan gedrag, wat suggereert dat een aantal vrouwen niet vreemdgaat. Mogelijk zijn deze vrouwen gepaard met een goede kwaliteit man. Bewijs hiervoor is dat mannen die veel eieren bevruchten in hun eigen nest, ook meer eieren lijken te bevruchten in andermans nesten. Dit resultaat is echter maar in één van de twee jaren gevonden.

In **hoofdstuk 3** onderzoeken we of de verschillen in vreemdgaan tussen mannen gerelateerd zijn aan mannelijke eigenschappen, zoals leeftijd, gewicht, grootte, borstvlak omvang, zang en hoeveelheid beschikbaar sperma. Het blijkt dat oude rietgorzen meer succes hebben in het bevruchten van eieren, zowel in hun eigen nest als in andermans nesten (figuur 1). Dit kan een resultaat zijn van drie mogelijke mechanismen: ten eerste kunnen vrouwen een voorkeur hebben voor oudere mannen, aangezien hun overleving wijst op een goede kwaliteit genen. Ten tweede is het succes van de oudere mannen te verklaren met hun langere ervaring in vreemdgaan. Ten derde hebben oudere mannen meer sperma beschikbaar, met een grotere kans op bevruchting als gevolg. Vrouwen met een minder vruchtbare partner kunnen door vreemd te gaan met een oudere man onvruchtbaarheid van de eieren beperken.



Figuur 1. Relatie tussen het reproductief succes van mannelijke rietgorzen (dwz het aandeel in het totale aantal bevruchtungen) en hun eigenschappen: (A) vleugellengte, (B) kleur van de borstvlek, (C) percentage tijd zingend doorgebracht, en (D) leeftijds klasse. Al deze eigenschappen zijn gerelateerd aan leeftijd.

Als vrouwen vreemdgaan omwille van de genetische voordelen voor hun nakomelingen, dan moeten er meetbare verschillen zijn tussen buitenechtelijke jongen en hun halfbroers en -zussen. Het verschil dat het belangrijkste is te meten is hun toekomstige voortplantings succes; , helaas is dit gegeven moeilijk meetbaar. Uitgevlogen jonge rietgorzen komen meestal niet terug naar het geboorte gebied om te broeden. Als alternatief hebben we korte termijn verschillen gemeten, zoals groei in het nest en overleving tot uitvliegen. Hieruit blijkt dat buitenechtelijke jongen eerder uit het ei komen dan binnenechtelijke jongen. Door deze voorsprong zijn ze wat ouder met als gevolg dat ze ten tijde van uitvliegen langere poten hebben. Eerder uitkomen zou dus een betere concurrentie positie in het nest kunnen bieden. De mannen lijken hun strategie daarop aan te passen, want buitenechtelijke mannen proberen het vaakst vlak voor de eileg in het

territorium van een vruchtbaar vrouwtje te dringen. Dit maakt de kans dat ze de eerste eieren in het legsel bevruchten het grootst, die waarschijnlijk ook het eerste uitkomen. Wij hebben echter nog niet vast kunnen stellen dat eerder uitgekomen eieren ook inderdaad betere kansen hebben. Om die reden kunnen we op dit moment geen uitsluitsel geven over hoe vreemdgaan in het voordeel van de vrouw werkt.

Kosten van vreemdgaan voor vrouwen

Het veel energie kost om ouderzorg te geven. Daarom is het te verwachten dat mannen minder zorgen voor jongen waarvan ze niet zelf de vader zijn. Bij twijfel over wie de werkelijke vader is, kan een man -afhankelijk van zijn vermogen om zijn eigen nakomelingen te herkennen- de hoeveelheid zorg aan het hele broedsel verminderen, of onderscheid maken tussen zijn eigen en andermans jongen en vervolgens vooral voor zijn eigen kinderen zorgen.

In beide gevallen zal de verminderde zorg nadelig zijn voor de vrouw, aangezien dit kan leiden tot lagere overleving van de jongen, of een lagere overleving voor haarzelf wanneer ze voor de verminderde zorg compenseert.

Een Engelse studie aan rietgorzen toont een van de beste voorbeelden uit de literatuur van verminderde vaderzorg voor het gehele broedsel. Wanneer een paartje twee broedsels grootbrengt binnen een seizoen, blijkt dat de man meer voer brengt naar het broedsel waarin hij van meer jongen de vader is. We hebben deze studie herhaald in de Nederlandse populatie, wat wordt beschreven in hoofdstuk 4. Tot onze verrassing vinden we in onze populatie geen verband tussen de hoeveelheid zorg die de man geeft, en het aandeel jongen waarvan hij de biologische vader is. Het blijft onduidelijk waar dit verschil tussen de twee populaties vandaan komt. In ieder geval maken mannen bij het voeren van de jongen geen onderscheid tussen hun eigen nakomelingen en de buitenechtelijke nakomelingen; beide krijgen gemiddeld even veel voer. Blijkbaar zijn rietgors-mannen niet in staat hun eigen kinderen te herkennen.

