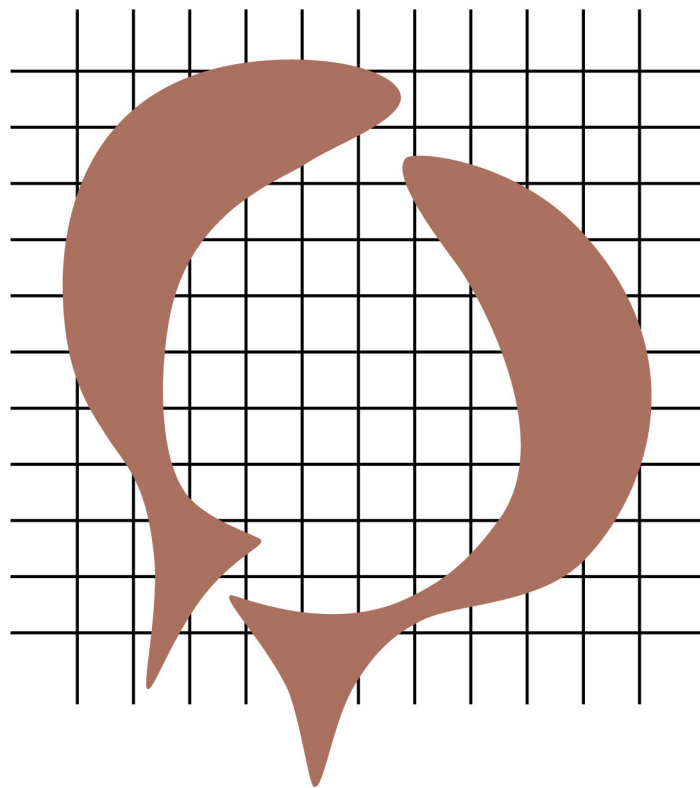


NVG NIEUWSBRIEF

vijftiende jaargang no. 1, april 2006

Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie



Nieuwsbrief van de
Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie
opgericht december 1991

Inhoud:

• Voorwoord voorzitter	3	• Recente oraties	9
• Notulen ALV Dalfsen	3	• Nieuwsberichten	9
• Jaarverslag NVG	5	• Agenda	12
• International activities	6	• Aanstaaende promoties	13
• Aankondiging Dalfsen 2006	7	• Verschenen proefschriften	13
• Veranderingen gedragsbiologie Groningen	8	• Proefschriftsamenvattingen	14

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. Carel ten Cate (voorzitter)
Dr. Paul Koene (secretaris)
Dr. Maaïke Kempes (penningmeester)
Dr. Christiaan Both (Dalfsen)
Prof. Dr. Henk Visser (redactie
nieuwsbrief; tijdelijk Dr. Bart Houx)
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. Carel ten Cate, e-mail:
tencate@rulsfb.leidenuniv.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 € 22,- per jaar voor studenten, AIO's, OIO's en werkzoekenden. Voor anderen € 27,- per jaar.

Kopij voor de nieuwsbrief

U kunt kopij voor de nieuwsbrief sturen aan:

Dr. Bart Houx, b.b.Houx@vet.uu.nl
Ethologie & Welzijn, Universiteit Utrecht,
Yalelaan 2, 3584 CM Utrecht. Fax: 030-
2539227.

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

Redactioneel voorwoord

Voor u ligt NVG Nieuwsbrief nummer 1 van de vijftiende jaargang, en niet, zoals u misschien zou verwachten, nummer 2 van jaargang 14. Door de plotselinge en langdurige ziekte van redacteur Henk Visser is het niet gelukt om dit tweede nummer in 2005, jaargang 14, uit te brengen. Vandaar

dat we in de vijftiende jaargang de draad weer oppakken met een dikke Nieuwsbrief van maar liefst 29 pagina's!

Veel leesplezier,

Bart Houx
tijdelijk redacteur

Voorwoord van de voorzitter

Beste NVG-leden,

Sinds de najaarsbijeenkomst in Dalfsen heb ik het voorzitterschap van de NVG van Marcel Visser overgenomen. Marcel heeft die functie 3 jaar vervuld en was daarvoor redacteur van de Nieuwsbrief. Ik wil hem hierbij, namens de NVG, van harte bedanken voor zijn grote inzet!

Deze Nieuwsbrief is tot stand gekomen dankzij de bereidwillige inspanningen van Bart Houx, gedragsbioloog bij de faculteit Diergeneeskunde aan de universiteit van Utrecht. Hij vervangt tijdelijk Henk Visser, die door een plotselinge en ingrijpende operatie enige tijd geen bijdrage aan de NVG kan leveren. We wensen Henk veel sterkte bij zijn herstel.

Voor mij is het voorzitterschap een weerzien met het bestuur van de NVG, waarvan ik in de beginjaren als vertegenwoordiger van de toenmalige 'BION-werkgemeenschap Ethologie' deel uitmaakte. Het is goed te zien dat de NVG zich heeft ontwikkeld tot een duidelijk en actief platform voor alle gedragsbiologisch georiënteerde onderzoekers in Nederland. Ondanks voortschrijdende bezuinigingen aan universiteiten waardoor enkele groepen in de loop der jaren zijn verdwenen is er een sterke kern van onderzoekers aanwezig die ook volop betrokken zijn bij allerlei NWO-programma's en zich met succes werven in de werving van onderzoeksgelden. De Nederlandse Gedragsbiologie is daardoor gelukkig goed zichtbaar en ik hoop dat we mede

door de activiteiten van de NVG deze positie kunnen behouden en waar mogelijk versterken. Tot die activiteiten behoort in elk geval weer de najaarsbijeenkomst in Dalfsen, maar ook het bijdragen aan Europese samenwerking en het zorgen dat Gedragsbiologen mee kunnen denken en praten over nieuwe landelijke onderzoeksinitiatieven, zoals het 'Nationaal Research Initiatief Hersenen en Cognitie'. Ook blijft de NVG een klein potje geld beschikbaar stellen voor het organiseren van Gedragsbiologische bijeenkomsten. Verder zijn we aan het bekijken of we initiatief kunnen nemen om, gekoppeld aan de najaarsbijeenkomst, een korte AIO-cursus kunnen ontwikkelen die ook door diverse onderzoeksscholen erkend wordt. Als laatste wil ik noemen de bijdrage van de NVG aan de discussie rond de evaluatie van de Wet op de Dierproeven (zie de vorige nieuwsbrief). Zoals u wellicht hebt gehoord is onder invloed van de vele kritische commentaren het evaluatierapport ingetrokken en zal een nieuwe evaluatie plaats vinden. De NVG heeft inmiddels te horen gekregen dat ze over de verdere gang van zaken geïnformeerd zal worden.

Al met al kunt u dus de nodige activiteit van de NVG verwachten. Ik hoop dat we ook af en toe een beroep op u, onze leden, kunnen doen om daaraan een bijdrage te leveren!

Carel ten Cate

Notulen Algemene Ledenvergadering van de NVG 25 november 2005 te Dalfsen

Aanwezig: Marcel Visser (voorzitter), Maaïke Kempes (penningmeester), Christiaan Both (organisatie Dalfsen), Henk Visser (nieuwsbrief), Katharina Riebel en Paul Koene (secretaris en notulen), en ca. 20 leden.

De voorzitter opent de vergadering om 19:23 uur. Agenda is rondgestuurd.

1. Notulen ALV 2004

Notulen van de vergadering van 26 november 2004 zijn rondgemaild en

eveneens voor de vergadering uitgereikt. De voorzitter heeft nog een aanvulling: na controle door de Kascommissie is de penningmeester gedechargeerd en daarmee zijn de notulen van 2004 vastgesteld en goedgekeurd.

2. Verslag over het jaar 2005

Het Jaarverslag 2005 is uitgereikt en aan deze notulen gehecht. De voorzitter behandelt kort een aantal punten naar aanleiding van het jaarverslag 2005. Met name is kort ingegaan op het succes van Dalfsen 2004. In het kader van de kleine subsidies heeft Joris Koene 500 euro voor de gedragsessie bij Benelux Zoölogie conferentie 2005 in Wageningen gekregen. Ook wordt kort ingegaan op de brief die namens de NVG naar de minister is gegaan als reactie op het evaluatierapport van de WOD (zie ook de NVG-nieuwsbrief). Het rapport is nu teruggetrokken, en dus kan er nog geen oordeel over deze evaluatie gevormd worden. Simon Verhulst en de voorzitter spreken de hoop uit dat de NVG bij het vervolg van deze procedure betrokken wordt.

Er is het afgelopen jaar meer aandacht voor internationale samenwerking gekomen. Katharina Riebel is daar de trekker van en vervult de functie van International Secretary. Eenmaal per jaar komen vertegenwoordigers van de verschillende nationale gedragsbiologische verenigingen tezamen, o.a. 3-6 september 2005 in Belfast. Links ten aanzien van deze samenwerking zullen op de NVG-website gezet worden.

Wat betreft de Internationale Ethologische Conferentie (IEC) worden de volgende opmerkingen gemaakt. Ton Groothuis en Liesbeth Sterck waren afgevaardigden van de NVG. In het verleden is besloten dat afgevaardigden voor de IEC door de NVG benoemd worden. Een aantal leden merkt op dat de conferentie in Boedapest tegenviel. Er zou iets aan de organisatie van de IEC moeten gebeuren, zodat er een nieuwe impuls

komt. Het zou goed zijn als er vanuit de NVG een signaal naar de IEC gaat om dit punt aan te kaarten. Daarbij moeten vragen behandeld worden als "Hoe moet het IEC er uit zien?" en "Wat is de toekomst van de IEC?". De suggestie van de vergadering wordt overgenomen, en een brief zal daarover opgesteld worden en uitgaan.

3. Financieel jaarverslag & verslag kascommissie boekjaar 2005

Maike Kempes presenteert het financieel jaarverslag van 2005. Het batig saldo van de NVG is 9162 euro. Er is o.a. een overschot vanuit de organisatie van Dalfsen 2004, terwijl dat kostenneutraal zou moeten zijn. Een aantal extra posten zijn niet uitgekeerd, zoals de begrote subsidies voor kleine projecten. De Kascommissie keurt het financieel jaarverslag goed, waardoor de penningmeester gedechargeerd is. Echter een aantal details van de jaarrekening zullen nog nader besproken worden tussen Kascommissie en penningmeester.

4. Nieuwe bestuursleden

Marcel Visser treedt uit het bestuur. Marcel wordt bedankt voor zijn grote inzet en de nieuwe richtingen die we ingeslagen zijn. Het bestuur voorziet hem van de nodige lokale versnaperingen. Carel ten Cate treedt toe als lid van het bestuur. Zijn taak in het bestuur zal bestaan uit het voorzitterschap, waarmee hij Marcel in die functie opvolgt. De vergadering gaat met deze bestuurswisseling akkoord.

5. Plannen en begroting voor 2006

De oude voorzitter wil niet over zijn graf heen regeren. Zodoende zullen de plannen en de begroting voor 2006 in de nabije toekomst door de nieuwe voorzitter bekend gemaakt worden. Financieel zal de NVG de organisatie van het ECBB in Belfast met een garantie van 2000 euro steunen en zal ook de subsidiemogelijkheid voor

kleine bijeenkomsten (1500 euro) nog een jaar gecontinueerd worden.

6. Benoeming nieuwe leden kascommissie

De nieuwe kascommissie 2006 bestaat uit Brigitte Goossens en een tweede kandidaat voor de komende 2 jaar wordt gezocht. Simon Verhulst krijgt dank voor zijn bijdrage in 2004 en 2005.

7. (Inter)nationale ontwikkelingen en bijeenkomsten

zie aangehechte verslag van de International Secretary Katharina Riebel

8. Rondvraag

Geen vragen.

9. Sluiting

Marcel Visser bedankt als voorzitter het bestuur en de opgekomen leden en roept iedereen op in grote getale naar de bijeenkomst in Dalfsen 2006 te komen, die van 23-25 november 2006 gehouden wordt.

Einde Vergadering om 19:50 uur.

Paul Koene (secretaris NVG)

Jaarverslag NVG november 2004 - oktober 2005

De NVG najaarsbijeenkomst van 2004 had een uitstekend programma met een nieuwe organisator; Christiaan Both, samen met Maaike Kempes. Er waren opnieuw rond de 80 deelnemers en de bijeenkomst werd ook dit jaar weer gesubsidieerd door NWO-ALW. Verder is dit jaar de nieuwsbrief twee maal verschenen, nu met Henk Visser als redacteur. Vorig jaar heeft de NVG een nieuw instrument geïntroduceerd; de mogelijkheid voor NVG leden om subsidie aan te vragen voor de organisatie van kleine gedragsbiologische bijeenkomsten. In het afgelopen jaar is er een subsidie toegekend aan Joris Koene ter ondersteuning van een symposium op het Benelux Zoölogie congres in Wageningen.

In het afgelopen jaar werd is er verder gebouwd aan de internationale samenwerken van gedragsbiologen. Binnen het bestuur is de functie van Internationaal secretaris in het leven geroepen om de Nederlandse inbreng binnen deze samenwerking te gaan trekken. Katharina Riebel zal dit de aankomende jaren gaan doen. Er is een bijeenkomst in Parijs geweest van

het Committee of European Societies for Behavioural Biology (CESSB), zie hiervoor verder het verslag internationale ontwikkelingen.

Daarnaast is er tijdens de IEC bijeenkomst in Boedapest een tweetal bijeenkomsten geweest met afgevaardigden uit de aanwezige landen. Namens Nederland zijn daar Ton Groothuis en Carel ten Cate (vervanging Liesbeth Sterck) bij geweest. Het bestuur pleit ervoor om ook bij deze bijeenkomsten de Nederlandse Gedragsbiologie te laten vertegenwoordigen door de Internationaal secretaris van de NVG.

In het afgelopen jaar is in opdracht van de minister van WVS de Wet op de Dierproeven (WOD) geëvalueerd. Naar aanleiding van het daarover uitgebrachte rapport "Noodzakelijk kwaad; evaluatie Wet op de dierproeven" heeft het NVG bestuur een bijeenkomst georganiseerd met een aantal NVG leden en heeft naar aanleiding daarvan een brief aan de minister geschreven die ook opgenomen is in de laatste nieuwsbrief (te downloaden op de website). Hierin gaan we met name in op de problemen die de evaluatie

schetst omtrent de rechtvaardiging van dierproeven voor wetenschappelijk onderzoek en het inpassen van veldbiologisch onderzoek binnen de WOD.

Tot slot is de website, onderhouden door Paul Koene, ook in 2005 regelmatig gebruikt door zowel journalisten als andere mensen die met vragen over gedragsbiologie hebben om hun weg naar NVG leden te vinden.

International Activities

Committee of European Societies for Behavioural Biology

<http://asab.nottingham.ac.uk/europe/eurocommittee.php>

On 12 September 2005, representatives of 12 European Societies (for the NVG: Katharina Riebel) met in Paris to prepare the 3rd joined European conference and to discuss how the societies could better cooperate. There was general agreement that an umbrella organisation would allow faster exchange of information as well as improving the weight of each individual society when trying to make an impact both on the national level regarding funding, legislation issues etc. There is now a webpage stating the general aims of the committee (see below) hosted by the ASAB web page. All societies agreed to link from their pages to this site which likewise gives all links to the participating societies.

Aims

The Committee of European Societies for Behavioural Biology (CESBB) was established in August 2004 as an umbrella organization for behavioural biologists across Europe with the following key aims:

- To promote communication and interaction within behavioural biology across European countries on issues that relate to research and teaching in the subject, in particular by overseeing the organization of the biennial European Conference on Behavioural Biology (ECBB).
- To provide opinion and information to assist the formulation of public policy

and funding at the European level as it affects the study of behaviour, by informing and engaging the European behavioural community with regard to the development of any new or revised EU regulations or initiatives at an early stage of their formulation, and ensuring that the views of the European behavioural societies are fully expressed and incorporated in them.

- To provide opinion and information, and promote debate, about ethical and legislative issues surrounding the study of behaviour, and to ensure regulations or initiatives are constructive and workable by keeping a watching brief on new or revised EU regulations and initiatives relevant to the study of behaviour across Europe.

European Conference on Behavioural Biology (ECBB)

<http://www.ecbb.qub.ac.uk/>

The 3rd European Conference on Behavioural Biology (ECBB) '**Mechanisms in Behavioural Ecology**' will take place 3rd to 6th September 2006 at Queen's University Belfast, Northern Ireland, UK and will be organized by Robert Elwood. As agreed during the annual general meeting the NVG is financially supporting this event. This conference specifically aims at not being 'just another international conference'. A number of European societies forgo one of their meetings for this event, it is aimed at bringing the various European associations closer together, as well as providing a forum to discuss ideas regarding future

European science politics and funding. The science market has an important function in this respect. Next to providing an opportunity to zoom in on particular scientific topics, it is also an excellent opportunity to organise events related to European science politics and fundings, as well as to start up research networks etc..

Theme: The theme for the morning plenary sessions is the causal and developmental mechanisms underpinning key areas of behavioural ecology.

Plenary Lectures:

Nadia Aubin - Horth (Harvard, USA)
Large-scale gene expression signatures of alternative behavioural phenotypes in fishes.

Mark Briffa (Plymouth, UK) Energetic constraints in contests.

Clive Catchpole (Royal Holloway, UK)
Singing in the brain: bird brains and sexual selection.

Wolfgang Goymann (Max Planck Institute for Ornithology, Andechs, Germany) Hormones, aggression and dominance.

Martin Giurfa (Toulouse, France)
Honey bee learning in a foraging context.

Svante Winberg (Uppsala, Sweden)
Stress, coping and behavioural ecology.

Science market: workshops and symposia – call for participation!

The Science Market is a distinctive feature of the ECBB and two 2 hour slots each afternoon (2-4pm and 4.30-6.30pm) have been set aside for scientific activities for which the initiative lies with the participants. The Science Market is for any topic that fits within the study or animal behaviour and may have various formats (round table discussion, film presentation, symposium, poster-discussions, discussion of grant application, workshops). We have reserved a number of rooms of various sizes for parallel sessions. We ask for suggestions on the Science Market to be made ASAP to r.elwood@qub.ac.uk (subject ECBB Science Market) and the selected organizers will then be asked to coordinate their session. Abstracts talks should be submitted (below) for inclusion in the abstract book.

Annual meeting in Dalfsen 22-24 November 2006

Dear colleagues,

This is a first announcement for the NVG's annual scientific and general meeting 2006. 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 22 November, 18.00 h. The scientific program will end on Friday 24 November at 15.00 h, the

official end of the conference is after a last tea break at 15.30.

Currently we are working hard on inviting two foreign key note speakers and we are pleased to inform you that Prof. **Martin Wikelski** from Princeton already agreed to give one of the plenaries, entitled: '*Going wild: why biology needs field research*'. Martin Wikelski is involved in a huge diversity of excellent behavioural ecological work, and his emphasis is on the interplay between physiological mechanisms and behaviour. His study areas range from the Galapagos, to

tropical forests all the way up to arctic Canada. He works on diverse animals like Marine Iguanas, a large diversity of bird species and currently also insects. Furthermore he is very advanced in using new techniques, and recently they have started to radiotrack even small animals like dragonflies.

The mini-symposium at Friday afternoon becomes a traditional part of the program, and currently we are working on a program within the theme of the N.W.O. program on Evolution and Behaviour. This program is now running for about three years and exciting results from the different projects are expected to be presented at this symposium.

The remainder of the program will consist of contributed spoken papers (approx 20-30 min), a poster session, the annual general meeting (Thursday

evening) as well as informal discussions, for example during the borrel on Thursday evening.

English will be the *lingua franca* of the meeting, and we encourage everybody, especially PhD-students to contribute with a talk or a poster.

For further inquiries please contact:

Christiaan Both

(general organisation, program)

☎ 050-3632235, ✉ C.Both@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

Gedragsbiologie in Groningen: Wisseling van de Wacht

Aan de RUG zijn ingrijpende personele veranderingen opgetreden die de nabije toekomst van de Gedragsbiologie in belangrijke mate zullen bepalen. Serge Daan is per 1 juli 2005 afgetreden als voorzitter van de basiseenheid Gedragsbiologie in verband met het bereiken van de 65-jarige leeftijd. Hij blijft aangesteld voor halve werktijd op de Niko Tinbergen leerstoel in de Gedragsbiologie, waarop hij in 2003 werd benoemd. Zijn basiseenheid is op dezelfde datum in twee eenheden opgesplitst, de Gedragsbiologie en de Chronobiologie.

Ton Groothuis werd benoemd tot voorzitter van de **Gedragsbiologie**. Hij is per 1 januari 2006 bevorderd tot hoogleraar met dezelfde leeropdracht. Tot zijn eenheid behoort ook Henk Visser, al eerder bevorderd tot adjunct-hoogleraar in het Groningse tenure track systeem, die op 4 October 2005 zijn oratie hield. Dit betreft de leerstoel

Gedragsenergetica. Henk heeft twee halve functies, bij Gedragsbiologie en bij het Centrum voor Isotopen Onderzoek, maar zal binnenkort volledig op de Gedragsbiologie formatie komen. Als onderzoekers horen verder Dr. Cor Dijkstra en Dr. Simon Verhulst tot de groep, de laatste op een VICI-plaats ten laste van NWO. Als postdocs zijn in de eenheid thans werkzaam Dr. Bernd Riedstra, Dr. Stefania Casagrande en Dr. Niels Dingemans (VENI; samen met Dierecologie).

Domien Beersma was al eerder bevorderd tot Bijzonder hoogleraar in de **Chronobiologie** namens de Leonardo da Vinci Stichting, en hield op 31 mei 2005 zijn oratie. Hij is vervolgens op 1 juli voorzitter van de nieuwe, afgesplitste basiseenheid Chronobiologie geworden. Daartoe behoren tevens op de vaste formatie Dr. Menno Gerkema en Dr. Martha Merrow. De laatste is op 1 December

2004 aangesteld als Rosalind Franklin Fellow – een tenure track programma van de faculteit Wiskunde en Natuurwetenschappen dat ten doel heeft meer vrouwen in universitaire wetenschappelijke topningen te benoemen. Zij heeft inmiddels ook een VICI subsidie van NWO verworven. In deze basiseenheid is ook de nieuwe bijzondere leerstoel “**Seizoenstiming van Gedrag**” ingebed, waarop Dr. Marcel Visser (NIOO) is benoemd. Hij hield op 21 maart 2006 zijn oratie. Postdocs zijn Dr. Marijke Gordijn en Dr. Roelof Hut.

Beide groepen worden royaal gesteund door een aantal promovendi, zowel aio's als bursalen, en door analytische en secretariële hulp. Bij de zojuist ingezette reorganisatie van de faculteit Wiskunde en Natuurwetenschappen blijven de groepen ongeschonden, al zullen ook zij in de toekomst net als alle andere eenheden meer van externe fondswerving afhankelijk worden dan dat in het verleden het geval was.

Serge Daan

Recente oraties

(te verkrijgen rechtstreeks bij de orator):

- Prof. Dr. D.G.M.Beersma (31 mei 2005): "De tijd van binnen"
- Prof. Dr. G.H.Visser (4 oktober 2005): Van isotoop tot gedrag: energieverbruik bij mens en dier
- Prof. Dr. M.E.Visser (21 maart 2006): Aanpassing aan een warmere wereld: fenologie, fysiologie en fitness.

Overige nieuwsberichten:

Deze rubriek is sterk afhankelijk van uw medewerking. Heeft u interessant nieuws voor de NVG? Mail het dan naar Bart Houx: b.b.houx@vet.uu.nl

- In juli 2005 werd **Liesbeth Sterck** een Vidi beurs toegekend voor het project: Episodic memory in primates: testing for and modelling of recollection and planning of social interactions.
Summary: The hallmark of human social cognition is Theory of Mind, the ability to have ideas about the intentions, desires and beliefs of another individual. This cognitive capacity is thought to have a crucial effect on human social behaviour. Theory of Mind may require some fundamental cognitive capacities combined with sufficient executive brainpower. One of these capacities is episodic memory, the ability to

recall personal experiences and to use recollections to plan future behaviour. Whether animals possess episodic memory is currently hotly debated. However, some animals can integrate several features of a past event (e.g., when, what, who) and use this recalled event to control their current and future behaviour. This so-called episodic-like memory may be present in monkeys. Moreover, the effect of such a cognitive capacity on social behaviour remains to be studied.