Beperkingen aan vreemdgaan gedrag

Tegenwoordig wordt vaak aangenomen dat buitenechtelijk vaderschap het resultaat is van de actieve keuze van de vrouw om vreemd te gaan of niet. Het is echter niet waarschijnlijk dat vrouwen vrij zijn in die keuze: buitenechtelijk vaderschap is het resultaat van de interactie tussen minstens drie individuen (de vrouw, haar partner en de buitenechtelijke man) met vaak tegengestelde belangen.

In **hoofdstuk 5** tonen we het belang van de leeftijd van de partner voor de interactie binnen een paar. Oude rietgors-vrouwen hebben meer buitenechtelijke jongen in hun broedsel dan jonge vrouwen, als ze gepaard zijn met een jonge man. Er zijn verschillende verklaringen mogelijk: (1) oude vrouwen zijn kieskeuriger en niet

tevreden met de kwaliteit van hun jonge partner, of (2) oude vrouwen hebben meer ervaring in het aan de aandacht ontsnappen van hun jonge partner. Blijkbaar zijn zowel jonge als oude vrouwen die met een oude man gepaard zijn tevreden met hun partner, of worden zij door zijn ervaring van vreemdgaan weerhouden.

In **hoofdstuk 6** bepalen we het effect van dichtheid en synchroniteit van het broeden op het voorkomen van buitenechtelijk vaderschap. Deze factoren beïnvloeden het aantal interacties tussen individuen en het aantal potentiële buitenechtelijke partners binnen bereik. Vreemdgaan komt echter niet vaker voor in delen van het gebied waar rietgorzen dichter op elkaar zitten of waar burens meer of minder synchroon broeden. Ondersteuning ontbreekt ook voor onze verwachting dat na predatie van het eerste nest individuen meer gemotiveerd zijn om vreemd te gaan voor het vervolglegsel.

Het vreemdgaan gedrag van rietgorzen wordt wel beperkt door slechte weersomstandigheden. In **hoofdstuk 7** blijkt dat minder vreemdgaan samenvalt met een hogere nachttemperatuur en meer regenval. Bij regenachtig weer proberen naar verwachting zowel mannen als vrouwen droog te blijven. Bij koud weer worden juist tijdrovende activiteiten zoals het bewaken van de vrouw om vreemdgaan te voorkomen, beperkt om meer voedsel te kunnen zoeken. De vrouw heeft bij koud weer meer de gelegenheid om (snel) vreemd te gaan, omdat bij relatief warm weer ze volop bewaakt wordt door haar partner.

Tot slot...

Inmiddels zijn er zes verschillende studies die op zes verschillende locaties in Europa onderzoek hebben gedaan naar het vreemdgaan gedrag van de rietgors. In **hoofdstuk 8** heb ik de belangrijkste resultaten van deze studies op een rijtje gezet. Uit deze vergelijking blijkt dat veel patronen in het vreemdgaan gedrag van rietgorzen onderling vergelijkbaar zijn. De variatie

in het voorkomen van buitenechtelijk vaderschap tussen jaren, maar binnen een populatie, lijkt even groot als dezelfde variatie tussen populaties.

In het laatste hoofdstuk (**hoofdstuk 9**) bespreek ik het vreemdgaan gedrag van rietgorzen vanuit het vrouwelijk en mannelijk perspectief tegen de achtergrond van bestaande theorieën. Met name het mannelijk perspectief lijkt nieuw inzicht te bieden. Wanneer nesten vaak gepreedeerd worden (zoals bij de rietgors), hebben mannen die veel vreemdgaan en hun genen spreiden over verschillende nesten een grotere kans op volwassen nakomelingen dan

mannen die weinig vreemdgaan. Dit idee wordt ondersteund door een voorlopige analyse van zes verwante soorten: hoge nest predatie druk gaat hand in hand met frequent buitenechtelijk vaderschap. Mogelijk zijn de mannen toch de drijvende kracht achter het vreemdgaan gedrag in de rietgors. Voor meer informatie of voor het aanvragen van een exemplaar van het proefschrift kunt u emailen naar k.m.bouwman@rug.nl. Een elektronische versie van dit proefschrift is beschikbaar op <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/science/2005/k.m.bouwman/>.

KEY TITLES IN ANIMAL BEHAVIOR ~ BLACKWELL PUBLISHING

THE BEHAVIOR OF ANIMALS

Edited by Johan Bolhuis & Luc-Alain Giraldeau

Utrecht University; University of Québec at Montréal

Visit www.blackwellpublishing.com/0631231250 for more information.

NOVEMBER 2004 ~ 496 PAGES ~ 134 ILLUSTRATIONS ~ 0-631-23125-0 PAPERBACK

ESSENTIAL ANIMAL BEHAVIOR
Graham Scott
University of Hull

Visit www.blackwellpublishing.com/0632057998 for more details

JULY 2004 ~ 216 PAGES ~ 96 ILLUSTRATIONS ~ 0-632-05799-8 PAPERBACK

If you teach a relevant course in this area, request an examination copy via the relevant webpage.

Members of the Dutch Society for Behavioural Biology can receive a 20% discount* off either of these books by entering DSBB05 in the discount code box on the shopping cart webpage.