This study combines tests of what primates really know of past events with a model study that predicts how this knowledge can influence patterns in social behaviour. I use two innovative paradigms to assess the presence of episodic-like memory in captive group-housed macaques. The first paradigm employs social

behaviour to test whether primates recall a past event, the second paradigm tests whether primates plan future behaviour. These studies are paralleled by an individual-based simulation model that yields emergent social consequences of the modelled social cognitive capacities. The study will show whether monkeys possess episodic-like memory and whether this cognitive capacity will actually affect primate social behaviour.

- Op 6 jan 2006 overleed G.F. Makkink in zijn woonplaats Wageningen. Hoewel **Frans Makkink** al een halve eeuw geen ethologisch onderzoek meer verrichtte, geniet hij naast Tinbergen en Kortlandt faam als een van de pioniers van de Nederlandse ethologie. In de jaren dertig gebruikte hij als een van de eersten systematische observatiemethodes bij zijn onderzoek naar stereotype gedrag patronen bij vogels. Hij probeerde een verklaring te vinden voor ogenschijnlijk functieloze gedrag patronen, zoals de slaaphouding die kluten soms aannemen tijdens agressieve interacties. Hij legde hiermee de basis voor het begrip overspronggedrag, dat door Tinbergen uiteindelijk geïntroduceerd is. Makkink zelf is vooral bekend omdat hij als eerste het begrip "ethogram" gebruikte, en vanwege zijn modelstudies naar het gedrag van kluten¹⁾ en scholeksters. Frans Makkink begon, net als Niko Tinbergen, zijn loopbaan als actief lid van het NJN, en met ornithologisch onderzoek. Na zijn studie biologie in Utrecht, was hij onder andere leraar en in de naoorlogse periode tot 1972 deed hij in Wageningen onderzoek naar onder andere plantenfysiologie en bodemkunde. Frans Makkink is 99 jaar geworden.

¹⁾ Makkink, G.F. (1936). An attempt at an ethogram of the european avocet (*Recurvirostra avosetta L.*), with ethological and psychological remarks. *Ardea* 25, 1-62.

- **Ton Groothuis** is per 1 december 2005 benoemd tot hoogleraar Gedragsbiologie aan de Rijksuniversiteit Groningen. Hij is hiermee de opvolger van Serge Daan.

Ton Groothuis (Groningen, 1954) studeerde in 1981 cum laude af als bioloog aan de RUG, waarbij hij zich specialiseerde in zoölogie en gedragsleer in het bijzonder. Hij werkte als onderzoeker bij de vakgroep Ethologie van de RUG, waar hij in 1989 eveneens cum laude promoveerde op het proefschrift *On the ontogeny of display behaviour in the black-headed gull (Larus ridibundus)*. Hierna bleef hij aan de RUG verbonden als docent en later hoofddocent. Begin jaren negentig was Groothuis gastonderzoeker bij de Neuroendocrine Development and Behaviour Group van de Medical Research Council aan de universiteit van Cambridge. Hij is editor van meerdere internationale tijdschriften, stond aan de wieg van de Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie en organiseerde onder meer de 2e Europese Conferentie voor Gedragsbiologie. Zijn huidige werk betreft onder meer de invloed van hormonen, onder andere die van de moeder, op de ontwikkeling van gedrag in het opgroeiende dier, waarbij zowel vissen, vogels, en zoogdieren (inclusief de mens) bestudeerd worden.

(overgenomen uit: Nieuwsbrief RUG http://www.rug.nl/Corporate/nieuws/nieuwsbrief/week07/07_10)

- **Joost Tinbergen** is per 1 februari benoemd tot bijzonder hoogleraar "Ecology of Life Histories" aan de Rijksuniversiteit Groningen. Dit is een leerstoel bij de onderzoeksgroep Animal Ecology en het onderzoeksinstituut CEES (Centre for Ecological and Evolutionary Studies), wegens de Stichting Leonardo da Vinci. Met deze benoeming heeft CEES drie

hoogleraren die zich richten op de evolutionaire ecologie van vogels. Tinbergen is gespecialiseerd in experimenteel onderzoek naar de ecologie en het gedrag van vogels onder natuurlijke omstandigheden. Hij interesseert zich met name voor de consequenties van variatie in gedrag voor overleving en reproductie onder verschillende ecologische omstandigheden. Het veldwerk vindt plaats in het Lauwersmeer en vanuit het veldstation van de RUG op Schiermonnikoog.

Joost Tinbergen (Groningen, 1950) studeerde biologie in Leiden en Groningen. In 1980 promoveerde hij bij de RUG op het proefschrift *Foraging decisions in starlings*. Daarna werkte hij nog enkele jaren als postdoc bij de RUG. In de periode 1982-1993 deed Tinbergen bij het NIOO in Heteren onder andere onderzoek naar effecten van bevolkingsdichtheid op de voortplanting en naar selectie op legselgrootte en legdatum bij de koolmees. Sinds 1993 is hij weer verbonden aan de onderzoeksgroep Animal Ecology van de RUG, eerst als universitair docent, en sinds 1994 als universitair hoofddocent. Tinbergen is voorzitter van de Nederlandse Ornithologische Unie. (Overgenomen uit Nieuwsbrief RUG: http://www.rug.nl/Corporate/nieuws/nieuwsbrief/week08/08_02)

- **Menno Kruk** is verkozen tot President Elect van de International Society for Research on Aggression (<http://www.israsociety.com/>). In de jaren 2007-2008 zal hij deze functie vervullen.
 - Per 1 maart is de onderzoeksgroep "**Welzijn en Gezondheid**" van de Animal Science Group van de Wageningen Universiteit en Researchcentrum van start gegaan. De groep staat onder leiding van dr. ir. Hans Spoolder, en vindt zijn oorsprong in Praktijkonderzoek ID-Lelystad.
 - Per september 2006 start bij de Faculteit der Diergeneeskunde van de Universiteit Utrecht de **MSc "Ethology and Welfare"**. Het volledige programma beslaat 120 ECTS (2 jaar), en omvat theoretische cursusonderdelen zoals "Ethology and Animal Welfare", "Pathophysiology" en "Laboratory Animal Science".
Bij de mastercursus "Ethology and Animal Welfare", die loopt van 4 tot 29 september (6 ECTS, 4 weken), komen de volgende onderwerpen aan bod:
 - de invloed van soortspecifiek gedrag, domesticatie, ontogenie en leren op het adaptatievermogen van dieren
 - de cognitieve neurobiologie van stress en (on-)welzijn
 - klinische ethologie en (farmaco-)therapie van gedragsproblemen
 - animal management en welzijn
 - maatschappelijke aspecten van dierenwelzijn
- Het programma is vooral gericht op studenten die zich in een multidisciplinaire setting willen bezighouden met onderzoek naar veterinaire of emotioneel-cognitieve aspecten van gedrag. De opleiding is met name geschikt voor studenten die zich willen toeleggen op fundamentele, toegepaste of beleidsmatige aspecten van gedrag en welzijn van dieren.
- Voor meer informatie kunt u terecht bij de coördinator Dr. Francien de Jonge (030 - 2535534; f.h.dejonge@vet.uu.nl) of de website: <http://www.animscisoc.nl/html/msc-program.html>
- Onder de naam "**Team Both**" vertegenwoordigen gedragsbiologen de Rijksuniversiteit Groningen in de finale van Academische Jaarprijs 2005/2006. Christaan Both en zijn collega's gaan de strijd aan met het

onderwerp "vogels en klimaatverandering".
Zie voor meer informatie
http://www.rug.nl/biologie/academisch_ejaarprijs/index.

- **NWO programma Evolutie en gedrag:** Van samengestelde gezinnen tot vriendschappen en van verouderende samenleving tot evolutiegedrag van economische instituties: acht onderzoeksprojecten gingen per september 2005 van start met een subsidie van het NWO-programma Evolutie en Gedrag. Verschillende gedragsbiologie groepen zijn hierbij vertegenwoordigd. De gehonoreerde projecten zijn interdisciplinair en ontvangen allen ongeveer 400.000 euro.

(Bron:

http://www.nwo.nl/nwohome.nsf/page_s/NWOP_6GMH5A?Opendocument)

- Op 21 februari 2006 verscheen het boek **Seeking Nature's Limits**, onder redactie van Joost Tinbergen, Jan Bakker, Theunis Piersma en Jos van den Broek bij de KNNV Uitgeverij, Utrecht, 2^e, geheel herziene druk, 2006, € 24,95.
Beschrijving: In 2000 verscheen het boek *De onvrije natuur*, een bundeling van 35 bijdragen van in Groningen gewortelde veldbiologen,

gegroepeerd rond zes thema's. Het laat zien hoe nauw het leven van plant en dier samenhangt en verbonden is met de (veranderende) omgeving. Ook illustreert het op duidelijke wijze hoe fundamenteel onderzoek leidt tot het begrijpen van wetmatigheden in de natuur en tot toepassingen voor het natuurbeheer. Het boek is helder geschreven, prachtig geïllustreerd en bedoeld om de lezer ervan te overtuigen dat veldbiologie interessant, goed en belangwekkend is. Koos van Zomeren schreef een nawoord, getiteld 'Het mensbeeld in ons dierbeeld'.

Inmiddels is het boek aan een heruitgave toe. Het is door emeritus hoogleraar Rudi Drent in het Engels vertaald en aangevuld met een aantal nieuwe hoofdstukken. Deze herziene uitgave *Seeking Nature's Limits* werd dinsdag 21 februari 2006 ten doop gehouden op het Biologisch Centrum in Haren als onderdeel van de plechtigheid rond de oratie van Theunis Piersma. Bestellen: <http://www.knnvuitgeverij.nl> (overgenomen van http://www.rug.nl/Corporate/nieuws/nieuwsbrief/week07/07_16)

Agenda

- **IBNS** - International Behavioral Neuroscience Society, 23-28 mei 2006 in Whistler, Canada;
<http://www.ebbs-science.org/>
- **ISBE** - International Congress of Behavioral Ecology, 23-29 juli 2006 in Tours, Frankrijk;
<http://www.isbe2006.com>
- **ISRA** - International Society for Research on Aggression, 25-29 juli 2006 in Minnesota, USA;
<http://www.israsociety.com/2006meeting/> (zie voor programma en

poster de Bijeenkomsten-pagina van de NVG website)

- **ISAE** - International Congress of the International Society For Applied Ethology, 8-12 augustus 2006 in Bristol, Engeland;
<http://www.isae2006.co.uk/>
- **ABS** - Annual Meeting Animal Behavior Society, 12-16 augustus 2006, Snowbird resort, Utah, USA;
<http://www.animalbehavior.org/ABS/Meetings/Snowbird06/>

- **IOC** - International Ornithology Congress, 13-19 augustus, 2006 in Hamburg, Duitsland. <http://www.i-o-c.org>.
- **ISPNE** - Annual Meeting International Society of PsychoNeuro Endocrinology: *'Hormones and Brain – from cloning to clinic'*, 23-26 augustus 2006 in Leiden. <http://www.boerhaavextern.nl/ISPNE2006/>
- **ECBB** - European Conference on Behavioural Biology, 4-6 september 2006 in Belfast, Ierland. <http://www.ecbb.qub.ac.uk/> (zie voor meer informatie International Activities, hierboven)
- **EG** - Symposium der Ethologischen Gesellschaft: Social Organization and Cognitive Tools: General Patterns in Vertebrates?, 22-25 februari 2007; Konrad Lorenz Forschungsstelle A-4645 Grünau/Austria; info: klf.gruenau@telecom.at
- **ABS** - Annual Meeting Animal Behavior Society, 21-25 July 2007 in Burlington, Vermont, USA.
- **IEC** - International Ethological Conference, 15 - 23 augustus, 2007, in Halifax, Nova Scotia, Canada. www.zoo.ufl.edu/ice/.

Aanstaande promoties

- **Godelieve Kranendock** promoveert op 30 maart om 14.30u aan de Universiteit Utrecht op het onderwerp "Prenatal stress in pigs".
- **Machteld van Dierendonck** promoveert op 19 april om 14:30u aan de Universiteit Utrecht op het onderwerp "The importance of social relationships in horses".
- **Frouke Hofstede** promoveert op 1 mei 10.30u aan de Universiteit Utrecht op het gedrag van angelloze bijen.
- **Margot Meijer** promoveert op 14 september om 12:45u aan de Universiteit Utrecht op de fysiologische effecten van acute stress bij muizen als gevolg van routine procedures in het laboratorium.

Verschenen proefschriften

- **Melanie Rüger**: *Lighting up the clock: effects of bright light on physiological and psychological states in humans*. Rijksuniversiteit Groningen, 16 september 2005. Zie samenvatting hieronder. Fulltext beschikbaar via: <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/science/2005/m.rueger/>
- **Kamiel Spoelstra**: *Dawn and dusk. Behavioural and molecular complexity in circadian entrainment*. Rijksuniversiteit Groningen, 14 oktober 2005. Zie samenvatting hieronder. Fulltext beschikbaar via: <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/science/2005/k.spoelstra/>
- **Phillip Gienapp**: *Breeding in a warming world. Evolution of avian breeding time under climate change*. Rijksuniversiteit Groningen, 21 oktober 2005. Fulltext beschikbaar via: <http://www.nioo.knaw.nl/NEWS/pdf/SamenvattingproefschriftGienapp.pdf>

- **Sophia Engel:** *Racing the wind: Water economy and energy expenditure in avian endurance flight.* Rijksuniversiteit Groningen, 31 oktober 2005. Fulltext beschikbaar via: <http://dissertations.ub.rug.nl/faculties/science/2005/s.b.engel/>
- **Erik Postma:** *Evolutionary genetics of life-history traits in a structured environment; understanding variation in clutch size and laying date in great tits (Parus major).* Universiteit Utrecht, 22 november 2005. Zie samenvatting hieronder. Fulltext beschikbaar via: <http://igitur-archive.library.uu.nl/dissertations/2005-1123-200003/index.htm>
- **Sandra van der Graaf:** *Herbivore facilitation in salt-marsh ecosystems: from temperate to arctic.* Rijksuniversiteit Groningen, 10 februari 2006. Zie samenvatting hieronder.

Het Proefschrift

Kamiel Spoelstra:

Dawn and dusk. Behavioural and molecular complexity in circadian entrainment

Vrijwel alle fysiologische processen in het lichaam zijn onderhevig aan een 24-uurs ritme. Ook gedrag volgt dagelijkse vaste patronen. Deze worden inwendig gegenereerd in een zogenaamd *circadiaan* ritme. Een juiste timing van fysiologische processen en gedrag is voor dieren en planten van evolutionair voordeel, bijvoorbeeld door anticipatie op voorspelbare veranderingen in de leefomgeving en de afstemming van gedrag daarop. Het verbruik van energie en de kans op overleving en nakomelingschap kan zo worden geoptimaliseerd. Het dag/nacht-ritme wordt gecoördineerd door de inwendige circadiane klok, die zich bij zoogdieren in de *Suprachiasmatische Nuclei* (SCN) in de basis van de hersenen bevindt. De SCN bestaan uit zenuwcellen (neuronen) met elk een afzonderlijk circadiaan ritme, dat wordt gedreven door een moleculaire klok binnen de cel. Door onderlinge koppeling van deze neuronen heeft de SCN als geheel een robuust dag/nacht-ritme van elektrische activiteit en van de afgifte van signaalstoffen. De SCN kunnen door verschillende externe prikkels worden gesynchroniseerd, maar dit gebeurt in de eerste plaats

door de externe licht/donker-cyclus. Deze synchronisatie noemt men *entrainment* of entrainering. In het laboratorium kan het inwendige circadiane ritme zichtbaar worden gemaakt door in constante duisternis de activiteit te meten van organismen, die voorafgaand geentraineerd zijn aan een normale licht/donker-cyclus gedurende enige tijd. Dit proefschrift gaat over het proces van entrainering. Het eerste deel behandelt de eigenschappen van de circadiane klok die vereist zijn voor entrainment onder verschillende lichtcondities. Het tweede deel beschrijft een reeks experimenten waarin voorspellingen worden getoetst die voortkomen uit een theorie over de moleculaire-genetische basis van het systeem.

1. Synchronisatie met de natuurlijke licht/donker-cyclus

Hoe verloopt het proces van entrainering? Het klassieke en algemeen aanvaarde model van *phase resetting*, geïntroduceerd door C. S. Pittendrigh, is gebaseerd op directe en snelle verschuivingen van de circadiane fase. Volgens dit model zou een circadiane klok die te langzaam of te

snel loopt dagelijks gelijk gezet moeten worden. Faseverschuivingen in het activiteitsritme van dieren in constante duisternis, teweeggebracht door korte lichtpulsen, onderbouwen dit model. De richting en grootte van deze verschuivingen is afhankelijk van het moment binnen de circadiane cyclus (de fase) waarop men de lichtpulsen toedient. De faseverschuivingen worden uitgezet in een Phase Response Curve (PRC, voor een voorbeeld zie figuur 6.7). Op de horizontale as staat de *interne tijd* (InT, 0 – 24 uur) waarop de lichtpuls is gegeven, op de verticale as de resulterende faseverschuiving. In de ochtendfase van de circadiane klok zijn faseverschuivingen positief (de klok wordt vooruit gezet), en in de avondfase negatief (de klok wordt terug gezet). Midden op de dag zijn er vrijwel geen faseverschuivingen.

Het nut van dit mechanisme is begrijpelijk: als de circadiane klok van een dagactief dier voorloopt en daardoor al voor de dageraad activiteit veroorzaakt, zal de circadiane klok in zijn ochtendfase minder en in zijn avondfase sterker worden belicht. In reactie daarop zal de klok 's morgens minder naar voren schuiven, en 's avonds meer naar achteren. De voorlopende klok wordt hierdoor bijgesteld. Daarentegen zal een achterlopende circadiane klok juist in de ochtendfase meer en in de avondfase minder worden belicht. Ook deze klok zal door de waarneming van licht worden bijgesteld. Hetzelfde principe geldt voor nachtactieve dieren; de vorm van de PRC's van nacht- en dagactieve organismen komt dan ook overeen.

Om te kunnen entraineren volgens dit model is het van belang dat als een dier te vroeg of te laat actief is, er direct een verschil optreedt in de hoeveelheid licht die het dier 's ochtends en 's avonds waarneemt. Dat betekent dat entrainment van de circadiane klok volgens dit model pas mogelijk is wanneer het begin of het eind van de activiteit grenst aan een van beide schemerperiodes, de dagelijkse momenten waarop de lichtintensiteit het

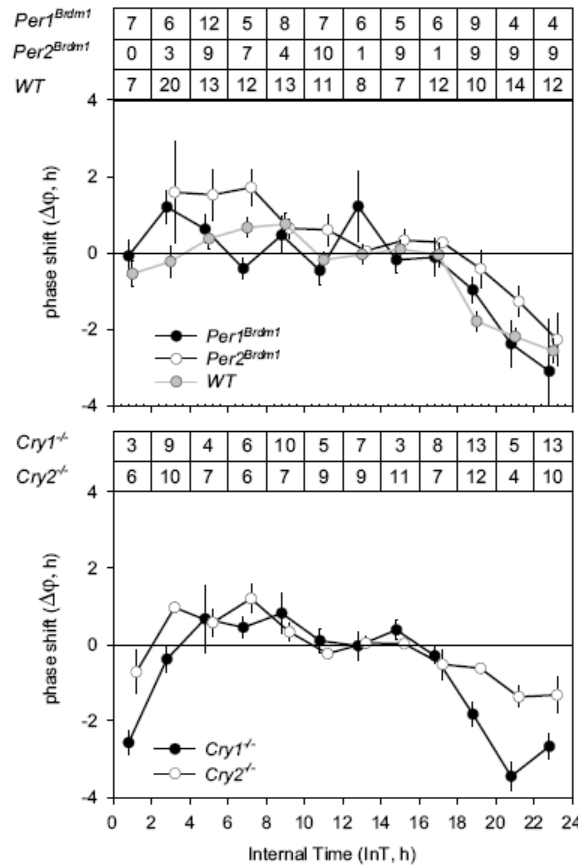


Figure 6.7 Phase response curves of different strains of mice binned in 2 h intervals. Each symbol indicates the mean phase shift of all circadian rhythms in a strain illuminated by a light pulse starting in a two-hour interval of circadian phase (Internal Time, defined by InT 18 = activity onset). Lines indicate 1 s.e.m. on both sides of the mean; numbers above the graphs denote the n size for each genotype for each bin.

snelst toe- en afneemt. Het gegeven dat het activiteitsritme van bijvoorbeeld muizen te entraineren is aan de hand van een korte lichtpuls aan het begin en eind van de activiteit ondersteunt deze theorie. Het maakt daarbij bovendien niet uit of de circadiane klok te maken heeft met lichtpuls van oplopende intensiteit (een 'dawn' puls) of teruglopende intensiteit (een 'dusk'-puls; hoofdstuk 4).

Het resetting model is ontoereikend als het circadiane systeem van een organisme niet bereikbaar is voor lichtinformatie op of rondom de momenten waarop het schemert. Dit is het geval bij holbewoners zoals de siezel (*Spermophilus citellus*), een grondeekhoornsoort die zich consequent pas lang na de ochtendschemer boven de grond

vertoont, en zich lang voor de avondschemer weer terugtrekt onder de grond. Een dergelijk activiteitspatroon maakt het lastig voor het dier om afwijkingen van zijn klok op te merken. Als siesels 's morgens wat eerder of wat later boven de grond komen zal het verschil in lichtintensiteit ten gevolge van het verschil in de stand van de zon klein zijn ten opzichte van de intensiteitsverschillen door veranderende weersomstandigheden. Alleen als de lengte van de circadiane periode (τ) heel dicht bij 24 uur ligt kan het dier de lichtinformatie over meerdere dagen gebruiken om zijn gedragsritme aan te passen. Een stabilisatie van de circadiane periode op 24 uur is mogelijk als de circadiane klok onder invloed van licht niet alleen faseverschuivingen laat zien, maar ook veranderingen in de lengte van τ . Dat is in de praktijk ook het geval. Het vooruitzetten van de circadiane klok gaat vaak samen met een verkorting van τ , het terugzetten met een verlenging van τ . Een verschil met faseverschuivingen is dat veranderingen in τ langer aanhouden. Hierdoor kan lichtinformatie over langere tijd worden geïntegreerd.

Siesels kunnen alleen tijdinformatie halen uit een kleine afname van lichtintensiteit aan het eind van de middag. Tegelijkertijd introduceren siesels zelf grote variatie in hun blootstelling aan licht door zich overdag regelmatig onder de grond terug te trekken. Daardoor is het aannemelijk dat deze dagelijks herhaalde tijdinformatie over langere tijd wordt geïntegreerd. Verder ligt het voor de hand dat het effect van die afname in lichtintensiteit op het circadiane systeem van siesels afhankelijk is van de circadiane fase. Deze aannamen hebben we in een natuurlijk experiment getoetst bij een populatie siesels nabij Wenen tijdens de zonsverduistering van 11 augustus 1999 (hoofdstuk 3). Het blijkt inderdaad dat een eenmalige, niet door het eigen gedrag geïnduceerde, sterke (ongeveer honderdvoudige) afname in lichtintensiteit midden op de

dag het gedrag en de circadiane klok van siesels niet meetbaar verstoort.

Ons eigen circadiane 'gedrag' is vergelijkbaar met dat van de siesel. Mensen bepalen eveneens hun eigen blootstelling aan licht: in onze huizen onttrekken we ons aan de veranderingen in de natuurlijke licht/donker-cyclus, terwijl we kunstmatig snelle veranderingen introduceren. Aan de hand van een analyse van het lichtprofiel waaraan mensen zich daadwerkelijk hebben blootgesteld (hoofdstuk 2) wordt duidelijk dat de precisie van entrainment toeneemt als er naast faseverschuivingen in reactie op licht ook veranderingen optreden in periodelengte. De analyses geven een extra onderbouwing van de betekenis van lange-termijn integratie van lichtinformatie naast de acute faseverschuivingen van het klassieke model.

2. Entrainment en daglengte: een dubbel moleculair systeem?

Naarmate organismen verder van de evenaar leven, wordt het naast de circadiane timing van gedrag steeds belangrijker om het activiteitspatroon aan te passen aan de jaarlijkse veranderingen in daglengte. Over de hiertoe vereiste flexibiliteit van het circadiane systeem die veranderingen in het activiteitspatroon mogelijk maakt bestaat een tweede klassiek model van Pittendrigh uit 1976. Het verklaart een aantal functionele eigenschappen van de klok, waaronder aanpassing van de activiteitsduur aan de daglengte. In deze hypothese bestaat de circadiane klok uit twee onderling gekoppelde oscillatoren, waarvan de een het begin en de ander het eind van de activiteitsfase regelt. Bij nachtactieve dieren regelt de Evening (E) oscillator de start van de activiteit, en de Morning (M) oscillator het einde van de activiteit. Bij dagactieve dieren is dit andersom.

Beide oscillatoren hebben een circadiaan ritme. De E-oscillator heeft volgens de theorie een relatief korte periode in het donker, en wordt door licht juist vertraagd. De E-oscillator

heeft daardoor de neiging bij verandering in daglengte de avondschemering te volgen. De M-oscillator volgt vooral de overgang van donker naar licht doordat deze een lange periode heeft in het donker, en door licht wordt versneld. Wanneer de dag-lengte verandert, verandert de onderlinge afstand in de tijd (het fasehoekverschil) tussen de E- en de M-oscillator. Een onderlinge koppeling tussen de twee oscillatoren begrenst dit verschil, zodat het niet te groot en niet te klein wordt. Deze EM-hypothese levert duidelijke voorspellingen voor organismen die slechts één werkende oscillator hebben. Het circadiane ritme van een dier met alleen een E-oscillator is sneller (τ is kort) in constante duisternis (DD), en langzamer in constant licht (LL). Het ritme in LL wordt extra vertraagd als de lichtintensiteit groter is. Korte lichtpulsjes in DD zullen de circadiane klok vooral terug zetten. Met alleen een werkende M-oscillator is het circadiane ritme juist traag in DD (τ is lang) en snel in LL. Bij toenemende lichtintensiteit in LL zal het circadiane ritme sterker versnellen. Korte lichtpulsjes in DD zullen de circadiane klok vooral vooruit zetten. Dieren zoals de huismuis (*Mus musculus*) hebben normaal gesproken een cyclusduur τ in DD en LL van respectievelijk iets minder en iets meer dan 24 uur, wat verklaard kan worden door dominantie van de E-oscillator. Als de E- en de M-oscillator beide niet werken, zou een organisme helemaal geen circadiane ritme meer hebben.

Zulke voorspellingen waren niet toetsbaar zolang de hypothese niet precies definieerde wat de E- en de M-oscillator was. Daarmee was de E-M hypothese niet meer dan een populaire theorie die vele fenomenen kon verklaren die niet vanuit een enkele simpele oscillator te verklaren zijn. Een specifieke moleculaire versie van de theorie werd geformuleerd door Daan c.s. in 2001, geïnspireerd door het feit dat een aantal sleutelgenen in het moleculaire circadiane systeem bij zoogdieren in duplo voorkomen. Dit zijn de *Per*- en *Cry*-genen, die essentiële

onderdelen vormen van de moleculaire klok in de neuronen van de SCN. Hoofdstukken 6 t/m 9 gaan over deze moleculaire EM hypothese.

Rond 1999 kwamen muizenstammen beschikbaar waarin een van de twee *Per*-genen of een van de twee *Cry*-genen is uitgeschakeld. De circadiane klok van muizen met een mutatie in het *Per1*-gen kon niet vooruit worden gezet door lichtpulsjes in de ochtend, terwijl die van muizen met een mutatie in het *Per2*-gen door licht in de avond niet kon worden teruggezet. Muizen met een mutatie in beide *Per*-genen hebben inderdaad geen circadiane ritme. Muizen met een mutatie in het *Cry1*-gen hebben een buitengewoon korte τ in DD, terwijl *Cry2*-mutante muizen in DD een zeer lange τ hebben. Wederom hebben muizen met een mutatie in beide *Cry*-genen geen circadiane ritme.

De vraag was of de eigenschappen van het circadiane gedrag van *Cry1*- en *Per1*- mutante muizen overeenkomen met alle voorspellingen over het gedrag van een dier met alleen een werkende E-oscillator, en of die van *Cry2*- en *Per2*-mutante muizen overeenkomen met alle voorspellingen over het gedrag van een dier met alleen een werkende M-oscillator. Ik heb daarom een complete Phase Response Curve gemeten bij deze muizen (hoofdstuk 6) en de lengte van τ gemeten in DD en LL met licht van toenemende intensiteit (hoofdstuk 9). Uit de resultaten van het PRC-experiment komt naar voren dat de circadiane klok van *Per2*-mutante muizen door korte lichtpulsjes in DD inderdaad meer vooruit kan worden gezet en in mindere mate achteruit. Bovendien laten *Per2*-mutante muizen in LL als enig genotype een duidelijke verkorting van τ zien, terwijl τ bij *Per1*-mutanten juist bijzonder lang wordt. De sterkte van het circadiane gedragsritme van *Per1*- en *Per2*-mutante muizen verschilt bovendien zeer in LL: *Per1*-mutante muizen verliezen net als wildtype muizen langzaam hun circadiane ritme in LL, maar dat van *Per2*-mutante muizen wordt in LL juist sterker. Het behoud van ritmiciteit in muizen in constant licht hadden wij

eerder al gevonden bij muizen met een mutatie in het *Clock*-gen (hoofdstuk 5). Noch bij *Clock*-, noch bij *Per2*-mutanten is daar een sluitende verklaring voor.

In overeenstemming met het model kunnen korte lichtpulsjes in DD de circadiane klok van muizen met een mutatie in het *Cry1*-gen in sterkere mate terug zetten dan die van *Cry2*-mutante muizen. Echter, in tegenstelling tot de voorspelling laten *Cry1*- en *Cry2*-mutante muizen beide in LL een verlenging van τ zien bij toenemende lichtintensiteit, waar we juist een verkorting van τ verwachtten bij de *Cry2*-mutante muizen.

Logischerwijs zijn er ook duidelijke voorspellingen over het aanpassingsvermogen van het activiteitspatroon aan de verandering van daglengte als er alleen een werkende E of M-oscillator is. In beide gevallen zal de duur van de activiteitsfase minder kunnen worden verkort, omdat bij het begin of het eind van de activiteit E of M wegvalt. In een experiment heb ik geprobeerd om de activiteit van *Per*- en *Cry*-mutante muizen te comprimeren door de nacht langzaam korter te maken (hoofdstuk 8). De resultaten zijn niet eenduidig: de activiteitsfase van *Cry1*-mutante muizen kon worden gecomprimeerd, die van *Cry2*-mutante muizen niet. Het circadiane ritme van de *Per*-mutante muizen was niet stabiel genoeg om betrouwbare metingen aan te kunnen doen.

Alle gegevens samen laten zien dat de voorspellingen van het moleculaire EM-model niet volledig overeenstemmen met het circadiane gedrag van *Cry*-mutante muizen, maar wel met het circadiane gedrag van *Per*-mutante muizen. Hiermee kan het model voor wat betreft de betrokkenheid van de *Cry*-genen bij E en M worden verworpen. De betrokkenheid van *Per1* en *Per2* bij de reactie van de circadiane klok op licht is in vele opzichten tegengesteld aan elkaar en precies conform de voorspellingen van het model. De conclusie is dus dat er zeer waarschijnlijk op moleculair niveau van een functionele dualiteit sprake is, maar dat de specifieke invulling die hier in het model aan gegeven is, niet juist is. Voor de ontwikkeling van een verbeterd model is het nu eerst nodig om aanvullende experimenten uit te voeren, waaronder het testen van de aanpassing van het activiteitspatroon aan daglengte bij de *Per*-mutante muizen in een protocol waarbij de stabiliteit van het circadiane ritme beter behouden blijft. Het circadiane systeem dat ten grondslag ligt aan de timing van gedrag biedt daarbij voor de gedragsbiologie unieke mogelijkheden om adaptieve (zich aanpassende) mechanismen tot op het niveau van de moleculaire basis te ontrafelen.

Het Proefschrift

Melanie Rüger:

Lighting up the clock: effects of bright light on physiological and psychological states in humans.

De groeiende belangstelling voor helder kunstlicht als middel tegen de negatieve effecten van toegenomen mobiliteit (met name *jet lag*) en de zich uitbreidende 24/7 maatschappij (met name *nacht- en ploegendiensten*) maakt een grondig en fundamenteel begrip

van de effecten van licht noodzakelijk. De hoofdvraag van dit proefschrift is hoe de toediening van fel licht de fysiologie en de psychologie van de mens beïnvloedt. Om deze vraagstelling te beantwoorden zijn verschillende studies uitgevoerd en de resultaten

ervan worden hieronder samengevat.

In **Hoofdstuk 2** wordt de mogelijkheid van lichtinvloeden buiten de ogen om bij de mens onderzocht. Hiervoor hebben wij de effecten van fel "oculair" licht op het hele oog met de effecten van fel licht in de knieholte in de nacht vergeleken. In een eerdere studie was door Amerikaanse onderzoekers namelijk geconcludeerd dat lichttoediening in de knieholte in staat was om "circadiane ritmen", d.w.z. biologische ritmen met een periode van ongeveer 24 uur, te verschuiven. Uit onze resultaten blijkt dat alleen fel oculair licht acute effecten (met name onderdrukking van melatonine, verhoogde lichaamstemperatuur en verminderde slaperigheid) en faseverschuivende effecten (met name een vertraging van het lichaamstemperatuur- en melatonineritme) in de circadiane fysiologie van de mens veroorzaakt. Licht in de knieholte doet niets.

In **hoofdstuk 3** hebben wij de onderdrukking van slaperigheid door fel licht als gevolg van de golflengte onderzocht. Wij hebben de vermindering van slaperigheid en de onderdrukking van melatonine in twee groepen proefpersonen vergeleken, die tijdens de nacht hetzij onder blauw hetzij onder rood licht wakker moesten blijven. De mate van melatonine onderdrukking en reductie van slaperigheid blijken inderdaad afhankelijk zijn van de golflengte van het licht. Blauw licht veroorzaakte de grootste onderdrukking van melatonine en de grootste reductie van subjectieve slaperigheid. Dit heeft waarschijnlijk te maken met de rol van een nieuw – voor blauw licht gevoelig – zintuig in het netvlies, de melanopsine-houdende ganglioncellen.

Hoofdstuk 2 en **3** laten dus duidelijk zien dat de verminderde slaperigheid tijdens de nacht gepaard gaat met de onderdrukking van endogeen melatonine. Men zou daarom kunnen verwachten, dat de activerende effecten van licht gekoppeld zijn aan het vóórkomen van melatonine en daarom afhankelijk zijn van de tijd van de dag. In **Hoofdstuk 4** wordt bestudeerd in hoeverre de effecten van fel licht afhangen van de tijd van de dag. Daarvoor zijn de effecten van fel licht op fysiologische (lichaamstemperatuur, hartslag, melatonine en cortisol) en psychologische factoren (subjectieve slaperigheid, vermoeidheid en alertheid) overdag en 's nachts met elkaar vergeleken. Het blijkt dat fel licht 's nachts, maar niet overdag de hartslag en lichaamstemperatuur verhoogt. Er werd geen effect van fel licht op cortisol gevonden. De effecten van fel licht op de psychologische variabelen waren onafhankelijk van de tijd van de dag. Fel licht verminderde 's nachts en overdag slaperigheid en vermoeidheid significant en in dezelfde mate. Blijkbaar beïnvloedt fel licht alertheid bij de mens via een ander mechanisme dan via de onderdrukking van het lichaamseigen melatonine en/of de verhoging van lichaamstemperatuur.

In **hoofdstuk 5** hebben wij de vraagstelling naar de verschillen tussen dag en nacht in de effecten van fel licht uitgebreid naar het individuele prestatievermogen en naar het EEG (electroencefalogram, d.w.z. de elektrische hersenactiviteit zoals die meetbaar is aan de oppervlakte van de schedel). Binnen hetzelfde experiment als beschreven in hoofdstuk 4 werden prestatiegegevens en gegevens over het EEG tijdens waken van de proefpersonen verzameld. De

resultaten laten zien dat de algemene achteruitgang van prestatievermogen, veroorzaakt door langdurig wakker zijn, door fel licht afgezwakt kan worden. Dit effect van fel licht is onafhankelijk van de tijd van de dag. Het effect van fel licht op het wakker EEG is daarentegen wel afhankelijk van de tijd van de dag. Tijdens licht in de nacht werd een toename van de "power density" in de alfaband (ca 10 Hz), een afname van de slaperigheid en een toename van prestatie gevonden. De relaties tussen het effect van licht op alfa-power, slaperigheid en prestatie zijn overdag niet aanwezig. Daarbij werd er een algemeen effect van fel licht op de 3-4.5 Hz frequency bins (langzame golven in het EEG) gevonden, maar niet op de theta band (ca 5-5.5 Hz) zoals op grond van eerdere studies in de literatuur voorspeld.

In **Hoofdstuk 6** wordt de vraag gesteld of de reacties op licht afhankelijk zijn van het deel van het netvlies dat belicht wordt. Zowel de onderdrukking van melatonine als de verschuiving van de fase van het circadiane ritme bleken groter na belichting van de *nasale* helft van het netvlies (dus het deel dat aan de neuskant van het oog zit) dan van de andere, *temporale*, kant. Temporale belichting onderdrukte de melatonine minder en bracht geen faseverschuiving teweeg. De conclusie uit deze studie is dat de onderdrukking van melatonine niet noodzakelijk samen gaat met de onderdrukking van slaperigheid en verhoging van de lichaamstemperatuur. Mogelijk spelen er toch verschillende lichtreceptoren een rol hierbij.

Op grond van deze en eerdere resultaten in hoofdstuk 2, 4 en 5 is

in **Hoofdstuk 7** onderzocht of er een oorzakelijk verband tussen de vermindering van subjectieve slaperigheid en vermoeidheid en de onderdrukking van melatonine is. Daarom zijn de gegevens over melatonine en slaperigheid bij de belichting van de hele retina en delen van het netvlies 's nachts, en bij belichting van de hele retina overdag met elkaar vergeleken. Onze resultaten tonen duidelijk aan dat melatonine suppressie niet noodzakelijk is om fel licht zijn alertheid verhogende eigenschappen te ontlokken en dat er ook melatonine-onafhankelijke processen bij betrokken moeten zijn.

Het hele onderzoek maakt duidelijk hoe belangrijk het is het doel is van een bepaalde lichtbehandeling te kennen alvorens gefundeerde beslissingen over kleur, intensiteit en duur ervan kunnen worden genomen. Met name gaat het om de vraag welke aspecten van het welzijn en het functioneren moeten worden beïnvloed, en in welke groep mensen. Onze resultaten laten zien dat de toediening van fel licht de psychologische gesteldheid kan beïnvloeden zonder dat er fysiologische veranderingen in de algemeen ermee geassocieerde factoren waarneembaar zijn. Zelfs lichtprikkel van dezelfde sterkte zijn functioneel gezien niet hetzelfde als ze verschillende effecten kunnen hebben afhankelijk van de tijd van de dag van toediening. Dit toont aan dat niet alle effecten van licht heilzaam en wenselijk zijn in verschillende situaties en voor verschillende mensen.

Het proefschrift

Sandra van der Graaf:

*Herbivore facilitation in salt-marsh ecosystems:
from temperate to arctic*

Inleiding

De biologie van ganzen was voor mensen in de Middeleeuwen een enorm mysterie. Ganzen waren in de winter en in het voorjaar in grote aantallen aanwezig, maar verdwenen plotseling in het voorjaar om vervolgens in het najaar weer op te duiken. Men zag nooit broedende ganzen; daarom dacht men in de Middeleeuwen dat roten brandganzen uit schelpen van mossels groeiden. Pas in de 16e eeuw, toen Hollandse zeevaarders Spitsbergen ontdekten en probeerden via het Noorden een weg naar Zuidoost Azië te vinden, werden de broedplekken van deze ganzensoorten ontdekt. Tegenwoordig hoeven we ons niet meer af te vragen of en waar brandganzen broeden, want we kunnen ze in de zomer overal in Nederland broedend aantreffen. Toch maakt het bovenstaande verhaal duidelijk dat dit niet altijd zo was. Oorspronkelijk broedden ganzen uitsluitend in het Hoge Noorden en verbleven ze alleen in Nederland in de winter en in het voorjaar. De uitbreiding van het broedareaal van de brandgans roept niet alleen vragen op over de oorzaak van deze uitbreiding maar ook waarom de ganzen oorspronkelijk uitsluitend in het Hoge Noorden broedden en dus een lange, energieverslindende, migratie moesten ondernemen. De recente groei van de brandgans populatie en de uitbreiding van hun broedareaal vormen de motivatie voor mijn onderzoek. In het eerste deel van mijn proefschrift ga ik dieper in op de traditionele migratie en de gebieds- en voedsel keuzes die de ganzen maken. In het tweede deel kijk ik naar veranderingen in de gebieden langs de trekroute. Jaarlijkse cyclus van de Brandganzen: opvetten in het voorjaar in het Waddengebied en de Oostzee,

migratie naar de broedgebieden in Rusland, broedperiode in Rusland, opgroeiperiode voor de jongen in Rusland, herfstmigratie terug naar het Waddengebied

Voedselkeuzes van brandganzen langs de trekroute

Brandganzen zijn echte vegetariërs (herbivoren): hun dieet bestaat voor ongeveer 90% uit gras. Plantaardig materiaal bevat minder voedingsstoffen dan vlees, bovendien kunnen dieren niet alle voedingsstoffen zelf uit het plantaardige materiaal halen. In het darmstelsel van de meeste dieren bevinden zich daarom bacteriën die dit wel kunnen. Ganzen en andere kleine herbivoren hebben een kort darmstelsel en het voedsel is hier snel doorheen, er is dus weinig tijd om voedingsstoffen uit het voedsel te halen wat resulteert in een heel lage verteringsefficiëntie. Ganzen zijn daarom bijna continu aan het eten, bovendien selecteren ze voedsel met een hoog eiwitgehalte. Het binnenkrijgen van genoeg voedingsstoffen is erg belangrijk voor ganzen, omdat ze veel reserves moeten opslaan in hun lichaam. Deze reserves worden gebruikt tijdens de migratie en tijdens de broedperiode. In de broedperiode kunnen de ganzen namelijk nauwelijks foerageren omdat de plantengroei in hun broedgebieden pas later op gang komt. Ganzen die in het voorjaar met meer lichaamsreserves vertrekken hebben een hogere kans op succesvol broeden. Ook tijdens de opgroeiperiode is het voor ganzen en hun jongen van belang om veel te eten: jonge ganzen met een beter dieet, groeien sneller, worden grotere volwassen ganzen en hebben een grotere kans om later zelf succesvol te broeden.

Selectie van foerageergebieden De selectie van foerageergebieden en binnen die gebieden van foerageerplekken is dus erg belangrijk, het eerste deel van mijn proefschrift gaat dieper op deze keuzes in. Tijdens mijn studie heb ik de kans gehad om langs de gehele trekroute van de brandgans te werken, vooral in drie gebieden: het eiland Schiermonnikoog waar de ganzen in het voorjaar opvetten in de polders en op de kwelder (**Box 2**), het Zweedse eiland Gotland in de Oostzee, waar de ganzen een korte tussenstop maken tijdens hun migratie (**Box 1**) en de kwelder bij het dorpje Tobseda aan de westkant van de Pechora Delta in Rusland (**Hoofdstuk 2**). In al deze gebieden heb ik gekeken naar de gebiedskeuze van ganzen. Dit heb ik gedaan aan de hand van keuteltellingen en metingen aan de vegetatie op verschillende momenten in de drie gebieden. Het tellen van keutels is een goede manier om te bepalen hoeveel ganzen van een bepaald gebied gebruik hebben gemaakt: omdat de ganzen zeer regelmatig (ongeveer elke 5 minuten) een keutel laten vallen, kun je dus uit het aantal keutels op een bepaald oppervlak berekenen hoelang er op een bepaalde plek gefoerageerd is. Het blijkt dat ganzen het liefst foerageren op natuurlijke graslanden. Binnen deze graslanden kiezen ze voor stukken waar de vegetatie relatief laag is en een dichte mat vormt. Bovendien hebben ze een sterke voorkeur voor bepaalde soorten, in Nederland en Zweden voor het Rood Zwenkgras (*Festuca rubra*) gecombineerd met Zeeweegbree (*Plantago maritima*) en Schorrezoutgras (*Triglochin maritima*), in Rusland voor een variant op ons kweldergras *Puccinellia phryganodes* en een zegge-soort, *Carex subspathacea*.

Selectie binnen foerageergebieden

Met een experiment heb ik de voedselkeuzes van ganzen binnen de graslanden langs de trekroute nog nauwkeuriger bekeken (**Hoofdstuk 3**). Ik heb stukken vegetatie gemanipuleerd door ze ofwel te bemesten om het

eiwitgehalte van het gras te verhogen, ofwel door het tijdelijk uitsluiten van begrazing om de voedselhoeveelheid (biomassa genoemd) te verhogen. Een aantal weken na het bemesten en uitsluiten van begrazing heb ik de hekjes verwijderd en aan de hand van keuteltellingen gekeken, waar de ganzen het meeste foerageerden. Het bleek, dat de ganzen vooral kozen voor de combinatie van een verhoogde biomassa en een verhoogd eiwitgehalte, goede tweede keus waren de stukken met alleen een verhoogd eiwitgehalte. We weten nu dus dat de ganzen gebieden selecteren waar de voedselkwaliteit hoog is, gecombineerd met een voldoende hoge biomassa. In de rest van deze samenvatting zal ik de gecombineerde maat van biomassa en eiwitgehalte van de voedselplanten aanduiden als de *kwaliteit van de vegetatie*. Behalve de kwaliteit van de vegetatie, nemen we aan dat de snelheid waarmee de ganzen kunnen eten ook van belang is voor de gebiedskeuze (**Hoofdstuk 4**). Over het algemeen wordt aangenomen dat ganzen bij een hogere biomassa een lagere opnamesnelheid zullen hebben omdat het gras te lang wordt om goed te kunnen eten, het zogenaamde spaghettiprobleem. Om dit te onderzoeken hebben we plaggen van Rood Zwenkgras opgekweekt in de kassen. Deze plaggen werden op een bepaalde hoogte afgeknipt en vervolgens voorgezet aan tamme brandganzen. Tijdens een korte periode werd vervolgens gemeten hoeveel tijd de gans aan het eten was en hoeveel happen hij had genomen. Uit deze gegevens en het gewicht van de plag voor en na het experiment konden we bepalen wat de opnamesnelheid van de ganzen was. Het bleek dat binnen de door ons voorgezette vegetatiehoogtes de ganzen een hogere opnamesnelheid en een grotere hapgrootte bereikten met hogere vegetatie. Helaas was het niet mogelijk om nog hogere plaggen op te kweken, onze verwachting was dat met nog hogere vegetatie de opnamesnelheid weer af zou nemen. Uit onze eigen gegevens en uit andere

studies blijkt dat ganzen in de natuur gebieden selecteren die veel lagere vegetatie hebben dan waarmee ze een maximale opnamesnelheid zouden kunnen bereiken, we vermoeden dat dit komt doordat vegetatie van een dergelijke hoogte meestal minder eiwitten bevat. De ganzen selecteren dus voor een optimale *combinatie* van hoogte en kwaliteit van de vegetatie, waarmee ze de grootste opnamesnelheid van eiwitten kunnen verkrijgen.

Ganzen en de groene golf We hebben gezien dat ganzen bij het selecteren van foerageergebieden vooral letten op de vegetatiehoogte en op de kwaliteit van de vegetatie, maar wat betekent dit nu voor de migratie van de ganzen? Wanneer het gras in het voorjaar begint te groeien, bevat het veel eiwitten; naarmate het gras doorgroeit en hoger wordt neemt het eiwitgehalte af en word het dus minder aantrekkelijk. In Noordelijke gebieden begint het voorjaar en de plantengroei pas later. Op het moment dat in Nederland het eiwit gehalte van het gras dus al afneemt, is het in Zweden nog maar pas begonnen met groeien! Een van de ideeën die centraal staan in mijn proefschrift is de zogenaamde “groene golf hypothese”. Deze hypothese veronderstelt dat de ganzen tijdens hun migratie een groene golf van voorjaarsgroei van hun voedselplanten volgen. In **Hoofdstuk 5** heb ik onderzocht of er inderdaad een dergelijke groene golf bestaat. Hiervoor heb ik in drie gebieden biomassa en eiwitgehalte van de voedselplanten gevolgd door het seizoen heen. Mijn metingen laten zien dat in de opeenvolgende gebieden die de ganzen aandoen tijdens hun migratie de plantengroei telkens later begint en de kwaliteit van de vegetatie telkens later piekt. De pieken in de kwaliteit van de vegetatie voor de Wadden Zee en de Oostzee vallen rond het moment van vertrek, in Rusland valt de piek precies op het moment dat de jongen net uit het ei zijn gekropen. In alle gevallen valt de piek in de kwaliteit van de vegetatie dus

samen met momenten dat de ganzen een grote behoefte hebben aan veel eiwitrijk voedsel.

Flexibele migranten in een veranderende wereld

De natuur is continu onderhevig aan veranderingen. Veranderingen worden zowel veroorzaakt door de ganzen zelf, door andere herbivoren, door het klimaat en door mensen. In het tweede deel van mijn proefschrift heb ik door middel van experimenteel onderzoek gekeken naar veranderingen in foerageergebieden van de ganzen.

Invloed van herbivoren Herbivoren kunnen de hoeveelheid en de kwaliteit van elkanders voedsel zowel positief als negatief beïnvloeden. Negatief doordat het voedsel door de ene herbivoor opgegeten wordt en dus niet meer beschikbaar is voor de andere, dit wordt depletie genoemd. Aan de andere kant kunnen herbivoren elkanders (of hun eigen) voedsel ook positief beïnvloeden. Dit kan op twee manieren, ten eerste door het grazen, dus door het verwijderen van plantaardig materiaal. Hierdoor wordt in sommige gevallen de groei van het gras gestimuleerd waardoor er na een bepaalde tijd weer nieuw gras beschikbaar is. Dit nieuw aangegroeide gras bevat meer eiwitten dan het weggegraasde gras op dit moment zou bevatten. Ten tweede kunnen herbivoren de vegetatie bemesten door hun keutels of urine waardoor de vegetatie ook sneller kan gaan groeien en een hoger eiwitgehalte kan hebben. Op de kwelder van Schiermonnikoog komen naast brandganzen ook rotganzen en hazen voor. Hazen verblijven het gehele jaar door op de kwelder terwijl ganzen hier alleen in het voorjaar zijn. Zowel hazen als ganzen eten bij voorkeur het Rood Zwenkgras, we vermoeden daarom dat ganzen en hazen invloed hebben op elkanders voedselkeuzes. Hiervoor hebben we een experiment opgezet, identiek aan het experiment van hoofdstuk 3 waarbij de biomassa en het eiwitgehalte van het gras werden gemanipuleerd door

middel van bemesting en het uitsluiten van begrazing. In dit experiment werd een deel van de proefvlakken na een aantal weken geopend voor zowel hazen als ganzen terwijl een ander deel zo werd beschermd dat hazen er wel konden grazen maar ganzen er niet in konden (**hoofdstuk 6**). Uit dit experiment bleek weer dat ganzen een sterke voorkeur hebben voor plekken met een hoog eiwitgehalte. Hazen lieten in de aanwezigheid van ganzen een voorkeur zien voor plekken met een hoge biomassa, in de afwezigheid van ganzen kozen ook zij voor de plekken met een hoog eiwitgehalte gecombineerd met een hoge biomassa. Het lijkt er dus op dat hazen door de aanwezigheid van ganzen niet op hun meest favoriete plekken kunnen foerageren, we noemen dit een geval van indirecte competitie, aangezien er geen directe confrontatie tussen de twee herbivoren plaatsvindt. Ganzen beïnvloeden dus de voedselkeuze van hazen, maar ze kunnen ook hun eigen voedselkeuzes beïnvloeden. In hoofdstuk 6 laten we zien dat ganzen het liefst foerageren op plekken die al eerder in het seizoen door ganzen of hazen begraasd zijn. In een experiment heb ik tamme brandganzen op natuurlijke kweldervegetatie laten grazen voor verschillende tijdsperiodes en vervolgens zes weken lang de groei van gemerkte grassprietjes gevolgd (**hoofdstuk 7**). Hieruit blijkt dat begraasde sprietjes meer nieuwe sprietten aanmaken en dat na een aantal weken er dus meer te halen valt voor de ganzen op een stuk dat al eerder begraasd is dan op een onbegraasd stuk. Het bleek dat de ganzen van nature de vegetatie in een dusdanige mate begrazen, dat ze een optimale opbrengst kunnen bewerkstelligen. Ganzen kunnen de vegetatie waarvan ze eten ook beïnvloeden door middel van bemesting door hun eigen keutels. Dat dit proces kan spelen is aangetoond in een kwelder in Canada. Ik heb geprobeerd om dit effect te vinden in mijn studiegebieden door middel van het nauwkeurig volgen van de groei van

vegetatie direct naast ganzenkeutels (**hoofdstuk 8**). In geen van de gebieden vond ik een effect van keutels op de groei of op het eiwitgehalte van het gras. Blijkbaar vindt dit proces alleen plaats als de condities precies goed zijn: een heel lage natuurlijke nutriëntenvoorraad in de grond, een heel hoge begrazingsdruk en een versnelde kringloop van nutriënten door de aanwezigheid van bepaalde micro-organismen.

Invloed van klimaat Het tijdstip waarop de vegetatie een piek in de kwaliteit bereikt hangt af van de temperaturen in het voorjaar. Verschillende klimaatsmodellen voorspellen dat de komende eeuw de gemiddelde temperatuur tussen de één en zes graden zal stijgen. In **hoofdstuk 9** kijk ik naar de gevolgen van klimaatsveranderingen op de leefgebieden van de brandganzen. Door middel van kleine kasjes heb ik de temperatuur van kleine proefvlakken met één graad verhoogd. Met deze hogere temperatuur komt de plantengroei eerder op gang en wordt dus de piek in de kwaliteit van de vegetatie ook eerder bereikt. Met een verhoging van één graad in de gemiddelde dagtemperatuur verschuift deze piek in de Wadden Zee en Oostzee al met acht dagen, in Rusland verschuift de piek met ongeveer vier dagen. Uit analyses van weergegevens van de afgelopen 30 jaar blijkt dat een koud of warm voorjaar in het ene gebied vaak samen te vallen met een koud of warm voorjaar in het volgende gebied. De ganzen kunnen dus het weer op de volgende plek “voorspellen” aan de hand van het weer op de plek waar ze zijn. Uit trekgegevens verzameld op verschillende punten langs de trekroute van de ganzen blijkt dat brandganzen in de afgelopen 30 jaar wel eerder zijn vertrokken uit de Wadden Zee en Oostzee in warme dan in koude jaren, toch is de verandering in migratiedatum van de brandganzen vaak niet genoeg om de verandering in plantengroei bij te houden. Als klimaatsverandering nog sterker zou

doorzetten zou dit kunnen betekenen dat de ganzen te laat in de broedgebieden aankomen en dus suboptimale voedselomstandigheden tegenkomen.

Invloed van mensen Recentelijk heeft de brandgans zijn broedgebieden uitgebreid langs de gehele noordkust van Rusland (eind jaren 80), de Oostzee (eind jaren 70) en zelfs helemaal naar het delta gebied (eind jaren 80). In **hoofdstuk 10** bekijken we wat de kenmerken zijn van deze nieuwe broedgebieden en de aangrenzende gebieden waar de ganzen met hun jongen naartoe gaan om te eten. De broedplekken van de ganzen zijn zeer variabel, ganzen kunnen blijkbaar in allerlei soorten vegetatie broeden. Wel is het belangrijk dat de broedplekken ontoegankelijk zijn voor roofdieren, zoals vossen; vandaar dat de meeste broedplekken op kleine eilandjes zijn gelegen. Zodra de jongen zijn uitgekomen, gaan de ganzen met hun jongen naar de vaste wal om te foerageren. Deze foerageergebieden, waar de families blijven totdat de jongen kunnen vliegen, zijn vooral graslanden met korte vegetatie die begraasd worden door vee (Oostzee en delta gebied). De foerageergebieden zijn wel altijd in de buurt van water waar de families naartoe kunnen vluchten als er gevaar dreigt. De nieuwe broedgebieden verschillen in vele opzichten van de traditionele broedgebieden in Noord Rusland waar de ganzen vooral op rotskusten broeden en met hun jongen op door de mensen onbereikbare kwelders eten. Waarschijnlijk hing de uitbreiding van het broedareaal van de brandganzen samen met de toename van het aantal ganzen. In Noord Rusland werden nieuwe kolonies gesticht in gebieden waar dorpen door mensen verlaten waren na de val van het Sovjetregime. Waarschijnlijk maakten jacht en het verzamelen van eieren het vóór die tijd onmogelijk om op deze plekken te broeden. De nieuwe broedplekken in

Nederland zijn vooral gelegen op eilanden die pas in de jaren 80 ontstaan zijn, na voltooiing van de Deltawerken. De uitbreiding van de broedgebieden in Nederland valt bovendien samen met een verhoogde stikstofgift aan graslanden in Nederland, waardoor de vegetatie een uitzonderlijk hoog eiwitgehalte heeft. We verwachten dat de groei van de populatie in Nederland zal afnemen wanneer de nu gekoloniseerde gebieden vol raken en er een tekort zal ontstaan aan veilige gebieden om te broeden.

Conclusies

Op het moment zijn gebieden langs de trekroute van de brandganzen onderhevig aan grote veranderingen. Mensen hebben een grote invloed op de graslanden langs de kust waar ganzen foerageren. Deze invloeden zijn heel verschillend in de drie gebieden langs de trekroute: in Noord Rusland en in de Oostzee worden gebieden verlaten door mensen en wordt begrazing door vee gestopt, in West Europa worden veel graslanden juist hevig bemest en zwaar begraasd, aan de andere kant worden ook veel gebieden aangewezen als natuurreservaat waar begrazing wordt gestopt of verminderd. Ten slotte, zal klimaatsverandering in de komende jaren een nog grotere rol gaan spelen. In een continu veranderende wereld worden de ganzen telkens geconfronteerd met een geheel andere situatie waarop ze de keuzes van foerageer- en broedgebieden en de timing van de trek moeten baseren. In het verleden is echter gebleken dat brandganzen heel flexibel zijn in het kiezen van nieuwe foerageer- en broedgebieden en het veranderen van het tijdstip van de trek. De verwachting is dan ook dat de ganzen zich zullen weten aan te passen aan de nieuwe omstandigheden. De brandgans zal dus zeker niet uit onze kustgebieden verdwijnen, maar de veranderingen in de toekomst zouden wel ten koste kunnen gaan van de omvang van de populatie.

Het proefschrift

Erik Postma:

*Evolutionary genetics of life-history traits in a structured environment; understanding variation in clutch size and laying date in great tits (*Parus major*)*

Evolutionaire genetica in een gestructureerd milieu

Dieren en planten leven in een omgeving die continu aan verandering onderhevig is. Momenteel gaat dit door menselijk toedoen sneller dan ooit. Om te voorkomen dat een populatie uitsterft, zal deze op de een of andere manier het hoofd moeten bieden aan deze veranderingen. Dit werpt dus de vraag op in hoeverre zij hiertoe in staat is. Het beantwoorden van deze vraag vereist inzicht in de processen die ten grondslag liggen aan de evolutie van natuurlijke populaties.

Op de langere termijn vereist aanpassing een verandering van de genetische samenstelling van een populatie. De populatie zal dus moeten evolueren. De mate waarin een populatie zich kan aanpassen, is afhankelijk van de hoeveelheid genetische variatie die aanwezig is. Als we iets weten over de hoeveelheid genetische variatie die ten grondslag ligt aan ecologisch belangrijke eigenschappen, kunnen we voorspellingen doen over zowel de richting als de snelheid van evolutionaire veranderingen. Dergelijke voorspellingen zijn van essentieel belang als we de gevolgen van bijvoorbeeld klimaatsverandering op de biodiversiteit willen begrijpen. Meer in het algemeen kunnen wij zo beter begrijpen waar de overweldigende variatie die wij overal om ons heen zien vandaan komt en hoe die behouden blijft.

Het veld van de evolutionaire genetica probeert vragen te beantwoorden als: Hoeveel van de variatie die we waarnemen kan worden toegeschreven aan genetische variatie? Zijn verschillen tussen individuen en populaties vooral het gevolg van genetische verschillen of van

omgevingsverschillen? Heeft natuurlijke selectie evolutionaire veranderingen tot gevolg? Het beantwoorden van dergelijke vragen vereist de mogelijkheid om fenotypische variatie (de variatie die we direct kunnen waarnemen) in een genetische en een omgevingscomponent te verdelen. Dit is in theorie mogelijk met behulp van methoden uit de kwantitatieve genetica, waarbij we gebruik maken van de gelijkenis tussen familieleden (zie bijvoorbeeld **Hoofdstuk 6**). Deze methodes zijn echter ontwikkeld met het oog op laboratorium- en landbouwpopulaties. Zulke populaties leven in een buitengewoon stabiel en weinig gevarieerd milieu, zowel in de ruimte als in de tijd. Daarnaast zijn ze meestal volledig geïsoleerd van andere populaties. Dit is volkomen anders in de vrije natuur, waar je bijvoorbeeld plekken hebt met veel en weinig voedsel, en waar het ene jaar veel warmer is dan het andere. Verschillende populaties kunnen dus in heel verschillende milieus leven. Bovendien komt uitwisseling tussen populaties regelmatig voor. Als we dus inzicht willen verkrijgen in de kwantitatieve genetica van natuurlijk populaties, dan zullen we rekening moeten houden met dergelijke systematische milieuverschillen. Bovendien zullen we populaties niet als op zichzelf staande eenheden moeten beschouwen.

Dit proefschrift gaat over de evolutionaire genetica van natuurlijk populaties en daarmee over genetische variatie, selectie en de wisselwerking hiertussen. Iets preciezer gezegd: het onderzoekt hoe genetische variatie en selectie gevormd worden door het gestructureerde milieu waar natuurlijke populaties in leven.

Kwantitatieve genetica en reactienormen

Zoals gezegd kunnen we de structuur in de leefomgeving van natuurlijke populaties onmogelijk negeren. Daartoe hebben we in **Hoofdstuk 2** een reactienorm-raamwerk beschreven dat het mogelijk maakt om tegelijkertijd het resultaat van omgevingsvariatie en genetische variatie te bestuderen. Een reactienorm beschrijft het fenotype van een bepaald genotype in een reeks van omgevingen. Daarmee biedt het een aantal interessante mogelijkheden. In de eerste plaats krijgen het omgevingsdeel en het genetische deel van de fenotypische variatie gelijke aandacht. Ten tweede biedt het de mogelijkheid om de herkomst van fenotypische variatie zichtbaar maken. Tot slot maakt een reactienorm-raamwerk de integratie van kwantitatieve genetica en fenotypische plasticiteit mogelijk, en daarmee ook de integratie van ecologie en genetica.

Het formuleren van reactienormen vereist echter dat we weten door welke omgevingsfactoren een eigenschap wordt beïnvloed, hetgeen voor veel eigenschappen helaas (nog) niet het geval is. Voor legdatum bij koolmezen weten we echter dat de gemiddelde temperatuur van half maart tot half april een belangrijke rol speelt, waarbij koolmezen vroeger leggen in relatief warme jaren. In **Hoofdstuk 3** hebben we daarom onderzocht hoe koolmezen op de Hoge Veluwe omgaan met de vaak grote verschillen in voorjaarstemperatuur tussen jaren. Hiertoe hebben we over een periode van ruim dertig jaar voor alle vrouwtjes die meerdere keren hebben gebroed, zowel de hoogte als de helling van hun reactienorm uitgerekend. Aan de hand hiervan hebben we kunnen laten zien dat vrouwtjes niet alleen verschillen in hun gemiddelde legdatum (sommige zijn altijd vroeger dan andere) maar ook in de mate waarin ze op temperatuursverschillen tussen jaren reageren. Sommige vrouwtjes bleken veel sterker op temperatuursverschillen te reageren dan andere, en deze verschillen in plasticiteit bleken

bovendien deels een genetische basis te hebben. Tot slot vonden we dat de vrouwtjes die sterker op temperatuur reageren, meer jongen produceren. In andere woorden: er is selectie voor een sterke plasticiteit van legdatum. Interessant is dat deze selectiedruk in de loop van de tijd toegenomen is in sterkte. Dit is te verklaren uit het feit dat klimaatsverandering ertoe heeft geleid dat het moment waarop de koolmezen hun jongen hebben, steeds verder af is gaan wijken van het moment waarop er veel rupsen beschikbaar zijn om aan hun jongen te voeren.

Genetische variatie binnen populaties

Een groot aantal studies heeft erfelijkheidsgraden (de proportie van de fenotypische variatie die het gevolg is van genetische variatie) geschat. Deze studies hebben laten zien dat vrijwel alle eigenschappen deels een genetische basis hebben. Dit beeld wordt bevestigd door een overzicht van alle studies die tot nu toe erfelijkheidsgraden voor legselgrootte hebben geschat (zie **Hoofdstuk 2**) en allemaal, op een na, een erfelijkheidsgraad vinden die varieert tussen de 20 en 40 procent. Deze schattingen zijn echter gebaseerd op een zeer beperkt aantal soorten en populaties en zijn daarom mogelijk niet representatief voor legselgrootte in het algemeen.

In **Hoofdstuk 4** hebben we daarom gekeken naar de hoeveelheid genetische variatie en omgevingsvariatie die ten grondslag ligt aan legselgrootte en legdatum in acht Nederlandse koolmeespopulaties. Bovendien hebben we gekeken naar de verschillen in variatie tussen de populaties. We vonden bewijs voor de aanwezigheid van genetische variatie voor zowel legselgrootte als legdatum in zeven van de acht populaties. Bovendien bleken de zeven schattingen van niet van elkaar te verschillen. Voor beide eigenschappen vonden we echter in een van de populaties geen bewijs voor een erfelijkheidsgraad van groter

dan nul, en het ging hierbij voor legselgrootte en legdatum om verschillende populaties. Voorlopig hebben we hier nog geen verklaring voor, maar mogelijk kan dit verklaard kan worden door systematische verschillen in omgevingskwaliteit tussen de populaties.

We hebben ook gekeken naar het negatieve verband dat bestaat tussen beide eigenschappen (koolmezen die vroeg beginnen met leggen, leggen grote legfels), en gekeken of dit komt doordat beide eigenschappen deels door dezelfde genen worden bepaald. In tegenstelling tot wat men eerder heeft gevonden in een Zweedse populatie van withalsvliegenvangers, vonden wij hier geen enkele aanwijzing voor. Hoewel het goed mogelijk is dat er een biologische verklaring voor dit verschil bestaat, moeten we er ook rekening mee houden dat schattingen van genetische correlaties enorm gevoelig zijn voor verschillen in legselgrootte en legdatum tussen populaties. Dit hebben we laten zien door de gegevens van alle acht populaties op een hoop te vegen en ze te beschouwen als één grote populatie. Dit leidde tot een forse overschatting van de erfelijkheidsgraden, maar vooral van de genetische correlatie. Hieruit kunnen we dus concluderen dat het negeren van populatiestructuur onbetrouwbare schattingen van kwantitatief genetische parameters tot gevolg heeft.

Populatiestructuur op een kleine schaal

Deze resultaten roepen de vraag op hoe algemeen kleinschalige populatiestructuur is en hoe we die kunnen herkennen. In **Hoofdstuk 5** heb ik daarom in detail gekeken naar dispersie, oftewel de verplaatsing tussen de plek waar een koolmees geboren is en waar deze broedt.

De koolmeespopulatie op Vlieland is hiervoor uitermate geschikt, aangezien deze uit vijf fragmenten bestaat en we bovendien van bijna alle koolmezen weten waar ze zijn geboren. Op basis van deze gegevens heb ik laten zien

dat de Vlielandse populatie in feite uit een oostelijk en een westelijk deel bestaat, en dat met name de uitwisseling van west naar oost zeer gering is. Dit laat zien dat zelfs habitatfragmentatie die relatief klein is in vergelijking tot de mobiliteit van de soort, grote consequenties kan hebben voor dispersie en de uitwisseling van genetisch materiaal, en dus voor de genetische structuur van populaties.

Genetische verschillen op een kleine ruimtelijke schaal

Hoewel de resultaten uit **Hoofdstuk 5** hebben laten zien dat er in theorie genetische verschillen tussen het oosten en het westen van Vlieland zouden kunnen bestaan, wil dit nog niet zeggen dat dit ook daadwerkelijk het geval is. In **Hoofdstuk 7** hebben we daarom onderzocht of het feit dat koolmezen in het westen gemiddeld één ei meer leggen dan mezen in oosten, deels een genetische basis heeft. Door de legselgrootte van vrouwtjes die geboren zijn in het westen maar broedden in het oosten en vice versa, te vergelijken met die van vrouwtjes die hun geboorteplek niet hebben verlaten, hebben we kunnen laten zien dat dit inderdaad het geval is. Interessant genoeg bleek dat vrouwtjes geboren in het oosten beter overleven dan hun soortgenoten uit het westen, ook als ze in het westen broeden. Dit laat zien dat het genetische verschil van ongeveer een half ei tussen oostelijke en westelijke koolmezen niet in stand gehouden wordt doordat de optimale legselgrootte verschilt tussen beide kanten van het eiland, hoewel dit op het eerste gezicht de meest voor de hand liggende verklaring lijkt te zijn.

De verklaring moet echter worden gezocht in de invloed van immigranten. Het bleek dat koolmezen van buiten Vlieland de genen hebben voor grote legfels. Het aantal immigranten dat jaarlijks in het oosten van Vlieland broedt, is echter relatief laag. Dit, samen met een sterke selectie tegen immigranten, heeft ervoor gezorgd dat de oostelijke koolmezen zich aan hebben kunnen passen aan het

eilandmilieu, en dat de gemiddelde legselgrootte in het oosten laag is gebleven. In het westen maken immigranten daarentegen een belangrijk deel uit van de populatie. Daardoor is het onmogelijk voor de westelijke populatie om zich aan te passen aan het leven op Vlieland en hebben vrijwel alle vrouwtjes de genen voor grote legsels van de immigranten.

Dit laat zien dat er genetische verschillen in een ecologisch belangrijke eigenschap als legselgrootte kunnen bestaan op een ruimtelijke schaal die kleiner is dan voor mogelijk werd gehouden. Dit betekent dus ook dat de mogelijkheid dat erfelijkheidgraden en genetische correlaties overschat worden, groter is dan men op het eerste gezicht zou denken.

Selectie op legselgrootte

Tot nu toe hebben we beide voorwaarden voor evolutie besproken, namelijk de aanwezigheid van genetische variatie en selectie. De vraag die echter rest, is of we op basis hiervan kwantitatieve evolutionaire voorspellingen kunnen opstellen. Om deze vraag te kunnen beantwoorden, hebben we, zoals beschreven in **Hoofdstuk 8**, gedurende acht jaar een selectie-experiment uitgevoerd. Hiertoe hebben we in het oostelijke deel van Vlieland geselecteerd voor grotere legsels, terwijl we in het westen hebben geselecteerd voor kleinere legsels. Dit unieke experiment heeft laten zien dat de respons op onze selectie niet afweek van wat we verwacht hadden op basis van de geschatte erfelijkheidsgraad en de sterkte van de selectie. Dit toont dus aan dat, gegeven goede schattingen voor zowel de hoeveelheid genetische variatie als voor de sterkte van selectie, het mogelijk is om voorspellingen te doen

aangaande de richting en snelheid van evolutionaire veranderingen. Hoewel de gemiddelde respons niet afweek van onze verwachting, was hij wel klein en varieerde hij sterk van jaar tot jaar. Dit benadrukt het feit dat het dus moeilijk is om een respons op selectie te detecteren, zeker over korte periodes en voor relatief plastische eigenschappen.

Conclusie

Om te begrijpen waar variatie in ecologisch belangrijke eigenschappen als legselgrootte en legdatum vandaan komt, dienen we te inzicht te verkrijgen in de genetische basis van deze eigenschappen, alsmede de sterkte en richting van de selectie die op deze genetische variatie werkt. Hierbij moeten we er echter rekening mee houden dat een belangrijk kenmerk van natuurlijke populaties is dat ze zich bevinden in een milieu dat zowel in ruimte als in de tijd gestructureerd is. Daarnaast zijn natuurlijke populaties slechts zelden volledig van elkaar geïsoleerd. In dit proefschrift heb ik laten zien dat dit belangrijke evolutionaire consequenties heeft. Ik heb laten zien dat variatie in legselgrootte en legdatum binnen en tussen populaties het gevolg is van een samenspel van genen, omgeving, selectie en genetische uitwisseling. Hoewel we al deze factoren onafhankelijk van elkaar kunnen bestuderen, is het met name hun samenspel dat verantwoordelijk is voor het ontstaan en behoud van genetische patronen in ruimte en de tijd. Als we dus willen weten waar variatie in legselgrootte en legdatum vandaan komt, dan zullen we natuurlijke populaties als gestructureerde, niet op zichzelf staande eenheden moeten beschouwen.